

Gevolgen van verzuring, vermesting en verdroging en invloed van herstelbeheer op heidefauna

Basisdocument

Suzanne Stuijtzand,
Chris van Turnhout
Hans Esselink



landbouw, natuur en
voedselkwaliteit



© 2004 Expertisecentrum LNV, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit

Rapport EC-LNV nr. 2004/152 O
Ede, 2004

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

Deze uitgave kan schriftelijk of per e-mail worden besteld bij het Expertisecentrum LNV onder vermelding van code 2004/152 O en het aantal exemplaren.

Oplage 150 exemplaren

Samenstelling Suzanne Stuijzand, Chris van Turnhout, Hans Esselink

Druk Ministerie van LNV, directie IFA/Bedrijfsuitgeverij

Productie Expertisecentrum LNV
Bedrijfsvoering/Vormgeving en Presentatie
Bezoekadres : Horapark, Bennekomseweg 41
Postadres : Postbus 482, 6710 BL Ede
Telefoon : 0318 822500
Fax : 0318 822550
E-mail : Balie@eclnv.agro.nl

Voorwoord

Het voorliggende rapport is het resultaat van een omvangrijk stuk werk dat het karakter droeg van een inhaalslag. Voor het heidelandschap (inclusief zandverstuiving, vennen en nat schraalgrasland) is in beeld gebracht hoe dieren te lijden hebben van verzuring, vermesting en verdroging, en vervolgens hoe effectgerichte maatregelen daaraan een einde kunnen maken.

Deze inhaalslag was nodig omdat het onderzoek naar en de uitvoering van effectgerichte maatregelen tot voor kort vrijwel alleen was gericht op het verbeteren van de condities voor de vegetatie. Omdat het natuurbeleid nadrukkelijk ook is gericht op het behoud en het herstel van de faunistische biodiversiteit, lag een studie naar de fauna-aspecten voor de hand. Inmiddels blijkt dat veel diersoorten ten dele andere eisen stellen aan gebiedscondities en de uitvoering van effectgerichte maatregelen dan plantensoorten. Het is daarom heel belangrijk dat deze inzichten beschikbaar komen voor beheerders en beleidsmakers. Dit rapport (waarvan de tekst overigens al enige tijd geleden werd afgesloten) is daarvoor een belangrijk begin.

Het beter toegankelijk maken van deze kennis voor de praktijk moet nog verder vorm krijgen. Het is de bedoeling dat daartoe in het traject van de OBN-Kennistransfer een beknopte rapportage met verhelderende illustraties wordt geproduceerd ten behoeve van terreinbeheerders. Aan de hand van het concept-rapport is overigens voor deze doelgroep al in 2001 een brochure (OBN-14) verschenen: 'Effectgerichte maatregelen: vergeet de fauna niet!'.

Zoals uit de tekst blijkt, zijn er ook nog veel vragen onvoldoende opgehelderd. Een onderzoeksachterstand van decennia valt natuurlijk niet in een paar jaar in te halen. Het is daarom belangrijk dat de huidige bevindingen in de praktijk getoetst worden en dat belangrijke kennislacunes opgevuld worden. Dit rapport geeft daarvoor zeer veel aanknopingspunten.

Ir. H. de Wilde
Waarnemend Directeur Expertisecentrum LNV

Inhoudsopgave

Samenvatting	9
Dankwoord	11
1 Inleiding en leeswijzer	13
2 Ecosysteem heide	21
2.1 Ontstaansgeschiedenis van de heide	21
2.2 Karakteristieke diersoorten	22
2.2.1 Droge heide	24
2.2.2 Stuifzanden	24
2.2.3 Natte heide	25
2.2.4 Zwakgebufferde wateren en hun oevers	25
2.2.5 Natte schraalgraslanden	26
2.3 Overeenkomsten in levenscycluskenmerken van karakteristieke soorten	27
2.3.1 Sprinkhanen	27
2.3.2 Dagvlinders	28
2.3.3 Loopkevers	29
2.3.4 Libellen	30
3 Effecten van ver-factoren en herstel-maatregelen op abiotiek: een overzicht	31
3.1 Effecten van ver-factoren op abiotiek	31
3.1.1 Heides en schraallanden	31
3.1.2 Vennen en zwakgebufferde wateren	32
3.2 Effecten van herstelmaatregelen op abiotiek	35
3.2.1 Heides en schraallanden	35
3.2.2 Vennen en zwakgebufferde wateren	37
4 Effecten van ver-factoren en herstel-maatregelen op vegetatie: een overzicht	39
4.1 Effecten van ver-factoren op vegetatie	39
4.1.1 Heides en schraallanden	39
4.1.2 Vennen en zwakgebufferde wateren	41
4.2 Effecten van herstelmaatregelen op vegetatie	44
4.2.1 Heides en schraallanden	44
4.2.2 Vennen en zwakgebufferde wateren	46

5	Effecten van ver-factoren en herstel-maatregelen op fauna: een kennisoverzicht	47
5.1	Effecten van ver-factoren op ongewervelde heidefauna	47
5.1.1	Verzuring	47
5.1.2	Vermesting	53
5.1.3	Verdroging	55
5.1.4	Interactieve effecten van ver-factoren op de ongewervelde heidefauna	57
5.1.5	Samenvatting	64
5.2	Effecten van ver-factoren op gewervelde heidefauna	67
5.2.1	Verzuring	67
5.2.2	Vermesting	72
5.2.3	Verdroging	74
5.2.4	Interactieve effecten	75
5.2.5	Samenvatting	77
5.3	Samenvatting en discussie: effecten van ver-factoren op heidefauna	80
5.3.1	Processen	80
5.3.2	Effecten op abiotiek	81
5.3.3	Effecten op vegetatie	84
5.3.4	Effecten op fauna	89
5.3.5	Effecten op landschap	90
5.3.6	Discussie	91
5.4	Effecten van herstelmaatregelen op ongewervelde heidefauna	93
5.4.1	Maaïen	93
5.4.2	Begrazen	97
5.4.3	Plaggen	103
5.4.4	Branden	105
5.4.5	Dunnen	106
5.4.6	Bekalken	107
5.4.7	Baggeren	108
5.4.8	Verhogen waterspiegel	109
5.4.9	Overzicht van effecten van beheer op ongewervelden	109
5.4.10	Samenvatting	110
5.5	Effecten van herstelmaatregelen op gewervelde heidefauna	113
5.5.1	Algemeen	113
5.5.2	Maaïen	114
5.5.3	Begrazen	115
5.5.4	Branden	115
5.5.5	Bekalken	116
5.5.6	Baggeren	116
5.5.7	Samenvatting	116
5.6	Samenvatting en discussie: effecten van beheersmaatregelen op fauna	117
5.7	De problemen van karakteristieke heidesoorten in een notendop	125
6	Richtlijnen en monitoring	131
6.1	Richtlijnen voor uitvoering	131
6.1.1	Plaggen en chopperen	134
6.1.2	Maaïen en afvoeren	136
6.1.3	Geschikt maken voor begrazing	137

6.1.4	Baggeren en opschonen oevers	140
6.1.5	Vrijstellen oevers van zwakgebufferde wateren	142
6.1.6	Toevoegen van basische stoffen	143
6.1.7	Hydrologische maatregelen	143
6.2	Monitoring	143
7	Kennislacunes	147
8	Vervolgtraject	151
8.1	Thema 1: Effectiviteit herstelmaatregelen	151
8.1.1	Probleem- en doelstelling	151
8.1.2	Vraagstelling	151
8.1.3	Aanpak	151
8.2	Thema 2: Patroon-onderzoek aan de habitateisen van karakteristieke heidedieren	153
8.2.1	Probleem- en doelstelling	153
8.2.2	Vraagstelling	153
8.2.3	Aanpak	154
8.3	Thema 3: Proces-onderzoek aan de bottle-necks van karakteristieke heidedieren	154
8.3.1	Probleem- en doelstelling	154
8.3.2	Vraagstelling	155
8.3.3	Aanpak	155
	Referenties	157
Bijlage 1	Enquête	171
Bijlage 2	Sprinkhanen	185
Bijlage 3	Dagvlinders	197
Bijlage 4	Loopkevers	237
Bijlage 5	Libellen	243
Bijlage 6	Watermacrofauna	253
Bijlage 7	Herpetofauna	263
Bijlage 8	Broedvogels	279
Bijlage 9	Zoogdieren	293

Samenvatting

Om de negatieve invloed van verzuring, vermesting en verdroging ('ver-factoren') in kwetsbare natuurgebieden tegen te gaan, is het 'Overlevingsplan Bos en Natuur' (OBN) in het leven geroepen. De onderzoeksprogramma's in het kader van het Overlevingsplan Bos en Natuur (OBN) zijn tot op heden voornamelijk abiotisch en vegetatiekundig georiënteerd geweest. Daarom is besloten tot een inhaalslag op faunagebied. In dit rapport worden effecten op de fauna van het *heidelandschap* in kaart gebracht.

De centrale doelstelling van dit project is het beschrijven van de aanwezige kennis en het expliciteren van de aanwezige kennislacunes met betrekking tot de effecten van verzuring, vermesting en verdroging op de heidefauna enerzijds, en van bestaande effectgerichte maatregelen tegen deze aantastende factoren anderzijds. Er worden concrete aanwijzingen voor terreinbeheerders gegeven met betrekking tot het uitvoeren van herstelmaatregelen, opdat in de toekomst zo goed mogelijk wordt omgegaan met de voorwaarden die dieren aan hun leefomgeving stellen.

Ver-factoren

De effecten van verzuring, vermesting en verdroging vormen een moeilijk te ontrafelen kluwen van oorzaak-gevolg relaties, die op elkaar ingrijpen en elkaar versterken. Het blijkt dan ook erg moeilijk om aan te geven welke processen de grootste invloed op dieren hebben. Het probleem bij het aanduiden van bottlenecks is voorts dat nog weinig wetenschappelijk is vastgelegd. Factoren waarvan veelvuldig is aangetoond dat ze negatieve effecten veroorzaken, zoals effecten van pH-verlaging en zware metalen op de fysiologie van dieren, zijn relatief makkelijk te onderzoeken. Het is echter opvallend dat dit volgens deskundigen over het algemeen niet de processen zijn die in het veld de daadwerkelijke bottlenecks opleveren voor dieren. De belangrijkste bottlenecks voor dieren in het heidelandschap kunnen als volgt worden samengevat. Afname van het watervolume en -oppervlak en toename van de frequentie van droogvallen als gevolg van verdroging vormen in natte habitats waarschijnlijk de belangrijkste bottlenecks voor dieren. In vennen en zwakgebufferde wateren vormen vereenvoudiging van de vegetatiestructuur, de ophoping van slib, en de afname van de kwaliteit daarvan, belangrijke aanvullende problemen. In droge heide en stuifzand is de afname van de oppervlakte kaal zand waarschijnlijk de belangrijkste bottleneck voor veel xerothermofiele dieren, evenals de nivellering van het microklimaat. De afname van de verticale en horizontale variatie in vegetatiestructuur, de afname van kleinschalige mozaïekpatronen, goed ontwikkelde zoomvegetaties en geleidelijke overgangen naar andere landschappen, het verdwijnen van karakteristieke planten van schrale zwakgebufferde bodems en veranderingen in de voedselkwaliteit van planten zijn in alle heide-ecotopen belangrijke problemen.

De meeste kleine dieren (die op micro- en mesoschaal van het landschap gebruik maken) ondervinden waarschijnlijk de belangrijkste problemen in de ei- en larvale fasen (eifzetmogelijkheden, ontwikkeling eieren en larven). De belangrijkste problemen van grotere dieren (die op macroschaal van het landschap gebruik maken) liggen waarschijnlijk ook in de juveniele fase, maar hebben veelal betrekking op een verslechtering van de voedselsituatie.

Herstelbeheer

Onderzoek naar de effecten van beheersmaatregelen op heidefauna is schaars. De meeste publicaties zijn gebaseerd op professional judgement en veldervaringen en in

mindere mate op correlatief veldonderzoek. Bijkomend probleem is dat uitvoeringsaspecten van beheersmaatregelen zelden gekwantificeerd worden en dat niet wordt ingegaan op de relatie met terreintype, productieniveau en beheersgeschiedenis. Daarom zullen conclusies zelden een algemene geldigheid hebben.

Dat een actief beheer noodzakelijk is om de karakteristieke heidefauna te behouden, staat buiten kijf. Toch geven veel fauna-deskundigen aan dat juist een verkeerd uitgevoerd beheer een belangrijke oorzaak is voor de achteruitgang van veel karakteristieke diersoorten van de heide. Zo wordt ten aanzien van reptielen vastgesteld dat het momenteel gangbare heidebeheer (vooral begrazing en plaggen) één van de belangrijkste bedreigingen is voor deze groep, belangrijker nog dan de effecten van verzuring, verdroging en vermessing. Dit wordt in de eerste plaats geweten aan de grootschaligheid, intensiteit en snelheid waarmee herstelmaatregelen worden uitgevoerd. In de tweede plaats is ook de locatiekeuze en de timing van uitvoering van belang. Tegenover het te intensieve beheer van grote heideterreinen, staat het te extensieve beheer van veel kleine heideterreinen.

Maatregelen als plaggen, kappen en branden elimineren op de plek van toepassing het merendeel van de aanwezige dieren. Elke maatregel heeft een eigen herstelsuccessie na de toepassing en het hangt af van de kwaliteit van de nieuwe vegetatie, het oppervlak dat ze beslaat en de configuratie in het landschap, of de fauna uiteindelijk positief reageert op de maatregel. De fauna zal snel reageren op de negatieve effecten bij de uitvoering van de maatregel, een positieve respons is meestal pas na vele jaren te verwachten. De toepassing van de maatregel in tijd en ruimte behoeft een nauwkeurige afstemming op eigenschappen van het terrein. Cruciaal is het onderkennen van de terreindelen waar de maatregel in geen geval uitgevoerd kan worden wil men geen risico's nemen ten aanzien van het verlies van kwetsbare en karakteristieke soorten. In het algemeen zijn maatregelen die leiden tot een eenvormige vegetatiestructuur ongunstig. De meeste dieren zijn afhankelijk van kleinschalige variaties in vegetatiestructuur. Uitgevoerd volgens de in dit document genoemde richtlijnen zijn de meeste maatregelen op den duur naar verwachting positief voor het merendeel van de karakteristieke diersoorten. Vooral kleinschalig plaggen, maar wel op grote schaal (d.w.z. op veel plekken binnen een terrein), lijkt een gunstige maatregel. Ook branden lijkt gunstige perspectieven te bieden, alhoewel deze suggestie slechts op een paar studies gebaseerd is. Het verdient echter zeker nader onderzoek. Onderzoek is ook nodig om de mogelijk gunstige effecten van de volgende maatregelen in beeld te brengen:

- zeer extensieve (winter)begrazing (van grote oppervlakten);
- kortstondige intensieve begrazing (opeenvolgend in kleine uitgerasterde delen van het terrein);
- gedeeltelijk opschonen van zwakgebufferde wateren;
- geleidelijk opstuwen van grondwater.

Dankwoord

De volgende deskundigen hebben hun kennis in het project 'Inhaalslag OBN-Fauna' ingebracht, door mee te werken aan enquêtes en brainstormsessies: R. van Apeldoorn (Alterra), F. Bink, S. Broekhuizen, R. Creemers (RAVON), J. van Delft (RAVON), A. van Dijk (SOVON), G. Groot Bruinderink (Alterra), T. Heijerman (Loopkeverstichting), B. Higler (Alterra), V. Kalkman (EIS), R. Ketelaar (Vlinderstichting), R. Kleukers (EIS), H. Moller Pilot, B. Odé (EIS), F. Niewold (Alterra), H. Sierdsema (SOVON), H. Siepel (Alterra), H. Strijbosch, C. van Swaay (Vlinderstichting), H. Turin (Loopkeverstichting), W. van Wingerden (Alterra), P. Verbeek (Bureau Natuurbalans) en D. Wansink (VZZ). De 'Inhaalslag OBN-Fauna' is begeleid door het OBN Deskundigenteam Fauna: J. van Alphen, D. Bal, A. Barendregt, F. Bink, T. van den Broek, H. Esselink, W. Geraedts, B. Higler, J. Holtland, P. van den Munckhof, H. Siepel, H. Sierdsema, H. Strijbosch en T. Verstrael.

Verder bedanken we J. Kuper, M. Geertsma, M. Nijssen, W. Verberk en F. Willems (Stichting Bargerveen) voor commentaar op delen van dit rapport en alle betrokken medewerkers van Stichting Bargerveen voor het bijwonen van een of meerdere brainstormsessies.

1 Inleiding en leeswijzer

In de afgelopen decennia is de druk op het milieu steeds meer toegenomen. Kwetsbare natuurgebieden raken verzuurd en geëutrofeerd door de niet aflatende atmosferische depositie van stoffen. Tevens treedt door ontwatering ernstige verdroging op. Om de negatieve invloed van verzuring, vermesting en verdroging ('ver-factoren') tegen te gaan, is het 'Overlevingsplan Bos en Natuur' (OBN) in het leven geroepen. Het OBN heeft als doelstelling: *'tijdelijke aanvullende beheers- en/of inrichtingsmaatregelen binnen bos en natuurterreinen, die gericht zijn op het bestrijden van de negatieve effecten van de bedreigingen verzuring, eutrofiëring en verdroging en die dienen ter instandhouding en herstel van levensgemeenschappen van bos en natuur. De maatregelen zullen nodig zijn tot het moment waarop de milieukwaliteit door uitvoering van brongerichte maatregelen voldoende verbeterd is om de duurzame instandhouding en ontwikkeling van bos- en natuurlijke ecosystemen te waarborgen.'*

De onderzoeksprogramma's in het kader van het Overlevingsplan Bos en Natuur (OBN) zijn tot op heden voornamelijk abiotisch en vegetatiekundig georiënteerd geweest. Onderzoek aan fauna binnen dit kader is nog maar sporadisch gedaan, waardoor de achterstand in kennis op faunistisch gebied ten opzichte van de flora erg groot is. Deze achterstand is onder andere te wijten aan een aantal factoren die het evalueren van effecten van ver-factoren op fauna extra bemoeilijken. In de eerste plaats is het aantal diersoorten vele malen groter dan het aantal plantensoorten, waardoor het lastiger is een overzicht van de effecten op 'de' fauna te verkrijgen. Daarnaast zijn diersoorten meer afhankelijk van ketens of netwerken van andere soorten dan dat plantensoorten dat zijn. In tegenstelling tot planten zijn dieren mobiel gedurende het grootste deel van hun levenscyclus. Hierbij maken ze gebruik van verschillende milieutypen, die op verschillende schaalniveaus van het landschap aanwezig moeten zijn: van microschaal (evertebraten) naar macroschaal (vertebraten). Niet alleen de kwantiteit (oppervlakte), maar ook de kwaliteit (bodem- en vegetatietypen, terreinheterogeniteit) van de biotopen is belang voor de fauna. Veel soorten hebben een eenjarige levenscyclus en doorlopen verschillende levensstadia waarbij de voorwaarden voor elk daarvan verschillend zijn. Verder zullen effecten van ver-factoren op dieren moeilijk aantoonbaar zijn, omdat ze voor een groot deel indirect zijn: effecten op habitat (bv. vegetatiestructuur) en voedsel (vegetatie en/of andere diersoorten) zullen doorwerken naar de gebruiker. Effecten zijn moeilijker aan te tonen naarmate de soort hoger in de voedselpiramide voorkomt. Ondanks de complexiteit met betrekking tot de fauna in relatie tot ver-factoren is het essentieel inzicht te verkrijgen in deze problematiek. In het verleden ging men ervan uit dat herstel van flora vanzelf zou leiden tot herstel van fauna. Inmiddels is gebleken dat dit geenszins het geval hoeft te zijn; maatregelen die gunstig zijn voor de flora, zijn dat niet persé voor de fauna. Het beheer moet dus op beide gericht zijn. Daarom is besloten tot een inhaalslag op faunagebied. In het onderhavige project 'Inhaalslag OBN-Fauna' is, in opdracht van het Expertisecentrum LNV, de beschikbare literatuur op een rijtje gezet en gecombineerd met de kennis die aanwezig is bij een groot aantal faunadeskundigen.

De centrale doelstelling van dit project is het beschrijven van de aanwezige kennis en het expliciteren van de aanwezige kennislacunes met betrekking tot de effecten op de fauna van verzuring, vermesting en verdroging enerzijds, en van bestaande effectgerichte maatregelen tegen deze aantastende factoren anderzijds. Daarnaast worden concrete aanwijzingen voor terreinbeheerders gegeven met betrekking tot

het uitvoeren van OBN-herstelmaatregelen, opdat in de toekomst zo goed mogelijk wordt omgegaan met de voorwaarden die dieren aan hun leefomgeving stellen. Ook wordt aandacht besteed aan hoe faunamonitoring van herstelmaatregelen vorm kan worden gegeven.

In het voorliggende basisdocument worden effecten van ver-factoren en beheersmaatregelen op fauna van het *heidelandschap* in kaart gebracht. In dit landschap zijn meerdere biotopen aanwezig. Het gaat om de volgende 'OBN-ecosystemen': nauwelijks gebufferde zure heidevennen, zwak gebufferde wateren, natte heide, droge heide en stuifzanden, inclusief de overgangen naar droge en natte schraalgraslanden en voedselarme dennenbossen. Er is gekozen voor een dergelijke brede benadering van het heidelandschap omdat veel dieren juist afhankelijk zijn van een combinatie van biotopen of gradiënten daartussen.

Speciaal voor beheerders en beleidsmedewerkers is een populaire samenvatting van dit basisdocument in de maak, met als titel: Herstelbeheer voor heidefauna. Samenvattend rapport voor beheerders (van Turnhout *et al.* in voorbereiding).

Schaalbenadering

De te onderzoeken faunagroepen verschillen sterk in de manier waarop ze van de beschikbare ruimte gebruik maken. Hierbij is sprake van een sterk glijdende schaal: van de taxonomisch lagere diergroepen die meer gebonden zijn aan één bepaald bodem- of vegetatietype (de standplaatsgebonden fauna; micro-schaal) tot de taxonomisch hogere diergroepen die afhankelijk zijn van combinaties van vegetatietypen (de landschapsgebonden fauna; macro-schaal). Faunagroepen van de meso-schaal nemen een tussenpositie in.

Bij de standplaatsgebonden fauna zullen oorzaak-gevolg relaties met procesvariabelen, abiotiek en vegetatie over het algemeen veel beter aan te geven zijn. Aan de andere kant worden bij deze groep de grootste kennislacunes verwacht, omdat ze over het algemeen een minder populair onderwerp van studie zijn. Bij de landschapsgebonden fauna spelen met name indirecte relaties. Zowel standplaats- als landschapsgebonden diergroepen worden meegenomen, om zodoende de 'ver-problematiek' binnen het hele heidelandschap in kaart te brengen..

Systeem-/procesbenadering

Binnen de *Inhaalslag OBN-Fauna* is gekozen voor een systeem- en procesbenadering. De basis van deze benadering vormen de binnen een ecosysteem of landschap aanwezige procesmatige factoren, zoals bv. de nutriëntenhuishouding en geomorfologische processen. Veranderingen in deze sturende processen, als gevolg van verzuring, vermessing en verdroging, brengen in het algemeen een keten van veranderingen teweeg in de abiotiek, vegetatie en fauna. Afhankelijk van de diergroep, zijn voor de fauna zowel veranderingen op micro- (standplaatsniveau), meso- en macro-schaal (landschapsniveau) van belang. Effectgerichte maatregelen kunnen op verschillende plaatsen in de keten van veranderingen aangrijpen: er zijn directe effecten op de fauna, maar ook indirecte effecten die een gevolg zijn van effecten op processen, de resulterende abiotiek en/of vegetatie.

Bottleneckbenadering

Er wordt een zgn. 'bottleneckbenadering' toegepast om de evaluatie van effecten op fauna hanteerbaar te maken. Ver-factoren zullen op verschillende manieren ingrijpen op het functioneren van dieren. Om toch om te kunnen gaan met deze complexe problematiek, wordt naar de limiterende factor gezocht: welke processen en de daarbij horende gevolgen zijn het meest bepalend voor de veranderingen in diersoorten? Omdat de eisen die één soort stelt aan zijn milieu sterk uiteen kunnen lopen per levensfase, worden de effecten op de verschillende levensstadia apart bekeken.

De volgende vragen staan centraal:

- Via welke mechanismen grijpen verzuring, vermessing en verdroging aan op fauna?
- Het gaat hierbij om het blootleggen van de processen en de (directe en indirecte) gevolgen hiervan die het *meest* bepalend zijn voor de geconstateerde

veranderingen in het voorkomen van diersoorten: de processen die leiden tot zogenaamde *bottlenecks* voor diersoorten.

- Op welke wijze kunnen effectgerichte maatregelen deze bottlenecks voorkomen of opheffen, en op welke wijze creëren effectgerichte maatregelen in de praktijk juist nieuwe bottlenecks?

Leeswijzer

Dit rapport is als volgt ingedeeld:

Achtergrond

In **hoofdstuk 2** wordt een beknopt beeld geschetst van de ontstaansgeschiedenis van de heide, en van de dieren die hierin 'thuishoren'. Tevens wordt aan de hand van auto-ecologische informatie gekeken of er overeenkomsten zijn in levenscycluskenmerken van karakteristieke soorten.

Kennisoverzicht

Hoofdstuk 3 geeft een overzicht van effecten van ver-factoren en herstelmaatregelen op abiotiek. Wat zijn de belangrijkste sturende processen in de bodem- en waterchemie, waterhuishouding etc. en hoe worden die door verzuring, verdroging en vermessing beïnvloed?

Hoofdstuk 4 omvat een overzicht van de effecten van ver-factoren en herstelmaatregelen op de vegetatie. Hoe beïnvloeden de ver-factoren de samenstelling en structuur van de vegetatie?

Wat zijn de effecten van herstelmaatregelen op de vegetatie?

In **Hoofdstuk 5** wordt uitgebreid ingegaan op wat er bekend is over directe en indirecte effecten van ver-factoren en herstelmaatregelen op fauna. Hoe beïnvloeden veranderingen in abiotiek en vegetatie de faunasamenstelling? Welke effecten ondervindt de fauna als gevolg van het huidige herstelbeheer?

Richtlijnen- en monitoringprogramma (hoofdstuk 6)

Om bij het herstel beheer zo goed mogelijk met fauna rekening te kunnen houden, is het essentieel zo snel mogelijk concrete richtlijnen voor uitvoering aan te geven. Hiervoor is, buiten de eigenlijke Inhaalslag OBN-Fauna om, het rapport 'Effecten van herstelmaatregelen op diersoorten: Eerste versie van Standaard Meetprotocol Fauna (SMPF) en Richtlijnenprogramma Uitvoering Herstelmaatregelen Fauna (RUHF)' geschreven (Bosman *et al.* 1999). In het voorliggende rapport is in hoofdstuk 6 een aangepaste versie van het Richtlijnenprogramma (RUHF) opgenomen. Hierin staan vuistregels voor herstelbeheer; er wordt ingegaan op intensiteit, schaal, ruimtelijke en temporele aspecten van maatregelen.

Tevens is een protocol noodzakelijk aan de hand waarvan toekomstige OBN-projecten gemonitord kunnen worden. Een eerste versie van een dergelijk protocol is al eerder opgesteld, waarin wordt ingegaan op wat, wanneer en hoe er gemeten moet worden en hoe de resultaten verzameld, opgeslagen, verwerkt en gerapporteerd moeten worden (Bosman *et al.* 1999). In hoofdstuk 6 worden aanvullingen en wijzigingen ten aanzien van dit protocol gegeven, aan de hand van aanwijzingen van faunadeskundigen.

Kennislacunes en vervolgtraject (hoofdstuk 7 en 8)

Er is nog veel onbekend op het gebied van fauna in relatie tot zowel verzuring, vermessing en verdroging als beheersmaatregelen. In hoofdstuk 7 worden de belangrijkste kennislacunes genoemd, zoals die uit dit onderzoek naar voren zijn gekomen en zijn aangegeven door de geraadpleegde deskundigen. Deze dienen ingevuld te worden om de problemen van dieren beter te begrijpen en zo het herstel van fauna in het heidelandschap daadwerkelijk te kunnen bewerkstelligen. In hoofdstuk 8 wordt een voorstel voor zo'n vervolgtraject gegeven, gebaseerd op de kennislacunes uit hoofdstuk 6.

Hoofdstuk 2 tot en met 5 zijn voor het grootste deel gebaseerd op gegevens uit de literatuur. Hoofdstuk 6 tot en met 8 zijn grotendeels tot stand gekomen door de inbreng van faunadeskundigen. Door middel van een enquête en brainstorm-sessies hebben deskundigen hun inzichten aangaande bottlenecks voor heidefauna gegeven, alsmede een prioritering van kennislacunes (zie 'Methode'). De enquêtes en verslagen van de brainstorms zijn opgenomen in de **bijlagen**.

In de 'Samenvatting en discussie'-paragrafen van **hoofdstuk 5** (paragrafen 5.3, 5.6 en ook 5.7) worden gegevens uit de literatuur en het expert judgement van faunadeskundigen geïntegreerd. Het lezen van deze paragrafen geeft een goed beeld van de effecten van ver-factor en herstelbeheer op heidefauna.

Methode

Literatuuroverzicht

Bij het zoeken naar wetenschappelijke artikelen heeft de nadruk gelegen op de publicaties van de afgelopen tien jaar. Enerzijds is deze keuze ingegeven door praktische overwegingen (referenties voor 1991 niet digitaal beschikbaar, beperkte tijd beschikbaar om overzicht te maken), anderzijds is het vooral de meest recente literatuur die inzicht geeft in de huidige stand van zaken. Van het beperkt aantal onderwerpen waarover relatief veel publicaties zijn verschenen (effecten van verzuring op vissen en zoöplankton in meren, effecten van verzuring en bekalking op nematoden in bossen, effecten van vermeting op zoöplankton), is gezocht naar de meest recente review-artikelen om het kennisoverzicht te maken.

Bij het zoeken naar grijze literatuur en wetenschappelijke rapporten is zo breed mogelijk gezocht. Omdat deze literatuur slecht toegankelijk is, zullen we geen volledig overzicht hebben.

De volgende literatuurbestanden zijn gebruikt:

- Winspirs (Biological Abstracts, 1990 t/m 1999);
- Agralin (bibliotheken landbouwinstituten, alle jaren);
- Bibliotheek Stichting Bargerveen (alle jaren).

Hieronder volgt een overzicht van de gebruikte zoektermen en het aantal gevonden referenties ('hits', exclusief de niet relevante hits die met extra zoektermen automatisch uitgeselecteerd zijn) in Winspirs en Agralin.

Winspirs – ver-thema's

invertebrat* and

- acidification* or (atmospheric deposition) or (atmospheric pollution) or eutrophication* - 480
- ground-water* or groundwater* or (ground water*) or watertable* or water-table* or (water table*) or desiccation*) and (declin* or low* or deteriorat* or reced*) - 240
- vertebrat* and acidification* or (atmospheric deposition) or (atmospheric pollution) or eutrophication* - 353
- ground-water* or groundwater* or (ground water*) or watertable* or water-table* or (water table*) or desiccation*) and (declin* or low* or deteriorat* or reced*) - 164

Winspirs – heidelandschap en overgangen

invertebrat* and

- heath* or (moorland pool*) or (fen meadow*) or (litter fen*) or (softwater lake*) or (soft-water lake*) or (soft water lake*) or (matgrass sward*) or (acidic grassland*) or (drift sand*) or driftsand or drift-sand or bog or bogs or mire or (peat moor) or peat-moor or peatmoor - 581
- vertebrat* and heath* or (moorland pool*) or (fen meadow*) or (litter fen*) or (softwater lake*) or (soft-water lake*) or (soft water lake*) or (matgrass sward*)

or (acidic grassland*) or (drift sand*) or driftsand or drift-sand or bog or bogs or mire or (peat moor) or peat-moor or peatmoor - 462

Winspurs – beheersmaatregelen

invertebrat* and

- burning or (sod cutting) or (sod-cutting) or (cutting and heath*) or dredging or (grazing and heath*) or liming or mowing or (removing and heath*) or rewetting or (forest clearing) or (management* and heath*) or (restoration* and heath*) or (hydrological measure*) - 511
- vertebrat* and burning or (sod cutting) or (sod-cutting) or (cutting and heath*) or dredging or (grazing and heath*) or liming or mowing or (removing and heath*) or rewetting or (forest clearing) or (management* and heath*) or (restoration* and heath*) or (hydrological measure*) - 565

Agralin – ver-thema's

animal* or fauna or macrofauna or dier* or invertebr* or evertebr* or ongewerveld* or zoogdier* or mammal* or vogel* or bird* or reptiel* or reptile* or amfibie* or amphibi* or herpetofauna or vis* of fish* or vlinder* or butterfl* or sprinkha* or grasshopper* or loopkever* or beetle* or libel* or dragonfl* or damselfl* or spin* or spider* or zweefvlieg* or bijen or bees or wesp* or wasp* and

- acidification* or (atmospheric deposition) or eutrophication* or (acid rain) - 84
- ground-water* or groundwater* or (ground water*) or watertable* or water-table* or (water table*) or desiccation* - 66
- verzuring or vermesting or verdroging or eutrofi* - 28

Agralin – heidelandschap en overgangen

animal* or *fauna or macrofauna or dier* or invertebr* or evertebr* or ongewerveld* or zoogdier* or mammal* or vogel* or bird* or reptiel* or reptile* or amfibie* or amphibi* or herpetofauna or vis* of fish* or vlinder* or butterfl* or sprinkha* or grasshopper* or loopkever* or beetle* or libel* or dragonfl* or damselfl* or spin* or spider* or zweefvlieg* or bijen or bees or wesp* or wasp* and

- heath* or (moorland pool*) or (fen meadow*) or (litter fen*) or (softwater lake*) or (soft-water lake*) or (soft water lake*) or (matgrass sward*) or (acidic grassland*) or (drift sand*) or driftsand or drift-sand or bog or bogs or mire or (peat moor) or peat-moor or peatmoor - 114
- heide* or ven* or heideven* or *gebufferd* or schraalgrasland* or schraalland* or stuifzand* or *veen* - 143

Agralin – beheersmaatregelen

animal* or *fauna or macrofauna or dier* or invertebr* or evertebr* or ongewerveld* or zoogdier* or mammal* or vogel* or bird* or reptiel* or reptile* or amfibie* or amphibi* or herpetofauna or vis* of fish* or vlinder* or butterfl* or sprinkha* or grasshopper* or loopkever* or beetle* or libel* or dragonfl* or damselfl* or spin* or spider* or zweefvlieg* or bijen or bees or wesp* or wasp* and

- burning or (sod cutting) or (sod-cutting) or (cutting and heath*) or dredging or (grazing and heath*) or liming or mowing or (removing and heath*) or rewetting or (forest clearing) or (management* and heath*) or (restoration* and heath*) or (hydrological measure*) - 38
- plagen or chopperen or maaien or begraz* or branden or verwijd* opslag or opslag verwijder* or vrijstell* oever* or oever* vrijstell* or baggeren or hydrologische maatregel* or kappen or dunn* or omvorm* or bodembewerk* or mineraaltoevoeg* or toevoeg* mineralen or bekalken or vernatten or *beheer* or restauratie - 59

In totaal zijn 3888 referenties gevonden. Van de referenties in Winspurs zijn alle bijbehorende samenvattingen doorgenomen en op basis hiervan zijn de meest relevante met de hand geselecteerd voor verdere verwerking. De referenties in Agralin zijn op basis van de titel op relevantie beoordeeld en aangevraagd voor

verdere verwerking. Ook uit de bibliotheek van Stichting Bargerveen zijn zo'n 1800 referenties handmatig gecheckt op relevantie. Tenslotte is ook in oude jaargangen van De Levende Natuur (vanaf 1980) gezocht naar artikelen die ingingen op de relatie tussen dieren en ver-thematiek enerzijds en tussen dieren en beheersmaatregelen anderzijds, omdat we vooral met betrekking tot het laatste aspect substantiële aanvullende informatie verwachtten.

Raadplegen fauna-deskundigen

Deskundigen zijn benaderd, om zodoende kennis aan te boren die (nog) niet gepubliceerd is, of slecht toegankelijk is. In de vorm van een *enquête* (bijlage 1) is gevraagd naar hun inzichten aangaande verschillende aspecten, waarvan de belangrijkste zijn:

- Welke bottlenecks er bestaan voor heidefauna in relatie tot ver-factoren?
- Welke bottlenecks er bestaan voor heidefauna in relatie tot uitvoeringsaspecten van herstelmaatregelen?
- Welke prioritaire kennislacunes er bestaan binnen dit kader?

Om het vereiste detailniveau van informatie te bereiken is voor een aanpak gekozen waarbij 'thematische lijsten' tegenover elkaar worden gezet. Aan de hand hiervan kunnen bottlenecks voor het voortbestaan van diersoorten geïdentificeerd worden. Er is een lijst opgesteld van directe en indirecte gevolgen van vermesting, verzuring en verdroging. Hierbij is in eerste instantie geen onderscheid gemaakt tussen de verschillende ver-factoren, en de gevolgen die spelen op micro-, meso- en macroschaal worden tegelijkertijd meegenomen. Een tweede lijst bevat variabelen in de levenscyclus van dieren waarop deze gevolgen in kunnen grijpen. *Bottlenecks* voor het voortbestaan van een bepaalde diersoort komen vervolgens naar voren uit een confrontatie van beide lijsten, zoals weergegeven in een kruistabel. Aan de fauna-deskundigen is gevraagd om voor de diergroep van hun expertise deze kruistabel in te vullen. Tevens is om een uitgebreide argumentatie gevraagd.

Om te achterhalen welke gevolgen het bestaande beheer heeft voor de fauna, diende een lijst van uitvoeringsaspecten van effectgerichte maatregelen in een tweede kruistabel uitgezet te worden tegen de lijst met mogelijke aangrijpingspunten in de levenscyclus van dieren. Ook hierbij is de deskundige gevraagd om de invulling van de tabel uitgebreid te beargumenteren. Hierbij komen per landschapstype alle maatregelen aan bod (voor het heidelandschap zijn dat begrazen, maaien, chopperen, plaggen, branden, verwijderen opslag, baggeren van vennen, schonen van oevers, mineralentoediening, aanvoeren gebufferd grondwater en overige hydrologische maatregelen, kappen, dunnen, omvorming en bodembewerking). Voor een deel zal de lijst betrekking hebben op het opheffen van de effecten van ver-factoren (bv. afname hoeveelheid beschikbaar stikstof), voor een deel zal het gaan om nieuwe aspecten die juist nieuwe bottlenecks voor dieren op kunnen leveren (bv. berijden met zware machines, te snel opzetten grondwater).

De enquête is voor negen diergroepen ingevuld: sprinkhanen, dagvlinders, loopkevers, libellen, watermacrofauna, zoogdieren, vogels, reptielen en amfibieën (herpetofauna).

Voor het invullen van een enquête waren 2-3 werkdagen per deskundige beschikbaar binnen het budget voor dit project.

Volgend op de enquêteronde zijn *brainstormsessies* gehouden, één per diergroep. Doel hiervan was om de resultaten van de enquête en het literatuuronderzoek met nog een of enkele deskundigen te bespreken, om zodoende dieper in te kunnen gaan op onduidelijke en ontbrekende aspecten. Door deze werkwijze wordt ons inziens de maximale diepgang bereikt. De enquête, de ingevulde enquêtes en de verslagen van de brainstorms zijn opgenomen in de Bijlagen. De gegevens en inzichten die hiermee naar voren zijn gebracht, zijn tezamen met het literatuuroverzicht geïntegreerd in de paragrafen 4.3, 4.6 en 4.7, alsmede in het samenvattend rapport (van Turnhout *et al.* in voorbereiding).

De volgende deskundigen zijn geraadpleegd:

sprinkhanen:	Roy Kleukers* (EIS), Baudewijn Odé* (EIS), Walter van Wingerden (Alterra)
dagvlinders:	Frits Bink*, Chris van Swaay* (Vlinderstichting)
loopkevers:	Henk Siepel* (Alterra), Hans Turin (Loopkeverstichting), Theodoor Heijerman (Loopkeverstichting)
libellen:	Robert Ketelaar* (Vlinderstichting), Vincent Kalkman (EIS), Peter Verbeek (Natuurbalans)
watermacrofauna:	Bert Higler* (Alterra), Henk Moller Pilot*
zoogdieren:	Rob van Apeldoorn* (Alterra), Dennis Wansink (VZZ), Geert Groot Bruinderink (Alterra), Siem Broekhuizen
vogels:	Arend van Dijk* (SOVON), Henk Sierdsema* (SOVON), Freek Niewold (Alterra)
herpetofauna:	Jeroen van Delft* (RAVON), Raymond Creemers* (RAVON), Henk Strijbosch

*heeft een enquête ingevuld

2 Ecosysteem heide

2.1 Ontstaansgeschiedenis van de heide

Een groot heideterrein kan een caleidoscopisch beeld van begroeiingstypen herbergen: droge en natte heidevegetaties, stuifzanden, vennen en overgangen naar droge en natte schraalgraslanden, hoogvenen en voedselarme bossen. Al deze systemen worden gekenmerkt door relatief voedselarme en zure bodems. De droge systemen worden daarnaast getypeerd door droogte, een extreem microklimaat en een grote mate van dynamiek. De menselijke invloed op de heide is van oudsher groot. De Nederlandse heideterreinen zijn ontstaan door het grootschalig kappen van het oorspronkelijk aanwezige bos en mogelijk ook door de ontginning van hoogvenen. Ze werden vervolgens in stand gehouden door eeuwenlange agrarische exploitatie. Vanaf 1800 werden heideterreinen in toenemende mate omgevormd tot akkers, weilanden en bossen. Van de destijds aanwezige 800.000 ha was in 1940 nog maar 100.000 ha over (Diemont 1996). Tegelijkertijd nam het gebruik van de resterende heidegebieden toe. Vennen in beekdalen werden (ook daarvoor al) aangekoppeld op beken, kalkrijk water werd ingelaten en ze werden gebruikt voor de viskweek. Ook werden vennen gebruikt als drinkplaats voor de koeien en als wasplaats voor de schapen. In natte heide werden plaggen gestoken, vooral in Veenmos- of veenmosrijke Dopheide-vegetaties. In droge heide werd gebrand of gemaaid, vooral in de directe omgeving van de woonkernen. Melkkoeien werden alleen in lente en zomer de heide in gedreven. Ze verbleven daar over het algemeen alleen tijdens de ochtend. Vooral de dichtstbijzijnde heide werd gebruikt (binnen 1-2 km van de woonkernen). De koeien werden overal de meest vochtige heideterreinen



Gevarieerd en structuurrijk heidelandschap met veel reliëf (foto: Herman van Steenwijk).

in gedreven, waar ze vooral Pijpenstrootje aten. Het vee werd bijna altijd gehoed, in kleine groepjes. Schaapskudden liepen in de zomer overdag altijd buiten, in de winter verschilde de situatie van kudde tot kudde. Kuddes graasden behalve op de heides vooral ook in de wegbermen, bossen ('s winters) en na de oogst in gras- en akkerlanden (stoppels). Per dag liep een kudde 5-12 km, afhankelijk van seizoen en weersomstandigheden (Burny 1999).

Omstreeks 1900 zagen grote delen van de heide er dan ook anders uit dan het romantische beeld dat velen er tegenwoordig van hebben. Plaggen, maaïen, branden en begrazen werden kleinschalig maar zeer intensief uitgevoerd. Zeker binnen een straal van enkele kilometers van de woonkernen kwam over zeer grote oppervlakten enkel Struikhei van 10-15 cm hoog voor, zonder opslag van bomen of struiken. Dit successiestadium werd door maaïen en branden in stand gehouden, omdat het het best geschikt was als voedsel voor koeien en schapen (Burny 1999). Bovendien leverde het de meeste honing op. Deze jonge heide werd kleinschalig afgewisseld met open zand, Pijpenstrootje en kruiden. Mos- en strooisellagen waren slecht ontwikkeld (De Molenaar 1995). Latere successiestadia, met oudere heideplanten (tot 80 cm hoog) en verspreide opslag, waren eventueel alleen op de centrale delen van grote heideterreinen aanwezig, waar de menselijke invloed veel kleiner was. Hier kwam vermoedelijk een relatief divers dierenleven voor, dat in feite alleen kon bestaan omdat heideterreinen zo groot waren. In het begin van de 20^e eeuw nam het gebruik van de heide snel af, door de introductie van kunstmest, kolen en prikkeldraad. Aanvankelijk betekende dit een periode van vegetatieherstel en veel dieren wisten hiervan te profiteren. Dat gold echter niet voor bijvoorbeeld de Goudplevier *Pluvialis apricaria*, een soort die afhankelijk was van grote oppervlaktes met korte vegetatie, die in deze periode uit Nederland verdween. Gaandeweg vond een veroudering en nivellering van de vegetatie, vergrassing en verbossing plaats. Deze processen worden de laatste decennia versneld door atmosferische depositie. Op het moment is er minder dan 42.000 ha heide over, waarvan meer dan 8.000 hectare deels bebost is (Diemont 1996).

2.2 Karakteristieke diersoorten

Alle begroeiingstypen in het heidelandschap worden gekenmerkt door relatief voedselarme en zure bodems. Specifiek voor stuifzanden, en in mindere mate droge heides, kunnen daar de volgende eigenschappen aan worden toegevoegd:

- Extreem microklimaat: temperaturen kunnen extreme waarden bereiken (tot 60 graden Celcius op zuidhellingen met open zand) en de ruimtelijke en temporele variatie is groot door verschillen in vegetatiebedekking, vegetatiesamenstelling en expositie. De hoeveelheid zonlicht is groot.
- Extreme voedselarmoede. In de eerste successiestadia van stuifzand naar heide is geen humuslaag aanwezig, in latere stadia wordt deze langzaam opgebouwd.
- Extreme droogte. De bovenste laag van de bodem is niet in staat water vast te houden; regenwater spoelt af of zakt snel weg in de bodem.
- Grote beweeglijkheid van het substraat. Onder invloed van wind en neerslag is er sprake van een grote dynamiek.

Een belangrijke eigenschap van natte heides en vennen is dat er grote schommelingen optreden in de waterstand, zowel tussen jaren als tussen seizoenen.

Weinig dieren zijn in staat om in dergelijke extreme en dynamische milieus hun levenscyclus te voltooien en het heidelandschap herbergt dan ook een arme, maar zeer karakteristieke fauna (Van de Bund 1986). In deze paragraaf worden soorten genoemd die karakteristiek zijn voor de betreffende ecotopen wanneer die “in een goede staat” zijn. Vooral bij soorten die op microschaal (bv. loopkevers) actief zijn, maar ook bij een groot aantal soorten die op mesoschaal leven (veel dagvlinders en sprinkhanen), is er een duidelijke binding met een ecotoop; vaak voltooien zij hun hele levenscyclus binnen één ecotoop. Echter, een deel van deze soorten komt ook voor in, of is juist afhankelijk van, overgangen tussen verschillende ecotopen. Daar komt bij dat een indeling in ecotopen, zoals onderhavige, per definitie kunstmatig is



Nachtswaluw, karakteristieke soort van droge heide en bosranden (foto: Harvey van Diek).



Kommavlinder, karakteristieke soort van stuifzanden en droge heide (foto: Frits Bink).

en onvoldoende tegemoet komt aan de differentiatie die er in werkelijkheid is. Ter illustratie: een onderscheid in de ecosystemen 'zwakgebufferde wateren en hun oevers' en 'natte heide' is arbitrair, omdat natte heide vaak op de oevers van zwakgebufferde vennen voorkomt (wij hebben de betreffende soorten in dat geval alleen bij 'natte heide' opgenomen). Droge en natte heide komen vaak op kleine schaal door elkaar voor, als gevolg van kleine verschillen in hoogte. Soorten die op macroschaal actief zijn (b.v. vogels, zoogdieren) maken meestal gebruik van meerdere landschappen en zijn als zodanig dan ook niet bij één ecotoop in te delen.

Er zijn geen kwantitatieve criteria gehanteerd om systeemkarakteristieke soorten te selecteren. De indeling is gebaseerd op best professional judgement (enquêtes en interviews met faunadeskundigen) en een beperkte hoeveelheid literatuur. Hierdoor worden zowel soorten genoemd die beperkt zijn tot een bepaald ecotoop, als soorten die weliswaar hun optimum in het betreffende ecotoop bereiken, maar ook in andere ecotopen of landschappen voorkomen. Eurytope soorten en storingssoorten zijn buiten beschouwing gelaten, in Nederland verdwenen soorten zijn wel opgenomen. Het moge echter duidelijk zijn dat elke indeling van karakteristieke soorten hierdoor voor discussie vatbaar is.

Van slechts een beperkt aantal taxonomische groepen worden de karakteristieke soorten genoemd. Daardoor blijven veel diergroepen onbelicht, terwijl die wel een belangrijke plaats in het heidelandschap innemen (bv. *Hymenoptera*). Deze komen in de literatuuroverzichten wel aan bod.

2.2.1 Droge heide

Broedvogels: Boomleeuwerik, Boompieper, Boomvalk, Draaihals, Geelgors, Goudplevier, Graspieper, Grauwe klauwier, Griel, Klapekster, Kneu, Korhoen, Nachtzwaluw, Paapje, Patrijs, Roodborsttapuit, Tapuit, Wulp

Reptielen: Levendbarende hagedis, Adder, Zandhagedis, Gladde slang, Hazelworm

Amfibieën: Rugstreeppad, Knoflookpad

Sprinkhanen: Knosprietje, Blauwvleugelsprinkhaan, Schavertje, Snortikker, Heidesabelsprinkhaan, Zoemertje, Ratelaar, Veldkrekkel, Kleine wrattenbijter, Wrattenbijter, Zadelsprinkhaan, Bosdoorntje, Klappersprinkhaan, Steppesprinkhaan

Dagvlinders: Aardbeivlinder, Kommavlinder, Groot dikkopje, Groentje, Kleine vuurvlinder, Bruine vuurvlinder, Heideblauwtje, Vals heideblauwtje, Boomblauwtje, Grote parelmoervlinder, Duinparelmoervlinder, Heivlinder, Hooibeestje, Argusvlinder

Loopkevers: *Pterostichus diligens*, *Carabus arvensis*, *Amara equestris*, *Carabus nitens*, *Bembidion nigricorne*, *Miscodera arctica*, *Cymindis vaporariorum*, *Agonum versutum*, *Olistophus rotundatus*, *Pterostichus lepidus*, *Bradycellus ruficollis*, *Carabus cancellatus*, *Notiophilus aesthuans*, *Trichocellus cognatus*, *Harpalus latus*, *Harpalus solitaris*, *Cicindela campestris*, *Amara infima*, *Cymindis macularis*, *Notiophilus germinyi*, *Harpalus neglectus*, *Cicindela sylvatica*

2.2.2 Stuifzanden

Broedvogels: Duinpieper, Griel, Tapuit, Boomleeuwerik, Nachtzwaluw

Herpetofauna: Zandhagedis, Gladde Slang, Levendbarende Hagedis, Rugstreeppad, Knoflookpad

Sprinkhanen: Blauwvleugelsprinkhaan, Veldkrekkel, Knosprietje

Dagvlinders: Kleine heivlinder, Kommavlinder, Heivlinder

Loopkevers: *Amara infima*, *Cymindis macularis* en *Harpalus neglectus*. *Amara praetermissa*, *Amara quenseli*, *Bembidion nigricorne*, *Broscus cephalotes*, *Calathus ambiguus*, *Cicendela hybrida*, *Cicendela sylvatica*, *Cymindis humeralis*, *Harpalus anxius*, *Harpalus modestus*, *Harpalus serripes*, *Harpalus servus*, *Harpalus smaragdinus*, *Harpalus solitaris*, *Leistus spinibarbis*, *Masoreus wetterhallii*, *Microlestes minutulus*, *Miscodera arctica*, *Nebria salina*, *Notiophilus germinyi* en *Olisthopus rotundatus*.

2.2.3 Natte heide

Broedvogels: Boomleeuwerik, Boompieper, Boomvalk, Geelgors, Gele kwikstaart, Graspieper, Grauwe klauwier, Grutto, Kempphaan, Goudplevier, Kievit, Klapekster, Kneu, Korhoen, Kwartel, Nachtzwaluw, Paapje, Patrijs, Roodborsttapuit, Tapuit, Tureluur, Wulp

Reptielen: Levendbarende hagedis, Adder, Ringslang, Gladde slang

Amfibieën: Heikikker, Rugstreeppad

Sprinkhanen: Heidesabelsprinkhaan, Negertje, Wekkertje, Krasser, Gewoon spitskopje, Moerassprinkhaan, Gewoon doorntje

Dagvlinders: Groot dikkopje, Groentje, Boomblauwtje, Heideblauwtje, Gentiaanblauwtje, Veenbesblauwtje, Veenbesparelmoervlinder, Veenhooibeestje

Loopkevers: *Acupalpis dubius*, *Agonum ericeti*, *A. sexpunctatum*, *A. versutum*, *Pterostichus diligens*, *P. minor* en *P. rhaeticus*

Libellen: Beekoeverlibel, Hoogveenglanslibel, Tengere grasjuffer

2.2.4 Zwakgebufferde wateren en hun oevers

Broedvogels: Dodaars, Gele kwikstaart, Geoorde fuut, Grutto, Kempphaan, Kievit, Tureluur, Watersnip, Wintertaling, Zwarte stern

Indien riet- of wilgenbegroeiing langs oevers aanwezig: Blauwborst, Bruine kiekendief, Grote karekiet, Porseleinhoen, Roerdomp, Snor, Waterral, Woudaapje

Reptielen: Levendbarende hagedis, Adder, Ringslang

Amfibieën: Heikikker, Vinpootsalamander, Kamsalamander, Knoflookpad, Boomkikker, Poelkikker, Rugstreeppad

Sprinkhanen: Gewoon spitskopje, Moerassprinkhaan

Dagvlinders: Veenhooibeestje, Groot dikkopje, Veenbesblauwtje, Veenbesparelmoervlinder

Loopkevers: *Acupalpis dubius*, *Agonum ericeti*, *A. marginatum*, *A. sexpunctatum*, *A. versutum*, *Bembidion argenteolum*, *Dyschirius thoracicus*, *Pterostichus diligens*, *P. minor* en *P. rhaeticus*

Libellen: Speerwaterjuffer, Tengere Pantserjuffer, Tangpantserjuffer, Vuurjuffer, Azuurwaterjuffer, Maanwaterjuffer, Bruine winterjuffer, Smaragdlibel, Noordse witsnuitlibel, Venwitsnuitlibel, Sierlijke witsnuitlibel, Oostelijke witsnuitlibel, Zwervende pantserjuffer, Koraaljuffer, Dwergjuffer, Venglazenmaker, Noordse glazenmaker, Gevlekte glanslibel.

Watermacrofauna: *Bidessus unistriatus*, *Chaoborus crystallinus*, *Enochrus affinis*, *Hydroporus erythrocephalus*, *Telmatopelopia nemorum*, *Zalutschia humphrisiae*, *Hygrotus novemlineatus*

Karakteristieke kokerjuffers zijn: *Molanna albicans*, *Agrypnia obsoleta*, *Oligostomis reticulata* en (maar wellicht niet meer in Nederland voorkomend) *Molannodes tinctus* en *Holocentropus insignis*. Karakteristieke waterwantsen zijn: *Cymatia bonsdorfii*, *Glaenocoris propinqua*, *Notonecta obliqua*, *Notonecta reuteri*, *Sigara semistriata*, *Sigara scotti* en *Hesperocoris castanea*.

2.2.5 Natte schraalgraslanden

Broedvogels: Gele kwikstaart, Graspieper, Grauwe gors, Grutto, Kemphaan, Krakeend, Kwartel, Kwartelkoning, Patrijs, Slobeend, Tureluur, Veldleeuwerik, Velduil, Watersnip, Wulp, Zomertaling, Zwarte stern

Indien ruigtes en struwelen aanwezig: Blauwborst, Bruine kiekendief, Grasmus, Grauwe klauwier, Kneu, Nachtegaal, Paapje, Rietzanger, Roodborsttapuit, Snor, Sprinkhaanzanger

Reptielen: Levenbarende hagedis, Adder, Ringslang

Amfibieën: Heikikker, Poelkikker, Boomkikker, Rugstreeppad

Sprinkhanen: Moerassprinkhaan, Gewoon spitskopje, Wekkertje, Negertje, Zompsprinkhaan, Kustsprinkhaan, Gewoon doorntje, Gouden sprinkhaan

Dagvlinders: Aardbeivlinder, Bruine vuurvinder, Gentiaanblauwtje, Grote parelmoervlinder, Zilveren maan, Heideblauwtje, Groot dikkopje, Bruin zandoogje, Koevinkje, Grote vuurvinder, Klein geaderd witje, Orantjetipje, Icarusblauwtje, Hooibeestje, Oranje zandoogje, Kleine vuurvinder



Zilveren Maan, karakteristieke soort van natte schraalgraslanden (foto: Marijn Nijssen).

2.3 Overeenkomsten in levenscycluskenmerken van karakteristieke soorten

In deze paragraaf wordt ingegaan op de vraag of er een relatie te leggen is tussen aspecten uit de levenscyclus en de mate waarin een diersoort bedreigd is. Van vier ongewervelde diergroepen zijn per soort een aantal levenscycluskenmerken en habitatseisen op een rijtje gezet, met daarnaast wat de status is in Nederland. Hierbij is gebruik gemaakt van de volgende bronnen per diergroep: sprinkhanen: Kleukers *et al* 1997, dagvlinders: Bink 1992, loopkevers: Turin 2000 en libellen: Geijskes & Van Tol 1983. De soorten die zijn geselecteerd bestaan uit de soorten die zijn opgevoerd als zijnde 'voorkomend op de heide' door deskundigen (zie enquêtes in de Bijlagen).

Zowel zeldzame als algemene soorten zijn opgenomen in de tabellen.

Bij het lezen van het onderstaande dient er rekening mee te worden gehouden dat er wordt gespeurd naar *patronen*, geldend voor soorten binnen één diergroep. Vaak zijn er bottlenecks die zeer soortspecifiek zijn, deze worden in dit stuk dus buiten beschouwing gelaten. Verder dient gerealiseerd te worden dat het onderstaande gebaseerd is op de autecologische kennis die *aanwezig* is. Er is echter nog veel onbekend, en daardoor blijven bottlenecks die op deze onbekende aspecten aangrijpen onbelicht.

2.3.1 Sprinkhanen

Bij het op een rij zetten van de levenscycluskenmerken van sprinkhanen in droge terreinen, is er een duidelijk patroon te ontdekken tussen levenscyclusaspecten enerzijds, en de status van de betreffende soorten anderzijds.

- In de afgelopen decennia zijn met name de soorten met een lange ontwikkelingstijd van eieren en nimfen afgenomen (m.u.v. de Veldkrekkel). Het is niet verwonderlijk dat juist deze soorten het in deze tijd moeilijk hebben. Met de huidige stand van zaken is de kans op verstoring (bijv. vertrapping door vee) of snelle veranderingen van het habitat (bijv. dichtgroeien door versnelde successie) groter naarmate de ontwikkeling langer duurt.
 - Eieren van zeldzame of afgenomen soorten hebben meerdere jaren nodig om zich te ontwikkelen. Door vergrassing is het microklimaat zodanig veranderd (koeler, vochtiger, minder extremen) dat de eieren van soorten met een lange ontwikkelingstijd niet voldoende tijd hebben om zich te kunnen ontwikkelen. Daarnaast zijn de eieren van bedreigde soorten langere tijd kwetsbaar voor abiotische (bijv. verdroging) en biotische (bijv. predatie) stressoren (ten opzichte van algemene soorten).
 - De nimfen van afgenomen soorten doorlopen meer stadia dan die van algemene soorten. Een dier is over het algemeen kwetsbaar tijdens vervellingen, dit betekent mogelijk dat ook in dit opzicht afnemende soorten vaker kwetsbaar zijn voor stressoren.
 - De imago's van bedreigde soorten verschijnen over het algemeen later in het jaar (eind juni-eind juli) dan algemene soorten (eind mei-midden juni), en verdwijnen weer vroeger (eind september-half november vs. begin oktober-eind november). Dit betekent dat de bedreigde soorten minder tijd als adult doorbrengen, en dus minder speling in de tijd hebben om zich te kunnen voortplanten. Het is niet duidelijk of en in hoeverre dit een rol speelt.
- Het zijn ook vooral de grote soorten die zijn afgenomen. Dit hangt samen met de lange ontwikkelingstijd die de sprinkhanen doormaken. Er is een reden waarom 'karakteristieke heidesoorten', dus soorten die het goed doen onder schrale omstandigheden, er voordeel van hebben om groot te zijn. In een review over herbivorie in relatie tot voedselkwaliteit meldt Mattson (1980) dat lage stikstofconcentraties in planten meestal samengaan met een laag vocht-, hoog vezel en hoog allochemicaliëngehalte. Het is onder deze condities voordelig om een grote lichaamsgrootte te hebben, omdat de efficiëntie van het voortbewegen en het uithoudingsvermogen positief is gerelateerd met de lichaamsgrootte, waardoor het mogelijk is om meer en op grotere schaal te foerageren. Een lagere

oppervlaktevolume ratio is energetisch ook voordelig, waardoor deze grotere dieren minder energie per hoeveelheid geconsumeerd voer nodig hebben. Grotere soorten hebben over het algemeen een uitgebreid spijsverteringssysteem, zijn sterk afhankelijk van micro-organismen en zijn (zoals hierboven vermeld) minder afhankelijk van de voedselkwaliteit van planten. Kleine soorten eten meestal selectief van rijke vegetatie (Mattson 1980). Nu met de verhoogde stikstofdepositie de voedingswaarde van planten vaak verhoogd is, hoeft er ook minder efficiënt met de voedingsstoffen omgegaan te worden. Kleinere soorten kunnen daarom profiteren van deze omstandigheden. Het is echter niet waarschijnlijk dat concurrentie om voedsel een rol speelt voor sprinkhanen.

- Wat verder opvalt is dat de algemene soorten die op de heide voorkomen herbivoor zijn, terwijl de meeste afgenomen soorten daarnaast dierlijk voedsel eten. Dit zou een aanwijzing kunnen zijn dat het aanbod of de kwaliteit van prooiën in de afgelopen decennia zodanig is afgenomen dat de carnivore sprinkhanen hier last van ondervinden.
- Er is geen patroon te ontdekken wat betreft de dispersiecapaciteit van de soorten, of eisen ten aanzien van de eiafzetplaats. Toch wordt de afname van open zand wel als een bottleneck voor de eieren van sprinkhanen gezien. De eisen aan de eiafzetplaatsen zoals die in de tabel staan zijn eigenlijk te globaal (eisen t.a.v. vocht en temperatuur staan er niet) om bottlenecks uit te sluiten.

In tegenstelling tot de sprinkhanen van de droge heide, is er bij sprinkhaansoorten van de natte heide geen duidelijke relatie te ontdekken tussen levenscyclusaspecten enerzijds en de status van de betreffende soorten anderzijds. Dit kan betekenen dat er andere factoren zijn (die niet in de tabel zijn opgenomen) die een rol spelen bij de verdwijning van sprinkhanen. Zo zijn sommige soorten sterk afhankelijk van vocht. Juist voor de soorten die het sterkst zijn afgenomen, de Zompsprinkhaan en de Moerassprinkhaan, vormt verdroging hoogst waarschijnlijk de belangrijkste bottleneck.

2.3.2 Dagvlinders

Van Swaay (1990) heeft een overzicht gemaakt waarin vlinders zijn ingedeeld in categorieën die elk een bepaalde trend vertonen in verspreiding en abundantie in de afgelopen eeuw. Bijna de helft van het aantal onderzochte soorten is afgenomen. Van de soorten die vanaf 1900 zijn afgenomen komt dit voornamelijk door de achteruitgang van het heideareaal en schrale graslanden (oppervlak vermindering en fragmentatie). De inzinking van soorten vanaf 1950 wordt geweten aan habitat destructie en wanbeheer. Van Swaay vindt het opvallend dat de soorten die het slecht doen, overwinteren als larven en maar één generatie per jaar voortbrengen. Soorten die toenemen overwinteren nooit als larve, en hebben (m.u.v. citroenvlinder) meerdere generaties per jaar (Van Swaay 1990). De relatie met overwintering valt echter niet op te maken uit het onderstaande overzicht: zowel algemene als afgenomen 'heidesoorten' overwinteren als ei of rups. Ook de relatie tot het aantal generaties per jaar is niet duidelijk uit het onderstaande overzicht: zowel de algemene als de afgenomen 'heidesoorten' hebben meestal één generatie per jaar. Wel zijn bij de algemene soorten vaker meerdere generaties mogelijk per jaar.

Aspecten die opvallen zijn:

- Afgenomen soorten zijn over het algemeen afhankelijk van een specifieke waardplant, terwijl algemene soorten hierin vaak minder selectief zijn.
- Evenals voor de sprinkhanen is geconstateerd, is de adulte periode van afgenomen soorten korter (2.4 ± 0.6 maanden) dan die van algemene soorten (gem. 3.5 ± 1.4 mnd.). Over het algemeen zijn vlinders met een langere vliegperiode beter in staat zich aan veranderende omstandigheden aan te passen. Het is mogelijk dat de vliegperiode van (sommige) algemene soorten pas in de laatste decennia is verlengd. Zo is in Engeland vanaf het begin van de 70-er jaren bij het Oranje zandoogje een toename van de vliegperiode geconstateerd. Dit is waarschijnlijk een gevolg van de spreiding van de periode dat vlinders uitvliegen. Factoren die hiervan op invloed kunnen zijn geweest, zijn bijv. klimaat en een toename van atmosferische depositie van vervuilende stoffen (Pollard & Yates

1993). Mogelijk zijn de afgenomen vlindersoorten (nog) niet in staat in te spelen op de veranderende condities.

- De afgenomen soorten komen voornamelijk voor in schrale delen, langs bosranden en in vochtige delen. De algemene soorten ook, maar een groot deel komt daarnaast algemeen in graslanden voor.
- Er is een vage trend te zien dat afgenomen soorten specifiekere eisen stellen aan hun overwinteringshabitat dan algemene soorten. Van de afgenomen soorten overwintert 30% op een specifieke plaats (waardplant, mierennest), 50% in strooisel, en 20% in graspollen. De overwinteringsplaats van algemene vlindersoorten bestaat voor 69% uit gras (pol of blad), en 31% in strooisel.
- Er is geen (duidelijke) relatie te zien met overwinteringsstadium, voedsel van de vlinder, groeisnelheid en groeiperiode van de rups.

2.3.3 Loopkevers

Onder de loopkevers is het moeilijk een patroon te ontdekken in levenscyclusaspecten enerzijds en de status van de soort anderzijds. Het zijn vooral de soorten die in droge terreinen voorkomen, die zijn afgenomen. Onder deze soorten varieert de voortplanting over het hele jaar, en zowel larven als adulten overwinteren. De enige eigenschap waarin onderscheid te maken valt tussen afgenomen en algemene soorten, is de vliegcapaciteit. Alle stabiele of toenemende soorten hebben vleugels en kunnen vliegen. Afnemende soorten hebben soms wel vleugels, maar kunnen niet goed vliegen. Dit zou kunnen betekenen dat de achteruitgang van soorten (deels) te wijten is aan het onvermogen zich naar gunstiger gebieden te verplaatsen. Een gebrekkige dispersiecapaciteit is echter zeker niet allesbepalend voor het succes van soorten; er zitten ook goede lopers onder de afgenomen soorten. In een review van Maelfait *et al.* (1994) werd ook geen relatie gevonden tussen de afname van soorten en hun dispersiecapaciteit; bedreigde soorten zijn over het algemeen stenotoop, en hieronder zitten zowel goede als slechte verbreiders.



Larve van Groene Zandloopkever in holletje (foto: Frits Bink).

Welke factoren kunnen dan invloed hebben op het succes van een soort? Uit de literatuur is bekend dat voedsel een rol kan spelen in de overleving van loopkeverlarven. Ook andere biotische factoren (competitie, predatoren, parasieten) kunnen invloed hebben op het aantal individuen van een populatie. Volgens Thiele (1977) hebben deze factoren echter minder invloed op het voorkomen van soorten dan abiotische factoren, met name het microklimaat. De belangrijkste factoren die het jaarlijkse ritme van loopkevers beïnvloeden, zijn licht en temperatuur. De

ontwikkelingsduur van loopkevers is sterk afhankelijk van de temperatuur. Opvallend is dat de sterkte van de temperatuursafhankelijkheid van de larve kan verschillen per stadium (Thiele 1977). Het is waarschijnlijk dat de belangrijkste bottlenecks voor loopkevers in relatie tot ver-factoren optreden tijdens de larvale fase, door toedoen van veranderingen in het microklimaat. Er is van de meeste soorten echter weinig bekend over deze fase: hoe lang duurt zijn ontwikkeling, welke eisen stelt de larve aan zijn biotoop? Van de meeste oeversoorten is zelfs niet bekend hoe de larve eruit ziet. Dit gebrek aan autecologische kennis maakt het moeilijk te beoordelen welke exacte factoren de ondergang van zeldzame soorten veroorzaken.

2.3.4 Libellen

Onder de libellen is geen relatie te zien tussen het succes van soorten en de ontwikkelingstijd van ei of larve. Wel is, evenals bij sprinkhanen en dagvlinders is geconstateerd, de adulte periode van zeldzame soorten korter dan die van algemene soorten (vliegtijden zijn resp. 2.0 maanden vs. 3.1 maanden). Zeldzame soorten vliegen over het algemeen van half mei tot augustus, terwijl de meeste algemene soorten nog in september of oktober vliegen. Toch is het opvallend dat soorten die nog wel regelmatig voorkomen, maar zijn afgenomen in de afgelopen decennia, over het algemeen ook een lange vliegperiode hebben, en nog tot laat (september) vliegen. Dit betekent dat de afname van deze soorten zelfs niet ten dele door dit levenscycluskenmerk kan zijn gestuurd. Er zijn dus andere factoren die de aanzet zijn geweest voor de afname van libellensoorten. Behalve levenscycluskenmerken zijn soortspecifieke habitatseisen van belang. Uit de tabel blijkt dat zeldzame soorten over het algemeen scherpere eisen aan de plaats voor de eiafzet stellen dan algemene soorten. Het verdwijnen van het voorkeurs habitat door toedoen van ver-factoren lijkt dus een belangrijke bottleneck te zijn voor libellen. Aan de andere kant kunnen andere factoren ook een belangrijke rol spelen, maar deze blijven tot op heden onbelicht, omdat er weinig autecologische informatie beschikbaar is.

3 Effecten van ver-factoren en herstelmaatregelen op abiotiek: een overzicht

3.1 Effecten van ver-factoren op abiotiek

In Nederland bestaat atmosferische depositie vooral uit $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ en NO_x -verbindingen. Deze stoffen zijn voornamelijk afkomstig van o.a. elektriciteitscentrales, verkeer, industrie en veehouderij. Het is lastig om de effecten van deze stoffen te onderscheiden, omdat ze zowel verzurend als eutrofiërend kunnen werken. Verschillen in bodem- en watertype (buffercapaciteit, pH, vochtigheid) bepalen welk effect overheersend is.

3.1.1 Heides en schraallanden

Dit overzicht is opgesteld aan de hand van De Graaf et al (1994) (verzuring en vermesting), Lenders (1997) en Van der Linden et al. (1994) (verdroging).

Verzuring

Er zijn verschillende processen die kunnen leiden tot verzuring van de bodem. Atmosferische depositie van SO_x en NO_x werken direct verzurend: deze stoffen reageren in de lucht tot zwavelzuur en salpeterzuur. Ammonium depositie verzuurt de bodem indirect: NH_4^+ wordt door bacteriën omgezet in nitraat (nitrificatie), en hierbij komen H^+ ionen vrij. Deze bacteriën zijn echter gevoelig voor zuur: bij een lage pH verloopt dit proces zeer traag. Onder deze omstandigheden vormt zich dus een ophoping van ammonium. Planten vormen een tweede bron van indirecte verzuring; bij veel planten worden bij opname van ammonium onder andere H^+ ionen uitgestoten. Verdroging kan tevens tot verzuring leiden: in bodems waarin veel ijzersulfiden zijn opgeslagen, wordt bij verdroging zwavelzuur gevormd.

De mate van verzuring hangt af van de capaciteit van de bodem om H^+ ionen weg te vangen, de zgn. buffercapaciteit. In heide en schraallanden vindt de sterkste buffering plaats bij een pH tussen 9 en 6.5 (bicarbonaatbufferrange). Binnen deze range zal CaCO_3 reageren met H^+ , waarna Ca^{2+} vrij komt. HCO_3^- reageert vervolgens weer met H^+ , waarna CO_2 en H_2O ontstaan. Deze reacties verlopen zo snel, dat de pH van de bodem praktisch constant blijft. Pas wanneer het kalkgehalte onder de 0.3% komt, zal de pH afnemen. Wanneer alle CaCO_3 en MgCO_3 zijn omgezet wordt overgegaan naar een volgend buffertraject. De silicaatbufferrange ligt tussen een pH van 6.5 en 5. Deze buffering is echter nauwelijks ecologisch relevant omdat de omzetting van silicaat zeer traag verloopt. Het bufferen wordt al snel overgenomen door de volgende range: de calcium- of kationuitwisselingsbufferrange. In heischraallanden bevinden de meeste bodems zich in deze range (pH tussen 5 en 4.2). Buffering vindt dan plaats door uitwisseling van H^+ met basische kationen (Ca^{2+} , Mg^{2+}) aan een zgn. bodemadsorptiecomplex (bijv. een humus- of kleideeltje). Nadat alle basische kationen zijn vervangen, treedt amorf aluminium op als buffer. Hierbij komt aluminium in oplossing. Dit is de aluminiumbufferrange ($\text{pH} < 4,2$).

Vermesting

Het voedselrijker worden van heischrale bodems is in principe een natuurlijk proces. Door het afsterven van planten vormt zich een strooisellaag die na afbraak door bacteriën weer beschikbaar wordt voor voedselopname door planten. Hierdoor wordt

het aanbod van nutriënten voor plantengroei weer groter. De heide is dus een dynamisch systeem, waarin successie optreedt. Echter, toevoeging van vermestende stoffen van buitenaf treedt op zodanige schaal op, dat successie onnatuurlijk snel verloopt.

Stikstof is gewoonlijk groeilimiterend voor heidevegetaties. Depositie van stikstofhoudende stoffen leidt tot een toename van de nitrificatiesnelheid, waardoor meer voedsel beschikbaar komt voor planten. Hierbij komen H^+ -ionen vrij, wat weer kan leiden tot verzuring (zie boven). Indien de bodem verzuurd is of raakt, zal het nitrificatieproces zeer traag verlopen, wat een ophoping van ammonium tot gevolg heeft. Een verhoogd ammoniumgehalte in de bodem verstoort de mineralenbalans in planten. De plant zal relatief meer ammonium opnemen, doordat de verhouding van ammonium t.o.v. magnesium en kalium in de bodem hoog is. Bij opname van ammonium stoten planten zuurionen (H^+) en voedingsstoffen (K^+ , Ca^{2+} of Mg^{2+}) uit, wat resulteert in verdergaande verzuring en een tekort aan voedingsstoffen in de plant. Verzuring van de bodem remt dus het eutrofiëringsproces. Effecten van eutrofiëring zullen verzuringseffecten echter overheersen als de buffercapaciteit van de bodem voldoende groot is, of als de vegetatie van oorsprong zuurtolerant is.

Verdroging

Er is sprake van verdroging van een systeem als de grondwaterstand verlaagd is, zowel als gevolg van vochttekort als van mineralisatie en veranderingen in de invloed van kwel en neerslag. Verdroging is een gevolg van directe activiteiten van de mens, zoals de grondwateronttrekking t.b.v. drinkwatervoorziening, industrie en landbouw. In heidegebieden is verdroging veelal tot stand gekomen nadat in of langs de heide sloten en greppels zijn gegraven voor ontwatering t.b.v. bebossings- of landbouwontginningen en ruilverkavelingsprojecten. In Nederland is verdroging van vochtige en natte heide een groot probleem; meer dan de helft is matig tot sterk verdroogd, terwijl onder voedselarme condities zelfs meer dan driekwart verdroogd is.

Bij een verlaging van het vochtgehalte zal de hoeveelheid lucht in de bodem toenemen, waardoor anaërobe processen overgenomen worden door aërobe processen. Bovendien warmen bodems sneller op als ze verdroogd zijn. Onder deze omstandigheden neemt de mineralisatie van organisch materiaal toe, wat uiteindelijk resulteert in eutrofiëring. De dominante stikstofvorm, ammonium, wordt onder deze omstandigheden omgezet in nitraat.

Een droge bodem heeft meer capaciteit om regenwater op te nemen. Hierdoor verandert de samenstelling van het water in de bodem, omdat regenwater een lager ionengehalte en een lagere pH heeft dan grondwater. In hoeverre de pH zal verlagen hangt af van de buffercapaciteit van de bodem. Infiltratie van regenwater leidt bovendien tot verrijking met stikstof en fosfor.

In natte heidegebieden, waar kalkarme, door regen gevoede minerale bodems voorkomen, zal verdroging zich voornamelijk beperken tot een verlaging van de waterbeschikbaarheid voor de vegetatie (zie 3.1.1). Voor niet-zure minerale bodems zal echter het wegvallen van gebufferd grondwater verzuring (door de invloed van regenwater) en eutrofiëring (door een toename van de mineralisatie) tot gevolg hebben (Van der Linden et al. 1996). Het droogvallen van natte bodems kan tevens via een andere weg tot verzuring leiden. Onder aërobe omstandigheden zullen de in de bodem opgeslagen (ijzer)sulfiden worden omgezet in zwavelzuur (zie 'Verzuring').

3.1.2 Vennen en zwakgebufferde wateren

Dit overzicht is opgesteld aan de hand van Bellemakers et al. (1993), Brouwer et al. (1996) (verzuring en vermesting) en Lenders et al. (1997) (verdroging).

Zoals al eerder is aangegeven, worden verzuring en vermesting door overeenkomstige stoffen aangestuurd. Het is afhankelijk van de buffercapaciteit en de oorspronkelijke toestand (voedselrijkdom en zuurtegraad) van het aquatisch systeem welk effect zal overheersen. Heidevennen zijn van nature zwak tot zeer zwak

gebufferd. In Nederland zijn de meeste vennen verzuurd en/of geëutrofiëerd. Vennen en zwakgebufferde wateren die grotendeels gevoed worden door regenwater, worden voornamelijk aangetast door atmosferische depositie en directe inspoeling van landbouwmeststoffen.

Verzuring

Verzuring kan direct als gevolg van depositie van stikstof- en zwavelverbindingen ontstaan, of indirect door toestroming van door regen beïnvloed grondwater. Tevens kan na verdroging verzuring optreden, op twee manieren: ten eerste doordat bufferende kwelstromen wegvallen. Ten tweede zullen, doordat er nu aërobe condities heersen, opgeslagen ijzersulfiden oxideren tot zwavelzuur (zie onder).

Na depositie van ammoniumsulfaat worden twee fasen doorlopen. In eerste instantie vinden soortverschuivingen plaats. Verder neemt de primaire productie toe als gevolg van het opheffen van de koolstoflimitatie (de gevormde H^+ wordt met HCO_3^- omgezet in CO_2 en H_2O). In zeer zwak gebufferde wateren treedt een volgende fase in, waarbij primaire productie juist weer afneemt (door de afwezigheid van HCO_3^-). Het aquatisch systeem wordt weer oligotroof door koolstoflimitatie, een afname in de mineralisatie (door een lage pH en de afwezigheid van HCO_3^-) en de binding van fosfaat aan aluminium of organisch materiaal. Door de lage pH wordt de nitrificatie sterk geremd. De hoge ammoniumconcentratie leidt tot de verdwijning van wortelende planten (zie 3.1.2). Zowel deze verdwijning als de ophoping van organisch materiaal (door de drastische afname in afbraak) maken dat het sediment anaëroob wordt. Uiteindelijk is het van oorsprong (zeer) zwak gebufferde water geheel verzuurd, koolstof gelimiteerd en anaëroob. Er is een helder ven ontstaan met daarin een ophoping van organisch materiaal en een hoog gehalte aan ammonium.

Na depositie in de waterlaag wordt ammonium opgenomen door planten of omgezet in nitraat door micro-organismen. Bij beide processen komen protonen vrij, waardoor water en bodem verzuurd raken. Het nitrificatieproces verloopt echter zeer traag indien de pH van het water gedaald is onder 4.5. De meeste van oorsprong zwakgebufferde wateren zijn tegenwoordig zodanig verzuurd, dat nitrificatie nauwelijks een rol speelt. Dit heeft een ophoping van ammonium tot gevolg, en daardoor stijgt de ammonium/nitraat ratio.

Omgekeerd kan protonconsumptie optreden: bij opname van nitraat door planten wordt tevens H^+ geconsumeerd. Daarnaast vindt onder anaërobe omstandigheden denitrificatie plaats (omzetting van nitraat in gasvormig stikstof, waarbij H^+ geconsumeerd wordt). Op deze manier kan onder bepaalde omstandigheden (afhankelijk van pH, hoeveelheid organisch materiaal en waterstand) herstel van de pH optreden. In de meeste (zeer) zwakgebufferde wateren waar nog een isoëtidenvvegetatie aanwezig is zijn sedimenten echter aëroob en weinig organisch, waardoor denitrificatie nauwelijks optreedt.

Ook zwavelhoudende stoffen kunnen worden omgezet, waarbij zuurionen geproduceerd of juist geconsumeerd worden. Na diffundering naar het sediment wordt sulfaat door bacteriën gereduceerd tot sulfide, waarbij H^+ -ionen geconsumeerd worden. Hiervoor moeten dan anaërobe, alkalische condities heersen, en er moet voldoende organisch materiaal beschikbaar zijn. (Dit proces treedt echter pas op als de redoxpotentiaal van het sediment zeer laag is; bij de afbraak van organisch materiaal worden eerst nitraat en geoxideerd ijzer als elektron-acceptor gebruikt.) Sulfide wordt grotendeels gebonden aan ijzer en aluminium, en hoopt zich op in de bodem. Bij het eventueel droogvallen van een ven zal de reactie weer omkeren: sulfide oxideert tot zwavelzuur, en er komen weer H^+ -ionen vrij. Dit proces kan leiden tot een plotselinge sterke verzuring. Er wordt sulfaat gevormd en aluminium komt weer vrij in oplossing.

Indien depositie van zwavel- of stikstofhoudende stoffen zodanig is dat de buffercapaciteit onvoldoende is, dan zal in eerste instantie verzuring optreden als gevolg van ammonium opname door planten en van omzetting van ammonium door nitrificatie. De mate van verzuring is afhankelijk van het sediment. In minerale en

oxidatieve sedimenten zullen sulfaat- en nitraatreductie nauwelijks plaats vinden, waardoor deze systemen snel zullen verzuren. Zuurconsumptie vindt wel plaats in reductieve sedimenten. Het nadeel voor deze wateren is dat er hierbij toxische sulfideverbindingen ontstaan en dat bij verlaging van de waterstand een sterke pH daling kan plaats vinden.

Samenvattend kan gesteld worden dat zuurproductie plaats vindt onder aërobe omstandigheden (nitrificatie en sulfideoxidatie), of bij opname van NH_4^+ door planten. Zuurconsumptie treedt op bij anaërobe, organische sedimenten (denitrificatie en sulfaatreductie), of bij nitraatopname door planten.

Depositie van zwavel- en stikstofverbindingen leidt tot een verlaging van de pH en een verhoging van sulfaat en aluminium concentraties. Door verzuring van het oppervlaktewater worden afbraakprocessen geremd, waardoor organische, nutriëntrijke sliblagen ontstaan.

Vermesting

Stoffen die vermestend kunnen werken zijn nitraat, fosfaat en sulfaat.

Fosfaat dat uit landbouwgebieden uitspoelt is voor alsnog geen groot probleem voor natte natuurgebieden, omdat het relatief sterk in de bodem gebonden wordt. Op langere termijn zijn echter wel problemen te verwachten als er verzadiging optreedt en het fosfaat langzaam de kwetsbare gebieden bereikt. Soms is er echter een directe aanvoer van fosfaat doordat het gebied in contact staat met water van buitenaf. In dit geval treedt er direct externe eutrofiëring op.

Nitraat is mobieler dan fosfaat, maar kan onder natte, anaërobe omstandigheden en voldoende buffering gedenitrificeerd worden. In veel gevallen wordt er echter niet voldoende gecompenseerd, of er vindt helemaal geen denitrificatie plaats, waardoor er een nitraatoverschot ontstaat.

Bij sulfaatreductie wordt het toxische sulfide gevormd. Sulfide heeft een sterke affiniteit met ijzer, waardoor sulfide en ijzerfosfaten omgezet worden in FeS_x en fosfaat. Aanvoer van met sulfaat verontreinigd water zal dus meestal leiden tot eutrofiëring met fosfaat (ongeacht of het aangevoerde water fosfaat bevat of niet) (Lamers et al., in press).

Bij de afbraak van organisch materiaal ontstaan organische moleculen (humus).

Onder anaërobe omstandigheden zal de verdere afbraak van deze deeltjes worden bepaald door de hoeveelheid aanwezige nitraat en sulfaat. Indien er een overmaat is van deze stoffen zal de afbraak ongelimiteerd plaats vinden en er treedt interne eutrofiëring op. De afbraaksnelheid wordt echter ook bepaald door de pH binnen de organische deeltjes. Bij decompositie komen organische zuren vrij, die de afbraak remmen. Indien er echter voldoende bufferende stoffen aanwezig zijn vindt afbraak ongeremd plaats, en zorgt voor een snelle mobilisatie van voedingsstoffen. Een toename van de hardheid van het water levert dus eutrofiëring op. (Deze vorm van interne eutrofiëring treedt vooral op indien er voldoende humus aanwezig is; bij minerale bodems speelt het minder een rol.)

Lamers et al. wijzen erop dat de absolute hoeveelheid aangevoerde voedingsstoffen minder van belang kan zijn dan de verstoring die ze veroorzaken in de nutriëntenhuishouding van het grondwater. Door een toegenomen interne mobilisatie versnelt de nutriëntenkringloop. Voor een juiste beoordeling van effecten op de grondwaterkwaliteit moet naast de aard van verontreinigingen dus ook gekeken worden naar effecten op interne processen.

Indien vennen in contact staan met andere oppervlaktewateren zal meestal het water verrijkt zijn met stikstof, fosfaat en bicarbonaat. Hierdoor stijgt de biomassa productie. Door de aanwezigheid van bicarbonaat vindt een stimulatie van de afbraak van organisch materiaal plaats, waarop anaërobie van de bodem volgt. Tevens komt door een stijging van de buffercapaciteit fosfaat in oplossing: door het anaëroob worden van de bodem diffunderen ijzerfosfaten naar de waterlaag. Bicarbonaat wordt omgezet in koolzuur, wat een aantal plantensoorten aanzet tot woekeren (zie 3.1.2). Onder deze omstandigheden wordt organisch materiaal opgehoopt, maar wordt ook relatief snel afgebroken, waardoor weer nutriënten beschikbaar komen en eutrofiëring voortduurt.

Bij de inlaat van gebiedsvreemd water wordt behalve stikstof, fosfaat en bicarbonaat, ook vaak sulfaat aangevoerd. Sulfaat wordt gereduceerd tot sulfide. Sulfide reageert met ijzerfosfaten uit de bodem, waarna ijzersulfide neerslaat en fosfaat weer vrijkomt. Bij sulfaatreductie komt tevens bicarbonaat vrij, wat resulteert in een stimulatie van de mineralisatie. De aanvoer van sulfaat brengt dus, door de vorming van hoge fosfaat en bicarbonaatconcentraties, een sterke interne eutrofiëring met zich mee.

De hoeveelheid ijzer in een bodem bepaalt in belangrijke mate of er eutrofiëring op zal treden of niet. Deze stof bindt fosfaten en sulfaten (in de vorm van FeS_x), waardoor ze niet meer beschikbaar zijn als voedingsstof. Binding van sulfide heft tevens de toxische werking van deze stof op. Indien er niet voldoende ijzer beschikbaar is zullen fosfaat en sulfide resp. eutrofiërende en toxische effecten teweeg brengen.

Verdroging

Waterstandsschommelingen in heidevennen zijn in principe een natuurlijk fenomeen. Het is vaak zelfs gunstig als een plas af en toe droogvalt: nitrificatie vindt alleen onder aërobe omstandigheden plaats, dus niet in systemen die continu verzadigd zijn met water. Om ophoping van ammonium en een gebrek aan nitraat te voorkomen, is het daarom nodig dat een plas af en toe gedeeltelijk droogvalt. Tevens zou permanente vernatting in de zomer tot eutrofiëring kunnen leiden, omdat bij hogere temperaturen fosfaten vrij komen van ijzer. Toch is de algehele waterstandsaling die heden optreedt een groot probleem, omdat deze frequenter optreedt en van langere duur is dan in de natuurlijke situatie. In Nederland zijn met name voedselarme zwak zure wateren bedreigd door verdroging.

Een daling van de grondwaterstand kan tot gevolg hebben dat er een geringere kwel of een vermindering van de toevoer naar oppervlaktewateren optreedt, waardoor deze droog kan vallen. Het wegvallen van de bufferende kwelstroom kan leiden tot verzuring. Veranderingen in kwel- en inzigpatronen kunnen ook verzilting van het grondwater tot gevolg hebben.

Bij het droogvallen van de bodem zullen aërobe condities ontstaan, die leiden tot verhoogde mineralisatie van organisch materiaal. Het fosfaat dat hierbij vrijkomt wordt snel gebonden aan ijzer. Zoals hierboven (onder 'Vermesting') al beschreven is, bepaalt de hoeveelheid ijzer in een bodem in belangrijke mate of er eutrofiëring op zal treden of niet. Het wegvallen van kwel- of grondwater, dat doorgaans rijk is aan ijzer, zal de fosfaat- en sulfaatverrijking dus sterk vergroten. Het aëroob worden van de bodem na verdroging kan tevens tot verzuring leiden: gereduceerde (zwavel)verbindingen worden geoxideerd, waardoor zwavelzuur en salpeterzuur gevormd worden. Bij een lage pH zal de afbraak van organisch materiaal weer afnemen, en er zal een sliblaag ontstaan. Vooral vennen die afhankelijk zijn van toevoer van grond- of oppervlaktewater voor hun buffercapaciteit zullen verzuurd raken na verdroging.

3.2 Effecten van herstelmaatregelen op abiotiek

3.2.1 Heides en schraallanden

- **Maatregelen tegen verzuring**

Bekalking

Bekalken heeft als doel verzuring terug te dringen. Afhankelijk van het materiaal dat gebruikt wordt en de wijze van uitvoering kan bekalking positieve of negatieve effecten tot gevolg hebben. Doordat de toegevoegde stoffen de afbraaksnelheid van de humuslaag kunnen verhogen, kan bekalking tot eutrofiëring leiden.

Waterconservering

In natte heiden is waterconservering een optie voor het tegengaan van verzuring. Door het plaatsen van dammen, stuwen of kwelschermen, of het dempen van afvoersloten, kan gebufferd water vastgehouden worden.

- **Maatregelen tegen vermesting**

De heide is van oorsprong een voedselarm systeem, waarin voedingsstoffen snel uitspoelen. Plantensoorten die hier kunnen overleven, hebben zich op zo'n manier aangepast, dat ze uitspoelende nutriënten kunnen onderscheppen. Wanneer een gesloten heide is ontstaan, verandert de situatie van een verarmend systeem naar een zichzelf verrijkend systeem (De Molenaar & Bink 1994). Bij het verwijderen van de vegetatie (bijvoorbeeld door te plaggen) zal deze situatie weer omkeren.

Maaïen

Maaïen van vegetatie heeft slechts een korte termijn effect. De opname en productie van het gewas zijn tijdelijk stilgezet, maar omdat het ondergrondse deel van de vegetatie intact blijft kunnen de planten zich weer snel herstellen.

Plaggen

Bij het verwijderen van de strooisel- en humuslaag (plaggen) wordt het grootste deel van de aanwezige stikstof en fosfor afgevoerd. In dit geval zal de verrijking van het systeem weer terugdraaien naar de verarmde situatie. Herstel van vegetatie vindt in dat geval plaats door dispersie vanuit de omliggende terreinen of uit de zaadbank. Ondiep plaggen (chopperen) heeft vergelijkbare, maar minder drastische effecten. Hierbij worden minder nutriënten afgevoerd.

Begrazing

Begrazing heeft uiteenlopende effecten. De vegetatie wordt evenals bij maaïen kort gehouden, maar dit gebeurt selectief (oude, hoge struiken worden niet begraasd). Afhankelijk van de dichtheid en de soort grazers ontstaat meer variatie in de vegetatiestructuur. Bij intensieve begrazing zal de vegetatie voornamelijk bestaan uit vraat- en tredbestendige soorten. Strooiselophoping wordt tegengegaan, maar er vindt nauwelijks directe afvoer van nutriënten plaats. De strooisellaag wordt door vertrapping sterk beïnvloed. Soms verdwijnt deze laag door vertrapping, en in dit geval zal de uitspoeling wel versterkt worden. De afbraak van organisch materiaal wordt ook beïnvloed: schimmels (en de daaraan gebonden bodemarthropoden) ondervinden negatieve effecten, terwijl bacteriën voordeel ondervinden van de veranderde omstandigheden (De Molenaar & Bink 1994).

- **Maatregelen tegen verdroging**

Waterconservering

In natte heiden is het tegengaan van grondwaterstanddaling door waterconservering een goede optie voor herstel. Om dit doel te bereiken kan men dammen, stuwen of kwelschermen plaatsen, of afvoersloten dempen. Op deze manier wordt het kwalitatief goede kwelwater vastgehouden. Er kunnen echter ook negatieve effecten aan waterconservering verbonden zijn. In systemen die worden gevoed door grond- en oppervlaktewater zullen deze maatregelen minder gunstig zijn. Door een vergrote invloed van het regenwater kan in zwak zure tot neutrale gebieden verzuring optreden. Door het ophogen van de waterstand valt de kwelstroom weg.

Bij verdroging hopen zich H^+ ionen op in de bodem. Indien deze systemen weer vernat worden door water dat rijk is aan (bi)carbonaat, wordt de hoeveelheid koolzuur verhoogd: $HCO_3^- + H^+ \rightarrow H_2O + CO_2$.

In tegenstelling tot de algemeen heersende gedachte, is het niet persé gunstig een gebied permanent te vernatten. In natte schraallanden is het bijvoorbeeld zelfs essentieel dat een waterstandsval gedurende de zomer optreedt. Bij een hoge waterstand blijft de bodem anaëroob. Onder deze condities komt stikstof

voornamelijk in de vorm van ammonium voor, terwijl veel (karakteristieke) planten nitraat prefereren.

Onder zuurstofloze omstandigheden vindt bij de afbraak van organisch materiaal een reductie plaats van nitraat ($\text{NO}_3^- + \text{CH}_2\text{O} + \text{H}^+ \rightarrow \text{N}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$) en sulfaat ($\text{SO}_4^{2-} + \text{CH}_2\text{O} \rightarrow \text{HS}^- + \text{HCO}_3^- + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$). Na nitraatreductie (denitrificatie) verdwijnt stikstof in de atmosfeer. Sulfaatreductie levert behalve toxisch sulfide, een verhoging van de buffercapaciteit op. Vernatting leidt dus altijd tot zuurbuffering, ook zonder aanvoer van gebufferd water. Door de lage redoxpotentiaal zullen ijzer en fosfaten niet meer gebonden zijn, dus vernatting leidt ook tot mobilisatie van fosfaat, wat resulteert in eutrofiëring (Lamers et al., in press).

Boskap

In heidegebieden kan het kappen van bos in overweging worden genomen, omdat naaldbomen een belangrijke oorzaak zijn van het dalen van de grondwaterstand.

Afgraven

Eventueel kan het men door het maaiveld te verlagen de grondwaterstand relatief verhogen. Dit kan echter alleen als verdroging beperkt is. Bovendien kan de maatregel slechts op kleine schaal worden toegepast omdat het in de bedoeling ligt reliëf en gradiënten te behouden.

3.2.2 Vennen en zwakgebufferde wateren

- **Maatregelen tegen verzuring**

Toevoegen basische stoffen

Bij bekalking van oppervlaktewater zal een deel direct uitzakken naar de bodem. Door de aanwezigheid van kalk alkaliseert het water en de mineralisatie neemt toe.

Hierdoor zullen opgeslagen voedingsstoffen (koolzuur, ammonium, fosfaat) vrijkomen, die zorgen voor een woekering van knolrus en veenmos.

Het inlaten van kalkrijk, voedselarm grond- of oppervlaktewater is te verkiezen boven bekalking om de buffercapaciteit te herstellen. Er vindt geen ophoping van kalk plaats, de dosering van het water is beter regelbaar, er kan continu water ingelaten worden, er zal geen schoksgewijze verandering van de pH optreden, en koolzuur gehalten blijven laag (waardoor woekering van storingssoorten wordt voorkomen).

- **Maatregelen tegen vermesting**

Baggeren, plaggen en maaien

Opgehoopt anaëroob slib kan door baggeren of plaggen worden verwijderd, waardoor een oxidatief sediment ontstaat. Het is hierbij essentieel dat niet te diep wordt gegraven, opdat de zaadbank blijft liggen. Onder de juiste condities hebben de gewenste plantensoorten nu de kans te ontkiemen.

Na baggeren en plaggen gaan helofyten vaak uitbreiden. De eerste jaren na de genomen maatregelen wordt daarom tevens lokaal gemaaid.

Boven de hoogwaterlijn wordt tevens gebaggerd of geplagd om de oevers vrij te stellen. Hierbij worden ook bomen en dicht struweel verwijderd. Er zijn verschillende voordelen bij het vrijstellen van de oevers: 1. de oevers vallen af en toe droog, hierdoor kunnen planten uit de oeverkruidklasse zich handhaven, 2. de windwerking wordt vergroot, zodat de oevers lange tijd mineraal blijven, 3. doordat de vegetatie laag is wordt er minder depositie ingevangen, 4. de aanvoer van bladeren neemt sterk af en 4. bij de verwijdering van bomen wordt de wateropname verminderd, waardoor de waterstand minder snel zal dalen.



Uitbaggeren van een ven onder natte omstandigheden (foto: Hein van Kleef).

- **Maatregelen tegen verdroging**

Inlaat gebiedsvreemd water

Om te compenseren voor de afname van grondwater wordt vaak gebiedsvreemd (rivier)water ingelaten. Dit heeft grote gevolgen voor de samenstelling van het oppervlaktewater: het sterk gebufferde, neutrale grondwater met een hoge koolzuurconcentratie en een laag gehalte aan sulfaat wordt vervangen door rivierwater met een hoge pH, een lage koolzuurspanning en een hoog gehalte aan sulfaat en voedingsstoffen. Inlaat van dit water heeft een verhoging van de pH en verharding van het oppervlaktewater tot gevolg. Verharding leidt tot een versnelde afbraak van afgestorven plantenmateriaal, wat resulteert in voedselverrijking van het aquatisch systeem. Verder zal sulfaat in toenemende mate worden omgezet in het toxische sulfide. Het ingelaten oppervlaktewater is doorgaans arm aan ijzer, waardoor sulfaten en nitraten niet gebonden worden en daardoor beschikbaar blijven als voedingsstof. Ook dit heeft vermist tot gevolg.

Om eutrofiëring te voorkomen kan voor de inlaat het water door een bezinkingsbassin geleid worden. Hierdoor zal het gehalte aan voedingsstoffen en bufferende stoffen verlagen. Ook kan de inlaat van de hoeveelheid water beter gedoseerd worden.

Waterconservering

In zwakgebufferde wateren is het tegengaan van grondwaterstanddaling door waterconservering een goede optie voor herstel. Men kan tot dit doel dammen, stuwen of kwelschermen plaatsen, of afvoersloten dempen.

4 Effecten van ver-factoren en herstelmaatregelen op vegetatie: een overzicht

4.1 Effecten van ver-factoren op vegetatie

4.1.1 Heides en schraallanden

Dit overzicht is opgesteld aan de hand van De Graaf et al. (1994). We verwijzen naar dit rapport voor een meer gedetailleerde beschrijving van effecten van ver-factoren op vegetatie in heide en schraallanden.

Om inzicht te verkrijgen in hoeverre ver-factoren invloed hebben op vegetatie, is het van belang te weten welke eisen worden gesteld door de planten aan het abiotisch milieu. Veldonderzoek wijst uit dat vegetatietypen in het heischrale milieu gecorreleerd zijn aan verschillen in pH, Al/Ca ratio, NH_4/NO_3 ratio, trofieniveau (gehalte N en P) en het vochtgehalte.

De volgende plantengemeenschappen zijn karakteristiek voor het onaangetaste heidelandschap:

- a. Vochtige, zure, sterk uitgeloogde bodems en oevers van vennen: Dopheideverbond (o.a. Gewone dophei, Kleine en Ronde zonnedaauw, Moeraswolfsklauw, Beenbreek, Heidekartelblad, Bruine en Witte snavelbies, Pijpenstrootje (lage bedekkingsgraad)).
- b. Zeer vochtige, minder zure bodems en oevers van vennen: Oeverkruidverbond (o.a. Oeverkruid, Moerashertshooi, Waterpostelein) en Zomp- en Gewone zeggeverbond (o.a. Egelboterbloem, Gewone zegge).
- c. Vochtige, vrij sterk gebufferde, hoger gelegen bodems: Biezenknoppen-Pijpenstrootjesverbond (o.a. Parnassia, Spaanse ruiter, Gevlekte orchis, Blauwe knoop, Klokjesgentiaan: zeldzame soorten).
- d. Droge, zure, sterk uitgeloogde bodems: Kruipbrem-Struikheiverbond (o.a. Kruipbrem, Struikhei, Stekelbrem, Grote wolfsklauw, Pilzegge, Pijpenstrootje).
- e. Droge, enigszins gebufferde bodems: Borstelgrasverbond (o.a. Valkruid, Borstelgras, Liggende vleugeltjesbloem, Rozenkransje, Hondsviooltje).
- f. Droge, licht zure bodems: Schapegras-Tijmassociatie (o.a. Wilde tijm, Zandblauwtje).

Verzuring

Het is niet waarschijnlijk dat een verlaging van de pH van het bodemvocht direct een negatieve invloed heeft op heideplanten. Experimenten toonden aan dat veel plantensoorten zich normaal ontwikkelen bij een pH van 4 of lager. Het zijn waarschijnlijk aan verzuring gerelateerde factoren (verhoudingen tussen Al en Ca, en tussen NH_4 en NO_3) die de achteruitgang van karakteristieke heidevegetaties veroorzaken.

Voor heidelandschappen worden de effecten van verzuring op flora voornamelijk bepaald door de overgang van de kationuitwisselingsbufferange naar de aluminiumbufferrange, omdat daarbij de verhouding tussen aluminium en calcium significant verschuift. Vanaf een pH van 4.5 blijkt een snelle toename van opgelost aluminium op te treden. Een aantal plantensoorten uit heischrale milieus komt alleen daar voor waar de verhouding tussen Al en Ca laag is. Laboratoriumonderzoek toonde aan dat deze soorten, in dit geval spaanse ruiter en valkruid, zich slechter ontwikkelen bij een hoge Al/Ca ratio. Ook de absolute hoeveelheid Al blijkt van grote invloed te

zijn, boven 100-500 $\mu\text{mol Al/l}$ ontwikkelen de planten zich slecht, ongeacht de hoeveelheid calcium. Naast de toxische effecten die optreden door toedoen van aluminium, zal de opname van Ca en andere essentiële elementen afnemen door competitie met dit metaal.

Ook ammonium blijkt negatieve effecten te veroorzaken bij een hoge concentratie. Soms kan de toevoeging van nitraat deze effecten compenseren (zoals voor valkruid), maar voor andere soorten (zoals spaanse ruiter) worden de effecten alleen door de hoeveelheid NH_4^+ bepaald (en zijn dus onafhankelijk van de NH_4/NO_3 ratio). Veldstudies wijzen uit dat met name zeldzame soorten als Gevlekte orchis, Blauwe knoop, Parnassia, Moeraswespenorchis en Spaanse ruiter (Biezenknoppen-Pijpenstrootjes verbond) bedreigd worden door een toenemende verzuring van de bodem. Deze planten worden in vochtige heideterreinen niet gevonden boven een Al/Ca ratio van 1. Op droge plaatsen zijn met name planten van het borstelgrasverbond gevoelig voor verzuring. Verzuring van deze bodems leidt tot een overname van plantensoorten uit het Kruipbrem-Struikheiverbond. Karakteristieke, niet zeldzame heideplanten als Gewone dophei (vochtige terreinen) en Struikhei (droge terreinen) komen wel voor op bodems die wat zuurder zijn, een hogere Al/Ca ratio hebben en waar verhoogde ammonium concentraties voorkomen.

Vermesting

In heischrale milieus heersen oorspronkelijk voedselarme condities. Gewoonlijk is stikstof de limiterende factor voor plantengroei. Planten hebben zich aan deze voedselschaarste aangepast, bijvoorbeeld door energie te steken in het aanmaken van duurzame houtige stengels (Struikhei, Gewone dophei). Indien de omstandigheden voedselrijker worden (door bijvoorbeeld atmosferische depositie), kunnen deze planten hier minder van profiteren dan planten die sneller groeien, zoals Pijpenstrootje en Bochtige smele.

Vergrassing t.g.v. vermisting vindt ook in gebufferde milieus plaats: in natte terreinen maken Blauwe knoop, Klokjesgentiaan en Spaanse ruiter plaats voor Hennegrass, Pijpenstrootje en Kruipend struisgras. In droge terreinen verdwijnt Wilde tijm, terwijl Gewoon struisgras en Rood zwenkgras floreren.

In de bovenstaande beschreven heidevegetaties zijn met name typen a. en d. gevoelig voor eutrofiëring.



Vergrassing met Pijpenstrootje op venige, natte heide (Foto: Gert-Jan van Duinen).

Bij de reductie van sulfaat wordt het toxische sulfide gevormd. Juist de planten die karakteristiek zijn voor natte schraallanden, zoals orchideeën, zijn gevoelig voor deze stof.

Stikstof wordt ook wel in de vorm van nitraat aangevoerd door inspoeling vanuit nabij gelegen landbouwgebieden. Wanneer nitraat niet (voldoende) gedenitrificeerd wordt, ontstaat een overschot. De vegetatie kan uiteindelijk vergelen, omdat het vermogen om ijzer te gebruiken afneemt door aanwezigheid van nitraat.

Verdroging

Dit overzicht is opgesteld aan de hand van Van der Linden et al. (1994).

Verdroging kan zowel direct als indirect effecten hebben op de vegetatie. Planten die voor de vochtvoorziening afhankelijk zijn van grondwater worden direct negatief beïnvloed bij een daling van de grondwaterstand door een verlaagde beschikbaarheid. Ook de ontkieming en ontwikkeling van zaden stagneert in afwezigheid van water. De vegetatie ondervindt indirect effecten van verdroging doordat er ingegrepen wordt op natuurlijke processen en doordat de samenstelling van bodem en bodemvocht verandert.

Bij een verlaging van de waterstand zal de aeratie van het sediment toenemen. Planten die aangepast zijn aan anaërobe omstandigheden (hygrofyten) zullen hierdoor concurrentie gaan ondervinden van planten die aërobe condities vereisen. Op zandgronden kan de verdroging zo ernstig zijn dat de capillairkracht niet meer voldoende is om het grondwater in de wortels te doen komen. Hierdoor zullen planten die kenmerkend zijn voor natte omstandigheden (mesofyten), verdwijnen.

Een ander gevolg van een geaëreerde bodem is dat oxidatieprocessen in gang worden gezet, en dat de temperatuur zal stijgen. Hierdoor neemt mineralisatie van organisch materiaal toe, wat uiteindelijk resulteert in eutrofiëring. De hoeveelheid fosfor neemt toe, maar is niet beschikbaar omdat het snel aan ijzer gebonden wordt. De hoeveelheid beschikbare stikstof neemt ook toe door mineralisatie. De dominante stikstofvorm, ammonium, wordt onder de aërobe omstandigheden omgezet in nitraat. Snelgroeïende soorten, zoals Pijpenstrootje, profiteren van het grote aanbod van nitraat. Deze verzuïgting vindt overigens alleen plaats indien stikstof oorspronkelijk de groei limiterende factor was. Als fosfaat de limiterende factor is, zal de productie niet toenemen, maar er vinden wel soortverschuivingen plaats.

Heideterreinen die vergrassen worden gedomineerd door Pijpenstrootje, en op minder natte plaatsen door Bochtige smele. De strooiselproductie verhoogt, en het strooisel wordt onder droge en zure omstandigheden nauwelijks afgebroken.

Zelfs bij een tijdelijke verdroging kunnen negatieve effecten optreden, vooral bij planten uit stabiele milieus.

In de bovenstaande beschreven heidevegetaties zijn met name typen a., b. en c. gevoelig voor verdroging (Lenders et al. 1997).

4.1.2 Vennen en zwakgebufferde wateren

Dit overzicht is opgesteld aan de hand van Bellemakers et al. (1993) en Brouwer et al. (1996). Voor meer details over effecten van ver-factoren op flora in oppervlaktewateren verwijzen we naar deze rapporten.

In de afgelopen eeuw is een dramatische afname van waterplanten in zwak gebufferde wateren geconstateerd, wat voornamelijk wordt geweten aan verzuring en eutrofiëring.

Verzuring

Zoals eerder is vermeld, is de mate van verzuring afhankelijk van de buffercapaciteit van een systeem. Bellemakers et al. (1993) onderscheiden drie typen wateren in heide. Hieronder worden per type de effecten van verzuring aangegeven.

- Type I: voorheen zwak zure vennen die verzuurd zijn.
Van nature komen hier zuur tolerante planten voor, zoals Veenmossen, Klein blaasjeskruid, Snavelzegge en Veenpluis. Verdere verzuring van de vennen heeft nauwelijks of geen verandering van de vegetatie tot gevolg.
- Type II: voorheen zwak gebufferde wateren die verzuurd zijn.
Zwak gebufferde wateren worden gekenmerkt door soorten als Oeverkruid, Waterlobelia en Stekelbiesvaren. Verzuring van het water en sediment leidt tot het verdwijnen van deze karakteristieke soorten en het domineren van knolrus. In tegenstelling tot de oorspronkelijke vegetatie, profiteert deze plant van hoge CO₂ en fosfaat gehalten die ontstaan na buffering. Verzuring van de minerale, voedselarme bodem in deze wateren heeft ook tot gevolg dat de kiemkracht van de zaden in het sediment sterk achteruit gaat.
- Type III: voorheen zwak tot matig gebufferde wateren die eerst geëutrofiëerd, en later evt. verzuurd zijn.
Deze wateren bevatten een redelijke buffercapaciteit, waardoor ze eerder eutrofiëren dan verzuren. Deze effecten van eutrofiëring op de vegetatie zullen onder het stukje 'Vermesting' beschreven worden.

Door Arts (1999) is onlangs een voorlopige typologie van vennen gemaakt, gebaseerd op de levensgemeenschap (vegetatie, watermacrofauna en visfauna) en de abiotische randvoorwaarden die door de levensgemeenschap worden gesteld. Er worden negen typen onderscheiden. Van deze typen kunnen er vier tot de zwakgebufferde wateren gerekend worden: de beekdalvennen, de zeer zwak gebufferde zandbodemvennen, de ondiepe zwak gebufferde zandbodemvennen en de diepere zwak gebufferde zandbodemvennen.

Wateren met een redelijke buffercapaciteit (type III, zie boven) hebben een betere kans op vegetatiekundig herstel dan verzuurde systemen. In tegenstelling tot de achteruitgang van zaadbanken in verzuurde bodems, blijkt de kiemkracht van zaden in geëutrofiëerde systemen langer behouden.

Na verzuring zullen in eerste instantie kranswieren, Ongelijkbladig fonteinkruid en Loos blaasjeskruid verdwijnen uit de waterlaag. Indien de verzuring voor langere tijd aanhoudt, verdwijnen ook andere soorten uit de Oeverkruidklasse, zoals Duizendknoopfonteinkruid en Witbloemige waterranonkel. Door verhoging van kooldioxide en ammoniumgehalten profiteert aanvankelijk Vlottende bies, en bij verdergaande verzuring Knolrus. Bij iets lagere gehalten gaan ondergedoken mossen domineren: Vensikkelmos, Waterveenmos en Geoord veenmos. In aanwezigheid van bicarbonaat gaan knolrus en veenmossen domineren. Isoëtide soorten met een boreale verspreiding zijn niet zozeer gevoelig voor verzuring, maar verdwijnen nu uiteindelijk door lichtgebrek.

De dominantie van soorten wordt voornamelijk gestuurd door de hoeveelheid koolzuur. Naarmate de bicarbonaatvoorraad groter is, zullen vooral Knolrus en veenmossen domineren. In zeer zwak gebufferde wateren zal de bicarbonaat voorraad snel uitgeput zijn, en daardoor bereiken deze soorten niet zulke hoge dichtheden als in zwak gebufferde wateren die verzuurd zijn geraakt.

Bij uitputting van de bicarbonaatvoorraad in het water neemt de hoeveelheid koolzuur ook af. Hierna zal de bodem ook geleidelijk verzuren, waardoor de afbraak van organisch materiaal sterk geremd wordt. Uiteindelijk is ook deze koolzuurbron verdwenen, waardoor een niveau wordt bereikt dat lager is dan het oorspronkelijk was in het zwak gebufferde systeem. Verder wordt fosfaat gebonden aan organisch materiaal, of het slaat neer met aluminium. Deze situatie, in combinatie met een anaërobe verzuurde bodem is ongeschikt voor alle in Nederland voorkomende ondergedoken waterplanten. Alleen zuurtolerante drijvende soorten (nymphaeiden) kunnen zich onder deze condities handhaven. Bij verlaagde waterstanden kunnen veenmossen en Knolrus ook overleven. Aan de oever zal riet verdwijnen. Pijpenstrootje en Kruipend struisgras profiteren van de hoge stikstofgehalten, en worden niet gehinderd door fosfaatgebrek.

De oeverkruidklasse vereist een mineraal, oxidatief sediment. Deze systemen zijn zeer gevoelig voor verzuring, omdat er geen zuurconsumerende processen optreden onder deze condities.

Bijna alle ondergedoken waterplanten nemen stikstof in de vorm van nitraat op. Bij een toename van ammonium, waardoor de NH_4/NO_3 ratio stijgt, verdwijnen deze planten en komen er soorten voor in de plaats die N in de vorm van ammonium prefereren.

Bij het verzuren van oppervlaktewateren treedt tevens een verschuiving van soorten plaats binnen de groep van algen. Kiezelwieren en sierwieren worden vervangen door zuurtolerante soorten uit het geslacht *Mougeotia*. Ook het aantal soorten dinoflagellaten en goudwieren neemt af.

Vermesting

Indien vennen in contact staan met andere oppervlaktewateren zal meestal het water verrijkt zijn met stikstof en fosfaat. De effecten hiervan op de vegetatie zijn afhankelijk van de buffercapaciteit. Bij een lage buffercapaciteit zullen planten niet gaan woekeren, omdat ze nog koolstofgelimiteerd zijn. De meeste gebiedsvreemde wateren bevatten echter relatief veel bicarbonaat. Hierdoor stijgt de afbraak van organisch materiaal. Tevens komt door een stijging van de buffercapaciteit fosfaat in oplossing, en bicarbonaat wordt omgezet in koolzuur. Verschillende soorten profiteren van het aanbod van koolzuur: Teer vederkruid en Glanswieren gaan domineren, terwijl isoëtide planten verdwijnen. Wanneer de aanvoer van bicarbonaat aanhoudt, zullen planten verschijnen die normaal voorkomen in gebufferde wateren, zoals Brede waterpest, Grote waterranonkel, Watervorkje en Drijvend fonteinkruid. Bij nog sterkere buffering zullen planten domineren die bicarbonaat opnemen, zoals Smalle waterpest, Stijve waterranonkel, Schedefonteinkruid en kransbladsoorten. Onder deze omstandigheden wordt organisch materiaal opgehoopt, maar wordt ook relatief snel afgebroken, waardoor weer nutriënten beschikbaar komen. Een aantal wortelende planten verdwijnt nu door de toegenomen afbraaksnelheid en de anaërobie van de bodem. Omdat nutriënten volop aanwezig zijn en licht nu de beperkende groeifactor is, zullen planten die verticaal groeien worden overgenomen door planten met een horizontale groeistrategie (drijvende en zwevende soorten). Ook zal algenbloei optreden, waardoor het water sterk vertroebeld raakt.

Samenvattend kan gesteld worden dat de effecten van eutrofiëring grote overeenkomsten heeft met effecten van verzuring a.g.v. ammoniumsulfaat depositie. In beide gevallen treedt in eerste instantie een verhoogde productie op, gevolgd door een afname van productie van ondergedoken waterplanten. Verder vindt een ophoping van organisch materiaal plaats. De diversiteit aan planten is laag; alleen zwevende planten overleven dergelijke condities. Een groot verschil tussen verzuurde en geëutrofiëerde wateren is echter dat verzuring leidt tot helder water, terwijl eutrofiëring tot troebelheid leidt.

Bij de inlaat van gebiedsvreemd water wordt behalve stikstof, fosfaat en bicarbonaat, ook vaak sulfaat aangevoerd. Sulfaat wordt gereduceerd tot sulfide, wat toxisch is voor wortels van waterplanten. Verder zal sulfide reageren met ijzerfosfaten, waarna ijzersulfide neerslaat en fosfaat weer vrijkomt. Een verhoging van de fosfaat concentratie leidt tot verdergaande eutrofiëring. Onder deze omstandigheden, waarbij het water eutroof is en de bodem zeer anaëroob met toxische sulfide concentraties, zullen zowel ondergedoken planten als helofyten (bijv. Riet, Mattenbies) verdwijnen.

Verdroging

Verdroging kan tot verzuring leiden. Onder deze omstandigheden zal Knolrus gaan domineren. Ook Waternavel, Pitrus, Pijpenstrootje en Gagel floreren. Daarnaast heeft verdroging directe negatieve effecten op waterplanten (zie boven).

4.2 Effecten van herstelmaatregelen op vegetatie

4.2.1 Heides en schraallanden

De Graaf *et al.* (1994) onderscheiden verschillende typen terreinen, die verschillende maatregelen vergen ten behoeve van herstel tot de oorspronkelijke situatie:

- Verdroogde en verzuurde, voorheen soortenrijke, natte heischrale milieus.
probleem: verzuring a.g.v. verdroging en atmosferische depositie.
maatregel: - herstel hydrologie (verhogen grondwaterstand, inundatie gebufferd (kwel)water, stuw) t.b.v. herstel buffercapaciteit
- plaggen, om eutrofiëring tegen te gaan a.g.v. van gebufferd water dat organische bodemlaag bereikt en afbraakprocessen versnelt. Tevens om ruimte te geven aan kieming van verdwenen planten.
resultaat: snel herstel van bodem en vegetatie, tenzij toestromend water verzuurd is
- Verzuurde, voorheen soortenrijke, droge heischrale milieus.
probleem: verzuring a.g.v. atmosferische depositie
maatregel: - verhogen buffercapaciteit door toevoegen kleine hoeveelheid kalk of leem
- verdiept plaggen waar leem of leemhoudend zand vlak onder de oppervlakte zit, t.b.v. herstel buffercapaciteit
resultaat: herstel buffercapaciteit van de bodem, echter geen herstel van vegetatie
- Geëutrofiëerde, (zwak) zure, voorheen soortenrijke milieus.
probleem: eutrofiëring
maatregel: plaggen
resultaat: herstel van de meeste soorten na één tot twee jaar
- Zure, voorheen reeds soortenarme, heischrale milieus.
probleem: eutrofiëring
maatregel: plaggen, maaien, begrazen
resultaat: terugdringen vergrassing, herstel vegetatie, die echter soortenarm blijft

Zoals hierboven staat vermeld, treedt niet in alle gevallen herstel van de oorspronkelijke vegetatie op na het nemen van maatregelen. Op droge terreinen wordt verdiept plaggen toegepast om eutrofiëring tegen te gaan. Met deze methode wordt de zaadbank echter ook verwijderd, waardoor soorten zich moeilijk kunnen hervestigen. Een ander nadeel is dat de eerste paar jaar na plaggen a.g.v. veranderingen in mineralisatie- en nitrificatieprocessen, er een ophoping van ammonium plaats vindt. Planten die gevoelig zijn voor ammonium zullen het dus ook moeilijk krijgen om zich op geplagde delen te vestigen. Er wordt daarom aangeraden om plaggen op kleine schaal toe te passen.

Voor het herstel van bedreigde plantensoorten is het noodzakelijk dat maatregelen tegen verzuring tijdig worden uitgevoerd. Zaden uit de zaadbank zijn maar tijdelijk kiemkrachtig, zeker in droge heischrale gebieden.

De ontwikkeling van de vegetatie na plaggen verloopt zeer traag, met name in droge heidegebieden. Dit bemoeilijkt de evaluatie van beheersmaatregelen; pas na een groot aantal jaren kunnen de gevolgen van beheer goed bepaald worden.

De concurrentie van Struikhei met nitrofiële grassen blijkt leeftijdsafhankelijk te zijn. Enkele jaren na afplaggen, onder onbemeste condities, doet Struikhei het beter dan Pijpenstrootje. Bij bemesting is het omgekeerde het geval (Heil 1984).

Indien er geen beheer van heide is, zal Struikhei afnemen door verschillende factoren: de verhoogde stikstof depositie, insectenplagen (het heidehaantje), droogte en lage wintertemperaturen (Taksdal 1997).

Struikhei kan goed tegen lichte begrazing, maar zware begrazingsdruk beschadigt of doodt deze soort. Struikhei is ook gevoelig voor vertrapping, vooral door zware dieren als koeien en paarden. De balans tussen lichte en zware begrazing is moeilijk te vinden op de lange termijn. Te lichte begrazing leidt tot oude Struikhei en open plekken, waardoor andere plantensoorten kunnen opkomen. Overbegrazing en vertrapping leiden ook tot open plekken, waardoor deze snel vergrassen. De evertebratenrijkdom is echter wel hoger indien pionier of laat volwassen/degenererende Struikhei aanwezig is.

Effecten van branden zijn seizoensafhankelijk. Struikhei (mits niet te oud) kan goed tegen branden in de winter, zolang het branden niet te intensief is (<600°C, niet langer dan 1 minuut). Herstel vindt plaats binnen 2 a 3 jaren. Herstel na intensief branden vindt na 6 of meer jaar plaats vanuit de zaadbank. Waarschijnlijk voorkomt branden een substantiële accumulatie van nutriënten, en kan bijdragen aan fosfor depletie (omdat deze stoffen 'in rook opgaan' en met de wind worden meegenomen).

Het kappen van Struikhei heeft een langzaam herstel tot gevolg. De geaccumuleerde strooisel- en humuslaag verspreidt zich doordat de barrière gevormd door de struik (tijdelijk) weg is.

Alleen licht begrazen lijkt typische planten- en diersoorten te kunnen laten voortbestaan. De andere methoden zijn er alleen op gericht jonge aaneengesloten Struikhei te verkrijgen. Schapen dienen dit doel als beste: zodra 30-40% van Struikhei is begraasd, kunnen deze dieren makkelijk worden overgezet naar andere delen. Bij verbossing kan vee of paarden worden ingezet. Vee is ook nuttig in natte heidegebieden. Andere maatregelen zijn echter soms ook noodzakelijk. De delen dienen verschillende frequenties van branden of kappen te ondergaan, bijv. eens in de 7-8 jaar, eens in de 12-15 jaar en eens in de 20-25 jaar. Het zal echter niet lukken alle karakteristieke flora en fauna te behouden (Gimingham 1994).

Soorten die zich kunnen herstellen na blootlegging van de zaadbank zijn o.a. dwergstruiksoorten, zeggesoorten, tormentil en veelbloemige bies. Ook minder gewenste soorten kunnen profiteren van de nieuwe omstandigheden: verschillende russoorten kunnen na vernatting massaal opkomen. Zeldzame soorten als klokjesgentiaan en beenbreek komen overigens niet in de zaadbank voor, en zijn daarom afhankelijk van zaadverspreiding door adulten voor hervestiging. Hierdoor is het van belang het plaggen kleinschalig toe te passen.

Maaien heeft niet veel effect op de stoffenkringloop; alleen de bovengrondse mineralen in de plant worden weggevoerd uit het systeem. Na maaien ontstaat er een eenvormige vegetatie met weinig structuurvariatie.

Vaak is een combinatie van maatregelen nodig om een aangetast terrein te herstellen. Voor herstel van typische vegetaties in vochtige heide zal plaggen nodig zijn om de vergrassing tegen te gaan. Voor sommige typische plantensoorten in natte heiden is het echter noodzakelijk aanvullende maatregelen te treffen. Voor soorten uit het Biezenknoppen-Pijpenstrootjeverbond, zoals Spaanse ruiter, is het essentieel dat verzurende effecten opgeheven worden, bijvoorbeeld door het gebied te bekalken. Het is echter beter de invloed van het grondwater te vergroten. Dit bevat niet alleen bufferende stoffen, maar ook een hoog gehalte aan ijzer. Door de binding van fosfaat aan ijzer wordt de beschikbaarheid van voedingsstoffen verlaagd, waardoor eutrofiëring tegengegaan wordt (Jansen *et al.* 1996)

Herintroductie

Indien maatregelen niet tijdig worden uitgevoerd, kan de kiemingskracht van de zaadbank verloren gaan. Met name in droge heischrale gebieden gaat de kwaliteit van de zaden snel achteruit. Hervestiging van verdwenen doelsoorten zal dan zeer moeilijk gaan, tenzij de soorten geherintroduceerd worden.

Hydrologische maatregelen

In natte heide gebieden die verdroogd en verzuurd zijn, zijn de perspectieven voor herstel redelijk goed. Door zwak tot matig gebufferd water in te laten stromen keert de soortenrijkdom terug. Indien het kwelwater echter verzuurd is, moeten aanvullende maatregelen genomen worden. Het is mogelijk het toestromende water te bekalken. Bekalking wordt (nog) niet veel toegepast in heideterreinen. Er zijn wel proeven gedaan met bekalking. In natte heiden bleef voorheen herstel van soortenrijke vegetaties achterwege doordat er aanvoer van verzuurd grondwater bleef plaats vinden. Tijdens experimenten waarbij catchment liming werd toegepast, vonden positieve effecten op de bodemchemie en de chemische samenstelling van het oppervlaktewater plaats. De vegetatie werd in twee jaar tijd niet negatief beïnvloed, en gezien de verbeterde abiotische condities is terugkeer van karakteristieke plantensoorten (zoals Valkruid) niet onwaarschijnlijk (Dorland *et al.* 2000).

4.2.2 Vennen en zwakgebufferde wateren

Bekalking

Buffering van verzuurde vennen leidt tot mobilisatie van fosfaat en het naleveren van zuurionen. Deze ionen worden met bicarbonaationen omgezet in CO_2 en H_2O , waardoor de koolzuurspanning sterk toeneemt. Dit proces treedt het sterkst op bij vennen met een organische sliblaag.

De verhoogde CO_2 concentraties die optreden na bekalking hebben tot gevolg dat snelgroeiende plantensoorten (zoals Knolrus) floreren, en daarbij andere planten overwoekeren.

Hydrologische maatregelen

Vernatting van oorspronkelijk zure vennen heeft al snel herstel van de vegetatie tot gevolg. Tot deze zuurtolerante soorten behoren o.a. verschillende veenmossoorten, Klein blaasjeskruid, Veenpluis en Snavelzegge. In zwak zure vennen, waar ingrepen hebben geleid tot verbeterde abiotische condities (zoals een minerale bodem), is ook herstel vanuit de zaadbank te verwachten. Kenmerkende pioniers als Gesteeld glaskroos, Waterlobelia, Oeverkruid, Kleine biesvaren en moerassmele kunnen weer verschijnen. In zwak gebufferde vennen kan verzuring optreden, doordat er een nalevering van zuurionen plaats vindt na vernatting. Knolrus en veenmossoorten kunnen hiervan profiteren en staan hiermee hervestiging van gewenste soorten in de weg.

5 Effecten van ver-factoren en herstelmaatregelen op fauna: een kennisoverzicht

Bij het opzetten van de 'Inhaalslag OBN-fauna' was al bekend dat er weinig harde gegevens zijn over effecten van ver-factoren op fauna. Een uitgebreide zoektocht naar literatuur (zie methode) leerde dat er nog minder bekend is dan aanvankelijk was gedacht. Er zijn weinig gegevens over effecten van genoemde factoren op fauna in het heidelandschap. Verder wordt er zelden uitgesproken gezocht naar hoe deze effecten aangrijpen op de verschillende levensstadia van de dieren. Daarom zijn er in het hieronder volgende overzicht ook publicaties opgenomen die zijdelings van belang kunnen zijn, waarin effecten op ongewervelden in andere typen landschappen dan heide, of effecten op diersoorten die nauwelijks in heidelandschap worden aangetroffen (zoals regenwormen of mollusken) beschreven zijn. Deze onderzoeken bieden inzichten in de problematiek die de heidefauna ondervindt van ver-factoren.

5.1 Effecten van ver-factoren op ongewervelde heidefauna

5.1.1 Verzuring

- **Terrestrische fauna**

Gemeenschapsniveau

Op de heide neemt a.g.v. verzuring de van oorsprong aanwezige variatie en gradiënten af, waardoor het aantal niches voor veel faunagroepen (o.a. sprinkhanen, libellen, vlinders) is afgenomen (Hornman 1996). Indirecte effecten van verzuring die ook door andere factoren veroorzaakt kunnen worden, zijn beschreven in 5.1.4.1 Vegetatiestructuur en microklimaat, 5.1.4.2 Voedselkwaliteit, 5.1.4.3 Voedselaanbod en 5.1.4.4 Plaaginsecten.

Populativeniveau

- **Sprinkhanen**

Over directe effecten van verzuring op sprinkhanen is niet veel gevonden. Van de zeldzame Moerassprinkhaan is wel bekend dat deze geen zeggeneet die op zure bodem groeien (Hochkirch & Klugkist 1998). Effecten van verzuring op sprinkhanen zijn vooral indirect, en zijn met name terug te voeren op effecten op microklimaat en vegetatiestructuur (zie 5.1.4.1).

- **Dagvlinders**

Het aantal dagvlindersoorten waarvan (op basis van expert judgement) wordt gedacht dat ze achteruit gaan door verzuring is beperkt. Opvallend is echter dat dit allemaal soorten zijn die gebonden zijn aan heide: de Kommavlinder, Heideblauwtje, Vals heideblauwtje, Gentiaanblauwtje en de Heidevlinder (Vlinderstichting 1993). Bink *et al.* (1998) verwachten dat effecten van verzuring op dagvlinders in het heidelandschap vooral zullen optreden op droge arme zandgronden. Hier komen soorten voor die

kwetsbaar zijn doordat ze geen specialisaties hebben ontwikkeld, of er komen specialisten voor die niet bestand zijn tegen veranderingen. De afname van deze soorten wordt oorzakelijk in verband gebracht met de afname van waard- of fourageerplanten, of de vermindering van de voedingswaarde van waardplanten (Bink *et al.* 1998). De verdwijning van waardplanten is desastreus voor het Heideblauwtje, Gentiaanblauwtje en Kleine Heivlinder (Hornman 1996). Zo wordt de waardplant van het Gentiaanblauwtje, de Klokjesgentiaan, onder meer bedreigd doordat deze niet kan kiemen in een dichte vegetatie met strooiselophoping (Scheper *et al.* 1994). Directe effecten van verzuring op dagvlinders zijn niet snel te verwachten. Rupsen van de Grote vuurvinder die opgroeiden op waterzuring, vertoonden een optimale groei bij een pH van 5.5 - 6.5. De groei werd pas geremd bij een pH van 3.5. De waardplant is zelf echter veel gevoeliger, en zal bij een dergelijke pH verdwijnen (Bink *et al.* 1998).

- Loopkevers

In tegenstelling tot vlinders worden loopkevers wel direct worden beïnvloed door de zuurgraad van de bodem. In het laboratorium zijn pH preferenties van loopkevers vastgesteld, welke overeen kwamen met veld distributies. De receptoren voor H⁺-ionen zitten waarschijnlijk op de antennen. Heidesoorten als *Agonum sexpunctatum*, *A. munsteri* en *A. ericeti* prefereren zure omstandigheden (pH 4.6, 3.4 en 3.3, resp.) (Paje & Mossakowski 1984), terwijl *A. consimile* een pH van 8 prefereert (Thiele 1977). In hoeverre deze preferenties het voorkomen van een populatie kunnen beïnvloeden is niet bekend.

Volgens Bink *et al.* (1998) worden loopkevers van de droge en de natte heide vooral bedreigd door vergrassing (zie 4.1.4.1 Vegetatiestructuur en microklimaat). Op droge heide worden met name de *Harpalus* soorten bedreigd, deze zijn het meest thermofiel.

- Bodemfauna

Er zijn geen publicaties gevonden over effecten van verzuring op micro-organismen en microfauna in en op de bodem van het heide-ecosysteem. Daarom zijn in het hieronder staande overzicht onderzoeken in andere systemen meegenomen. Er is relatief veel onderzoek gedaan naar effecten van verzuring in bossen. Bepaalde processen en effecten kunnen vergelijkbaar zijn met die op de heide, zoals effecten op bacteriën, schimmels, nematoden en springstaarten. Er moet echter wel rekening mee worden gehouden dat de heide een ander ecosysteem is. Zo is het milieu over het algemeen van nature al vrij zuur, waardoor de samenstelling van flora en fauna al heel anders is dan in bossen. (Zuurgevoelige diergroepen als molluscan, pissebedden en wormen komen hier nauwelijks voor (Van de Bund 1986). Juist aan deze groepen is het meeste onderzoek gedaan.) Effecten van verzuring op de bodemfauna van de heide zijn daarom waarschijnlijk minder desastreus dan in bossen.

Een verhoogde depositie van stikstofhoudende stoffen heeft negatieve effecten op schimmels in de bodem, waardoor de decompositie van fragmentatiemateriaal wordt geremd. Onder deze omstandigheden vindt een verschuiving plaats tussen de twee voornaamste afbraakroutes (de bacterie- en schimmel-gedomineerde afbraakroute). Er ontstaat een dominantie van bacteriën, die weer zijn weerslag heeft op de abundantie en samenstelling van hogere trofische niveaus: er vindt een reductie plaats van de aantallen en de diversiteit van bodemfauna (nematoden, springstaarten, mijten). Zo werd binnen de groep van nematoden in bosbodems een verschuiving waargenomen tussen de voedselgilden: na een pH daling (van 5 naar 4) traden negatieve effecten vooral op bij omnivoren en predatoren (K-strategen) (Ruess *et al.* 1996; Dmowska 1995). Tegengestelde effecten worden echter ook waargenomen: in een microcosmos experiment zijn effecten van verzuring op nematoden, bacteriën en schimmels onderzocht. Een verschuiving van bacterie-eters naar schimmeleters vond plaats, wat correspondeerde met effecten van verzuring op aantallen bacteriën en schimmels (Ruess *et al.* 1993). Deze verschuiving speelt echter wellicht alleen op korte termijn. In het hiervoor beschreven onderzoek van Ruess *et al.* (1996) nam het aandeel schimmeletende nematoden in eerste instantie ook toe, totdat de hoeveelheid schimmels daalde. Waarschijnlijk wordt onder zure omstandigheden de samenstelling

van de nematodenfauna grotendeels bepaald door de aan- of afwezigheid van geschikt voedsel. Het lijkt er dus op dat effecten van verzuring op microfauna voornamelijk indirect van aard te zijn; er zijn geen publicaties gevonden over directe effecten.

Individueel niveau

Effecten van verzuring op micro-organismen werken door op de fysiologie van de micro- en mesofauna. Zo is in oligochaeten (Urbasek & Chalupsky 1992) en wormen (Sustr *et al.* 1997) in bossen een verandering van enzymactiviteiten waargenomen, mogelijk aangestuurd door effecten van verzuring op micro-organismen (Urbasek & Chalupsky 1992). Van sommige soorten is bekend dat ze tot op zekere hoogte in staat zijn om verzuurd voedsel te bufferen. Pissebedden (*Porcellio scaber*) kunnen strooisel variërend met een pH van 4.0 tot 7.5 bufferen. Beneden een pH van 3.5 kunnen ze de pH in de ingewanden (normaal 5.5-6.5) niet meer behouden, wat (mede) veroorzaakt kan zijn door een afname van microbiële activiteit. In een andere studie aan deze pissebed bleken negatieve effecten op juvenielen en op reproductie succes inderdaad gecorreleerd te zijn aan activiteit van micro-organismen (Zimmer & Topp 1997). Toch kan verzuring ook direct (dus niet via effecten op micro-organismen) ingrijpen op fauna. De waargenomen sterfte op vrouwtjes van *P. scaber* bleek sterk gecorreleerd te zijn aan directe verzurende effecten (Zimmer & Topp 1997). Het is echter moeilijk te zeggen door welke exacte factoren effecten worden veroorzaakt. Wel is waargenomen dat verzuring op individueel niveau leidt tot afwijkingen in groei en gedrag. In laboratoriumexperimenten bleek de groei van juvenielen van de worm *Dendrobaena octaedra* geremd te worden na blootstelling aan verzuurde grond (Carcamo *et al.* 1998). Overigens kunnen de effecten van verzuurde voedselbronnen sterk afhankelijk zijn van het type voedsel. De nachtvlinder *Lymantria dispar* is in het laboratorium blootgesteld aan met zuur (pH 3.0) behandelde bladeren van twee eikensoorten. De effecten van verzuring bleken afhankelijk van de boomsoort te zijn: larven consumeerden van de ene soort minder, terwijl consumptie van bladeren van de andere leidde tot een toename van het lichaamsgewicht en een hogere groeisnelheid (Cannon 1993).

Verzuring ontrafeld

Sommige soorten verdwijnen niet zozeer door een verlaging van de zuurgraad, maar doordat bij verzuring nutriënten (kationen) uitspoelen. Er ontstaat zo een tekort aan bijvoorbeeld mangaan voor mijten. Van de effecten van verzuring in bossen met nutriëntarme bodems is bekend dat a.g.v. uitputting van calcium macrovertebraten die veel kalk bevatten (zoals slakken: Graveland 1993, Graveland & Van Der Wal 1996) in soorten en aantal achteruit gaan. Overigens hoeft niet persé in alle ecosystemen het calciumgehalte af te nemen onder zure omstandigheden. Experimenteel is onderzocht of het calcium gehalte van evertrebraten in zwak gebufferde gebieden afneemt onder zure omstandigheden. Na 5 en 6 jaar is het gehalte aan Ca, P, Al en Mg in verschillende diergroepen bepaald. Er werden geen verschillen gevonden tussen de diergroepen (totaal, mieren, spinnen, vlinderlarven) uit het verzuurde en het referentiegebied. Ook werden er geen verschillen tussen concentraties in planten van de verschillende behandelingen waargenomen. Verzuring lijkt in zwak gebufferde gebieden dus geen afname van calcium beschikbaarheid voor (gewervelde) predatoren tot gevolg te hebben. Mogelijk dat calcium in natuurlijke basen-arme omstandigheden net zo schaars is als in sommige verzuurde locaties (Ormerod & Rundle 1998). Het is onduidelijk in hoeverre een tekort aan calcium agv verzuring speelt bij de heidefauna.

Verzuring leidt tot een hogere beschikbaarheid van metalen. Daarbij wordt over het algemeen de kans op opname van metalen extra groot doordat bij een laag calciumaanbod metalen de plaats innemen van Ca in transportketens in het lichaam. Vooral regenwormen zijn gevoelig, omdat ze metalen rechtstreeks uit het vocht opnemen. Hoewel de pH over het grootste deel van de levenscyclus een grotere invloed op regenwormen heeft dan aluminium, bleek het omgekeerde het geval tijdens de juveniele fase. Zelfs bij een relatief lage Al concentratie (10 mg Al/kg grond) trad een remming van groei op bij net uitgekomen exemplaren (Rundgren & Nilsson

1997). Ook andere metalen worden sneller opgenomen onder zure omstandigheden. De opname van lood in juveniele regenwormen nam lineair toe met het loodgehalte (Bengtsson & Rundgren 1992). Regenwormen worden echter weinig aangetroffen in het heidelandschap, het grootste deel van de bodemfauna bestaat uit nematoden, mijten en springstaarten (Van de Bund 1986). Bodemarthropoden nemen contaminanten via het voedsel op, waardoor de situatie in het darmkanaal bepalend is voor de opname.

Naast stikstofhoudende stoffen veroorzaken zwavelhoudende stoffen verzurende effecten. In een overzicht van effecten van verzuring op ongewervelden rapporteert Peterson (1982) over de gevoeligheid van diergroepen voor SO_2 , zonder onderscheid tussen soorten te maken. (Hierbij wordt gerefereerd aan ontoegankelijke rapporten.) Groepen die als gevoelig worden gekenmerkt voor chronische SO_2 vergiftiging zijn: Acarina, Acrididae, Carabidae, Coleoptera, Collembola, Curculionidae, Lepidoptera, Pyralidae, Orthoptera (vooral larvale stadia). Ongevoelig zijn Nematoda en Rotifera. Ook mestkevers zijn gevoelig. De gevoeligheid is groter naarmate de bodem droger wordt. Er dient echter rekening mee te worden gehouden dat Peterson alle soorten binnen een groep over één kam scheert, dus het bovenstaande is hooguit een globale classificatie.

- **Aquatische fauna**

Gemeenschapsniveau

De soortenrijkdom van watermacrofauna is over het algemeen negatief gecorreleerd met een afname van pH (McNicol *et al.* 1995; Krno 1991; Fryer 1980). Verzuring leidt ook bij zooplankton tot een afname in biomassa en productie (Havens 1992a). Uit een overzicht van meer dan 2000 wateren in Canada kwam naar voren dat pH 6 een belangrijke drempel is waaronder over het algemeen negatieve effecten optreden op aquatische biota (Doka *et al.* 1997). Aangezien wateren in het heidelandschap van nature een lagere pH hebben, komen de meest zuurgevoelige dieren, waaronder de molluscanen, hier nauwelijks voor.

Populativeniveau

Het is niet mogelijk om een genuanceerd beeld te geven welke groepen macrofauna gevoelig zijn en welke ongevoelig voor verzuring. Toch worden sommige groepen vaak als geheel in één van beide categorieën ingedeeld. Naast molluscanen worden haften herhaaldelijk als 'gevoelig' gekenmerkt (Krno 1991; Stephenson *et al.* 1994; Leuven *et al.* 1986a). Kokerjuffers en libellen lijken minder gevoelig; deze soorten komen meer voor in kleine zwak zure/zwak gebufferde wateren, zoals die vaak van nature in het heidelandschap voorkomen. Toch leidt (verdergaande) verzuring ook in dit milieu tot een verarming van de fauna. Zo nam onder meer het aantal kokerjuffersoorten af met een toenemende verzuring van zwak gebufferde wateren. De verzuurde systemen werden gedomineerd door omnivoren en carnivoren, terwijl het aantal herbivoren sterk afnam bij een verlaging van de pH (Leuven *et al.* 1986a). In een andere studie wordt aangegeven dat de bodemfauna in zure wateren wordt gedomineerd door soorten met een grote ecologische amplitude zoals enkele Chironomidae- en Oligochaeta-soorten. In niet zure bodems kunnen vooral Tubificidae, Nematoda en *Stictochironomus* worden aangetroffen (Eeken 1985).

- **Libellen**

Het libellenbestand is danig geslonken in de afgelopen decennia. Soorten die vermoedelijk voornamelijk door verzuring zijn verdwenen of sterk zijn afgenomen, zijn de Speerwaterjuffer, Vroege glazenmaker en de Sierlijke en Oostelijke witsnuitlibel (alle gebonden aan matig voedselarme wateren). Soorten die waarschijnlijk mede door verzuring zijn afgenomen zijn de Noordse en de Bruine winterjuffer, en de Kempense heidelibel.

Er zijn ook soorten die kunnen profiteren van verzuring: de Watersnuffel, de Viervlek, en waarschijnlijk ook de Gewone pantserjuffer en de Zwarte heidelibel. Enkele soorten die wat minder algemeen zijn en een positief effect laten zien, waarschijnlijk door toedoen van verzuring, zijn de Venglazenmaker, de Noordse- en de Venwitsnuitlibel (Wasscher & Van Tol 1993).

- **Micro-/mesofauna**

Verschillende onderzoeken lijken uit te wijzen dat verzuring leidt tot een verschuiving van grote naar kleine zoöplanktonsoorten (Bukaveckas & Shaw 1998; Havens & Hanazato 1993). In meren ontstaat een dominantie van de kleinste soorten cladoceren en rotiferen. Dit effect wordt waarschijnlijk veroorzaakt door een hogere reproductiesnelheid, een hogere fysiologische tolerantie, en/of een ontwikkeling met weinig gevoelige stadia (bijv. net na vervellen) van kleinere soorten (Havens & Hanazato 1993).

Individueel niveau

- **Macrofauna**

Onder zure omstandigheden vertonen larven van de Speerwaterjuffer en de Vuurjuffer een lage consumptiesnelheid, en hebben meer tijd nodig bij het vergaren van voedsel. Het is echter niet duidelijk welke exacte factoren bijdragen tot deze veranderingen, mogelijk zijn ze het gevolg van veranderingen in het voedselweb (Hargeby *et al.* 1994).

Er zijn maar weinig publicaties te vinden waarin gezocht wordt naar factoren die een bottleneck kunnen vormen voor soorten, waarbij specifiek naar aspecten van de levenscyclus wordt gekeken. In Little Rock Lake is echter een bottleneck analyse uitgevoerd voor de pluimmug *Chaoborus punctipennis*. De hypothese werd onderzocht of en waar verzuring deze soort aangrijpt in de levenscyclus: afname van voedselbeschikbaarheid (rotiferen) of een toenemende predatie door evertrebraten voor het 1^e en 2^e stadium, of vispredatie voor 3^e en 4^e stadiumlarven. Vissen bleken gevoeliger voor verzuring dan de mug, en een lagere voedselbeschikbaarheid had geen negatieve effecten op *Chaoborus*. De bottleneck die a.g.v. verzuring optreedt bleek voor deze soort op het 1^e en 2^e stadium in te grijpen, in de vorm van een ongewervelde predator (*Mesocyclops edax*) (Fisher & Frost 1997).

Kevers die gekenmerkt worden als karakteristiek voor vennen, worden door verzuring bedreigd doordat het planktonbestand verarmt, detritus wordt opgehoopt en de osmoregulatie wordt verstoord. De kever *Coelambus novemlineatus* is zeldzaam geworden omdat de kale zandbodems, die deze soort vereist, zijn bedekt met sliblagen (Drost *et al.*, 1992, in Kurstjens 1993).

Van sommige diersoorten is bekend dat ze (tijdelijk) de blootstelling aan ongunstige condities (lage pH, metalen) kunnen 'ontvluchten'. De mossel *Anodonta cygnea* reageert bij impulsen van zuur water met het sluiten van de kleppen (Pynnonen & Huebner 1995). Sommige mollusken (zoals *Lymnaea stagnalis*) kunnen zich tegen metaal toxiciteit beschermen door extracellulaire mucopolysaccharide uit te scheiden. Dit excretieproduct neemt het metaal op, waardoor het niet meer beschikbaar meer is voor opname (Jugdaohsingh *et al.* 1998).

Sommige soorten, zoals de Maanwaterjuffer, zijn gebaat bij verzuring, waarschijnlijk omdat concurrerende (Speerwaterjuffer) of prederende (vis) soorten verdwijnen. Een wat minder algemene soort die kan profiteren van verzuring is de Venwitsnuitlibel; deze ondervindt gunstige effecten van de door verzuring toenemende groei van *Sphagnum*. In het laboratorium bleek dat oudere larven van de Venwitsnuitlibel van kleur veranderden met de kleur van *Spaghnum* (bruin tot groen). Op deze manier is deze larve minder zichtbaar voor predatoren. Ook andere 'zuurtolerante' soorten, zoals bepaalde soorten chironomiden, cladoceren, libellen en kokerjuffers kunnen profiteren van de door verzuring toenemende groei van *Sphagnum*. Het mos fungeert als refugium en foerageerplaats (Henrikson 1993). Ook kunnen soorten (indirect) profiteren van verzuring indien diens predator gevoeliger is dan de prooi zelf. In het laboratorium zijn de predator *Dugesia dorotocephala* (Turbellaria) en de prooi *Cheumatopsyche pettiti* (Trichoptera) blootgesteld aan verschillende pH's. *D. dorotocephala* vertoonde bij verlaging van de pH een lagere fysiologische activiteit, terwijl de kokerjuffer nog nauwelijks effecten ondervond. De verminderde predatiedruk reduceerde de mortaliteit van *C. pettiti* met een verdere afname van de pH (Camargo & Ward 1992). De directe negatieve effecten van verzuring worden voor de kokerjuffer dus overgecompenseerd door het wegvallen van zijn predator.

- Micro-/mesofauna

In een review zijn effecten van verzuring op zooplankton (met name *Daphnia*) in bioassays op een rijtje gezet. Een lage pH beïnvloedt de volgende parameters: overleving, levensduur, reproductie, Na^+ flux, hartslag, groeisnelheid, consumptiesnelheid en ademhaling (Locke 1991). Effecten van verzuring worden mede bepaald door de voedselomstandigheden. De rotifeer *Keratella cochlearis* ondervond alleen negatieve effecten onder voedselarme condities. De toename van een nauw verwante soort, *K. taurocephala*, hing waarschijnlijk samen met een afname van diens predator onder zure omstandigheden (Gonzalez & Frost 1994).

Verzuring ontrafeld

Verzuring kan direct in de fysiologie van aquatische macrofauna ingrijpen. In de mossel *Anodonta anatina* resulteerde verzuring in pH verlaging van het haemolymfe. Tevens vonden veranderingen in concentraties van HCO_3^- , Ca^{2+} , Na^+ en Cl^- plaats. Na 6 uur werd een verlaging van de zuurstofspanning in het haemolymfe waargenomen (Pynnönen 1994). Voor de waterwants *Corixa dentipes* is gevonden dat een lage pH (3) de Na^+ regulatie verstoort; het Na^+ gehalte in het bloed daalt (Vangenechten 1976). Bij adulten van *Corixa punctata* had aluminium duidelijke invloed op de fysiologie; na 20 uur blootstelling werd een daling van de Na^+ -opname geconstateerd boven de 0.5 mg Al/L, hoewel de Na^+ concentratie in het haemolymfe vrijwel constant bleef. Ingrijpen op de Na^+ huishouding versterkte met een lagere pH (3 i.p.v. 4) (Witters *et al* 1984).

Uit laboratoriumonderzoek blijkt dat effecten van verzuring op zooplankton voornamelijk worden bepaald door H^+ ionen en aluminium. Effecten van verzuring op de gevoelige *Daphnia galeata* en ongevoelige *Bosmina longirostris* zijn waarschijnlijk bepaald door ingrijpen op de osmoregulatie. Daarnaast kan aluminium toxische effecten hebben op *D. galeata* en andere zooplankton soorten (Havens 1992b).

Evenals voor de terrestrische fauna is calcium essentieel voor de ontwikkeling van de aquatische fauna. Omdat verzuring tot een afname van het beschikbare calcium leidt, kan er een gebrek ontstaan. Zo is voor de watervlo *Daphnia galeata* een directe afname van de populatie waargenomen na het wegvallen van bekalking. De sterfte trad op vlak voor reproductie, waarschijnlijk door kalkgebrek tijdens vervellen (Lindstrom 1998). Onder verzuurde omstandigheden neemt ook de stevigheid van het carapax van *Orconectes* (een rivierkreeftje) af (France 1993). Vooral kreeftachtigen en mollusken zijn gevoelig voor verzuring, deze komen niet voor beneden een pH van 5 vanwege de verminderde beschikbaarheid van calcium (Peterson 1982).

In verschillende Canadese wateren met uiteenlopende waterchemie zijn concentraties van o.a. Ca in ongewervelden bepaald. Slakken en mosselen hadden het hoogste Ca gehalte (200-300 mg/g). Andere groepen (kokerjuffers, libellen, waterkevers) hadden een veel lager Ca gehalte (<2 mg/g). Het calciumgehalte in de insecten (niet in de mollusken) werd door verscheidene factoren beïnvloed, maar de pH bleek in hoofdzaak de variabiliteit te bepalen (Scheuhammer *et al.* 1997). Bij de mollusken lijkt dus een 'alles of niets' effect op te treden, waarbij het individuele kalkgehalte niet wordt gereduceerd door verzuring, maar wel het aantal individuen.

Ook in andere systemen (kleine meertjes) werd een relatie gevonden tussen pH, Ca in het water, Ca in insecten en Ca in planten. In wetlands werd daarentegen waargenomen dat verzuring (pH 5.0, t.o.v. 6.5) weliswaar een lagere Ca concentratie in het water tot gevolg had, maar het Ca gehalte in aquatische insecten bleef gelijk (Albers & Camardese 1993). Verder is het calciumgehalte in het water niet allesbepalend voor de diversiteit van soorten. In een overzicht van soortendiversiteit van crustaceeën blijkt een duidelijke afname van soorten op te treden met een afnemende pH, maar een dergelijke relatie is niet aangetoond tussen het aantal soorten en de calcium concentratie (Fryer 1980).

Zoals eerder vermeld brengt verzuring een verhoogde blootstelling aan beschikbare metalen met zich mee. De toxiciteit van metalen verandert daardoor onder zure omstandigheden. Zo is bij de haft *Leptophlebia marginata* waargenomen dat overleving en vluchtgedrag afnamen met toenemende metaal concentraties (Pb^{2+} en Fe^{2+}), en de toxiciteit werd versterkt bij een lagere pH (4.5 i.p.v. 7.0) (Gerhardt 1994). In

het laboratorium zijn effecten van onder meer Al en een lage pH op de uitkomst van eieren en overleving van nimfen van de haft *Cloeon triangulifer* bepaald. Met een afname van de pH (7.5-3.0) nam ook het aantal levende uitgekomen nimfen af. De ontwikkelingstijd van de eieren werd niet beïnvloed door de pH. Aluminium (100 en 500 µg/l) had ook een negatief effect op het reproductiesucces. Toevoeging van Al bij een lage pH verhoogde de mortaliteit met 8-22% (Tabak & Gibbs 1991). Mogelijk worden libellen ook beïnvloed door het vrijkomen van metalen bij verzuring. In een experiment zijn larven van de libel *Libellula julia* blootgesteld aan een lage zuurgraad. In combinatie met een hoge aluminiumconcentratie werd o.m. de respiratie duidelijk beïnvloed. In het veld worden ook extreme aluminiumconcentraties aangetroffen, zoals in de Overasseltse en Hatertse vennen (18.5 mg/L). Wellicht heeft dit ook negatieve effecten op libellen, hoewel veel libellenlarven relatief hoge geaccumuleerde metaalconcentraties in het lichaam kunnen verdragen. Zo komt er bij Budel, een plek met hoge zink, cadmium en loodconcentraties, een rijke libellenfauna voor. Zeldzame soorten als de Geelvlekglanlibel, Kempense heidelibel, Beekoeverlibel en de Koraaljuffer worden hier aangetroffen (Wasscher & Van Tol 1993). Overigens hoeft er geen directe relatie te bestaan tussen pH, de metaal concentratie in het water en de metaal concentratie in het dier (Scheuhammer *et al.* 1997). Tevens hoeft accumulatie van metalen in dieren niet te leiden tot negatieve effecten, of omgekeerd, metalen kunnen toxisch zijn voor een organisme zonder dat deze geaccumuleerd zijn.

Uit het bovenstaande overzicht kan geconcludeerd worden dat de effecten van verzuring op aquatische dieren zich afspelen op alle trofische niveaus. De verschillende responsen van ongewervelden zijn een gevolg van verschillen in fysiologische tolerantie (voor o.m. H⁺, aluminium), en worden mede gestuurd door externe variabelen, zoals de voedselcondities of de aan- of afwezigheid van predatoren. Toch is er nog veel onduidelijk over welke factoren exact leiden tot de verdwijning van soorten. Nauw verwante soorten zullen fysiologisch niet veel verschillen, maar toch komt het regelmatig voor dat de ene soort zich kan handhaven, terwijl de andere uit hetzelfde habitat verdwijnt. Deze soorten onderscheiden zich in eisen ten aanzien van hun habitat (bijv. voor de eiafzetplaats). Het is echter moeilijk aan te tonen hoe scherp de eisen van soorten zijn, en in hoeverre verzuring hierop aangrijpt.

5.1.2 Vermesting

• Terrestrische fauna

Evenals voor verzuring geldt dat eutrofiëring op de heide leidt tot een afname van variatie en gradiënten, waardoor het aantal niches voor veel faunagroepen (o.a. sprinkhanen, libellen, vlinders) is afgenomen (Hornman 1996). Indirecte effecten van vermeting die ook door andere factoren veroorzaakt worden, worden beschreven in: 5.1.4.1 Vegetatiestructuur en microklimaat, 5.1.4.2 Voedselkwaliteit, 5.1.4.3 Voedselaanbod en 5.1.4.4 Plaaginsecten.

• Algemeen

Vermesting heeft, in beperkte mate, vaak een positief effect op meso- en macrofauna, doordat er voor herbivoren meer voedsel beschikbaar komt a.g.v. een toegenomen plantengroei. Predatoren (kevers, spinnen) profiteren weer van het hogere aanbod van herbivoren (Siepel *et al.* 1989). Indien op soortsniveau wordt gekeken, is te zien dat na verdergaande eutrofiëring van een systeem over het algemeen een verschuiving wordt waargenomen, vaak van grote naar kleine insecten (Siepel 1990). Soorten met een korte generatietijd, die in staat zijn snel op veranderingen in te spelen, lijken globaal gezien het beste bestand tegen eutrofiëring (Hornman 1996).

• Sprinkhanen

Vooraf in schrale en droge hei is het aantal karakteristieke sprinkhanensoorten sterk achteruit gegaan. Naast de afname van het heideareaal en verdroging wordt

vermesting als één van de belangrijkste oorzaken van de achteruitgang van sprinkhanen gezien (Kleukers *et al* 1997). Volgens Van Wingerden *et al.* (1992) reageren sprinkhanen relatief sterk op bemesting (t.o.v. bijvoorbeeld loopkevers): eerst gaat het soortenaantal achteruit, wat gevolgd wordt door een afname van dichtheden. Niet zozeer de bemesting zelf als wel de daarmee gepaard gaande hogere biomassa, dichtere vegetatiestructuur en ongunstige temperatuur kunnen de afwezigheid van sprinkhanen verklaren (zie 5.1.4.1 Vegetatiestructuur en microklimaat).

Veldonderzoek in graslanden laat zien dat het bemestingsniveau negatief gecorreleerd is met het aantal sprinkhaansoorten (Lenders & Van Wezel 1986). Soorten die verdwijnen na bemesting, zijn de Snortikker, het Zoemertje, Schavertje, Wekkertje, Heidesabelsprinkhaan en Ratelaar. De Krasser floreert juist in bemeste graslanden (Van Wingerden *et al* 1992).

- **Dagvlinders**

Effecten van vermesting op vlinders zullen met name te zien zijn in schrale milieus. Hier komen vooral specialisten voor, die bestand zijn tegen extreme condities, maar niet tegen veranderingen (Bink 1992). De Kleine heidevlinder is in stuifzanden achteruitgegaan door (o.a.) vermossing met Grijs kronkelsteeltje, waarbij de waardplant (Buntgras) is afgenomen. Juist op de graseters heeft vergrassing een negatieve invloed, omdat de dominante grassoort (Bochtige smele) ongeschikt is als waardplant (Bink *et al* 1998). In graslanden zijn vlindersoorten met langzaam groeiende rupsen door zware bemesting achteruitgegaan, enerzijds door het verdwijnen van de voedselplant, anderzijds door het doorbreken van de synchronisatie tussen de ontwikkeling van de rups en de periode dat de voedselplant geschikt is voor consumptie (Pimpernelblauwtje, Donker Pimpernelblauwtje, Tweekleurig Hooibeestje) (Hornman 1996). Een ander oorzakelijk verband tussen eutrofiëring en de achteruitgang van vlinders is het ongunstiger worden van de vegetatiestructuur (zie 5.1.4.1 Vegetatiestructuur en microklimaat).

Sommige soorten worden juist bevoordeeld door effecten van eutrofiëring, doordat de voedingswaarde van planten is verhoogd (zie 5.1.4.2 Voedselkwaliteit), of doordat de waardplant zelf uitbreidt a.g.v. vermesting. Het Spiegeldikkopje is uitgebreid door de toegenomen groei van Pijpenstrootje (Bink *et al* 1998).

- **Loopkevers**

Loopkevers van de droge en de natte heide worden vooral bedreigd door vergrassing (zie 5.1.4.1 Vegetatiestructuur en microklimaat). Op droge heide en op stuifzanden worden met name de *Harpalus* soorten bedreigd, deze zijn het meest thermofiel (Bink *et al* 1998).

Micro-/mesofauna

In een laboratoriumexperiment is het effect van vermesting op bodemfauna in bossen onderzocht. Toevoeging van stikstofhoudende meststoffen (ammoniumnitraat) had over het algemeen een negatief effect op fauna, m.u.v. sommige nematoden (vooral bacterie-eters). Van de microarthropoden die negatieve invloed ondervonden herstelden de meesten na een half tot twee jaar, maar sommigen bleven schaars (Huhta *et al.* 1986). Zoals al eerder vermeld (4.1.1 Verzuring), heeft een verhoogde depositie van stikstofhoudende stoffen negatieve effecten op schimmels in de bodem. Er treedt een verschuiving op tussen de twee voornaamste afbraakroutes, nl. de bacterie- en schimmel-gedomineerde afbraakroute. Er ontstaat een dominantie van bacteriën, waardoor het niet verwonderlijk is dat in het bovenstaande experiment vooral bacterie-eters positieve effecten ondervonden na toevoeging van stikstofhoudende stoffen. Ook soorten van andere bodemsoorten profiteren van vermestende effecten. Met een toename van bemesting van graslanden neemt het aandeel mijten en springstaarten met een korte levenscyclus toe. Dit gaat ten koste van soorten met een lange juveniele fase. Hierdoor ontstaat een hogere dynamiek in en op de bodem, wat tot destabilisatie van het bodemecosysteem zou kunnen leiden (Hornman 1996; Siepel & Van de Bund 1986).

- **Aquatische fauna**

In meren heeft eutrofiëring een grote invloed op de macrofauna; de voedingsstaat is van grotere invloed op het voorkomen van evertrebraten dan de plantensamenstelling (Pieczynska *et al.* 1998). De respons van evertrebraten op vermessing heeft direct consequenties voor het hele systeem; zo kan bioturbatie door macrofauna een grote invloed hebben op denitrificatie van sedimenten in meren (Svensson & Leonardson 1996).

Een 20 jarig onderzoek in Poolse meren, onderhevig aan vermessing, wees uit dat met name molluscan, waterpissebedden, bloedzuigers en gammariden positieve effecten ondervonden. Chironomiden en oligochaeten bleven constant. Vooral haften en bepaalde watermijten verdwenen, waarschijnlijk als gevolg van vermessing (Timm *et al.* 1996). In een andere studie werden wel effecten op oligochaeten waargenomen. Soorten die indicatief zijn voor oligotrofe condities binnen de chironomiden en oligochaeten vertoonden uiteenlopende reacties op vermessing. Oligochaeten werden negatiever beïnvloed dan chironomiden door de sedimentatie van fytoplankton, waarschijnlijk omdat ze minder mobiel zijn en omdat ze meer afhankelijk zijn van voedsel en reproductie in het sediment (Lang 1999).

- **Libellen**

De achteruitgang van bepaalde libellensoorten wordt ook wel aan vermessing geweten. De Maanwaterjuffer handhaaft nog maar twee grote populaties in Ierland. De dieren komen voor in mesotrofe meren en in grote hoogveenwateren. De afname van deze soort wordt veroorzaakt door de achteruitgang van habitats, als gevolg van vermessing (Nelson 1999). Ook zijn in Duitsland populaties van de Beekoeverlibel o.a. door toedoen van vermessing afgenomen (Buchwald & Schmidt 1990).

5.1.3 Verdroging

- **Terrestrische fauna**

Indirecte effecten van verdroging die ook door andere factoren veroorzaakt worden, worden beschreven in: 5.1.4.1 Vegetatiestructuur en microklimaat, 5.1.4.2 Voedselkwaliteit, 5.1.4.3 Voedselaanbod en 5.1.4.4 Plaaginsecten. Er is weinig te vinden over directe effecten van verdroging op ongewervelden. In het algemeen wordt gevonden dat verlaging van de grondwaterspiegel resulteert in een afname van het aantal stenotope soorten en een toename van het aantal eurytope soorten (Kehl 1997). Vaak is vocht tijdens de eifase essentieel. In tegenstelling tot larven en adulten zijn eieren immobiel, deze kunnen dus niet 'ontsnappen' aan de droge condities. Na het eistadium hebben vooral de jongere dieren te lijden van verdroging, gezien de ongunstige verhouding tussen oppervlak en volume.

- **Sprinkhanen**

Verdroging heeft er onder meer toe geleid dat het areaal van vochtige heide sterk is ingekrompen. Vochtminnende soorten als de Moerassprinkhaan en de Gouden sprinkhaan zijn de laatste tijd dan ook moeilijk te vinden (Kleukers *et al.* 1997). Sprinkhanen zijn over het algemeen sterk gebonden aan een bepaald microklimaat (vocht en temperatuur), o.a. voor de ovipositie. Eieren van de zeldzame Moerassprinkhaan en Wrattenbijter zijn hygroofiel, en de eieren van eerstgenoemde benodigen af en toe overspoeling. De Heidesabelsprinkhaan wordt door verscheidene factoren bedreigd, waarvan ontwatering een belangrijke is. De eieren van deze soort hebben vocht nodig gedurende hun (meer dan) 2 jaar durende ontwikkeling. Verdroging heeft dus grote consequenties voor het voorkomen van karakteristieke sprinkhaansoorten.

- **Dagvlinders**

Soorten die afhankelijk zijn van heel specifieke factoren, zijn meestal het meest kwetsbaar voor aantastingen. Het Gentiaanblauwtje is afhankelijk van een complex van factoren, waaronder de aanwezigheid van de waardplant, de Klokjesgentiaan. Deze plant kan slecht tegen verdroging, omdat het zaad alleen kiemt op bodems met

een hoog vochtigheidsgehalte. Naast deze waardplant is het Gentiaanblauwtje afhankelijk van waardmieren. Deze mieren, met name *Myrmica ruginodis*, lijken ook slecht tegen verdroging te kunnen. De aantasting van zowel waardplant als waardmier leidt tot de conclusie dat verdroging de grootste oorzaak voor de verdwijning van het Gentiaanblauwtje vormt (Scheper *et al.* 1994).

Ook bij vlinders speelt vocht een belangrijke rol tijdens de eifase. Zo is bij *Chlosyne lacinia* waargenomen dat het succes van het uitkomen van eieren positief is gecorreleerd aan vochtigheid. Eieren die in meerdere lagen zijn gelegd hebben overigens meer kans van slagen dan eieren die in een enkele laag zijn gelegd. Aan de andere kant vertonen de larven wel eerder kannibalisme als er veel eieren vlak bij elkaar liggen (Clark & Faeth 1998).

Verdroging kan indirect ook (kortstondig) positieve effecten hebben op vlinders. In een laboratoriumexperiment is nagegaan of verdroging van de voedselplant (*Lolium perenne*) de groei van de rupsen van het Hooibeestje beïnvloedt. Mannetjes groeiden sneller en vertoonden een kortere ontwikkelingsduur onder droge omstandigheden, terwijl vrouwtjes geen effect vertoonden van verdroogde planten. Het bleek dat de gestresste planten meer N produceerden, waar de mannetjes van konden profiteren (zie verder 5.1.4.2 Voedselkwaliteit) (Soontjens & Bink 1997).

- **Loopkevers**

In bossen bleken grondwaterfluctuaties en bodemvochtigheid de belangrijkste factoren die de samenstelling van loopkevergemeenschappen bepaalden (er werd slechts een zwakke correlatie gevonden met vegetatiesamenstelling) (Noetzold 1996). Op de heide treden directe effecten van verdroging op loopkevers op bij soorten die leven aan de oevers van wateren. Het habitat voor deze soorten verkleint doordat verdroging gepaard gaat met een afname van de oeverzone. In natte heide zal biotoopverlies door verdroging echter minder van belang zijn voor loopkevers dan vergrassing, gezien het grote aantal heiden met een pseudogroundwaterstand, dat niet te lijden heeft van grondwateronttrekking. Volgens Bink (1998) worden soorten van zowel natte als droge heide vooral indirect negatief beïnvloed door verdroging, door verruiging of vermosing van de vegetatie.

In het algemeen lijkt verdroging onder de loopkevers niet direct één van de belangrijkste bedreigingen te vormen. In een studie naar de verspreiding van loopkevers in de afgelopen eeuw komt naar voren dat vooral de (xerofiele) kevers van droge schraalgraslanden en heide sterk in aantal achteruit zijn gegaan. Opvallend is dat de hygrofiele soorten in veel mindere mate bedreigd zijn, en soms zelfs toenemen. Effecten van verdroging lijken dus (nog) geen drastische effecten op de kevers te hebben (Desender & Turin 1989). Aan de andere kant zijn er wel natte heidesoorten, zoals *Agonum versutum*, die mogelijk (mede) door verdroging zijn achteruitgegaan.

- **Mieren**

Het vasthouden van vocht is essentieel om droogte te kunnen overleven, o.a. voor de zeldzame veenmier (*Formica picea*). De dikte van de humuslaag is dan ook direct van invloed op de verspreiding van mierensoorten. Op droge heide zijn mieren gebaat bij de aanwezigheid van Pijpenstrootje omdat het een potentiële nestplaats is. Vooral halfverteerde pollen worden geprefereerd, omdat deze humeuze pollen lang vocht kunnen vasthouden, wat een gunstig microklimaat vormt voor de ontwikkeling voor de eieren (Mabelis 1976).

- **Aquatische fauna**

- **Libellen**

Verdroging vormt een belangrijke bedreiging voor libellen. Zo is de Noordse winterjuffer, een soort die vroeger algemeen was, sterk teruggedrongen. De belangrijkste biotopen voor deze soort, ondiepe grondwaterpoeltjes, zijn door verdroging flink afgenomen (Wasscher 1994). Ook de zeldzame Tengere pantserjuffer en de Noordse glazenmaker zijn blijvend verdwenen na het droogvallen van meertjes en vennetjes.

Het droogvallen van vennen hoeft echter niet meteen te betekenen dat een soort voorgoed zal verdwijnen. Zo is de Dwergjuffer in een ven bij Hamburg teruggekeerd nadat het enkele jaren daarvoor was drooggefallen. Voorwaarde voor terugkeer is wel dat verdroging niet permanent is, en dat een populatie nabij moet zijn om het ven weer te kunnen herkoloniseren. Daarbij mag de vegetatiestructuur en watersamenstelling niet teveel door verdroging zijn veranderd. Sommige libellen geven zelfs de voorkeur aan droogvallende wateren, zoals de Zwervende pantserjuffer en de Geelvlakheidlibel. Van de larve van de Platbuik is bekend dat ze goed bestand zijn tegen het droogvallen van wateren (Wasscher & Van Tol 1993).

5.1.4 Interactieve effecten van ver-factoren op de ongewervelde heidefauna

5.1.4.1 Vegetatiestructuur en microklimaat

Zowel verzuring, vermesting als verdroging kunnen leiden tot een eenvormige vegetatiestructuur en/of een genivelleerd microklimaat. Hieronder volgt een overzicht van hoe deze factoren het voorkomen van ongewervelden beïnvloeden in het heidelandschap.

- **Algemeen**

In het algemeen is de diversiteit van arthropoden positief gecorreleerd met de variatie in vegetatiestructuur (Webb *et al* 1984; Wettstein & Schmid 1999). De structuur van de vegetatie is vaak belangrijker voor de fauna dan de samenstelling van de plantensoorten. Zo bleek de faunadiversiteit in een Engels Nationaal Park zeer hoog te zijn, terwijl de botanische variatie zeer laag was. Vochtgehalte en vegetatiehoogte (gerelateerd aan de groeifase van heide) behoorden tot de belangrijkste factoren die de diversiteit van evertrebraten bepaalden (Usher 1992). In een studie in Duitsland bleek de verspreiding van insecten (Lepidoptera, Hymenoptera, Dermaptera, en Diptera) in heideterreinen grotendeels bepaald te worden door de bloei van Struikheide, open plekken, en verschillen in biotoop in de nabijheid (Stuke 1995). Elk successiestadium van de heide herbergt een verschillende samenstelling aan arthropoden. Vooral het pioniersstadium en jonge Struikheide zijn essentieel, omdat hier een hoge diversiteit aan gespecialiseerde en zeldzame typische heidesoorten voorkomt (Voigt 1994).

Als de biotoopeisen van heidesoorten (zoals opgevoerd in Van de Bund, 1986) op een rijtje worden gezet, komt als eerste een gevarieerde vegetatiestructuur als gemeenschappelijke eis naar voren. De aanwezigheid van open plekken, kaal zand, mos- of korstmosplassen is belangrijk voor bijvoorbeeld de Blauwvleugelsprinkhaan en de Mierenleeuw. Zandloopkevers als *Cicindela sylvatica* prefereren naast open plekken ook een vegetatie die in hoogte verschilt. Bramen en distels vormen een hoge vegetatie die gunstig is voor de Zadelprinkhaan, en daarbij voorzien deze bloembezoekers (vlinders, vliegen, kevers, graafbijen, graafwespen, zandbijen) van nectar (Siepel 1988). Ook predatore spinners, wespen en loopkevers zijn afhankelijk van de structuur van de heidevegetatie, mede door het microklimaat dat deze structuur in stand houdt: op open plekken is het overdag warm en droog, een gesloten, hogere vegetatie biedt een koeler en vochtiger microklimaat (De Molenaar & Bink 1994). Veranderingen in de vegetatiestructuur leiden dus direct tot veranderingen in het microklimaat.

- **Sprinkhanen**

Factoren die het voorkomen van sprinkhanen bepalen, zijn vooral terug te voeren op macro- en microklimaat (met name vocht en temperatuur) (Kleukers *et al* 1997) en vegetatiestructuur (Van Wingerden *et al* 1992; Lensink 1963; Lenders & Van Wezel 1986). Minder belangrijke factoren zijn: natuurlijke vijanden, concurrentie, (botanische samenstelling) en chemische factoren (Kleukers *et al* 1997).

De ontwikkelingssnelheid en de overleving van de eieren, de ontwikkeling van de nimfen en de eiproductie van de imago's worden sterk beïnvloed door het microklimaat (Kleukers *et al* 1997). Bij te dichte of te hoge vegetatie wordt de ontwikkeling van de eieren gehinderd door de sterke lichtextinctie bij het bodemoppervlak. Hierdoor is de temperatuur lager, wat de ontwikkelingstijd van de

eieren verlengt. Soorten die relatief lang nodig hebben om zich te ontwikkelen, hebben op deze manier niet genoeg tijd de levenscyclus te voltooien voor de winter zich aandient.

De preferentie voor een bepaald biotooptype verandert echter per levensfase. Meestal is een open vegetatie essentieel tijdens de eifase, terwijl nimfen en adulten meer gesloten vegetatie nodig hebben. Positieve aspecten van hoge en dichte vegetatie zijn er dus ook: er is beschutting voor nimfen en adulten tegen wind, regen en sterke zonnestraling, en sterke fluctuaties in temperatuur en vocht zijn verminderd. Voor sprinkhanen is een open bodem of lage vegetatie dus optimaal tijdens de eifase (mei-juni), en stukken met hoge en dichte vegetatie wanneer nimfen en adulten aanwezig zijn (juni-september) (Van Wingerden et al 1991). Voor slechte verbreiders is het van belang dat de verschillende vegetatietypen niet te ver uit elkaar liggen (Lensink 1963).

Effecten van veranderingen in microklimaat zijn sterk soortafhankelijk. Van een aantal inheemse zeldzame sprinkhaansoorten is een overzicht gemaakt van welke eisen deze soorten stellen aan hun milieu. De soorten stellen uiteenlopende eisen, maar deze zijn grotendeels gerelateerd aan structuur en microklimaat. Voor de bedreigde Heidesabelsprinkhaan is vegetatiestructuur belangrijker dan microklimaat. Deze soort is sterk verticaal georiënteerd. Hij kan in droge en natte heide voorkomen, mits er hoge vegetatie aanwezig is. De zeldzame Wrattenbijter is sterk afhankelijk van het microklimaat. De nimfen vereisen een hoge temperatuur om zich te kunnen ontwikkelen, maar zijn wel vorstbestendig. Adulten prefereren ook hoge temperaturen. Volgens Ingrish (1983) is deze soort uit bepaalde gebieden verdrongen door te milde winters. Vegetatiestructuur is ook van belang; eieren worden in lage vegetatie afgezet (of op de bodem), en hogere planten dienen om als zangposten gebruikt te worden. De zeldzame Blauwe duinsprinkhaan is ook sterk afhankelijk van het microklimaat. De soort is op droge, vegetatiearme (<50%) terreinen aangewezen, omdat de adulten xerofiel zijn. Nimfen zijn daarentegen mesofiel, en komen dan ook in dichtere vegetatie voor (Hochkirch & Klugkist 1998).

Ook onder meer algemene soorten zijn verschillende eisen te ontdekken ten aanzien van het microklimaat. Langzaam groeiende soorten zoals het Schavertje, de Snortikker, de Ratelaar en het Zoemertje waren afwezig in bemeste graslanden, waar een koel microklimaat heerst. Alleen het Krassertje kon profiteren van bemesting (Van Wingerden et al 1992). In een laboratoriumonderzoek zijn drie sprinkhanensoorten onderzocht op eileggedrag. Alledrie de soorten Kustsprinkhaan, Zompsprinkhaan en Krasser prefereerden verticale delen voor de eilegplaats. De soorten waren niet aan het soort substraat gebonden, maar wel aan de hoogte van depositie respectievelijk 6-2 cm, 2-0.5 cm en 0.5-0 cm. Er werd aangenomen dat dit gedrag werd vertoond om interspecifieke competitie te voorkomen. Aan de andere kant lijkt dit gedrag ook te kunnen worden verklaard aan de hand van tolerantie voor vocht en temperatuur. De soort die zijn eieren op de hoogste plek legt, heeft een hoge weerstand voor vochtgebrek en heeft een hoge temperatuur nodig om te kunnen ontwikkelen, en vice versa (Langmaack 1997). Zoals ook al in de voorgaand beschreven studie naar voren kwam, blijkt de Krasser dus goed bestand tegen een koeler microklimaat.

- **Dagvlinders**

Over het algemeen neemt de vlinderdiversiteit toe naarmate de horizontale vegetatiediversiteit toeneemt (Ovaa & Van Steenis 1988). Ook de verticale heterogeniteit is van belang. Haysom en Coulson hebben de bouw van Calluna vulgaris in relatie tot vlinders onderzocht. Het aantal larven werd gerelateerd aan leeftijd, hoogte, bedekking, dichtheid van jonge scheuten en bloemdichtheid van Struikheide. De hoogte bleek de meeste variatie in larvale dichtheid te verklaren. Hoe hoger de plant, hoe meer larven. Deze toename was bij vrijwel alle vlindersoorten te zien. Hogere (en dus oudere) Struikheide biedt niet alleen wat betreft ruimte en voedselhoeveelheid voordelen, maar ook de relatief grotere strooisellaag onder de plant biedt een goede overwinteringsplaats voor poppen van bepaalde vlindersoorten. Er zijn ook soorten die sterk afhankelijk zijn van de vorm van Struikheide. Struikheide begint als een simpele, verticale stengel en vormt naarmate hij ouder wordt een piramide van zijtakken, die steeds dichter op elkaar komen.



Rups van Heideblauwtje met de mier Lasius niger (foto: Frits Bink).

Verschillende soorten, zoals *Hydriomena furcata* en andere microlepidoptera, binden meerdere takken aan elkaar om een beschut plaatsje te creëren. Een hogere struik (dus met meer zijtakken) biedt dus meer mogelijkheden voor deze vlinder. (Ter illustratie: in een 55 cm hoge Struikheide kwamen 50 keer zoveel larven van *H. furcata* voor als in struiken van 35 cm!) Een ander voordeel van hogere struiken is dat het microklimaat stabiel is. Fluctuaties in temperatuur en vochtgehalte kunnen zowel eieren, larven als poppen beïnvloeden. Verder is de hoeveelheid voedsel van een grote plant op één plek van voordeel voor soorten die zich slecht kunnen verplaatsen door ongunstige terreinen. Er werden overigens geen soorten aangetroffen die een specifieke hoogte vereisten (Haysom & Coulson 1998).

Door de effecten van ver-factoren neemt het aantal kale plekjes op de heide af. Er ontstaat vaak een aaneengesloten grazige vegetatie, waardoor een weinig heterogene structuur verkregen wordt. Dit is nadelig voor het Heideblauwtje, omdat geschikte ovipositieplaatsen (kale plekken) verdwijnen. Tevens is deze ontwikkeling slecht voor de waardmieren, deze bouwen hun nesten op open plekken. Inventarisaties lijken uit te wijzen dat, naast het voorkomen van open plekken, het belangrijk is dat vroege (met Gewone dophei en Veenmossen) en latere (met Struikheide en Pijpenstrootje) successiestadia dichtbij elkaar voorkomen (De Jong 1995).

De condities waaronder planten groeien kunnen ook van groot belang zijn voor vlinders (zie ook 4.1.4.2 Voedselkwaliteit). Het blauwtje *Lycaeides melissa* blijkt, ondanks een uitbundiger groei van voedselplanten (*Lupinus perennis*) op open plekken, voorkeur te geven aan beschaduwde lupines om eieren op te leggen. Laboratoriumonderzoek toonde aan dat rupsen sneller groeiden op voedselplanten die in de schaduw stonden dan larven die op dezelfde plant in de zon zaten. Hierdoor is de kans groter dat larven van een tweede broedsel van bloeiende planten kunnen eten. Het is dus van belang voor het welzijn van zeldzame vlindersoorten als deze dat er variatie in de hoogte van vegetaties aanwezig is, in dit geval om de benodigde schaduw te leveren (Grundel et al 1998).

- **Loopkevers**

In een studie naar de verspreiding van loopkevers in de afgelopen eeuw komt naar voren dat vooral de kevers van droge schraalgraslanden en heide sterk in aantal achteruit zijn gegaan. Deze achteruitgang van met name stenotopie soorten wordt vooral geweten aan het verlies van geschikte habitats door veranderingen in microklimaat (en door isolatie van gebieden) (Desender & Turin 1989). Loopkevers worden sterk beïnvloed door licht, temperatuur en vochtigheid. Deze factoren worden voor een belangrijk deel bepaald door het microklimaat.

De ontwikkelingsduur van ei tot kever is korter bij hogere temperaturen (Aukema 1995). Met name in het larvale stadium is de temperatuur bepalend voor de ontwikkelingsduur (Van Dijk 1994). Daarnaast is de temperatuur tijdens de ontwikkeling sterk bepalend voor de lichaamsgrootte, en daaraan gekoppeld voor de vruchtbaarheid (Ernsting & Huyer 1984).

Niet alleen het microklimaat, maar ook de vegetatiestructuur is van belang voor loopkevers. Over het algemeen neemt de diversiteit toe naarmate de variatie in horizontale vegetatie toeneemt (Ovaa & Van Steenis 1988).

De opbouw van de vegetatiestructuur wordt voor een groot deel bepaald door het successiestadium waarin het landschap verkeert. Uit veldonderzoek blijkt dat diersoorten gebonden zijn aan bepaalde stadia van de vegetatie. Op de heide komt bijvoorbeeld de zeldzame *Carabus nitens* (Goudrandloopkever) vooral voor in delen waar Struikhei in een 'opbouwend' stadium verkeert. Volwassen en degenererende Struikhei worden vermeden (Assmann & Janssen 1999). Door Gimingham (1985) is gekeken naar de relatie tussen het voorkomen van fytofage insecten en de leeftijd van Struikhei. Hieruit blijkt dat de samenstelling van de ongewervelden heel sterk wordt bepaald door de ouderdom van de dominante plant Struikhei en de daarmee samenhangende structuur en samenstelling van de vegetatie. In het pioniersstadium (tot ongeveer 6 jaar oud) was de populatie van loopkevers en springstaarten relatief zeer groot. Beide groepen zijn meer afhankelijk van de strooisellaag dan van het blad van Struikhei. In het opbouwende en volwassen stadium van Struikhei (rond 20 jaar) was het aandeel loopkevers relatief laag. Ten opzichte van andere insecten waren de loopkevers relatief goed vertegenwoordigd in de degenererende fase (20-30 jaar). Als de diversiteit van de ongewervelde soorten wordt bekeken, blijkt dat deze het hoogst was in de degenererende fase, gevolgd door de pioniersfase. De faunadiversiteit in de opbouwende en volwassen fase was gelijk. Deze diversiteit wordt ook gevonden als de plantendiversiteit van de verschillende fases wordt vergeleken; de opbouwende en volwassen stadia vertonen een grotere homogeniteit dan de jongste en oudste fases. In de opbouwende en volwassen fase is de biomassa van onverhoude scheuten het hoogst, waarvan Cercopidae en Psyllidae profiteren. Ook rupsen kunnen in deze fases van het blad eten. In de pioniersfase is echter een groter habitat en een hogere plant diversiteit, met meer kale grond, en de scheuten die er zijn, zijn voedselrijker. In de degenererende fase is er een maximale niche diversiteit, met wat levende Struikhei, houtige takken waarop epifyten groeien, en gaten worden gevuld door bijv. mossen. Deze hoge plant diversiteit leidt tot een hoge faunadiversiteit.

5.1.4.2 Voedselkwaliteit

Een belangrijk gevolg van verzuring, vermesting en verdroging is dat de voedselkwaliteit van planten verandert. De voedingswaarde kan zowel verhoogd (door vermesting), als verlaagd worden (door verzuring). Verschillende stressbronnen, zoals een tekort aan nutriënten of sporenelementen a.g.v. verzuring, kunnen leiden tot een verhoging van de beschikbare hoeveelheid stikstof in planten: een tekort aan nutriënten verstoort de metabolische processen in de plant, waardoor de mobilisatie en partitie van stikstof in de plantenweefsels in gang wordt gezet. Hier kunnen herbivoren van profiteren, en op deze manier kunnen plagen ontstaan (White 1984) (zie 5.1.4.4 Plaaginsecten).

Het is op zich een natuurlijk proces dat de voedingswaarde van planten verandert in de loop van het seizoen en over de jaren. Het vocht- en stikstofgehalte van bladeren van grassen, kruiden en bomen gaat over het algemeen omlaag met het ouder worden. Deze gehalten nemen ook af in de loop van het jaar. In een review melden Scriber en Slansky (1981) dat (over het algemeen) de efficiëntie van voedselopname bij

vlinders van 60% in juni afneemt tot 10-15% in augustus/september. In deze periode verandert het watergehalte van de berkenbladeren van 72% tot 57%, en stikstof van 3% tot minder dan 1%. In bomen is de afname van het water- en stikstofgehalte gedurende het seizoen groter dan in kruiden, waardoor de soorten die van bomen eten relatief minder presteren naarmate het seizoen vordert dan soorten die van kruiden leven. (Deze relatie is echter niet direct te interpreteren, aangezien er ook andere biochemische veranderingen optreden. Bladeren bouwen meer defensief op naarmate ze ouder worden (vezels, lignines, silica, tanninen, was, etc.).) Droogte kan ook de chemische samenstelling van planten veranderen. Arthropoden die erg droog voedsel eten, vertonen o.a. een verlaagde groeisnelheid (Scriber & Slansky 1981). Diersoorten die hun levenscyclus hebben afgestemd op de natuurlijke fluctuaties van de voedselplanten, raken ontregeld door de onnatuurlijke veranderingen in voedselkwaliteit die optreden door toedoen van ver-factoren. Zo zijn vlindersoorten met langzaam groeiende rupsen door zware bemesting achteruitgegaan, mede doordat de synchronisatie tussen de ontwikkeling van de rups en de periode dat de voedselplant geschikt is voor consumptie doorbroken is (Pimpernelblauwtje, Donker Pimpernelblauwtje, Tweekleurig Hooibeestje) (Hornman 1996).

Hoewel larven in de laatste stadia het meeste voedsel consumeren, zijn effecten van veranderingen in voedselkwaliteit eerder te verwachten bij de jonge stadia, omdat deze over het algemeen het gevoeligst zijn (Scriber & Slansky 1981).

- Sprinkhanen

Veldonderzoek lijkt uit te wijzen dat veranderingen in voedselkwaliteit geen belangrijke invloed heeft op sprinkhanen (Lenders & Van Wezel 1986). Laboratoriumproeven lijken echter uit te wijzen dat de ontwikkeling van sommige sprinkhanen mede bepaald wordt door de voedingswaarde van grassen. Zo groeiden nimfen van de Bruine sprinkhaan sneller indien ze gras met een hoger stikstofgehalte gevoerd werden (Grayson & Hassall 1985). In een ander laboratoriumonderzoek is bepaald wat de invloed is van voedselkwaliteit van grassen op het Schavertje. Hieruit bleek echter dat sprinkhanen het aanzienlijk beter deden op jonge (eiwit: 1.9%) dan op oude (eiwit: 1.6%) grassprietten van Bochtige smele (Heeren 1995). Aangezien een relatief klein verschil in eiwitgehalte al effect heeft op de onderzochte sprinkhanen, is het niet uit te sluiten dat veranderingen in voedselkwaliteit door ver-factoren een rol spelen voor sprinkhanen.

- Dagvlinders

Vlinders zijn sterk afhankelijk van de voedingswaarde van de voedselplanten. Door verzuring kan de voedselkwaliteit van planten achteruit gaan. Zo is de conditie van Struikhei in met name droge terreinen door toedoen van verzuring achteruit gegaan, waardoor het eiwitgehalte is afgenomen. De rups van het Heideblauwtje, die leeft van de groeipunten van Struikhei en daarbij afhankelijk is van een hoog eiwitgehalte, is vermoedelijk hierom overgegaan naar natte heide, waar de conditie van deze plant beter zou zijn (Bink et al 1998).

Voor de Argusvlinder is gevonden dat de kwaliteit van de voedselplant invloed heeft op het verloop van de levenscyclus. Er zijn aanwijzingen dat de diapauze mede door het stikstofgehalte van de plant Pijpenstrootje geïnduceerd wordt. Tevens bestaat er een positieve correlatie tussen het stikstofgehalte van de voedselplant en het gewicht van de poppen van de Argusvlinder (Bink & Siepel 1996). Ook voor het blauwtje *Lycaeides melissa samuelis* wordt de ontwikkeling gestuurd door de voedselkwaliteit: het larvale stadium duurde korter wanneer de rupsen gevoed werden met bladeren van bloeiende planten. Dit stadium duurde ook minder lang naarmate het stikstofgehalte in de bladeren hoger was (Grundel et al 1998).

De effecten van de voedingswaarde van planten blijken ook sexe-afhankelijk te kunnen zijn. In een laboratoriumexperiment is nagegaan of het stikstofgehalte in de voedselplant Engels raaigras de groei van de rupsen van het Hooibeestje beïnvloedt. Mannetjes groeiden sneller en vertoonden een kortere ontwikkelingsduur met een toenemend N gehalte (tot 6%), terwijl vrouwtjes een optimale groei bereikten bij een

optimale N concentratie voor de plant (5%), en zich boven deze concentratie weer langzamer ontwikkelden. De gevonden verschillen tussen de sexen worden geweten aan verschillen in koolhydraat behoefte. Vrouwtjes benodigen meer koolhydraten dan mannetjes om een vetvoorraad aan te kunnen leggen. De plant produceert de meeste koolhydraten bij een optimale N gift; bij een overmaat aan N zal het fotosyntheseapparaat verstoord raken, waardoor energie in de vorm van koolhydraten nodig is om hiervoor te compenseren. Omdat de voorraad koolhydraten laag is, hebben vrouwtjes een langere tijd nodig voor de ontwikkeling (Soontjens & Bink 1997). In het bovenstaande experiment is evenwel een onrealistisch hoge N concentratie gebruikt, en daarom zal eutrofiëring op deze manier niet tot negatieve effecten leiden (Bink et al 1998).

- Cicaden

Bemesting van Struikhei resulteerde in een hogere abundantie van cicaden (*Philaenus spumarius*). Experimenten wezen uit dat de chemische samenstelling van de plant de bepalende factor was voor het voorkomen van de cicaden, en niet zozeer de plantdichtheid of de opbouw van Struikhei. Sapzuigende insecten lijken vooral gevoelig te zijn voor de kwaliteit van planten, en in mindere mate voor de dichtheid of hoeveelheid oppervlakte van planten (Hartley & Gardner 1995).

5.1.4.3 Voedsel aanbod

- Dagvlinders

Verzuring, vermesting en verdroging kunnen leiden tot de verdwijning van flora en faunasoorten. Dit betekent dat het voedselaanbod voor veel dieren minder wordt. Met name de specialisten zullen hier hinder van ondervinden, omdat deze (per definitie) vaak scherpe eisen stellen aan hun dieet. Door ver-factoren verdwijnen voor een aantal vlindersoorten belangrijke waardplanten. Het gaat hier bijvoorbeeld om de waardplanten van rupsen van het Heideblauwtje (De Jong 1995), Gentiaanblauwtje en de Kleine Heivlinder (Hornman 1996).



Afsterven van Struikhei (foto: Frits Bink).

- Loopkevers

Van sommige loopkeversoorten is redelijk bekend hoe de ontwikkeling verloopt. Van *Calathus melanocephalus* en *Pterostichus versicolor* komt onder normale omstandigheden maar een klein deel van de eieren uit (70-80% wordt gepredeerd door nematoden of geparasiteerd). Van de larven sterft nog eens meer dan 90%. Deze sterfte is niet dichtheidsafhankelijk, maar wordt volgens Van Dijk en Den Boer (1992) veroorzaakt door het geringe vermogen van larven om prooien te vinden. Ook

Heessen (1981) vindt bij *Philonthus decorus* dat de overleving sterk bepaald wordt door de beschikbare hoeveelheid voedsel net na het uitkomen van de eieren. Het is niet waarschijnlijk dat concurrentie een rol speelt tussen loopkeversorten (Thiele 1977). Bij een lage hoeveelheid voedsel treedt kannibalisme op. Vermoedelijk sterft een groot deel door voedselgebrek (Heessen 1981). Dit hoeft echter nog niet te betekenen dat de populatie zich daardoor niet kan handhaven. Het voedselaanbod heeft invloed op de ontwikkeling van loopkevers. De beschikbaarheid van voedsel kan de lengte van de larvale fase en de grootte van adulten beïnvloeden (Van Dijk 1994). Ook de productie van eieren kan sterk worden beïnvloed door de hoeveelheid voedsel (Van Dijk 1994; Ernsting & Huyer 1984). Een hoog voedselaanbod resulteert bij langvleugeligen in een kortere ontwikkelingsduur en een hoger gewicht ten opzichte van kortvleugeligen (Aukema 1995).

5.1.4.4 Plaaginsecten

Een review over zure neerslag meldt dat vele veldonderzoeken een positieve correlatie vinden tussen vervuilende depositie en de dichtheid van fytofage insecten. Ook in het laboratorium wordt gevonden dat planten die zijn 'bewasemd' met SO₂ en NO_x leiden tot een toename van groei en reproductie van populaties fytofage insecten, waarschijnlijk door een verhoogde voedingswaarde en veranderingen in het niveau van secundaire metabolieten (allochemicaliën) in de planten. Daarnaast kunnen deze insecten profiteren van een afname van parasieten en predatoren a.g.v. de zure depositie. Hierdoor kunnen plagen ontstaan (Hijii et al. 1995). Overigens kunnen plagen ook (mede) door andere factoren in gang gezet worden. Zo is een plaag van de Heidespanner op de Strabrechtse Heide waarschijnlijk ontstaan doordat predatoren schaars waren en het klimaat gunstig was (koude winter: weinig predatie en weinig beschimmeling van de poppen) (Jasperse et al 1980). De meest voorkomende plaag op de Nederlandse heide wordt echter gevormd door *Lochmaea suturalis*, de Heidekever of Heidehaantje, en deze wordt in verband gebracht met verstoringen van nutriëntverhoudingen.

Vóór 1980 kwamen ook al plagen van de Heidekever voor, maar die leidden tot de aanwezigheid van soorten als Gewone dopheide, Kraaihei, Stekelbrem, Kruipbrem, Blauwe en Rode bosbes, waardoor mozaïekpatronen ontstonden. Bij een plaag van deze kever is het afhankelijk van een combinatie van factoren (bodem, leeftijd van de hei, microklimaat) of de heide herstelt of niet. Als gevolg van de huidige stikstofdepositie is de voedingswaarde van Struikhei toegenomen, waardoor het aantal plagen toeneemt (De Smidt & Brunsting 1990; Van der Heide et al. 1981). Door de grote hoeveelheden Struikhei die het Heidehaantje consumeert heeft het een grote invloed op de vegetatiestructuur en de diversiteit van flora. De helft van de opgegeten hoeveelheid blijft onverteerd, waardoor 5 kg/ha N vrijkomt. De dode kevers leveren nog eens 2 kg/ha, waardoor de vermestende effecten aanzienlijk zijn (Bund 1986). Snelgroeierende soorten als Pijpenstrootje en Bochtige smeie profiteren van de vermeting en van de open plekken die ontstaan als gevolg van vraat. De Heidekever is dus niet de veroorzaker van vergrassing, maar versnelt wel de toename van gras (Brunsting & Heil 1985).

In laboratoriumexperimenten kwam naar voren dat de groei van de Heidekever voornamelijk in de larvale fase van belang is, en fluctuaties in de voedselkwaliteit komen dus het meest tot uiting gedurende deze fase. Toevoeging van N verhoogde de stikstofconcentratie in Struikhei, wat weer een positief effect had op de larven van de heidekever. Door een snellere groei is de larvale periode verkort en het gewicht van adulten verhoogd. Doordat de meest gevoelige fase, de larvale fase, verkort is, is de blootstellingstijd aan predatoren kleiner. De verhoogde voedingswaarde van Struikhei leidt tot een verlaagde mortaliteit en een verhoogd reproductiesucces (Brunsting & Heil 1985).

In 1985 werd een onderzoek verricht naar effecten van beheer op de Heidekever. De omstandigheden voor de Heidekever zijn het beste in oude, gesloten Struikhei, omdat daar de luchtvochtigheid relatief hoog is en de temperatuur niet extreem. Een strooiselpakket van 2 à 3 cm lijkt gunstig voor de eieren, omdat deze een buffer vormt in perioden van warmte en droogte. Er kwamen minder eieren uit in delen waar drie

jaar daarvoor gebrand was, en in delen waar 8 en 3 jaar tevoren was geplagd. Verwijdering van het humuspakket lijkt dus een goede maatregel om plagen van de Heidekever tegen te gaan (Stoker 1986). Begraasde heide heeft minder kans op een heidekeverplaag dan onbegraasde heide. Vooral een intensief door schapen begraasde heide ondervindt geen hinder van deze kever, waarschijnlijk door de ontstane open structuur van de dwergstruiklaag en het ontbreken van een dichte mos- en strooisellaag. Ook 2-3 jaar na maaien of branden, en 3-5 jaar na plaggen, komt vraat nauwelijks voor. In deze terreinen is de heide ook nog niet aaneengesloten. Ingrijpen heeft de meeste kans van slagen bij heidestruiken jonger dan acht jaar. Deze kunnen nog nieuwe spruiten vormen na maaien of branden. Oudere heide kan beter worden gebrand (dit spaart de zaadbank) of geplagd (indien er al grassen aanwezig waren is branden ongunstig). Beide methoden zorgen voor de verwijdering van de strooisellaag, zodat nieuwe spruiten kunnen ontkiemen (De Smidt & Brunsting 1990).

Uitdroging vormt de grootste bedreiging voor zowel de larven als de eieren van de Heidekever. Pas in het derde jaar, wanneer vrijwel alle Struikhei verdwenen is en alleen Kraaihei en Gewone dopheide nog staat, houdt de plaag op. Als de kever niet door voedselgebrek sterft, kan hij sterven aan infecties met een parasiet, de schimmel *Beauveria bassiana* (De Smidt & Brunsting 1990).

5.1.5 Samenvatting

Over het algemeen resulteren verzuring, vermesting en verdroging (ver-factoren) in een afname van het aantal stenotope soorten en een toename van het aantal eurytope soorten. Vaak is hierbij een verschuiving te zien van grote naar kleine soorten.

Verzuring

Er is weinig bekend over effecten van verzuring op de terrestrische bodemfauna in het heidelandschap. Onderzoek in bossen leidt tot de veronderstelling dat verschuivingen binnen microorganismen (afbraak door schimmels wordt overgenomen door bacteriën) leiden tot verschuivingen binnen de bodemfauna.

Op hoger trofisch niveau (bijv. vlinders, sprinkhanen) spelen directe effecten van verzuring waarschijnlijk geen belangrijke rol. Van loopkevers is wel bekend dat ze direct reageren op de pH van de bodem, maar dit vormt waarschijnlijk geen bottleneck voor het voortbestaan van een populatie.

De effecten van verzuring op aquatische dieren zijn een gevolg van verschillen in fysiologische tolerantie (bijv. H^+ -ionen verstoren Na-regulatie van waterwantsen), en worden mede gestuurd door externe variabelen, zoals de voedselcondities of de aan- of afwezigheid van predatoren. De Maanwaterjuffer is bijvoorbeeld gebaat bij verzuring omdat concurrerende (Speerwaterjuffer) of prederende (vis)soorten verdwijnen.

Toch is er nog veel onduidelijk over welke factoren exact leiden tot de verdwijning van soorten. Nauw verwante soorten zullen fysiologisch niet veel verschillen, maar toch komt het regelmatig voor dat de ene soort zich kan handhaven, terwijl de andere uit hetzelfde habitat verdwijnt. Deze soorten onderscheiden zich in eisen ten aanzien van hun habitat (bijv. voor de eiafzetplaats). Het is echter moeilijk aan te tonen hoe scherp de eisen van soorten zijn, en in hoeverre verzuring hierop aangrijpt.

Vermesting

Vermesting heeft, in beperkte mate, vaak een positief effect op meso- en macrofauna, doordat er voor herbivoren meer voedsel beschikbaar komt a.g.v. een toegenomen plantengroei. Predatoren profiteren weer van het hogere aanbod van herbivoren.

Na verdergaande eutrofiëring van een systeem wordt over het algemeen een verschuiving waargenomen van grote naar kleine insecten. Soorten met een korte generatietijd, die in staat zijn snel op veranderingen in te spelen, lijken globaal gezien het beste bestand tegen eutrofiëring.

Ongewervelden (zoals sprinkhanen en dagvlinders) ondervinden geen directe gevolgen van vermesting. De invloed van vermesting werkt door via effecten op

vegetatie: veranderingen in structuur en microklimaat, veranderingen in voedselaanbod en kwaliteit, dichtgroeien van open plekken (zie onder).

Verdroging

Verdroging vormt een belangrijke bedreiging voor de aquatische fauna. Zo is de Noordse winterjuffer, een soort die vroeger algemeen was, sterk teruggedrongen. Ook de Tengere pantserjuffer en de Noordse glazenmaker zijn blijvend verdwenen na het droogvallen van meertjes en vennetjes.

Op de heide treden directe effecten van verdroging op bij soorten die leven aan de oevers van wateren (bijv. loopkevers). Het habitat voor deze soorten verkleint doordat verdroging gepaard gaat met een afname van de oeverzone.

Een aantal karakteristieke sprinkhaansoorten ondervindt negatieve gevolgen van verdroging, onder meer omdat de eieren niet voldoende worden voorzien van vocht (bijvoorbeeld de Moerassprinkhaan en de Heidesabelsprinkhaan).

Soorten die afhankelijk zijn van heel specifieke factoren, zijn meestal het meest kwetsbaar voor aantastingen. Het Gentiaanblauwtje is bijvoorbeeld afhankelijk van een complex van factoren; als gevolg van verdroging worden zowel waardplant (Klokjesgentiaan) als waardmier (*Myrmica sp.*) aangetast, wat leidt tot de conclusie dat verdroging een belangrijke oorzaak voor de verdwijning van het Gentiaanblauwtje is.

Interactieve effecten van verzuring, vermesting en/of verdroging

Vegetatiestructuur en microklimaat

Allerlei ver-thema's tasten de vegetatiestructuur, en daaraan gekoppeld het microklimaat, aan (vergrassing). Dit heeft grote consequenties voor de heidefauna, omdat een gevarieerde vegetatiestructuur als belangrijkste gemeenschappelijke eis wordt gesteld. Veel dieren zijn gebaat bij de aanwezigheid van open plekken, kaal zand, mos- of korstmosplekken, en/of een vegetatie die in hoogte verschilt. De afhankelijkheid van de vegetatiestructuur wordt mede bepaald door het microklimaat dat deze structuur in stand houdt: op open plekken is het overdag warm en droog, een gesloten, hogere vegetatie biedt een koeler en vochtiger microklimaat.

Factoren die het voorkomen van sprinkhanen bepalen, zijn vooral terug te voeren op macro- en microklimaat en vegetatiestructuur. De ontwikkelingssnelheid en de overleving van de eieren, de ontwikkeling van de nimfen en de eiproductie van de imago's worden sterk beïnvloed door het microklimaat. Bij te dichte of te hoge vegetatie (a.g.v. vermesting) wordt de ontwikkeling van de eieren gehinderd door de sterke lichtextinctie bij het bodemoppervlak. Hierdoor is de temperatuur lager, wat de ontwikkelingstijd van de eieren verlengt. Met name die soorten die relatief lang nodig hebben om zich te ontwikkelen, hebben op deze manier niet genoeg tijd de levenscyclus te voltooien voor de winter zich aandient. De preferentie voor een bepaald biotooptype verandert echter per levensfase. Meestal is een open vegetatie essentieel tijdens de eifase, terwijl nimfen en adulten ter beschutting meer gesloten vegetatie vereisen. Dit betekent dat beide factoren (open stukken en vegetatie) binnen korte afstand van elkaar aanwezig dienen te zijn.

Over het algemeen neemt de vlinderdiversiteit toe naarmate de horizontale vegetatiediversiteit toeneemt. Dit is bijvoorbeeld van belang voor de ovipositie (bijv. Heideblauwtje). Ook de verticale heterogeniteit is van belang. Hogere (en dus oudere) Struikhei biedt niet alleen wat betreft ruimte en voedselhoeveelheid voordelen, maar ook de relatief grotere strooisellaag onder de plant biedt een goede overwinteringsplaats voor poppen van bepaalde vlindersoorten. Verdwijning van deze variatie (a.g.v. ver-thema's) is dus ongunstig voor de diversiteit van vlinders, maar ook van andere diergroepen.

In de afgelopen eeuw zijn vooral de kevers van droge schraalgraslanden en heide sterk in aantal achteruit zijn gegaan (dus de xero-/thermofiele soorten). Deze achteruitgang wordt voor een groot deel geweten aan het verlies van geschikte habitats door veranderingen in microklimaat. Met name in het larvale stadium is de temperatuur bepalend voor de ontwikkelingsduur. Door vergrassing is de lichtextinctie bij het bodemoppervlak zodanig toegenomen dat de larven zich niet meer snel genoeg kunnen ontwikkelen. Verder is de temperatuur tijdens de ontwikkeling sterk bepalend voor de uiteindelijke lichaamsgrootte, en daaraan

gekoppeld voor de vruchtbaarheid. Ook de vegetatiestructuur is van belang voor loopkevers. Het voorkomen van fytofage loopkevers blijkt sterk te worden bepaald door de groeifase van Struikhei.

Voedselkwaliteit

Een belangrijk gevolg van verzuring, vermesting en verdroging is dat de voedselkwaliteit van planten verandert. De voedingswaarde kan zowel verhoogd (door vermesting), als verlaagd (door verzuring) raken.

Het is op zich een natuurlijk proces dat de voedingswaarde van planten verandert in de loop van het seizoen en over de jaren. Diersoorten die hun levenscyclus hebben afgestemd op de natuurlijke fluctuaties van de voedselplanten, raken ontregeld door de onnatuurlijke veranderingen in voedselkwaliteit die optreden door toedoen van ver-factoren. Zo zijn vlindersoorten met langzaam groeiende rupsen door bemesting achteruitgegaan, mede doordat de synchronisatie tussen de ontwikkeling van de rups en de periode dat de voedselplant geschikt is voor consumptie doorbroken is. Ook zijn er bij de Argusvlinder aanwijzingen dat de diapauze mede door het stikstofgehalte van de plant (Pijpenstrootje) geïnduceerd wordt.

Vaak is de conditie van Struikhei in met name droge terreinen door toedoen van verzuring achteruit gegaan. De rups van het Heideblauwtje, die leeft van de groeipunten van Struikhei en daarbij afhankelijk is van een hoog eiwitgehalte, is vermoedelijk hierom overgegaan naar natte heide, waar de conditie van deze plant beter zou zijn.

Voedselaanbod

Verzuring, vermesting en verdroging kunnen leiden tot de verdwijning van flora en faunasoorten. Dit betekent dat het voedselaanbod voor veel dieren minder wordt.

Met name de specialisten zullen hier hinder van ondervinden, omdat deze (per definitie) vaak scherpe eisen stellen aan hun dieet. Door ver-factoren verdwijnen voor een aantal vlindersoorten belangrijke waardplanten (bijv. viooltjes voor de Parelmoervlinders, Klokjesgentiaan voor het Gentiaanblauwtje).

Bij loopkevers wordt de overleving sterk bepaald door de beschikbare hoeveelheid voedsel net na het uitkomen van de eieren. Het is niet waarschijnlijk dat concurrentie een rol speelt tussen loopkeversoorten; bij een lage hoeveelheid voedsel treedt kannibalisme op. Vermoedelijk sterft een groot deel van de larven door voedselgebrek. Het is echter niet waarschijnlijk dat een afname van het voedselaanbod (a.g.v. ver-factoren) een bottleneck vormt voor het voortbestaan van loopkeverpopulaties.

Plaaginsecten

Zowel veld- als laboratoriumonderzoeken wijzen uit dat er een positieve correlatie is tussen vervuilde depositie en de dichtheid van fytofage insecten. Dit komt waarschijnlijk door een verhoogde voedingswaarde en veranderingen in het niveau van secundaire metaboliëten (allochemicaliën) in planten. Daarnaast kunnen fytofage insecten profiteren van een afname van parasieten en predatoren a.g.v. de zure depositie. Hierdoor kunnen plagen ontstaan.

De meest voorkomende plaag op de Nederlandse heide wordt gevormd door het Heidehaantje. Als gevolg van de huidige stikstofdepositie is de voedingswaarde van Struikhei toegenomen, waardoor het aantal plagen toeneemt.

Door de grote hoeveelheden Struikhei die het Heidehaantje consumeert heeft het een grote invloed op de vegetatiestructuur en de diversiteit van flora. Snelgroeiende soorten als Pijpenstrootje en Bochtige smeie profiteren van de vermesting en van de open plekken die ontstaan als gevolg van vraat. De Heidekever is dus niet de veroorzaker van vergrassing, maar versnelt wel de toename van gras, waardoor veel diersoorten benadeeld worden.

5.2 Effecten van ver-factoren op gewervelde heidefauna

5.2.1 Verzuring

Algemeen

De meest algemene benadering om de effecten van verzuring op dierpopulaties te bespreken is om een onderscheid te maken in (1) directe effecten van abiotische factoren, bijvoorbeeld pH en/of blootstelling aan toxische metalen op fysiologie, reproductie en overleving en (2) indirecte ecologische effecten, zoals afname van beschikbaarheid of kwaliteit van voedsel of habitatveranderingen (Eriksson 1991). In deze paragraaf worden enkele algemene werkingsmechanismen besproken, daarna wordt ingegaan op de aangetoonde en verwachte effecten per diergroep. Peterson *et al.* (1982) publiceerden een overzichtspublicatie over de effecten van verzuring op fauna, waarin vooral aandacht werd besteed aan de directe toxische effecten van zwavel- en stikstofoxiden, zoals aangetoond middels labproeven. In die proeven wordt echter met veel hogere concentraties gewerkt dan die in het veld worden aangetroffen. Acute effecten op terrestrische dieren zullen dan ook alleen nabij puntbronnen kunnen optreden. Het gaat om oogirritaties, problemen in het respiratoir systeem, reproductieproblemen en chemische veranderingen in bloed en urine. Voor aquatische dieren blijken vooral veranderingen in de osmoregulatie belangrijk. De genoemde fysiologische problemen kunnen leiden tot emigratie, gedragsveranderingen en verminderde intra- en interspecifieke concurrentiekracht.

De gevoeligheid van verschillende diergroepen voor verzuring wordt verder in verband gebracht met de afname van de calciumbeschikbaarheid of de toename van de beschikbaarheid van zware metalen. De werkingsmechanismen zijn in grote lijnen als volgt (Scheuhammer 1991; Bink *et al.* 1998): zure depositie leidt tot een versneld uitspoelen van calcium uit de bovengrond en een toename van aluminium in het bodemvocht. Daardoor daalt het calciumgehalte in dood en levend plantenmateriaal, hetgeen leidt tot lagere aantallen bodemorganismen die dit materiaal als voedsel gebruiken en die een grote calciumbehoefte hebben: huisjesslakken, pissebedden en miljoenpoten. Waterorganismen met een grote calciumbehoefte (mollusken, kreeftachtigen) worden geconfronteerd met dezelfde problemen. Zoogdieren worden getroffen door het lage calciumgehalte in planten en vogels door de verminderde aanwezigheid van kalkrijke ongewervelden, die zij als calciumbron gebruiken. Effecten van een laag calciumaanbod treden waarschijnlijk uitsluitend op in de voortplantingsfase, omdat de calciumbehoefte van volwassen dieren zo laag is dat zelfs in calciumarme gebieden voldoende aanwezig is. De effecten uit zich in een gebrekkige vorming van de eischalen bij vogels en in problemen in de skeletvorming bij jonge dieren. Het echte probleem is niet zozeer de calciumarmoede op zich, maar de vermindering van de beschikbaarheid in zo'n korte tijdsperiode (enkele decennia), dat dieren zich hieraan niet hebben kunnen aanpassen. Effecten van andere aan verzuring gerelateerde veranderingen in de beschikbaarheid van belangrijke elementen, zoals magnesium en fosfor, zijn niet aangetoond en verdienen nader onderzoek.

Bodemverzuring vergroot bovendien de biologische beschikbaarheid van cadmium, kwik, aluminium, lood en andere metalen voor planten en bodemdieren waardoor ze gemakkelijker in de voedselketen geraken en de kans op vergiftiging toeneemt. Tegelijkertijd nemen dieren bij een laag calciumaanbod deze metalen in versterkte mate uit het voedsel op, omdat de metalen de plaats innemen van calcium in transportketens in het lichaam. Metaalvergiftiging is dus ook voor gewervelden een reëel probleem, maar ondergeschikt aan de hierboven besproken calciumproblematiek. Over mogelijke effecten op reproductief succes, overleving en populatiegrootte in Nederland is nauwelijks iets bekend. Voor piscivoren wordt vooral een verhoogde blootstelling aan methyl-kwik in verzuurde milieus risicovol geacht, omdat bio-accumulatie tot concentraties kan leiden die voor zoogdieren en vogels

reproductieproblemen met zich meebrengen. Voor viseters zijn de risico's van een verhoogde blootstelling aan cadmium, lood en aluminium veel kleiner. Dit kan komen omdat geen ophoping van deze metalen plaatsvindt in vissen, of dat de concentraties in het weefsel niet zo hoog worden dat ze toxicologisch een rol van betekenis spelen. Ook insectivoren en omnivoren kunnen in bepaalde verzuurde situaties worden blootgesteld aan verhoogde concentraties zware metalen. Deze concentraties zijn over het algemeen echter dermate laag dat er geen gevolgen van betekenis zijn voor de gezondheid of de reproductie van de dieren, hoewel de meningen hierover verdeeld zijn (zie onder effecten van verzuring op vogels). Voor herbivoren tenslotte kunnen de risico's op verhoogde blootstelling aan aluminium, lood en mogelijk cadmium relatief groot zijn, omdat sommige planten hoge concentraties van deze metalen kunnen accumuleren onder zure omstandigheden. Hierover zijn echter nog weinig gegevens voorhanden.

Tot nu toe zijn alleen enkele min of meer directe gevolgen van verzuring besproken. Peterson *et al.* (1982) gaven echter al aan dat de effecten van verzurende stoffen op vertebraten naar verwachting vooral indirect zijn, via veranderingen die optreden in bodem, water en vegetatie. Deze veranderingen veroorzaken op hun beurt weer veranderingen in de voedselbronnen en habitats van diergemeenschappen.

Zoogdieren

Onderzoek naar de effecten van verzuring op zoogdieren heeft nauwelijks plaatsgevonden. Eriksson (1991) vat de factoren die van invloed blijken te zijn op verschillende zoogdiersoorten als volgt samen: mobilisatie en accumulatie van zware metalen, afname van de hoeveelheid vis in verzuurde meren, afname van de hoeveelheid waterinsecten en bossterfte. In Nederland zijn problemen met de calciumvoorziening aangetoond voor runderen en Edelherten op de arme zandgronden (Bokdam & Wallis de Vries 1992). Aanwijzingen voor metaalvergiftiging zijn de hoge cadmiumgehalten gevonden in de levers en nieren van Edelherten, Wilde Zwijnen en runderen op de arme zandgronden (Bink *et al.* 1998). Verder worden negatieve effecten vooral verwacht onder de insectivore zoogdiersoorten, maar onderzoek ontbreekt. Dit hangt samen met de afname van hun prooidieren onder invloed van verzuring: de dichtheid van regenwormen, insectenlarven en slakken, die een belangrijk deel van het voedsel uitmaken, neemt op voedselarme en verzuringsgevoelige gronden sterk af. Dit is ongunstig voor de Egel, Mol, Das en sommige andere kleine zoogdieren. Effecten van verzuring op vleermuizen hebben naar verwachting betrekking op vermindering van het voedselaanbod en aantastingen van bomen en bossen (Zoon 1993; Bink *et al.* 1998; Hornman 1996).

Vogels

In een recent review-artikel presenteert Graveland (1998) een overzicht van de beschikbare literatuur met betrekking tot de directe en indirecte effecten van bodem- en waterverzuring op het voorkomen en de reproductie van vogels. Hieronder wordt een samenvatting van dit artikel gegeven, aangevuld met de resultaten van onderzoek dat niet in de review is opgenomen (voor zover dat extra informatie oplevert). De volgende drie hoofdgroepen van effecten worden onderscheiden: veranderingen in de hoeveelheid voedsel, verlies van geschikt habitat en toxische effecten als gevolg van chemische veranderingen in bodem en/of water. Concreet zijn de volgende werkingsmechanismen in de literatuur beschreven: (1) een afname van de hoeveelheid vis, (2) veranderingen in het voorkomen van insecten, andere ongewervelden en zaden van bomen, (3) een toename van de nestgelegenheid door een toename van de hoeveelheid staand dood hout, (4) een verandering van gesloten naar open bossen, (5) een afname van de calciumbeschikbaarheid en (6) een toename van de biologische beschikbaarheid van toxische metalen als aluminium en cadmium. Deze effecten zijn bijna allemaal gebaseerd op correlatief onderzoek.

Effecten op landschappelijk niveau

Bodemverzuring tast de vitaliteit van bomen aan en vergroot het aanbod aan staand dood hout. Holenbroedende vogels zouden hiervan kunnen profiteren, maar het aantal praktijkvoorbeelden is schaars. Bovendien zijn de gevonden verbanden niet altijd positief.

Bij grootschalige bossterfte verandert een gesloten bos in een open boslandschap. De effecten hiervan op vogelpopulaties zijn wederom nauwelijks onderzocht of zijn van een sterk correlatief karakter. In Duitsland en Denemarken blijken typische bossoorten als Zwarte Mees, Kuifmees en Vuurgoudhaantje plaats te maken voor soorten van bosranden als Boompieper en Fitis. In Canada blijken soorten die op boomstammen en in de struiklaag leven talrijker te zijn in aangetaste bossen, terwijl soorten die in de kroonlaag leven juist talrijker zijn in onaangetaste bossen. Niet alleen de vogelsamenstelling verandert onder invloed van bossterfte, ook het totaal aantal insectivore broedvogels bleek in Duitsland sterk af te nemen. Het is onduidelijk of dit wordt veroorzaakt door een afname van het aanbod aan insecten, een afname van de dekkingsmogelijkheden tegen predatie, een algehele afname van de hoeveelheid opstaand hout of andere factoren.

Effecten op aquatische voedselbronnen

Visetende vogels worden in sterke mate beïnvloed door de afname van visbestanden. In verzuurde meren is de groei en overleving van jonge IJsdruiker kuikens kleiner dan in niet-verzuurde meren. Meren zonder vis worden gemeden. Het broedsucces van Visarenden in Zweden is de afgelopen decennia sterk afgenomen, waarschijnlijk als gevolg van verzuring. In verzuurde regio's bleek de frequentie waarmee nestjongen werden gevoerd lager en de afstand tussen nesten hoger dan in niet-verzuurde regio's. In Nederland verdwenen vissen, en daarmee Futen en Zwarte Sterns, uit de meeste vennen. De negatieve effecten van waterverzuring op visetende vogels worden soms, in ieder geval tijdelijk, verminderd door een toename van de helderheid van de waterlaag, waardoor de jachthefficiëntie van de vogels wordt verhoogd.

Verzuring van oppervlaktewateren leidt in het algemeen tot een afname in zoobenthos- en macrofauna-gemeenschappen. Haften, Kokerjuffers en Libellen zijn vaak gevoelig voor verzuring. Het zijn juist deze groepen die een belangrijke voedselbron voor veel insectivore vogels vormen. De achteruitgang van deze insecten heeft de afname van het aantal broedparen en het reproductief succes van Waterspreeuwen langs verzuurde beken in Groot-Brittannië veroorzaakt. Waterspreeuwen broedend langs verzuurde beken foerageerden langer, broedden later, produceerden minder en kleinere eieren en brachten minder jongen groot dan Waterspreeuwen langs niet-verzuurde beken. Ook Boomzwaluwen broedend bij verzuurde meren hadden kleinere legfels, en hun jongen vertoonden lagere groeisnelheden, dan hun soortgenoten bij niet-verzuurde meren. Een lager aanbod aan haften en muggen, hun belangrijkste prooi, was hier waarschijnlijk verantwoordelijk voor (St. Louis *et al.* 1990). De groeisnelheden van kuikens van Zwarte Eend en Ringnekeend tenslotte, bleek lager in verzuurde dan in pH-neutrale wetlands. Overigens zijn de effecten van verzuring niet altijd eenduidig. Dit hangt voor een belangrijk deel af van de situatie ter plekke, en dan vooral van de aanwezigheid van vis. Een achteruitgang van waterinsecten en andere geleedpotigen onder invloed van verzuring wordt vaak gedeeltelijk gecompenseerd door een verminderde voedselconcurrentie met vissen, en door de verplaatsing van sommige insectentaxa van delen met vegetatie naar delen met open water, in reactie op een verminderde predatie door vissen. Het aandeel libellen in het dieet van Boomzwaluwen blijkt bijvoorbeeld vooral afhankelijk van het aantal vissen in het meer, en het begin van de eileg valt later in meren met vis dan in meren zonder vis. Vier soorten eenden in Canada (*Bucephala clangula*, *Aythya collaris*, *Lophodytes cucullatus*, *Anas rubripes*) bleken dusdanig flexibel in hun voedselkeus dat ze gedeeltelijk konden overschakelen op prooidieren die vooral talrijk zijn onder zure omstandigheden in afwezigheid van vis (vooral Notonectidae, Dytiscidae en larven van Anisoptera; Bendell & Mc Nicol 1995, zie ook Desgranges & Gagnon 1994).

Effecten op terrestrische voedselbronnen

Er is slechts één onderzoek bekend dat het broedsucces van insectivore vogels in verband brengt met het insectenaanbod in verzuurde en niet-verzuurde bossen. Hoewel het aantal insecten in aangetaste bossen lager was dan in niet-aangetaste bossen, kregen de nestjongen van de Kleinste Vliegenvanger juist in aangetaste

bossen meer voedsel aangeboden. Ouders besteedden meer tijd aan het bebroeden van hun jongen in aangetaste bossen, maar dit leidde niet tot een afwijkend uitvliegsucces. Een mogelijke verklaring is dat in aangetaste bossen een koeler microklimaat heerst, waardoor een hogere voedselinname en broedduur noodzakelijk is. Verzuring kan hierdoor indirect een negatieve invloed hebben, omdat de intensievere ouderzorg ten koste gaat van de overlevingskansen van de adulten. In Duitsland is een populatie Zwarte Mezen en Kuifmezen gedurende een periode van tien jaar gevolgd. Het nestsucces bleef stabiel, maar zowel de overleving van jongen als die van adulten namen af (met resp. 85% en 22-33%). Waarschijnlijk werd dit veroorzaakt door een afname van de hoeveelheid sparrezaad, een belangrijke voedselbron in de winter. Daarnaast zal ook het naaldverlies hebben geleid tot een afname van ongewervelden. Hoewel het meeste verzuringsonderzoek aan vogelpopulaties betrekking heeft op nestsucces, is hiermee aangetoond dat andere populatievariabelen minstens zo belangrijk kunnen zijn. Overigens is ook het negatieve effect van verzuring op de zaadproductie van bomen niet eenduidig. Verzuring kan dus zowel tot een toename als een afname van ongewervelden in bossen leiden. Het effect hiervan op vogels verschilt per soort en is afhankelijk van de voedselvoorkeur in zowel zomer als winter. Blad- of naaldverlies kan er indirect toe leiden dat zangvogels efficiënter kunnen foerageren. Op hun beurt zijn ze echter ook weer gevoeliger voor predatie door roofvogels (Hornman 1996).

Ook in andere systemen heeft verzuring een negatieve invloed op veel soorten ongewervelden. In graslanden neemt bijvoorbeeld het aanbod aan Regenwormen af, waarschijnlijk door een gebrek aan kalk, en dit heeft effect op de vele vogelsoorten die van Regenwormen leven, bijvoorbeeld de Grutto (Bink *et al* 1998; Hornman 1996).

Effecten van calciumgebrek

Vogels (vooral de insecten- en zaadeters) behoren tot de meest zuurgevoelige gewervelden, omdat vrouwtjes tijdens de voortplantingsfase per tijdseenheid minstens tienmaal zoveel calcium nodig hebben als de andere gewervelden. De meeste vogels op zwakgebufferde zandgronden zullen in meer of mindere mate van calciumgebrek te lijden hebben, op heiden en stuifzanden mogelijk nog erger dan in bossen. De effecten op populatieniveau zijn nauwelijks bekend of konden niet worden aangetoond, maar deze zullen vooral voor geïsoleerde populaties naar verwachting aanzienlijk zijn.

Eileggende vrouwtjes van vogels hebben een 10-15 keer grotere calciumbehoefte dan reptielen of zoogdieren van overeenkomstige grootte, die eieren of embryo's ontwikkelen. Enerzijds komt dit door het grote kalkgehalte van eischalen (35%), anderzijds kan kalk maar zeer beperkt in het lichaam worden opgeslagen in de periode voor eileg. Omdat het reguliere voedsel onvoldoende kalk bevat, wordt als aanvulling op het dieet tijdelijk naar kalkrijk materiaal als slakkenhuizen gezocht. Ook nestjongen hebben een relatief grote hoeveelheid kalk nodig voor de ontwikkeling van hun skelet, die niet door het normale dieet wordt gedekt. Bodem- en waterverzuring leiden tot lagere calciumgehalten in bodem, strooisel en water in verzuurde ecosystemen. Ongewervelden met een hoog kalkgehalte, zoals slakken, kreeftachtigen en duizendpoten, hebben hier sterk onder te lijden en hun populaties nemen af. Dit heeft zijn weerslag op de dieetsamenstelling van vogels in verzuurde gebieden, zoals aangetoond voor de Boomzwaluw in Canada en de Koolmees in Nederland. Daarnaast hebben verschillende studies inmiddels aangetoond dat een lage calciumbeschikbaarheid leidt tot de vorming van dunne en poreuze eischalen (waardoor deze breken of uitdrogen; Koolmees, Pimpelmees, Zwarte Mees en Waterspreeuw), tot een kleiner eivolume (Koolmees; Weimer & Schmidt 1998, Boomzwaluw), tot een hoog verlatingspercentage van de legsels en tot een laag uitkomstsucces (mezen, Waterspreeuw, Boomzwaluw), tot het voorkomen van nesten zonder eieren waarop vrouwtjes zitten te broeden (Koolmees, Zwarte Mees, Kuifmees), tot een toename van de mortaliteit onder broedende vrouwtjes (Koolmees) en tot botmisvormingen, groeireductie en hoge mortaliteit bij nestjongen (Koolmees, Zwarte Mees, Koolmees, Boompieper, Boomzwaluw, Tjiftjaf en Zwarte Stern).

Effecten van metalen

Door bodem- en waterverzuuring neemt de biologische beschikbaarheid van toxische metalen als aluminium, cadmium en lood toe. Als de opname van calcium tegelijkertijd laag is, zijn de toxische risico's extra groot. Mogelijke gevolgen zijn beschadiging van de darmwand, nieren, testes en degeneratie van botten. Daarnaast kunnen problemen optreden met de eischaalvorming, worden onvolledige legsels geproduceerd, nesten verlaten en kan een afwijkend broedgedrag optreden. Verschillende studies hebben aangetoond dat vogels in verzuurde milieus inderdaad meer metalen opnemen dan in niet-verzuurde milieus, o.a. lood in de levers van Brilduikers, aluminium in Waterspreeuwen, cadmium in Alpensneeuwhoenders en Korhoenders en kwik in de eieren van Roodkeelduikers (Eriksson 1994; Niewold 1996).

De effecten van metalen komen deels overeen met de effecten van calciumdeficiëntie. Daarom is het moeilijk om onderscheid te maken tussen de relatieve bijdragen van kalkgebrek en metaaltoxiciteit aan eventuele reproductieproblemen. Detailstudies wijzen echter uit dat beide werkingsmechanismen verantwoordelijk kunnen zijn, afhankelijk van de bodemeigenschappen ter plekke en het foerageergedrag van de soort. Aluminiumvergiftiging was de oorzaak van de lage uitkomstsuccessen, kleine legsels en eischaalproblemen van Bonte Vliegenvangers, Blauwborsten, Rietgorzen en Fitissen broedend langs de oevers van verzuurde meren in Zweden. Daarentegen bleek kalkgebrek de oorzaak van reproductieproblemen bij Koolmezen in Nederland. Voor Bonte Vliegenvangers bleek dit veel minder een probleem, omdat zij ook duizendpoten, pissebedden en andere grondbewonende geleedpotigen met een gecalcificeerd exoskelet eten. Experimenteel onderzoek aan Wilde Eenden en Kippen toonde aan dat de groei van kuikens werd geremd door zowel zure diëten als diëten met veel aluminium. Echter, het aluminiumdieet had directe negatieve effecten op de botmineralisatie, terwijl de effecten van een lage pH deels gecompenseerd konden worden door veranderingen in het voedselpatroon (Capdevielle *et al.* 1998).

Herpetofauna

Er zijn relatief veel studies uit binnen- en buitenland beschikbaar die aantonen dat amfibieën in de reproductiefase gevoelig zijn voor verzuuring van hun voortplantingswateren (poelen en vennen) en dat dit kan leiden tot afnames van aantallen en verspreiding (o.a. Hagström 1980; Peterson *et al.* 1982; Leuven *et al.* 1986b; Freda *et al.* 1991; Haidacher & Fachbach 1991; Rowe *et al.* 1992; Griffiths & de Wijer 1994). Het betreft hierbij deels ook experimenteel onderzoek.

Ook de meeste Nederlandse soorten (kikkers, padden en salamanders) blijken gevoelig voor verzuuring van vennen. De soorten met een trage larvale ontwikkeling zijn hiervoor het meest kwetsbaar (Bink *et al.* 1998). De sterftekans van eieren van de Heikikker blijkt tot 95% toe te nemen als de pH van het water daalt van 5,0 naar 3,5. De sterfte is 50% bij een pH van 4,2. Van Groene Kikkers, Bruine Kikkers, Gewone Padden en Rugstreeppadden worden geen larven aangetroffen in voortplantingswateren met een pH kleiner dan 5,0. Alleen de Kleine Watersalamander plant zich nog succesvol voort bij een pH van 4-5. Er zijn, afhankelijk van de soort, verschillende werkingsmechanismen betrokken: afname van de mobiliteit van sperma, fysiologische gebreken in eieren of larven (bv. kieuw- en hartafwijkingen), het deels mislukken van het proces van uitkomen van de eieren (door het blokkeren van bepaalde 'hatching'-enzymen of door veranderingen in de membraanstructuur van het gelei-achtige omhulsel waardoor deze niet kan groeien of breken), een afname van de zwemactiviteit van larven en een langzamere groei en dus langere ontwikkelingstijd van de larven tot aan de metamorfose. Naast een afname van de pH kunnen ook toegenomen concentraties aluminium, cadmium en ammonium verantwoordelijk zijn voor de sterfte van eieren en larven (Lenders 1989; Leuven *et al.* 1986b; Van Dijk 1991; Kutka 1994; Kiesecker 1996; Fioramonti *et al.* 1997; Denton & Beebe 1997; Baretta 1999). Nadat de embryo's zijn afgestorven, worden eiklompjes soms geïnfecteerd door schimmels (Saprolegniaceae). Bij het beschimmelpingspercentage moet echter duidelijk onderscheid gemaakt worden tussen apart gelegde eiklompjes en clusters. In het eerste geval sterven de embryo's

volledig af en beschimmelt vrijwel de gehele eiklomp. In het tweede geval beschimmelen de buitenste eieren en sterven af, terwijl de binnen deze schil gelegen eieren zich normaal kunnen ontwikkelen. Deze eieren bevinden zich als het ware in een gebufferde badkuip. Hoe groter het cluster, hoe meer eieren tot ontwikkeling komen (Van Dijk 1991).

Ook indirecte effecten kunnen van belang zijn, zoals veranderingen in de structuur en de soortsamenstelling van de vegetatie (zo hebben Veenmossen een negatieve invloed op het voortplantingssucces, wat waarschijnlijk met de afgifte van giftige phenolen te maken heeft), veranderde prooi-predatorrelaties (afname van vissen in verzuurde wateren, relatie met bepaalde waterkeversoorten) en vergrote risico's van predatie en uitdrogen van voortplantingswateren door de toegenomen ontwikkelingstijd van de larven (Leuven *et al* 1986b; Van Dijk 1991; Fioramonti *et al.* 1997; Denton & Beebe 1997). Er zijn geen gegevens die aantonen dat adulte dieren worden beïnvloed (Bink *et al* 1998).

Vissen

De negatieve invloed van verzuring op vissen is uitgebreid onderzocht, vooral in de meren van Scandinavië en Noord-Amerika. Het betreft zowel veld- als laboratoriumonderzoek. Peterson *et al.* (1982) geven in een review al een overzicht van de verschillende processen waarvan is aangetoond dat die hierbij een rol spelen: acute mortaliteit, problemen met de ionenbalans, afname van de pH van het bloed, anoxia, kieuwbeschadigingen, werveldeformaties, histologische veranderingen, verstoord calciummetabolisme, ophoping van spoorelementen (bv. aluminium), afname van de groeisnelheid, verandering van foerageergedrag, afname van de weerstand tegen milieustress, mislukken, vertragen of verminderen van de ei-afzet, vertraagd uitkomen van eieren, verminderd uitkomen van de eieren door afname van de activiteit van 'hatching'-enzymen (Appelberg *et al.* 1992), een afname van de levensvatbaarheid van eieren en afname in de overleving van alle levensstadia. Het is echter nog onduidelijk wat in het veld de belangrijkste werkingsmechanismen zijn. Waarschijnlijk zijn dit de verstoorde ionenhuishouding en aluminiumtoxiciteit bij lage pH's. Dit uit zich op populatieniveau in veranderde dichtheden, geboorte- en sterftcijfers, leeftijdsopbouw en uiteindelijk tot uitsterven. De effecten van en de gevoeligheid voor verzuring en aluminiumtoxiciteit verschillen van soort tot soort en zelfs tussen verschillende afstammingslijnen en leeftijdscategorieën binnen dezelfde soort, zonder dat duidelijk is wat hier de fysiologische oorzaak hiervan is (Vuorinen & Vuorinen 1992). In Zweedse meren beginnen effecten op te treden als de pH kleiner is dan 6,0; populaties verdwijnen pas als de pH kleiner wordt dan 5,5.

De effecten van verzuring op vissen in Nederlandse vennen zijn onderzocht door (Leuven *et al* 1987). De samenstelling van visgemeenschappen blijkt sterk gerelateerd aan pH, alkaliniteit, voedselrijkdom en ionensamenstelling van het water. Vergelijking met historische gegevens wijst uit dat in veel vennen soorten of zelfs hele visgemeenschappen zijn verdwenen als gevolg van verzuring. In tenminste 67% van de tegenwoordig extreem zure wateren heeft vroeger vis gezeten. Vaak is ook de vissamenstelling veranderd. In totaal werden 24 vissoorten aangetroffen. Snoek, Baars, Blankvoorn, Ruisvoorn, Zeelt en Amerikaanse Hondsvijl werden alle in meer dan 20% van de wateren aangetroffen. In het recent verleden waren ook Brasem, Paling en Karper algemeen in zwakgebufferde wateren. Wateren met pH<5 waren over het algemeen visloos, hoogstens was de zuurtolerante Amerikaanse Hondsvijl aanwezig. In het traject van pH 6 naar pH 4 namen zowel het aantal wateren dat vis bevatte als het aantal vissoorten sterk af.

5.2.2 Vermesting

Algemeen

In tegenstelling tot verzuring, is over de afzonderlijke effecten van vermisting op gewervelde dieren weinig literatuur voorhanden. Meestal wordt de achteruitgang van soorten en de achterliggende werkingsmechanismen gekoppeld aan de combinatie-

effecten van verzuring, vermesting en verdroging, zonder dat hier verder op wordt ingegaan (zie 5.2.4).

Zoogdieren

De effecten van vermesting op zoogdieren zijn niet of nauwelijks onderzocht. De verwachting is dat de toename van de voedselbeschikbaarheid door verhoging van de primaire productie en de verlenging van de groeicyclus van grazige vegetaties leidt tot positieve effecten voor herbivoren en carnivoren, bv. de Egel. Voor insectivore soorten en kleine herbivoren kunnen negatieve neveneffecten optreden door het dichter worden van de vegetatie (Zoon 1993; Bink *et al* 1998). Zo heeft onderzoek aan Konijnen in de Nederlandse duinen uitgewezen dat zij alleen in staat zijn om korte vegetaties te begrazen. Door continue begrazing houden ze als het ware hun eigen foerageergebied geschikt. Treedt vergrassing en verruiging op door een (tijdelijke) dip in de Konijnenpopulatie, dan kunnen ze deze ontwikkeling, na het herstel van de populatie, niet meer terugzetten. De vegetatie is dan te hoog geworden om te begrazen. Dit zal uiteindelijk negatief uitwerken op de Konijnenstand (Wallage-Drees 1988). Geïnitieerd door myxomatose en in gang gehouden door vergrassing, is de Konijnenpopulatie in veel heide- en dungebieden dan ook afgenomen. Begrazing van grasvegetaties is minder intensief en kortgrazige, open en korstmosrijke heiden veranderen in heiden gedomineerd door hoge grassen, wat gepaard gaat met de achteruitgang van veel karakteristieke plantensoorten (Dolman & Sutherland 1992). Konijnen spelen dus een belangrijke rol in het laag en open houden van de vegetatie. Hierdoor kunnen water en wind voldoende vat houden op de bodem, waardoor continuïteit van erosieprocessen gewaarborgd is, de belangrijkste voorwaarde voor het duurzaam voortbestaan van stuifzandlandschappen. Konijnen lijken de belangrijkste veroorzakers te zijn van watererosie in de duinen (Van den Ancker & de Winder 1985), waardoor bovendien winderosie wordt gefaciliteerd.

Vogels

Vermesting van oppervlaktewateren, zoals vennen in het heidelandschap, leidt tot de achteruitgang van bijvoorbeeld de Zwarte Stern. Dit wordt veroorzaakt door een verlies van geschikte nestgelegenheid (o.a. Krabbescheer) en door een afname van de voedseldiversiteit (vooral grote insecten) tijdens de opgroeifase van de jongen; een tijdelijke afwezigheid van geschikte prooidieren leidt al snel tot kuikensterfte (Beintema 1997). Vergelijkbare werkingsmechanismen werden aangetoond voor de achteruitgang van de Grote Karekiet in Nederland. Door o.a. vermesting neemt de kwaliteit van waterriet als nestplaats af, als ook het aanbod van grote ongewervelden (Graveland 1996).

De effecten van vermesting in wateren zijn echter niet eenduidig. Veel herbivore watervogels worden weliswaar nadelig beïnvloed door een afname van de waterplantenvegetatie, maar zijn vaak gebaat bij een lichte vermesting die de plantegroei stimuleert (Bink *et al* 1998).

In bossen zal vermesting leiden tot een verruiging van de ondergroei, waardoor open plekken dichtgroeien. Rode Bosmieren kunnen hierdoor geen nesten meer bouwen en vallen daardoor weg als voedselbron voor bijvoorbeeld Groene Spechten (Hornman 1996). Een positief effect is de hogere stikstofconcentratie in dennennaalden, die daardoor kwalitatief hoogwaardiger voedsel leveren voor bijvoorbeeld het Auerhoen (Spidso & Korsmo 1993). Voor het verwante Korhoen werkt vermesting juist weer negatief op het voedselaanbod, omdat het de conditie van de heide verslechtert (Bink *et al* 1998).

Vermesting leidt tot een afname van de vegetatiestructuur en een verdichting van de vegetatie. Hierdoor neemt het aanbod aan geleedpotigen en andere ongewervelden af (vooral de grote insecten), waardoor het Paapje, en waarschijnlijk ook andere insectivoren zoals de Grauwe Klauwier, Klapexster en weidevogels, in de problemen komen met hun voedselvoorziening (Bastian *et al.* 1994; Wagner 1994; Bink *et al* 1998; Hornman 1996). Dit wordt verergerd doordat ook de zichtbaarheid van potentiële prooien kleiner wordt, waardoor de jachtefficiëntie afneemt. In terreinen met broedende Paapjes bleek de soortendiversiteit van ongewervelden groter, maar het

aantal individuen kleiner dan in terreinen zonder Paapjes. Daarnaast blijken Paapjes de timing van de eileg af te stemmen op ontwikkelingen in het weer, het voedselaanbod en de vegetatie en blijken ze vooral de insectenrijkste terreindelen op te zoeken (Oppermann 1999).

Ook kan verruiging van de vegetatie, als gevolg van vermessing of een reductie van de Konijnenbegrazing, leiden tot het verlies aan geschikte nestplekken voor bepaalde vogelsoorten. Een voorbeeld hiervan is de Griel in Engeland, die hiervoor open zandige plekken nodig heeft (Green & Griffiths 1994). Dat geldt ook voor de Boomleeuwerik. Het aanbieden van geschikte nestplaatsen, bestaande uit losse, liefst zandige bodems met weinig wortel door groei, heeft in Groot-Brittannië geleid tot hervestiging van deze soort in verscheidene gebieden die voordien als broedgebied waren verlaten. Juist in vergraste vegetaties is de bodem vastgelegd en ongeschikt om nestkuiltjes te maken. Ook de foerageeromstandigheden worden negatief beïnvloed door toename van grassen: Boomleeuweriken zoeken bij voorkeur voedsel op zandige bodems (Verstrael & Van Dijk 1997). Ook voor Tapuiten is waarschijnlijk de afname van de Konijnenstand van belang. Hierdoor zijn minder konijnenholten beschikbaar, wat tot een gebrek aan nestgelegenheid leidt. Dit speelt vooral de laatste decennia een rol op Veluwe heidevelden (Vogel 1999).

Herpetofauna

Verandering van de vegetatiestructuur en -bedekking als gevolg van de verhoging van de primaire productie door vermessing is voor reptielen zeer ongunstig, omdat een ongunstig microklimaat ontstaat voor zowel ei-ontwikkeling, juvenielen en adulte dieren (Bink *et al* 1998). Zo blijken Levendbarende Hagedissen habitats te prefereren met een sterke ruimtelijke heterogeniteit op kleine schaal (niet te dicht en niet te open) (Strijbosch 1988). Zandhagedissen zetten hun eieren af op onbegroeide en onbeschaduwde plekken tussen lage vegetatie met een droog, humusarm en zandig substraat, bij voorkeur op een op het zuiden of zuidwesten geëxponeerde helling (Glandt & Bischoff 1988; Dorenbosch 1997; Strijbosch 1987).

Herbivore larven van kikkers en padden kunnen in eerste instantie profiteren van vermessing, omdat de plantaardige productie toeneemt. Door verhoging van de dichtheid van submerse vegetatie kunnen ook watersalamanders aanvankelijk bevoordeeld worden (Bink *et al* 1998). Echter, afnemende aantallen van de vier soorten Nederlandse watersalamanders gaan in het veld samen met een verder toenemende voedselbeschikbaarheid in het water, resulterend in een toename van de vegetatie en dood plantenmateriaal en een afname van het aandeel open water. Geschikte voortplantingsplaatsen gaan verloren, eerst door algengroei, later door de onttrekking van zuurstof aan het water door rottingsprocessen en nog weer later door verlanding van het gehele ven (Van Dijk 1988). Zuurstofloosheid is zeer ongunstig voor de door kieuwen ademende larven (salamanders). Het verlandingsproces beperkt bovendien de ontplooiing van het voortplantingsgedrag in open water (Lenders 1989). Daarnaast kan een sterke toename van de plantengroei op de oevers een nadelige schaduwwerking veroorzaken. Ook in het landbiotoop neemt de productie toe, in principe gunstig ten aanzien van dekking, maar ongunstig als het ongewervelde voedselaanbod negatief wordt beïnvloed (Bink *et al* 1998).

5.2.3 Verdroging

Voor verdroging geldt in nog sterkere mate dan voor vermessing dat het aantal publicaties over de (afzonderlijke) effecten hiervan op gewervelden minimaal is. In algemene zin wordt voor zoogdieren de verwachting uitgesproken dat verdroging leidt tot verbeterde leefomstandigheden voor 'droge' soorten (bv. Konijn) en voor verslechterde omstandigheden voor 'natte' soorten (bv. Noordse woelmuis) (Bink *et al* 1998). Een review van beschikbare literatuur met betrekking tot vogels leert dat verdroging leidt tot een afname van alle bewoners van wateren, moerassen en oevers, omdat minder geschikt habitat aanwezig is (Bink *et al* 1998). Verdroging is in eerste instantie nadelig voor nagenoeg alle soorten amfibieën, omdat het een afname van het watervolume tot gevolg heeft (waardoor eieren niet kunnen worden afgezet of zich niet kunnen ontwikkelen), het de overwinteringsmogelijkheden vermindert

(risico van doodvriezen in waterbodem), het de kans op het ontwijken van predatoren als roofinsecten door concentratievorming, vermindert en omdat verdroging kan leiden tot versnelde metamorfose. Een belangrijk positief effect van het droogvallen van wateren is het verdwijnen van vissen. Ook in landbiotopen kan verdroging effecten hebben, door structuurveranderingen van de vegetatie en veranderingen in het microklimaat. Daarnaast kan de vochttopname bemoeilijkt worden (van Dijk 1988; Baretta 1999; Bink *et al* 1998). Aanwijzingen voor effecten van verdroging op reptielen zijn gevonden door Lorenzon *et al.* (1999). De groeisnelheid en het activiteitsniveau van Levendbarende Hagedissen bleken af te nemen naarmate de beschikbaarheid van water lager was, vooral in populaties die in natte habitats voorkomen.

5.2.4 Interactieve effecten

Veel problemen die dieren op het moment ondervinden in de landschappen op de pleistocene gronden, worden toegeschreven aan indirecte effecten van verzuring, vermessing en verdroging. Het achterliggend onderzoek is meestal sterk correlatief van aard of is gebaseerd op professional judgement. Omdat de drie ver-factoren erg op elkaar ingrijpen, is het vaak niet mogelijk het onderscheid te maken. Zo wordt vermessing in eerste instantie veroorzaakt door stikstofdepositie, maar het kan ook een secundair effect zijn als gevolg van verdroging, wat leidt tot doorluchting en vervolgens versterkte mineralisatie in de bodem (Van Tol 1998).

Algemeen

Een probleem waarmee alle diergroepen te maken hebben als gevolg van verzuring, vermessing en verdroging, en wat van belang is in alle gevoelige landschappen, is dat de van oorsprong aanwezige variatie en gradiënten (bv. open-dicht, nat-droog) zijn verdwenen, waardoor het aantal niches is afgenomen (Hornman 1996). De Molenaar (1995) geeft hierover een nadere theoretische beschouwing, specifiek voor het heidelandschap. Ook hij geeft aan dat de verscheidenheid aan levensgemeenschappen op de heide zijn oorsprong vindt in de ruimtelijke afwisseling in milieutypen of terreinheterogeniteit. De terreineigenschappen die hieraan ten grondslag liggen zijn reliëf, bodem en grondwaterhuishouding, waarvan reliëf het belangrijkste is. De terreinheterogeniteit in de droge heide wordt vooral bepaald door afwisseling in het microklimaat, in afhankelijkheid van het gegeven reliëf en het beheersafhankelijke ontwikkelingsstadium van de vegetatie, en in de bodemvruchtbaarheid. De terreinheterogeniteit in natte heide is vooral indirect afhankelijk van het reliëf, dat wil zeggen van de vochtigheid van de bodem. De ruimtelijke variatie in microklimaat is in vergraste droge heide veel geringer dan in niet vergraste droge heide. Vermessing doet heide geconcentreerder oppervlakkig wortelen, waardoor deze droogtegevoeliger wordt. Bij verdroging neemt de voedingswaarde af, en daarmee de kwaliteit voor herbivoren. Koudbloedigen zijn in droge heide vooral afhankelijk van het microklimaat. De ei-ontwikkeling van een aantal diersoorten (vb. reptielen) is afhankelijk van sterk wisselende (dag- en nacht)temperaturen. Herbivoren zijn in het larvale stadium vaak afhankelijk van een gedempt microklimaat (in vegetatie), in het volwassen stadium zijn zij veel meer afhankelijk van een ongedempt microklimaat. Carnivoren zijn meer afhankelijk van combinaties over korte afstand van warme en droge met constant koelere en vochtige omstandigheden (mozaïek van hoge en lage begroeiing en open plekken). In natte heide zijn herbivoren voornamelijk afhankelijk van het voorkomen van waardplanten, de plek van voorkomen en hun voedingswaarde en genietbaarheid. Warmbloedigen in droge heide zijn alleen indirect afhankelijk van microklimaat. Belangrijker zijn de beschikbaarheid van voedsel en, via hun specifieke gedrag van exploitatie van hun omgeving, grove vegetatiestructuren op landschapsschaal.

Vogels

Voor broedvogels is, naast de oppervlakte, de interne structuur van een heideterrein van groot belang. De verhouding tussen de oppervlakte bomen/struiken en open gebied, de variatie in de vegetatiestructuur, het reliëf, de aan- of afwezigheid van vocht en in sommige gevallen van cultuurland spelen een belangrijke rol (Jonkers 1995a). De entomofauna is voor heidevogels van zeer groot belang. Mollusken, slakjes, vogels, kleine zoogdieren en zaden of delen van planten worden sporadisch

gegeten. Voor de broedvogels van de heide vormen de kevers bijna 20% van de prooidieren. Daarna volgen vliegen, muggen en sprinkhanen met ieder bijna 8-10% en vlinders en krekels met circa 7%. Mieren en wantsen worden ook wel gegeten, maar dit gebeurt alleen door specialisten (Jonkers 1995a). Verzuring, vermesting en verdroging kunnen zowel directe (door hun nivellerende werking op terreinheterogeniteit) als indirecte (via het voedselaanbod) negatieve effecten op vogelpopulaties hebben.

De achteruitgang van het Korhoen in Nederland wordt deels geweten aan de effecten van verzuring, verdroging en vermesting. Niewold (1996) noemt de volgende oorzaken: opslag van bomen (oppervlak heide van 60000 ha in 1968 naar 42000 ha in 1983), vergrassing (20% grasbedekking in 1970, 50% nu), verhoogde frequentie van grootschalig afsterven van Struikheide door vorst, droogte en Heidehaantjeplagen in combinatie met een verslechterde conditie planten, het uitvoeren van grootschalige beheersingrepen (maaien, branden, machinaal plaggen, begrazen) met een verdere eenvormigheid tot gevolg, versnippering van leefgebieden, intensivering van het agrarisch gebied, de toename van roofvogels door de ban op bestrijdingsmiddelen (predatoren) en de toename van de Vos. De populatie in het Fochteloërveen blijft vooral achteruit gegaan te zijn door een verminderde reproductie; mortaliteit, emigratie en conditie van de adulten zijn in de loop der tijd constant gebleven en waren niet uitzonderlijk hoog resp. laag. Ook legselgrootte en uitkomstsucces waren normaal en niet afwijkend van die in stabiele populaties. De overleving van de kuikens was echter opvallend laag, wat vooral met een gebrek aan voedsel te maken had in de eenvormige, vergraste en kruidenarme heidevegetaties waar een deel van de families verbleef. Sloten en wegen maakten het onmogelijk dat de families geschiktere voedselterreinen opzochten. Daarnaast is er ook relatief veel predatie door de gebrekkige dekkingsmogelijkheden.

Een geschikt biotoop voor Korhoenders moet aan de volgende voorwaarden voldoen (Niewold 1996): grote (>1000 ha) open heide met meer dan 30 cm hoge heidestruiken, afgewisseld met bosbes, grassen en kruiden, verspreide opslag van jonge bomen en natte of vochtige kruidenrijke en venige plekken. Dit moet grenzen aan bossen met open plekken en kruidenvegetaties met een goed ontwikkelde zoomvegetatie of aan open, kleinschalig, kruidenrijk, vochtig agrarisch gebied met weinig fysieke barrières (50-100 ha). Gefourageerd wordt bij voorkeur in kruiden- en structuurrijke graslanden. Hier baltsen ook de mannetjes. Gegeten worden: wollegras, bosbessen, knoppen van Lijsterbes, eik, berk en dennenkegels op de heide, grassen en kruiden in het cultuurland. Als slaapplek worden hoge dichte kruidenvegetaties gebruikt, als rustplaats daarnaast ook dichte bomen. Genesteld wordt vooral in opgaande kruidenvegetaties met opslag. De kuikens zijn de eerste twee weken aangewezen op ongewervelden, die ze zoeken in dichte hoge kruidenvegetaties. De voorkeur gaat uit naar grote prooien (>6-10 mm). Geprefereerd worden niet-harige rupsen, larven van bladwespen, keverlarven (o.a. Heidehaantje), vlinders, sprinkhanen en grote vliegen. Gef profiteerd wordt in sterke mate van insecten die in grote getale aanwezig zijn (plaaginsecten) (Niewold 1996). Deze resultaten worden onderschreven door veldwerk in Engeland en België (Baines *et al.* 1996; Keulen *et al.* 1997). Families met jongen benutten habitats met een relatief hoge vegetatie en veel ongewervelden, vooral rupsen en larven van Hymenoptera. Binnen geprefereerde habitats werden plekken met een hoog aanbod aan Diptera, Hemiptera en Hymenoptera geprefereerd. De timing van uitkomen van de eieren komt overeen met een piek in het aanbod van rupsen van motten. Al na een maand zijn de kuikens volledig op plantaardig voedsel overgeschakeld (Niewold 1996). Effecten van ver-factoren op het Korhoen grijpen dus aan via effecten op landschap en voedselaanbod.

In het cultuurland rondom Winterswijk werd een stijgende trend in insectenrijkdom waargenomen van historische habitats van de Grauwe Klauwier via recent verlaten habitats naar actuele klauwierhabitats. Verder werden positieve verbanden gevonden tussen het aantal insectensoorten en hun dichtheden enerzijds en een aantal habitatvariabelen die een maat vormen voor terreinheterogeniteit anderzijds (zoals het totaal aantal landschapselementen per gebied en het aantal laatbloeiende plantensoorten). Een grote diversiteit aan prooisoorten blijkt een voorwaarde te zijn

voor het voorkomen van de Grauwe Klauwier (Lemaire *et al.* 1996; Van Dijk & Hustings 1999). In zelfs nog maar weinig aangetaste landschappen blijkt de soort al snel achteruit te gaan en uiteindelijk te verdwijnen. Dit wordt waarschijnlijk veroorzaakt door het wegvallen van schakels uit de voedselketen, zowel in aantal soorten als in dichtheden, waardoor de Grauwe Klauwier niet voldoende kan overschakelen op andere prooien (Lemaire *et al.* 1996).

Ook veldwerk aan Blauwe Kiekendieven in Groot-Brittannië indiceert dat indirecte effecten van ver-thema's, al dan niet via de voedselketen, kunnen ingrijpen op toppredatoren. Blauwe Kiekendieven eten bij voorkeur grote prooidieren (Schots Sneeuwhoen en jonge Konijnen en Hazen), en alleen als deze schaars zijn schakelen ze over op zangvogels en kleine zoogdieren (Redpath 1992). Daarnaast nestelen Blauwe Kiekendieven bij voorkeur in grote heidestruiken (gemiddeld 46 cm hoog) op noordwest-georiënteerde hellingen in de buurt van water (Redpath *et al.* 1998).

Herpetofauna

Ook voor herpetofauna is terreinheterogeniteit van groot belang. Reptielen zijn voor thermoregulatie-processen afhankelijk van biotopen waarin een afwisseling aanwezig is van zon en schaduw, droogte en vochtigheid. Dit wordt gerealiseerd door een grote verscheidenheid in de structuur van de vegetatie, zowel horizontaal als verticaal. Daarnaast moeten voldoende voedsel gedurende de hele activiteitsperiode, overwinteringsplekken, dekkingmogelijkheden en eiafzetplekken gewaarborgd zijn (Moulton & Corbett 1999). Echt oude heiden (>30 jaar) zijn de beste reptielbiotopen, vooral die in terreinen met veel reliëf (Stumpel 1985). Voor amfibieën op de heide is de vochtsituatie van doorslaggevende betekenis. De openheid speelt eveneens een belangrijke rol. Verbossing en vergrassing verminderen de variatie en werken door in afnemende aantallen en soorten. Gevarieerde begroeiing, leeftijdsverschillen daarvan, hoogte, reliëf, plaatselijk zandige delen en/of water, randen, enige ruigte, liggend (dood) hout en ander natuurlijk materiaal dragen bij tot de soortenrijkdom (Jonkers 1995b). Door vermesting en verzuring kan tevens het prooideraanbod voor herpetofauna ongunstig beïnvloed worden (Bink *et al.* 1998).

5.2.5 Samenvatting

Verzuring

De effecten van verzurende stoffen op gewervelden zijn vooral indirect van aard, en spelen via veranderingen die optreden in bodem, water en vegetatie. De gevoeligheid van verschillende diergroepen voor verzuring wordt vaak in verband gebracht met de afname van de calciumbeschikbaarheid of de toename van de beschikbaarheid van zware metalen.

Zoogdieren

Onder zoogdieren zijn problemen met de calciumvoorziening aangetoond voor runderen en Edelherten op de arme zandgronden. Tevens zijn er aanwijzingen voor metaalvergiftiging: levers en nieren van Edelherten, Wilde Zwijnen en runderen bevatten hoge cadmiumgehalten.

Negatieve effecten onder zoogdieren worden vooral verwacht onder de soorten die afhankelijk zijn van kleine prooien. De afnemende dichtheden van regenwormen, insectenlarven en slakken op voedselarme en verzuringsgevoelige gronden zijn ongunstig voor de Egel, Mol, Das en sommige andere kleine zoogdieren.

Vogels

Visetende vogels worden in sterke mate beïnvloed door de afname van visbestanden. In Nederland verdwenen Zwarte Sterns en Futen uit de meeste vennen na de verdwijning van vissen.

Vogels (vooral de insecten- en zaadeters) behoren tot de meest zuurgevoelige gewervelden, omdat vrouwtjes tijdens de voortplantingsfase per tijdseenheid minstens tienmaal zoveel calcium nodig hebben als de andere gewervelden. Door verzuring nemen ongewervelden met een hoog kalkgehalte, zoals slakken, kreeftachtigen en duizendpoten, sterk af. Dit heeft zijn weerslag op de dieetsamenstelling van vogels in verzuurde gebieden, zoals is aangetoond voor de Koolmees.

Een lage calciumbeschikbaarheid leidt tot de vorming van dunne en poreuze eischalen (waardoor deze breken of uitdrogen), een kleiner eivolume, een hoog verlatingspercentage van de legsels en een laag uitkomstsucces, tot het voorkomen van nesten zonder eieren waarop vrouwtjes zitten te broeden, een toename van de mortaliteit onder broedende vrouwtjes en tot botmisvormingen, groeireductie en hoge mortaliteit bij nestjongen.

- Door bodem- en waterverzuring neemt de biologische beschikbaarheid van toxische metalen als aluminium, cadmium en lood toe. Mogelijke gevolgen zijn beschadiging van de darmwand, nieren, testes en degeneratie van botten. Daarnaast kunnen problemen optreden met de eischalvorming, worden onvolledige legsels geproduceerd, nesten verlaten en kan een afwijkend broedgedrag optreden.
- De effecten van metalen komen deels overeen met de effecten van calciumdeficiëntie. Welke factor de grootste rol speelt is afhankelijk van de bodemeigenschappen ter plekke en het foerageergedrag van de soort. Soorten die niet afhankelijk zijn van prooien met een hoog kalkgehalte, zullen eerder negatieve effecten ondervinden van metalen dan van kalkgebrek (bijv. Bonte Vliegenvangers).

Amfibieën

- Amfibieën zijn tijdens de reproductiefase zeer gevoelig voor verzuring van hun voortplantingswateren (poelen en vennen), en dat dit kan leiden tot afnames in zowel aantallen als verspreiding. Soorten met een trage larvale ontwikkeling zijn het meest kwetsbaar voor verzuring.
- Bij amfibieën treden, afhankelijk van de soort, verschillende effecten op: afname van de mobiliteit van sperma, fysiologische gebreken in eieren of larven (bv. kieuw- en hartafwijkingen), het deels mislukken van het proces van uitkomen van de eieren, een afname van de zwemactiviteit van larven en een langzamere groei en dus langere ontwikkelingstijd van de larven tot aan de metamorfose.
- Naast een afname van de pH kunnen ook toegenomen concentraties aluminium, cadmium en ammonium verantwoordelijk zijn voor de sterfte van eieren en larven.
- Ook indirecte effecten kunnen van belang zijn voor amfibieën, zoals veranderingen in de structuur en de soortensamenstelling van de vegetatie, veranderde prooi-predatorrelaties en vergrote risico's van predatie en uitdrogen van voortplantingswateren door de toegenomen ontwikkelingstijd van de larven.

Vissen

- Bij vissen is relatief veel bekend over effecten op fysiologisch niveau. Het is echter nog onduidelijk wat in het veld de belangrijkste werkingsmechanismen zijn. Waarschijnlijk zijn dit de verstoorde ionenhuishouding en aluminiumtoxiciteit bij een verlaging van de pH.
- De samenstelling van visgemeenschappen in vennen blijkt sterk gerelateerd te zijn aan pH, alkaliniteit, voedselrijkdom en ionensamenstelling van het water.
- In veel vennen zijn hele visgemeenschappen verdwenen als gevolg van verzuring. Wateren met pH < 5 zijn over het algemeen visloos, hoogstens komt de zuurtolerante Amerikaanse Hondsvij nog voor.

Vermesting

Zoogdieren

- Waarschijnlijk leidt de toename van de voedselbeschikbaarheid (door verhoging van de primaire productie en de verlenging van de groeicyclus van grazige vegetaties) tot positieve effecten voor herbivore en carnivore zoogdieren, bv. de Egel.
- Voor insectivoren en kleine herbivoren kunnen negatieve effecten optreden door het dichter worden van de vegetatie. Konijnen zijn alleen in staat om korte vegetaties te begrazen. Geïnitieerd door myxomatose en in gang gehouden door vergrassing, is de Konijnenpopulatie in veel heide- en duingebieden afgenomen.

Vogels

- Vermesting van vennen heeft geleid tot de achteruitgang van bijvoorbeeld de Zwarte Stern. Dit is veroorzaakt door een verlies van geschikte nestgelegenheid en door een afname van de voedseldiversiteit tijdens de opgroefase van de jongen.
- Vermesting leidt tot een afname van de vegetatiestructuur en een verdichting van de vegetatie. Hierdoor neemt het aanbod aan geleedpotigen en andere ongewervelden af (vooral de grote insecten), waardoor het Paapje, en waarschijnlijk ook de Grauwe Klauwier, Klapekster en weidevogels, in de problemen komen met hun voedselvoorziening. Dit wordt verergerd doordat ook de zichtbaarheid van potentiële prooien kleiner wordt, waardoor de jachthefficientie afneemt. Verder kan verzuivering leiden tot het verlies aan geschikte nestplekken (bijv. Griel).

Herpetofauna

- Verandering van de vegetatiestructuur en -bedekking als gevolg van de verhoging van de primaire productie is voor reptielen zeer ongunstig, omdat een ongunstig microklimaat ontstaat voor zowel ei-ontwikkeling, juvenielen en adulte dieren. Zandhagedissen zetten hun eieren af op onbegroeide en onbeschaduwde plekken tussen lage vegetatie met een droog, humusarm en zandig substraat, bij voorkeur op een op het zuiden of zuidwesten geëxponeerde helling.
- Vermesting leidt tot een afname van geschikte voortplantingsplaatsen voor bijv. watersalamanders, eerst door algengroei, later door de onttrekking van zuurstof aan het water door rottingsprocessen en nog weer later door verlanding van het gehele ven.

Verdroging

- Terrestrische gewervelden ondervinden effecten van verdroging doordat de structuur van de vegetatie en het microklimaat veranderen. Daarnaast kan de vochtopname bemoeilijkt worden.
- Over het algemeen wordt verwacht dat verdroging leidt tot verbeterde leefomstandigheden voor 'droge' soorten (bv. Konijn) en voor verslechterde omstandigheden voor 'natte' soorten (bv. Noordse woelmuis).
- Onder vogels leidt verdroging tot een afname van alle bewoners van wateren, moerassen en oevers, omdat minder geschikt habitat aanwezig is.
- De groeisnelheid en het activiteitsniveau van Levendbarende Hagedissen blijken af te nemen naarmate de beschikbaarheid van water lager is, vooral in populaties die in natte habitats voorkomen.
- Verdroging is in eerste instantie nadelig voor nagenoeg alle soorten amfibieën, omdat het een afname van het watervolume tot gevolg heeft (waardoor eieren niet kunnen worden afgezet of zich niet kunnen ontwikkelen), het de overwinteringsmogelijkheden vermindert (risico van doodvriezen in waterbodem), het de kans op het ontwijken van predatoren als roofinsecten door concentratievorming vermindert en omdat verdroging kan leiden tot versnelde metamorfose. Een belangrijk positief effect van het droogvallen van wateren is het verdwijnen van vissen.

Interactieve effecten van verzuring, vermessing en verdroging

Vogels

Verzuring, vermessing en verdroging kunnen zowel directe (door hun nivellerende werking op terreinheterogeniteit) als indirecte (via het voedselaanbod) negatieve effecten op vogelpopulaties hebben.

De achteruitgang van het Korhoen in Nederland wordt deels geweten aan de effecten van verzuring, verdroging en vermessing. De overleving van kuikens in het Fochteloërveen was verlaagd, waarschijnlijk als gevolg van voedselgebrek in de eenvormige, vergraste en kruidenarme heidevegetaties. Sloten en wegen maakten het onmogelijk dat de families geschiktere voedselterreinen opzochten.

In zelfs nog maar weinig aangetaste landschappen blijkt de Grauwe Klauwier snel achteruit te gaan. Dit wordt waarschijnlijk veroorzaakt door het wegvallen van schakels uit de voedselketen, zowel in aantal soorten als in dichtheden, waardoor deze soort niet voldoende kan overschakelen op andere prooien. Ook veldwerk aan Blauwe Kiekendieven wijst uit dat indirecte effecten van ver-thema's, al dan niet via de voedselketen, ingrijpen op toppredatoren.

Herpetofauna

Ook voor herpetofauna is terreinheterogeniteit van groot belang. Reptielen zijn voor thermoregulatie-processen afhankelijk van biotopen waarin een afwisseling aanwezig is van zon en schaduw, droogte en vochtigheid. Daarnaast moeten voldoende voedsel, overwinteringsplekken, dekkingmogelijkheden en eiafzetplekken aanwezig zijn. Verbossing en vergrassing verminderen de variatie en werken door in afnemende aantallen en soorten. Door vermessing en verzuring kan tevens het prooidieraanbod voor herpetofauna ongunstig beïnvloed worden.

5.3 Samenvatting en discussie: effecten van ver-factoren op heidefauna

In deze paragraaf wordt een overzicht gegeven van de directe en indirecte effecten van verzuring, vermessing en verdroging op de heidefauna. Beschreven wordt welke bottlenecks (knelpunten) voor de heidefauna optreden, geïllustreerd aan de hand van enkele diersoorten. Dit is gebaseerd op literatuurgegevens (zie 5.1 en 5.2) en de meningen van deskundigen (zie enquêtes en brainstormen in de bijlagen). Centraal staan de werkingsmechanismen waarmee de effecten aangrijpen op de levenscyclus van dieren. Uitgangspunt van het overzicht vormen de in het heidelandschap aanwezige procesmatige factoren, zoals bv. de nutriëntenhuishouding. Veranderingen in deze sturende processen, als gevolg van ver-factoren, brengen in het algemeen een keten van veranderingen teweeg in achtereenvolgens de abiotiek, de vegetatie en de fauna. Afhankelijk van de diergroep, zijn voor de fauna zowel veranderingen op micro- (standplaatsniveau), meso- en macro-schaal (landschapsniveau) van belang.

5.3.1 Processen

In algemene zin leiden vermessing, verzuring en verdroging tot het verdwijnen van een groot aantal standplaatstypen en tot een achteruitgang van de terreinheterogeniteit. Voor de fauna gaat het om de hieronder genoemde effecten, waarbij onderscheid is gemaakt in effecten via abiotiek, vegetatie, landschap en fauna. De laatste categorie is opgenomen om de effecten van dieren op andere dieren te duiden. Bij elk van de besproken effecten zijn de verantwoordelijke aantastende factoren genoemd. Belangrijke algemene bronnen zijn Hornman (1996), Bink *et al.* (1998), Bobbink *et al.* (1998) en Esselink *et al.* (1998).

5.3.2 Effecten op abiotiek

1. *Afname van de zuurgraad van water en bodem (verzuring).*

Directe effecten van verzuring op de fysiologie zijn aangetoond voor zowel terrestrische als aquatische dieren. Hierover is veel literatuur beschikbaar, vooral met betrekking tot watermacrofauna, vissen, amfibieën en bodemarthropoden. Voor veel watermacrofauna resulteert een verlaging van de pH bijvoorbeeld in een aantasting van achtereenvolgens de calcium-regulatie, de natrium-regulatie, het zuur-base evenwicht en uiteindelijk de ademhaling (Havas 1981). De uitkomst van de eieren en de overleving van de nymfen van de haft *Cloeon triangulifer* bleken af te nemen als de pH verlaagde van 7,5 naar 3,0 (Tabak & Gibbs 1991). Voor vissen is een heel scala aan fysiologische effecten aangetoond, uiteenlopend van kieuwbeschadigingen en verstoord metabolisme tot verlaagd uitkomstsucces van de eieren (o.a. Peterson *et al.* 1982). Vergelijking met historische gegevens wijst uit dat in veel Nederlandse vennen de vissamenstelling is veranderd. Vaak zijn soorten of zelfs hele visgemeenschappen verdwenen als gevolg van verzuring. In tenminste 67% van de tegenwoordig extreem zure wateren heeft vroeger vis gezeten. Wateren met pH<5 waren over het algemeen visloos, hoogstens is de zuurtolerante Amerikaanse Hondsvijl aanwezig (Leuven *et al.* 1987). Voor amfibieën zijn effecten op het reproductiesucces veelvuldig aangetoond. De sterftekans van eieren van de Heikikker blijkt tot 95% toe te nemen als de pH van het water daalt van 5,0 naar 3,5 (o.a. Leuven *et al.* 1986). Als voorbeeld van de invloed van pH-afname op terrestrische dieren kan de pissebed *Porcellio scaber* worden genoemd: afwijkingen in groei en gedrag en sterfte van vrouwtjes bleken sterk gecorreleerd te zijn aan directe verzurende effecten (Zimmer & Topp 1997). Verwacht wordt dat directe effecten van verzuring op de fysiologie van dieren in het aquatisch milieu relatief belangrijker zijn dan in het terrestrisch milieu (direct contact met water). Echter, de deskundigen zijn van mening dat zelfs in vennen en zwakgebufferde wateren de directe effecten voor de meeste soorten van ondergeschikt belang zijn ten opzichte van indirecte effecten. Zo zijn voor predatore watermacrofauna veranderingen in de vegetatiestructuur onder water waarschijnlijk de belangrijkste bedreiging (zie onder Effecten op landschap). Sommige soorten zijn in staat om alternatieve eiafzetplekken op te zoeken. Heikikkers zetten hun eieren normaliter in vennen af, maar in natte jaren kunnen ze zich ook in ondiep water op oevers, in natte heide en zelfs op bospaden succesvol voortplanten. In dergelijke natte jaren exploderen de aantallen juveniele dieren en mogelijk is de populatie voor haar voortbestaan zelfs van deze pieken in reproductiesucces afhankelijk. Er lijkt bovendien een ontwikkeling gaande dat Heikikkers zich steeds meer verplaatsen van vennen naar natte heide voor hun voortplanting. Hier spelen de directe negatieve effecten van verzuring op de ontwikkeling van de eieren veel minder.

2. *Afname van de beschikbaarheid van basische kationen door uitspoeling, waardoor in arme bodems een mineralengebrek ontstaat (verzuring).*

Zure depositie leidt tot een versneld uitspoelen van kationen (o.a. calcium) uit de bovengrond. Daardoor daalt het calciumgehalte in dood en levend plantenmateriaal, hetgeen leidt tot lagere aantallen bodemorganismen die dit materiaal als voedsel gebruiken en die een grote calciumbehoefte hebben: huisjesslakken, pissebedden en miljoenpoten. Waterorganismen met een grote calciumbehoefte (mollusken, kreeftachtigen) worden geconfronteerd met dezelfde problemen. Zoogdieren worden getroffen door het lage calciumgehalte in planten en vogels door de verminderde aanwezigheid van kalkrijke ongewervelden, die zij als calciumbron gebruiken. Effecten van een laag calciumaanbod treden waarschijnlijk uitsluitend op in de voortplantingsfase, omdat de calciumbehoefte van volwassen dieren zo laag is dat zelfs in calciumarme gebieden voldoende aanwezig is. De effecten uit zich in een gebrekkige vorming van de eischalen en een verminderd uitkomstsucces bij vogels en in problemen in de skeletvorming bij jonge dieren. Dit is inmiddels in verschillende studies aangetoond. Vogels (vooral de insecten- en zaadeters) zijn de gevoeligste diergroep, omdat vrouwtjes tijdens de voortplantingsfase per tijdseenheid minstens tienmaal zoveel calcium nodig hebben als de andere gewervelden. De meeste vogels op zwakgebufferde zandgronden zullen in meer of mindere mate van calciumgebrek

te lijden hebben, maar wat de effecten in het heidelandschap zijn is onbekend. Het echte probleem is niet zozeer de calciumarmoede op zich, maar de vermindering van de beschikbaarheid in zo'n korte tijdspanne (enkele decennia), dat dieren zich hieraan niet hebben kunnen aanpassen. Het is dus nodig om onderscheid te maken in van nature zure systemen en verzuurde systemen. Slakken komen van nature niet op de heide voor en zijn daar dus ook nooit een kalkbron voor vogels geweest. Pissebedden komen wel voor op de heide, mits de heide heterogeen is met rommelhoekjes (vaak zitten ze onder planken) en opslag. Het blijft echter onduidelijk of kalkproblemen als gevolg van verzuring voor heidevogels een rol spelen. De effecten van calciumgebrek op populatieniveau zijn nauwelijks onderzocht of konden niet worden aangetoond, maar deze zullen vooral voor geïsoleerde populaties naar verwachting aanzienlijk zijn (Graveland 1998; Bink *et al.* 1998).

3. *Toename van de biologische beschikbaarheid van zware metalen (verzuring).*

Bodemverzuring vergroot de biologische beschikbaarheid van cadmium, kwik, aluminium, lood en andere metalen voor planten en bodemdieren. Hierdoor raken ze gemakkelijker in de voedselketen (in het heidelandschap vooral door schimmels, mosmijten en springstaarten) en neemt de kans op vergiftiging toe. Tegelijkertijd nemen dieren bij een laag calciumaanbod deze metalen in versterkte mate uit het voedsel op, omdat de metalen de plaats innemen van calcium in transportketens in het lichaam (Bink *et al.* 1998). Effecten van toenemende Al-, Pb- en Fe-concentraties op de fysiologie en overleving van watermacrofauna en bodemarthropoden zijn meermaals aangetoond (o.a. Witters *et al.* 1984). Verschillende studies hebben bovendien uitgewezen dat ook grotere dieren in verzuurde milieus meer metalen opnemen dan in niet-verzuurde milieus, o.a. cadmium in Korhoenders en in Edelherten, Wilde Zwijnen en runderen op de arme zandgronden (Niewold 1996; Bink *et al.* 1998). Over mogelijke effecten van bio-accumulatie op reproductief succes, overleving en populatiegrootte van dieren in Nederland is nauwelijks iets bekend. De effecten komen ook deels overeen met de effecten van calciumdeficiëntie. Daarom is het moeilijk om onderscheid te maken tussen de relatieve bijdragen van kalkgebrek en metaal toxiciteit aan eventuele reproductieproblemen. Detailstudies wijzen echter uit dat beide werkingsmechanismen verantwoordelijk kunnen zijn, afhankelijk van de bodemeigenschappen ter plekke en het foerageergedrag van de soort (Graveland 1998). Desondanks verwachten deskundigen dat bio-accumulatie hoogstens voor een beperkt aantal gevoelige soorten een daadwerkelijke bottleneck in het huidige heidelandschap is. Indirecte effecten worden belangrijker geacht.

4. *Afname van de omvang van fluctuaties en extremen in het microklimaat (verzuring, vermesting, verdroging).*

Een nivellering van het microklimaat is vooral een gevolg van veranderingen in de vegetatiestructuur door vergrassing, vermossing, veralging, een afname van de hoeveelheid open zand, een afname van microreliëf en strooiselophoping (zie onder Effecten op vegetatie). Lage, open vegetaties waar het droog is en waar grote temperatuurverschillen tussen dag en nacht heersen, worden vervangen door hoge, gesloten vegetaties waar een constanter koel en vochtig microklimaat aanwezig is. Dit is onder andere aangetoond voor vegetaties waarin Schapegras gaat domineren ten koste van Buntgras (Biermann & Daniels 1997). Vooral voor koudbloedigen die afhankelijk zijn van warme en droge omstandigheden kan het een probleem zijn, met name in relatie tot de ontwikkeling van eieren en larven. Van sprinkhanen worden de ontwikkelingssnelheid en de overleving van de eieren, de ontwikkeling van de nymfen en de eiproductie van de imago's sterk beïnvloed door het microklimaat. In een verruigde vegetatie wordt de ontwikkeling van de eieren gehinderd door de sterke lichtextinctie bij het bodemoppervlak. Hierdoor is de temperatuur lager, wat de ontwikkelingstijd van de eieren verlengt. Soorten die relatief lang nodig hebben om zich te ontwikkelen, hebben op deze manier niet genoeg tijd de levenscyclus te voltooien voor de winter zich aandient (Kleukers *et al.* 1997). Dit geldt ook voor onder andere predatore spinnen, wespen en loopkevers (De Molenaar & Bink 1994). Voor loopkevers is met name in het larvale stadium de temperatuur bepalend voor de ontwikkelingsduur. Daarnaast is de temperatuur tijdens de ontwikkeling sterk bepalend voor de lichaamsgrootte, en daaraan gekoppeld de vruchtbaarheid (Van Dijk

1994; Ernsting & Huyer 1984). De rupsen van de Heivlinder hebben een hogere overlevingskans in de winter als het microklimaat extreem is (sterke wisselingen koud-warm en nat-droog). Is dat niet het geval, dan vindt vaak aantasting plaats door schimmels en ziekten (Bink 1992).

De deskundigen beschouwen nivellering van het microklimaat als één van de belangrijkste bottlenecks in het voorkomen van karakteristieke loopkevers, sprinkhanen en dagvlinders van droge heide en stuifzand.

5. *Afname van de hoeveelheid water- en winderosie (verzuring, vermesting, verdroging).*

Een afnemende invloed van erosieprocessen is vooral een gevolg van vergrassing, vermossing, veralging, een afname van de hoeveelheid open zand, een afname van microreliëf, strooiselophoping en opslag van struiken en bomen (zie onder Effecten op vegetatie). Dit is een belangrijk probleem in de eerste successiestadia van stuifzanden: de voorkeurshabitat van gespecialiseerde soorten verdwijnt (bv. Duinpieper). Door een afname van de windwerking stopt de toevoer van stuivend zand. Door de versnelde vastlegging van grotere delen open zand groeit het stuifzand vervolgens dicht. Hierdoor krijgen water en wind steeds minder vat op het zand en de verstuiving neemt af. Door een afname in dynamiek, kan de vegetatiesuccessie nog sneller plaatsvinden. Bovendien vindt buffering van de bodem door vers aangevoerd stuivend zand (iets kalkrijker) minder plaats.



Afname van dynamiek leidt tot het dichtgroeien van stuifzanden (foto: Frits Bink).

6. *Toename van anaerobe condities in wateren (vermesting).*

Vermesting kan leiden tot algenbloei, wat zuurstofloze condities in water en waterbodem tot gevolg kan hebben. De effecten hiervan op de fysiologie van dieren zijn nauwelijks onderzocht. Larven van libellen blijken hier maar kort (een paar dagen) tegen bestand; van pantserjuffers *Lestes spec.* is bekend dat ze bij zuurstofgebrek elkaars lamellen wegeten. Voor andere watermacrofaunagroepen wordt door deskundigen niet verwacht dat zuurstofgebrek een belangrijke bottleneck is in vennen en zwakgebufferde wateren.

7. *Veranderingen in de helderheid van de waterlaag (verzuring, vermesting).*

Vermesting en verzuring hebben tegengestelde effecten op de helderheid van de waterlaag. Vermesting leidt vaak tot een vermindering van het doorzicht (algenbloei), verzuring juist tot een toename. Veranderingen in de helderheid hebben een grote invloed op de concurrentieverhoudingen tussen predator en prooi. De oogjagers onder de watermacrofauna (bv. glazenmakerlarven *Aeshna spec.*, *Glaenocoris spec.*, *Cymatia spec.*) kunnen in vertroebeld water minder makkelijk hun prooien vinden,

wat een reëel probleem in zwakgebufferde wateren zou kunnen zijn. Neemt het doorzicht daarentegen toe, dan is dit gunstig voor bijvoorbeeld de jachtefficiëntie van visetende vogels, waardoor de negatieve effecten van verzuring voor deze groep verminderd worden (Graveland 1998), maar voor hun prooien juist worden vergroot.

8. *Afname van het watervolume en toename van de frequentie van droogvallen van wateren (verdroging).*

Het aantal publicaties over de (afzonderlijke) effecten van verdroging op dieren is minimaal. Desondanks beschouwen deskundigen verdroging als één van de belangrijkste bottlenecks voor (semi-)aquatische dieren van vennen, zwakgebufferde wateren en hun oevers. Het kleinere watervolume, ook als gevolg van versnelde verlanding, beperkt in het algemeen hun levensruimte. Eieren en larven van watermacrofauna sterven door uitdroging, larven vooral als ze zich niet in een vochtige bodem kunnen terugtrekken. Sommige soorten doen dit van nature nauwelijks, in andere gevallen maakt de aard van de bodem dit onmogelijk. Bovendien stagneert de ontwikkeling van larven in een droge periode. Het gaat er niet alleen om dat een water vaker droogvalt, maar vooral ook op welk moment dat gebeurt, omdat dit interfereert met de levenscyclus van dieren. Voor amfibieën spelen vergelijkbare processen een rol onder invloed van verdroging: eieren kunnen niet worden afgezet of kunnen zich niet ontwikkelen, de overwinterings-mogelijkheden verminderen (risico op doodvriezen in waterbodem), de kans op het ontwijken van predatoren als roofinsecten door concentratievorming vermindert en de metamorfose kan worden versneld (Bink *et al.* 1998). Een review van beschikbare literatuur met betrekking tot vogels leert dat verdroging leidt tot een afname van alle bewoners van wateren, moerassen en oevers, omdat minder geschikt habitat aanwezig is (Bink *et al.* 1998). Ook in natte heide vormen verdrogingsproblemen een belangrijke bottleneck in het voorkomen van dieren. Eieren van o.a. de Moerassprinkhaan zijn hygroofiel, ze hebben af en toe inundatie nodig. Ook de eieren van de Heidesabelsprinkhaan zijn afhankelijk van vochtige condities tijdens hun meer dan twee jaar durende ontwikkeling (Kleukers *et al.* 1997). Daarnaast is verdroging voor een aantal soorten reptielen ook een belangrijk probleem. Labexperimenten hebben uitgewezen dat Levendbarende Hagedissen niet met continu droge omstandigheden om kunnen gaan, ze verliezen dan teveel vocht (Strijbosch 1986). Dit is vooral in overbegraasde terreinen een probleem, omdat dit leidt tot een lage dichte vegetatie, het verdwijnen van de strooisellaag en het microreliëf van de bodem. De groeisnelheid en het activiteitsniveau van Levendbarende Hagedissen bleken af te nemen naarmate de beschikbaarheid van water lager was, vooral in populaties die in natte habitats voorkomen (Lorenzon *et al.* 1999).

Bijkomend probleem van verdroging van zwakgebufferde wateren en natte heides is dat de grondwaterinvloed afneemt. De buffering valt weg, met verzuring als gevolg, en de bodemdoorluchting neemt toe, met mineralisatie en vermisting als gevolg. De kans op bevriezing van vennen wordt groter. Dit wordt beschouwd als een belangrijke bottleneck voor de Koraaljuffer: wegvallen van kwel, in combinatie met een afname van veenmos en een afname van de beschutting, leiden eerder tot bevriezing van een ven waardoor de larven sterven.

5.3.3 Effecten op vegetatie

1. *Toename van de snelheid van vegetatiesuccessie (vermesting).*

Door atmosferische depositie wordt de van nature aanwezige stikstof-limitatie opgeheven, met een versnelde groei en vegetatiesuccessie als gevolg. De toegenomen plantengroei zorgt er in principe voor dat er meer voedsel beschikbaar voor herbivoren. Predatoren (o.a. kevers, spinnen) profiteren weer van het hogere aanbod aan herbivoren (Siepel *et al.* 1989). Indien op soortsniveau wordt gekeken, is te zien dat na verdergaande eutrofiëring van een systeem over het algemeen een verschuiving wordt waargenomen van grote naar kleine insecten (Siepel 1990). Hierdoor kunnen insectivoren in de problemen komen (zie onder Effecten op fauna). Soorten met een korte generatietijd, die in staat zijn snel op veranderingen in te spelen, lijken globaal gezien het beste bestand tegen eutrofiëring (Hornman 1996).

2. *Veranderingen in de voedselkwaliteit en stressgevoeligheid van planten (verzuring, vermesting, verdroging).*

Verfactoren leiden tot veranderingen in de voedselkwaliteit van planten, waardoor herbivore dieren kunnen worden beïnvloed. Een review over zure neerslag meldt dat vele veldonderzoeken een positieve correlatie vinden tussen vervuilende depositie en de dichtheid van fytofage insecten. Door vermesting is de voedingswaarde van Struikhei toegenomen, waardoor het aantal plagen van het Heidehaantje is toegenomen (De Smidt & Brunsting 1990; Van der Heide *et al.* 1981). Doordat de meest gevoelige periode in de levenscyclus, de larvale fase, is verkort, is de blootstellingstijd aan predatoren kleiner. De verhoogde voedingswaarde van Struikhei leidt tot een verlaagde mortaliteit en een verhoogd reproductiesucces (Brunsting & Heil 1985). Door de grote hoeveelheden Struikhei die het Heidehaantje consumeert heeft het een grote invloed op de vegetatiestructuur en de diversiteit van flora. Verzuring heeft juist een negatief effect op de conditie en het eiwitgehalte van Struikhei, met name in droge terreinen. Oorzaak is het uitspoelen van kationen uit de bodem. De rups van het Heideblauwtje, die leeft van de groeipunten van Struikhei en afhankelijk is van een hoog eiwitgehalte, heeft zich daarom vermoedelijk verplaatst naar vochtigere heide, waar de conditie van deze plant beter zou zijn (Bink *et al.* 1998). Vermesting leidt bovendien tot een verandering in de groeicyclus van planten. Het eiwitgehalte in de plant zal in eerste instantie stijgen, waardoor versnelde groei optreedt. Rupsen van vlindersoorten die gedurende korte tijd in het voorjaar foerageren, zullen hierdoor voordeel ondervinden. Rupsen die pas in het late voorjaar of de zomer uitkomen, worden benadeeld omdat de voedingswaarde van de planten dan alweer is gedaald (deze daling vindt versneld plaats). Door een onbalans van stoffen wordt de plant bovendien kwetsbaarder voor stress. Zo is Struikhei in het voorjaar gevoeliger voor vorst, en in de zomer voor droogte, waardoor het risico op afsterven groter is. Herbivoren kunnen dus alleen profiteren van de toegenomen stikstofdepositie, indien de stress bij de voedselplant niet toeslaat (Bink 1992). Voor karakteristieke vlinders van het heidelandschap wordt dit door deskundigen als een belangrijke bottleneck beschouwd, zowel in droge heide als in natte heide. Ook in het water heeft vermesting mogelijk juist negatieve gevolgen voor de kwaliteit van de detritus. Het komt er op neer dat veel specialistische detritivore soorten (muggen en wormen) in hun levenscyclus (met name wijze van voedsel vergaren en verteren, inclusief relatie met bacteriën) afgestemd zijn op geleidelijke afbraak. Dit is van nature aanwezig in kalkarmere wateren, bij lage temperaturen en/of moeilijk afbreekbaar materiaal. Bij vermesting komen deze soorten in moeilijkheden. Ofwel omdat de voedingswaarde van de detritus te snel verdwijnt (Patience *et al.* 1983), zodat het slib voor hen snel waardeloos wordt of in de voor hen belangrijke perioden van het jaar geen voedingswaarde heeft, ofwel omdat ze er effecten op de fysiologie zijn. Dit is vermoedelijk voor detritivoren de belangrijkste bottleneck.

3. *Toename van de hoeveelheid organisch materiaal op de (water)bodem (verzuring, vermesting).*

Een snellere vegetatiesuccessie met meer hoogproductieve soorten leidt tot een versnelde en toegenomen humusvorming op het land en tot versnelde en toegenomen vorming van sliblagen in het water. Op het land bevordert strooiselophoping de vestiging van Grijs Kronkelsteeltje (Biermann & Daniels 1997). De aanwezigheid van een strooisellaag is voor sommige dieren belangrijk, vanwege de relatief vochtige omstandigheden. Strooiselophoping leidt echter ook tot een nivellering van het microklimaat, wat voor droogte- en warmteminnende ongewervelden een bottleneck kan zijn (zie onder Effecten op abiotiek). Veel watermacrofauna-soorten hebben als voorkeurs habitat een bodem van zand en/of grof organisch materiaal. Vermoedelijk is dit niet zo van belang voor de eiafzet, maar wel voor de larven, die migratie-neiging krijgen bij slibophoping (zonder resultaat, dus stress, want hun microhabitat is er niet meer) en eventueel hun specifieke voedsel niet meer kunnen vinden. Over migratie-neiging bij niet optimale situaties is veel indirecte literatuur. Slibophoping wordt door deskundigen als een mogelijke bottleneck voor libellen beschouwd.

4. *Toename van de algenlaag op open zand (vermesting).*

De vestiging van algen (blauw- en groenwieren) is een natuurlijk proces bij de vastlegging van stuifzanden. Algen vormen een korst van enkele millimeters in de bovenste zandlaag en stabiliseren zo het open zand (verkitting). Uit labexperimenten blijkt dat zonder algenkorst 75x meer zand wordt verwaaid dan met een dunne algenkorst, en 300x meer dan met een dikke algenkorst (Van den Ancker & Winder 1985). Door deze stabilisatie, het hoger vochtbergend vermogen en de toename van het gehalte organische stof en nutriënten kunnen hogere planten, mossen en korstmossen zich vervolgens vestigen. Verrijking met stikstof veroorzaakt waarschijnlijk een versnelde ontwikkeling van de algenmat in open stuifzand en open zand in droge heide, maar onderzoek hieraan ontbreekt. Mogelijk dat door vermessing deze algenlagen bovendien veel dikker zijn geworden. Verstuiving wordt tegengegaan (zie onder Effecten op abiotiek) en open zand groeit versneld dicht. Mogelijk verhindert een dikke algenlaag dat sommige ongewervelden nog holletjes kunnen maken of verandert het microklimaat zodanig (koeler en vochtiger) dat dit problemen oplevert voor de ontwikkeling van eieren en larven (zie onder Effecten op abiotiek). Hierover is geen literatuur beschikbaar, maar het zou voor sommige diergroepen een bottleneck kunnen zijn.

5. *Toename van de bedekking met nitrofiële mossen (verzuring, vermessing).*

De neofyit Grijs Kronkelsteeltje koloniseert sinds begin jaren veertig met grote snelheid West- en Noord-Europa. In Nederland weet de soort waarschijnlijk te profiteren van vermessing en verzuring, maar de exacte werkingsmechanismen zijn onbekend. Grijs Kronkelsteeltje woekert vooral in stuifzand- en droge heidevegetaties. Het leidt tot versnelde humusvorming. In stuifzanden vestigt het zich over het algemeen als het zand is vastgelegd door Buntgras en Ruig Haarmos, vooral in de stuifkuilen en tegen de hellingen. Uitgestrekte mostapijten hebben dieren waarschijnlijk weinig te bieden: insecten kunnen er hun eieren waarschijnlijk niet afzetten en er is weinig voedsel aanwezig voor carnivoren. Bovendien nivelleert het microklimaat door vermossing (zie onder Effecten op abiotiek), en stukjes kaal zand verdwijnen. Hoewel onderzoek hieraan ontbreekt, wordt het voor thermofiele insecten als een belangrijke bottleneck beschouwd.



Vermossing met Grijs Kronkelsteeltje (foto: Frits Bink).

6. *Afname van de bedekking met korstmossen (verzuring, vermesting, verdroging)*
 Korstmossen bereiken van nature een hoge bedekking in Buntgrasvegetaties. Licheenrijke varianten halen een bedekking van meer dan 10-15%, waarin meerdere soorten uit de geslachten *Cladina*, *Cladonia*, *Stereocaulon* en *Coelocaulon* kunnen voorkomen. Door luchtvervuiling en waarschijnlijk concurrentie met Grijs Kronkelsteeltje verdwijnen korstmosgemeenschappen in hoog tempo. Waarschijnlijk zijn korstmossen belangrijk voor sommige dieren, maar onderzoek ontbreekt nagenoeg. In de nachtvlindergeslachten *Lithosia* en *Cryphia* zitten soorten die voor hun voedsel van bepaalde korstmossen afhankelijk zijn. Beide geslachten van de Heidevlinder benutten vooral in de vroege ochtend beschutte donkere korstmosvegetaties (*Cladonia ssp.*) om op te warmen. Dit blijkt op dat moment het warmste substraat te zijn, zeker bij relatief lage luchttemperaturen. Na het opwarmen verplaatsen de mannetjes zich naar plekken met open zand, eileggende vrouwtjes daarentegen blijven nagenoeg de hele dag op korstmosvegetaties aanwezig, voor zover die in de buurt liggen van geschikte eiafzetplekken. Daar blijken zij het best gecamoufleerd, en dat is nodig ook, omdat tijdens het opwarmen en rusten het risico op predatie het grootst is (Shreeve 1990). Onder andere Edelherten aten vroeger veel korstmossen. Van korstmossen is bekend dat ze relatief hoge concentraties mineralen bevatten. Mogelijk dat korstmosvegetaties destijds ook in de mineralenbehoefte van o.a. Edelherten voorzagen.

7. *Toename van de bedekking met nitrofiële grassen, afname van karakteristieke kruiden (verzuring, vermesting, verdroging).*

Verzuring, vermesting en verdroging leiden tot het verdwijnen van karakteristieke plantensoorten van voedselarme en zwakgebufferde milieus. In zwakgebufferde wateren gaat het om soorten uit het Oeverkruid-verbond (o.a. Oeverkruid, Moerashertshooi, Waterpostelein) en het Zomp- en Gewone Zeggeverbond (o.a. Egelboterbloem). In natte heides gaat het om soorten uit het Biezenknoppen-Pijpenstrootjesverbond (o.a. Parnassia, Spaanse Ruiter, Blauwe Knoop, Klokjesgentiaan). In droge heides en schraallanden verdwijnen soorten uit het Borstelgrasverbond (o.a. Valkruid, Rozenkransje, Hondsviooltje) en de Schapegras-Tijm-associatie (Wilde Tijm, Zandblauwtje) (de Graaf *et al.* 1994). Hiervoor komen nitrofiële en zuurtolerante grassen en russen in de plaats (vergrassing). In verzuurde vennen o.a. Knolrus, in natte heide Pijpenstrootje en in droge heide o.a. Bochtige Smele.



Vergraste vochtige heide (foto: Marijn Nijssen).

In wateren verdwijnen de specifieke structuren van 'zachte' waterplanten, wat gevolgen heeft voor de eiafzetmogelijkheden en het larvaal habitat voor watermacrofauna. In natte en droge heide gaat het verdwijnen van bloemplanten gepaard met een vermindering van de beschikbaarheid van nectar en stuifmeel. Dit heeft voor bloembezoekende insecten als vlinders, hommels, bijen, wespen en zweefvliegen belangrijke negatieve effecten op hun voedselaanbod, sterker naarmate het gespecialiseerde soorten betreft en nectar gedurende een langere periode aanwezig moet zijn. Voor sommige dagvlindersoorten fungeren enkele van de betrokken plantensoorten als voedselplant voor de rupsen (waardplant), en het verdwijnen hiervan is voor die vlinders vaak de belangrijkste bottleneck (Bink 1992). Vergrassing heeft een hogere vegetatie tot gevolg. Hierdoor nivelleert het microklimaat, wat ongunstig is voor de ontwikkeling van eieren en larven van dieren (zie onder Effecten op abiotiek). Een soort als Bochtige Smele is bovendien ongeschikt als voedselplant voor veel (gespecialiseerde) herbivoren, bijvoorbeeld voor de drie soorten karakteristieke dagvlinders van stuifzanden (Kleine Heivlinder, Kommaavlinder, Heivlinder; Bink 1992), waar het verdrongen Buntgras dat wel is. Ook Pijpenstrootje is voor de meeste herbivoren niet of nauwelijks geschikt als voedselplant.

8. *Afname van de hoeveelheid kaal zand (verzuring, vermesting).*

Door versnelde vegetatiesuccessie, vergrassing, vermossing en veralgining neemt de oppervlakte open zand af. Het is niet zozeer de afname van de oppervlakte actief stuifzand dat voor fauna belangrijk is, als wel de afname van het aantal plekken open zand dat aanwezig is in kleinschalige mozaïekpatronen, waarin verschillende successiestadia van Buntgras- of Struikheivegetaties naast en door elkaar voorkomen. Dit is voor fauna om verschillende redenen belangrijk: voor ei-afzet of nestbouw, ontwikkeling van de eieren (geschikt microklimaat, zie onder Effecten op abiotiek), ontwikkeling van de larven, thermoregulatie van juveniele en adulte dieren, foerageren, ingraven, baltsen en jagen, overwinteren etc.



De vangtrechters van de Mierenneeuw Myrmecoleon formicarius bevinden zich op onbeschutte kale plekken (foto: Frits Bink).

De afname van stukjes open zand wordt door deskundigen beschouwd als één van de belangrijkste bottlenecks voor veel sprinkhanen, loopkevers, dagvlinders, vliesvleugeligen, reptielen en vogels karakteristiek voor droge heide en stuifzand. Literatuur hierover is echter schaars. Heideblauwtjes hebben een voorkeur voor stukjes kale bodem tijdens de eiafzet. De vlinders komen aanvliegen op een open stuk, waarna ze naar de onderkant van de waardplant lopen om daar de eieren af te

zetten. Ook hun waardmieren hebben open zand nodig, omdat ze daar hun nesten bouwen (De Jong 1995). Voor sommige vogels zijn open zandige plekken nodig voor de nestbouw, bijvoorbeeld voor de Griel (Green & Griffiths 1994). De vangtrechters van de mierenleeuw *Myrmeleon formicarius* bevinden zich op onbeschutte kale plekken. Wel moet rondom vegetatie (vaak mos) of een strooisellaag aanwezig zijn, die de trechters enerzijds behoedt tegen overstuiven en anderzijds stevigheid verleent tegen instorting en voorkomt dat het omringende zand gaat wandelen (Boer 1999).

5.3.4 Effecten op fauna

1. *Veranderingen in de afbraakprocessen van organisch materiaal (verzuring, vermesting).*

Een verhoogde depositie van stikstofhoudende stoffen leidt tot een afname van schimmels in de bodem, waardoor de decompositie van fragmentatiemateriaal wordt geremd. Onder deze omstandigheden vindt een verschuiving plaats tussen de twee voornaamste afbraakroutes (de bacterie- en schimmel-gedomineerde afbraakroute). Er ontstaat een dominantie van bacteriën, met een reductie van de aantallen en de diversiteit van bodemfauna (nematoden, springstaarten, mijten) als gevolg. Dit heeft weer zijn weerslag op de abundantie en samenstelling van hogere trofische niveaus. In water vindt juist een verschuiving van bacteriën naar schimmels plaats. Het detritus is hierdoor voor veel soorten niet meer geschikt. Er vinden allerlei veranderingen plaats (bv. in partikelgrootte) waardoor specialisten met specifieke monddelen zich niet meer kunnen handhaven. Mogelijk is dit een belangrijkere bottleneck in het voorkomen van karakteristieke watermacrofauna dan bijvoorbeeld zuurstofgebrek of de aanwezigheid van sulfiden of metalen. Door verzuring van de bodem worden o.a. voor nematoden de tolerantiegrenzen overschreden. Dit leidt tot aantasting van voedselwebben in de bodem en daarmee afbraak van organisch materiaal.

2. *Afname van de dichtheid en diversiteit van de fauna (verzuring, vermesting, verdroging).*

De effecten van ver-factoren op abiotiek, vegetatie en landschap kunnen op alle in dit hoofdstuk beschreven manieren aangrijpen op dieren. Dat vindt plaats in de hele voedselketen. Het leidt tot een algehele afname van de soortendiversiteit en – aantallen. Hierdoor verslechtert de voedselsituatie voor carnivore soorten. Vooral voor heidevogels is een goed ontwikkelde entomofauna van zeer groot belang en het gebrek hieraan vormt momenteel de belangrijkste bottleneck in hun voortbestaan. Kevers vormen bijna 20% van de prooidieren. Daarna volgen vliegen, muggen en sprinkhanen met ieder bijna 8-10% en vlinders en krekels met circa 7%. Mieren en wantsen worden ook wel gegeten, maar dit gebeurt alleen door specialisten (Jonkers 1995a). De achteruitgang van de Zwarte Stern in vennen wordt deels veroorzaakt door een afname van de voedseldiversiteit (vooral grote insecten) tijdens de opgroeifase van de jongen; een tijdelijke afwezigheid van geschikte prooidieren leidt al snel tot kuikensterfte (Beintema 1997). Dit geldt ook voor andere insectivore vogels van het heidelandschap als Paapje, Grauwe Klauwier en Klapdekster (Bastian *et al.* 1994; Wagner 1994; Esselink *et al.* 1994).

3. *Veranderingen in de predatiedruk of concurrentieverhoudingen (verzuring, vermesting, verdroging).*

Een achteruitgang van waterinsecten en andere gelededpotigen onder invloed van verzuring wordt vaak gedeeltelijk gecompenseerd door een verminderde voedselconcurrentie met vissen, die immers ook als gevolg van verzuring in aantal verminderd zijn. In reactie op de verminderde predatie door vissen verplaatsen sommige insectentaxa zich bovendien van delen met vegetatie naar delen met open water. Hierdoor zijn ze weer beter beschikbaar voor andere predatoren. Het aandeel libellen in het dieet van Amerikaanse Boomswaluwen blijkt bijvoorbeeld vooral afhankelijk van het aantal vissen in het meer, en het begin van de eileg valt later in meren met vis dan in meren zonder vis (Graveland 1998). Aan de invloed van ver-factoren op concurrentieverhoudingen tussen soorten is verder nauwelijks onderzoek gedaan, maar volgens deskundigen kan dit bijvoorbeeld voor libellenlarven van wezenlijke betekenis zijn.

5.3.5 Effecten op landschap

1. Afname van de variatie in verticale vegetatiestructuren op micro- en mesoschaal (verzuring, vermesting, verdroging).

Door versnelde vegetatiesuccessie en vergrassing neemt de variatie in vegetatiestructuur af (verruiging), met als belangrijkste gevolg een nivellering van het microklimaat op de bodem (zie onder Effecten op abiotiek). Dit kan een belangrijke bottleneck zijn voor de ei-ontwikkeling of thermoregulatie van koudbloedigen in zowel droge als natte heide (Bink *et al.* 1998). Dit wordt ook door verschillende deskundigen aangegeven. Diverse veldstudies wijzen uit dat voor de fauna de structuur van de vegetatie vaak belangrijker is dan de soortensamenstelling. In het algemeen is de diversiteit van arthropoden positief gecorreleerd met variatie in vegetatiestructuur (Webb *et al.* 1984; Wettstein & Schmid 1999; Usher 1992). Het door elkaar voorkomen van lage en hoge vegetaties is vaak essentieel, om aan de voorwaarden van verschillende fasen in de levenscyclus te voldoen. Zo is voor sprinkhanen een open bodem of lage vegetatie van belang tijdens de eifase (mei-juni), terwijl plekken met hoge en dichte vegetatie nodig zijn wanneer nymfen en adulten aanwezig zijn (juni-september), voor beschutting tegen regen wind, sterke zoninstraling of droogte (Van Wingerden *et al.* 1991).

Ook variatie in de structuur van Struikheiplanten is belangrijk. Elk successiestadium van de heide herbergt een verschillende samenstelling aan arthropoden. Als de diversiteit van de ongewervelde soorten wordt bekeken, blijkt dat deze het hoogst is in de degenererende fase, gevolgd door de pioniersfase (Voigt 1994). Het aantal vlinderrupsen bleek gerelateerd aan leeftijd, hoogte, bedekking, dichtheid van jonge scheuten en bloemdichtheid van Struikhei. De hoogte bleek de meeste variatie in larvale dichtheid te verklaren. Hogere (en dus oudere) Struikhei biedt niet alleen wat betreft ruimte en voedselhoeveelheid voordelen, maar ook de relatief grotere strooisellaag onder de plant biedt een goede overwinteringsplaats voor poppen van bepaalde vlindersoorten. Ter illustratie: in een 55 cm hoge Struikheiplant kwamen 50 keer zoveel larven van de nachtvlinder *Hydriomena furcata* voor als in planten van 35 cm (Haysom & Coulson 1998).

Ook in zwakgebufferde wateren en vennen is nivellering van de vegetatiestructuur onder water volgens deskundigen de belangrijkste bedreiging voor veel soorten predatore watermacrofauna: er zijn minder mogelijkheden om eieren af te zetten, de jachtefficiëntie vermindert en het voedselaanbod gaat achteruit.



Structuurarme Struikhei-vegetatie (foto: Herman van Steenwijk).

2. *Afname van kleinschalige mozaïekpatronen in de vegetatie, een afname van de hoeveelheid en omvang van randen en geleidelijke overgangen tussen vegetaties en landschappen (verzuring, vermessing, verdroging).*

Dit aspect hangt nauw samen met het vorige. Een belangrijk probleem waarmee alle diergroepen te maken hebben is dat de van oorsprong aanwezige variatie en gradiënten (bv. open-dicht, nat-droog, hoog-laag) zijn verdwenen, waardoor het aantal niches is afgenomen (Hornman 1996). De Molenaar (1995) geeft hierover een nadere theoretische beschouwing, specifiek voor het heidelandschap. Ook hij geeft aan dat de verscheidenheid aan levensgemeenschappen op de heide zijn oorsprong vindt in de ruimtelijke afwisseling in milieutypen of terreinheterogeniteit. De terreineigenschappen die hieraan ten grondslag liggen zijn reliëf, bodem en grondwaterhuishouding, waarvan reliëf het belangrijkste is. De terreinheterogeniteit in de droge heide wordt vooral bepaald door afwisseling in het microklimaat, in afhankelijkheid van het gegeven reliëf en het beheersafhankelijke ontwikkelingsstadium van de vegetatie, en in de bodemvruchtbaarheid. De terreinheterogeniteit in natte heide is vooral indirect afhankelijk van het reliëf, dat wil zeggen van de vochtigheid van de bodem. Veldonderzoek naar het belang van horizontale variatie voor fauna is echter schaars, terwijl veel deskundigen het toch als de belangrijkste bottleneck voor karakteristieke soorten in alle ecotopen van het heidelandschap beschouwen. Ova & van Steenis (1988) vonden dat de vlinderdiversiteit groter wordt naarmate ook de horizontale vegetatiediversiteit toeneemt. Ook voor herpetofauna is terreinheterogeniteit van groot belang. Reptielen zijn voor thermoregulatie-processen afhankelijk van biotopen waarin een afwisseling aanwezig is van zon en schaduw, droogte en vochtigheid. Dit wordt gerealiseerd door een grote verscheidenheid in de structuur van de vegetatie, zowel horizontaal als verticaal (Glandt & Bischoff 1988; Moulton & Corbett 1999). Het aanwezig zijn van goed ontwikkelde gradiënten is niet alleen erg belangrijk binnen het heidelandschap, maar ook op de overgangen naar andere landschappen (bossen, schraallanden en agrarisch gebied). Veel dieren die op macroschaal van het landschap gebruik maken (vogels, zoogdieren) zijn namelijk afhankelijk van deze overgangen.

5.3.6 Discussie

Hierboven is een overzicht gegeven van de belangrijkste problemen die verzuring, vermessing en verdroging op verschillende schaalniveaus opleveren voor karakteristieke heidedieren. De beschreven processen vormen een moeilijk te ontrafelen kluwen van oorzaak-gevolg relaties, die op elkaar ingrijpen en elkaar versterken. Het blijkt dan ook erg moeilijk om aan te geven welke processen de grootste invloed op dieren hebben. Het probleem bij het aanduiden van bottlenecks is voorts dat nog weinig wetenschappelijk is vastgelegd. Er zijn weliswaar duizenden publicaties waarin verzuring, vermessing en verdroging in relatie tot fauna worden aangeroerd (vooral als mogelijke verklaring in algemene zin van ontwikkelingen die in het veld zijn gevonden), maar het aantal publicaties dat ingaat op achterliggende werkingsmechanismen is erg beperkt. Factoren waarvan veelvuldig is aangetoond dat ze negatieve effecten veroorzaken, zoals effecten van pH-verlaging en zware metalen op de fysiologie van dieren, zijn relatief makkelijk te onderzoeken. Het is echter opvallend dat dit volgens de geraadpleegde deskundigen over het algemeen niet de processen zijn die in het veld de daadwerkelijke bottleneck opleveren voor dieren. Dat wordt wel verwacht van andere processen, maar correlatief of causaal onderzoek hieraan ontbreekt nagenoeg. Deels komt dit omdat het extreem lastig is bepaalde relaties aan te tonen. Met het kwantificeren van bijvoorbeeld terreinheterogeniteit is nauwelijks ervaring, laat staan met het aantonen van de achteruitgang daarvan en de invloed die dat heeft op dieren.

Ondanks bovengenoemde beperkingen, kunnen de belangrijkste bottlenecks voor dieren in het heidelandschap als volgt worden samengevat. Afname van het watervolume en -oppervlak en toename van de frequentie van droogvallen als gevolg van verdroging vormen in natte habitats waarschijnlijk de belangrijkste bottlenecks voor dieren. In vennen en zwakgebufferde wateren vormen vereenvoudiging van de vegetatiestructuur, de ophoping van slib, en de afname van de kwaliteit daarvan,

belangrijke aanvullende problemen. In droge heide en stuifzand is de afname van de oppervlakte kaal zand waarschijnlijk de belangrijkste bottleneck voor veel xerothermofiele dieren, evenals de nivellering van het microklimaat. De afname van de verticale en horizontale variatie in vegetatiestructuur, de afname van kleinschalige mozaïekpatronen, goed ontwikkelde zoomvegetaties en geleidelijke overgangen naar andere landschappen, het verdwijnen van karakteristieke planten van schrale zwakgebufferde bodems en veranderingen in de voedselkwaliteit van planten zijn in alle heide-ecotopen belangrijke problemen.

De meeste kleine dieren (die op micro- en mesoschaal van het landschap gebruik maken) ondervinden waarschijnlijk de belangrijkste problemen in de ei- en larvale fasen (eifasetmogelijkheden, ontwikkeling eieren en larven). De belangrijkste problemen van grotere dieren (die op macroschaal van het landschap gebruik maken) liggen waarschijnlijk ook in de juveniele fase, maar hebben veelal betrekking op een verslechtering van de voedselsituatie.

Het lag in de bedoeling van dit project om de effecten van ver-factoren zo veel mogelijk in kaart te brengen aan de hand van indelingen in ecologische groepen. De bestaande indelingen van dagvlinders (Bink 1992) en vogels (Sierdsema 1995) bleken echter niet bruikbaar voor de bottleneckanalyse; binnen dezelfde groep waren de bottlenecks van de betrokken soorten vaak verschillend. Toch lijken er bij sommige taxonomische diergroepen patronen zichtbaar. Een vergelijking tussen levenscycluserkenmerken enerzijds en de status van soorten uit vier ongewervelde diergroepen (sprinkhanen, dagvlinders, loopkevers, libellen) anderzijds leverde de volgende aanwijzingen op m.b.t. de eigenschappen van karakteristieke soorten die in aantal en verspreiding achteruit gaan (zie 1.3):

- Vooral soorten waarvan de imago's laat in het jaar verschijnen, en weer vroeg in het jaar verdwijnen, zijn afgenomen (sprinkhanen van droge terreinen, dagvlinders, libellen). Een kortere tijd als adult zou minder mogelijkheden tot voortplanting kunnen betekenen. Het is onduidelijk of en in hoeverre dit een rol speelt.
- Vooral soorten waarvan de eieren meerdere jaren nodig hebben om zich te ontwikkelen, zijn afgenomen (sprinkhanen van droge terreinen). Hoe langer de ontwikkelingstijd, hoe groter de kans op negatieve effecten van abiotische (bv. verdroging) en biotische (bv. predatie) stressoren.
- Vooral soorten waarvan de nymfen relatief veel stadia doorlopen, zijn afgenomen (sprinkhanen van droge terreinen). Een dier is over het algemeen kwetsbaarder tijdens vervellingen; dit betekent een grotere kwetsbaarheid voor stressoren.
- Vooral grote soorten zijn afgenomen (sprinkhanen van droge terreinen). Grote soorten zijn beter aangepast aan schrale omstandigheden dan kleine soorten, door een grotere efficiëntie van voortbewegen en een groter uithoudingsvermogen (betere fourageermogelijkheden), een lagere oppervlakte/volume-ratio (betere energiehuishouding) en een uitgebreider spijsverteringssysteem (minder afhankelijk van een hoge voedselkwaliteit) (Mattson 1980). Deze voordelen verdwijnen bij verrijking van het systeem.
- Vooral (deels) carnivore soorten zijn afgenomen (sprinkhanen van droge terreinen). Mogelijk speelt vermindering van voedselaanbod hierin een rol.
- Vooral gespecialiseerde herbivoren zijn afgenomen (dagvlinders).

Herstelmaatregelen moeten erop gericht zijn de belangrijkste bottlenecks voor dieren, zoals die hierboven genoemd zijn, op te heffen of te verminderen. In Hoofdstuk 5 wordt teruggekeken op hoe dit waarschijnlijk moet gebeuren.

Versnipperingsproblemen zijn in deze studie tot dusverre buiten beschouwing gebleven. Ze treden op als in een netwerk van ruimtelijk geïsoleerde deelpopulaties (metapopulatie) de dispersiemogelijkheden zo sterk zijn afgenomen, dat het (onder invloed van toevalsfactoren) lokale uitsterven van deelpopulaties niet langer gecompenseerd kan worden door herkolonisatie vanuit nog bestaande populaties. De omvang van de problemen is soortspecifiek en afhankelijk van de soortseigen dispersiecapaciteit, de talrijkheid van een soort in een gebied, het aantal geschikte habitatplekken, de onderlinge afstand tussen habitatplekken, de weerstand van het tussenliggende gebied voor de betreffende soort en de dichtheid aan

landschapselementen die door de betreffende soort als dispersiebaan gebruikt kunnen worden. Behalve effecten op de populatiedynamica (het uitsterven van soorten in (deel)populaties), kan versnippering ook effecten hebben op populatiegenetica (bv. inteelt, genetische verarming) (Lenders 1997). Effecten van versnippering in het Nederlandse heidelandschap zijn voor bijvoorbeeld loopkevers aangetoond (De Vries 1996). Ook voor andere diergroepen beschouwen deskundigen versnippering als een belangrijke bottleneck; voor alle soorten reptielen en sommige dagvlinders en sprinkhanen wordt versnippering belangrijker geacht dan de beschreven effecten van verzuring, vermesting en verdroging.

5.4 Effecten van herstelmaatregelen op ongewervelde heidefauna

Met dit literatuuroverzicht wordt een poging gedaan meer inzicht te verkrijgen in welke vormen van herstelbeheer op welke manier ingrijpen op fauna. Dit is echter zeer lastig, omdat het maar zelden voorkomt dat het type terrein, de schaal waarop beheer wordt uitgevoerd, het tijdstip waarop, en de intensiteit en frequentie waarmee wordt gewerkt, worden beschreven. Tevens wordt de Ausgangssituatie meestal niet of onvoldoende vermeld; welke diersoorten kwamen er vroeger voor, welk beheer vond vroeger plaats? Wij wijzen er dan ook op dat de gepresenteerde resultaten geïnterpreteerd dienen te worden met deze beperkingen in gedachten. Hieronder volgt een overzicht van wat bekend is over effecten van beheer op ongewervelden. Vrijwel alle publicaties zijn gebaseerd op correlatief veldonderzoek (tenzij anders vermeld).

5.4.1 Maaien

Algemeen

Siepel (1990) vond dat het type beheer invloed heeft op de grootte van de hierin voorkomende insecten. In gemaaid graslanden nam de gemiddelde biomassa van ongewervelden sterk af met een toenemende bemesting. De afname van grootte na verstoring kan worden verklaard door het feit dat goede kolonisatoren over het algemeen tot de kleine soorten behoren binnen een taxonomische groep.

De effecten van maaien zijn voor een groot deel afhankelijk van de tijd van het jaar. Het lijkt er op dat over het algemeen maaien in de herfst de minst nadelige effecten heeft op de ongewervelde fauna (zie Tabel 5.4.1). Het effect van maaien kan echter ook per jaar verschillen: zo varieerde de afname van sprinkhanen (Snortikker, komt voor in droge terreinen) in graslanden van 4 tot 67%. Dit verschil werd in beperkte mate bepaald door het levensstadium van de populatie (aantal nimfen) ten tijde van maaien, maar voornamelijk door het klimaat (lage temperaturen, regen) volgend op het maaien (Thorens 1993).

Tabel 5.4.1 Effecten van maaien op verschillende diergroepen, in verschillende jaargetijden

groep	winter	lente	zomer	herfst	landschap	referentie
vlinders				+	wetland (Zwitserland)	Wettstein & Schmid 1999
vlinders		+	-	+	rand-bouwland (Engeland)	Feber <i>et al.</i> 1996
vlinders				+	wegberm (Zeeland)	Bak <i>et al.</i> 1998
spinnen				+	droog-grasland (Zwitserland)	Pozzi <i>et al.</i> 1998
sprinkhanen				+	wetland (Zwitserland)	Wettstein & Schmid 1999
sprinkhanen		+			grasland (Zuid-Afrika)	Chambers & Samways 1998
arthropoden alg.			-		grasland (Massachusetts)	Dunwiddie 1991

Gefaseerd maaien is een mogelijkheid om bepaalde nadelen van geïntegreerd maaien te omzeilen. (Voorlopige) experimenten lijken uit te wijzen dat veel groepen hier positief op reageren (mieren, kortschildkevers, snuitkevers, spiegelkevers en hooiwagens) (Wallis de Vries & Knotters 2000). Ongemaaide grasstroken vormen belangrijke schuil- en overwinteringsplaatsen voor kevers. Veel insecten hangen als pop in hoge kruidachtige vegetaties, en veel spinnen bevestigen hier ook hun cocons. De vegetatie wordt ook gebruikt om prooien te vangen. Spinnen, mieren, kortschildkevers en andere slechte vliegers klimmen op hoge grassen of kruiden om zich met de luchtstroom mee te laten voeren en zich op deze wijze te verspreiden (Koster 1988). Wolfspinnen reageren evenwel negatief op gefaseerd maaien (t.o.v. integraal maaien) (Wallis de Vries & Knotters 2000).

Sprinkhanen

Door maaien gaan, afhankelijk van het tijdstip, eieren verloren die in de vegetatie afgezet zijn. Het is niet duidelijk of het laten liggen van het maaisel de eieren kan redden. Indien er 'net' gemaaid wordt, ontstaan er scherpe overgangen. Dit is nadelig voor soorten die juist in overgangszones voorkomen, zoals de Zadel sprinkhaan en de Sikkelsprinkhaan (Kleukers *et al* 1997). Er zijn uiteenlopende effecten van maaien op sprinkhanen waargenomen. Soms blijven soortenaantal en dichtheid van individuen van alle soorten gelijk na maaien. In andere gevallen worden wel verschuivingen tussen soorten waargenomen. Deze verschillen zijn o.a. het gevolg van verschillen in maaitijdstip en de uitgangssituatie van de vegetatie. Als bijvoorbeeld a.g.v. maaien een korte vegetatie in het voorjaar aanwezig is, profiteren hier soorten van die hun eieren in of op de bodem afzetten (de doornsprinkhanen, de meeste veldsprinkhanen, de Kleine en Grote groene sabelsprinkhaan, de Wrattenbijter en de Kleine wrattenbijter). De temperatuur zal hoger zijn, waardoor de eieren zich sneller kunnen ontwikkelen. Indien na de eileg wordt gemaaid, ondervinden sprinkhanen die hun eieren in de vegetatie afzetten (Heidesabelsprinkhaan, Gewoon spitskopje) hier nadeel van, omdat deze eieren dan verwijderd worden (Hochkirch & Klugkist 1998; Kleukers *et al* 1997). Ook voor de zeldzame Moerassprinkhaan is het tijdstip van maaien van belang. Maaien in juni of begin juli heeft grote gevolgen voor de populatiestructuur, want maaien is zeer slecht voor de nimfen (Hochkirch & Klugkist 1998). Over het algemeen is het beter gefaseerd of laat te maaien (Kleukers *et al* 1997).

Uit het bovenstaande wordt duidelijk dat de verschillende stadia binnen de cyclus verschillende omstandigheden vereisen. Gedurende de eifase is een open en lichte vegetatie noodzakelijk, terwijl de nimfen en adulten hoge en dichte vegetatie eisen voor beschutting. Maaien of lichte begrazing (er werden geen verschillen gevonden tussen deze 2 maatregelen) is daardoor gunstig in lente en herfst, terwijl in de zomer voldoende vegetatie aanwezig dient te zijn (Van Wingerden *et al* 1992).

De maaifrequentie speelt tevens een belangrijke rol voor de sprinkhanenfauna. In grasland bleek de maaifrequentie (tot 6x per jaar) negatief te zijn gecorreleerd met het aantal sprinkhaansoorten (Lenders & Van Wezel 1986). Uit inventarisaties bleek dat het Zoemertje, Schavertje, Wekkertje, Heidesabelsprinkhaan en de Ratelaar gebaat zijn bij een lage maaifrequentie. De Snortikker werd vooral aangetroffen in onbeheerde terreinen, terwijl de Bruine Sprinkhaan en de Krasser ook intensief beheer verdroegen (Van Wingerden *et al* 1992).

Dagvlinders

Zoals al eerder was vastgesteld zijn effecten van maaien afhankelijk van het tijdstip. Omdat het optimale tijdstip verschilt per soort, is gefaseerd maaien een optie (Van Hoorn & De Jong 1990). Onderzoek in vochtige, schrale graslanden leek inderdaad uit te wijzen dat sommige soorten positief reageren op gefaseerd (1 of 2 jaar overstaand, maaien in half juli-eind augustus) t.o.v. integraal maaien, zoals de Argusvlinder, het Bruin Zandoogje, Kleine Vos en Zilveren Maan (Wallis de Vries & Knotters 2000). N.a.v. deze publicatie wijst Keizer (in hetzelfde nummer van De Levende Natuur) er op dat de vastgestelde vooruitgang met name bij de algemene soorten optreedt (m.u.v. Zilveren Maan). Er is dus geen aanwijzing dat gefaseerd maaien leidt tot een verschuiving naar meer zeldzamere, gespecialiseerde soorten. Aan de andere kant is de duur van het onderzoek (3 jaar na invoering) te kort om zeldzame soorten te

kunnen verwachten. Nadelen van gefaseerd maaibeheer zouden kunnen zijn: afname van het aantal lage, langzaam groeiende planten, waardoor hieraan gebonden diersoorten (als voorbeeld wordt Zilveren Maan op Moerasviooltje genoemd) benadeeld worden. Verder leidt gefaseerd maaien eerder tot eutrofiëring door een toename van plantenmassa, wat nadelig is voor o.a. mossen, korstmossen en paddestoelen. Volgens Keizer is dus nog te weinig bekend om een gefundeerde uitspraak te kunnen doen over effecten van gefaseerd maaien (Keizer 2000). Overigens lijkt het tijdstip van maaien in een vrij ongunstige periode te liggen. Er is uit verschillende onderzoeken gebleken dat later (in de herfst) maaien over het algemeen betere resultaten oplevert voor de fauna dan 's zomers (zie ook Tabel 4.4.1). Mogelijk geeft verandering van het tijdstip van maaien een ander beeld.

Bink (1995) heeft een overzicht gepubliceerd waarin hij aangeeft welke effecten verschillende beheersmaatregelen hebben op vlinders in het heidelandschap (zonder overigens in te gaan op de beheersintensiteit en tijdstip). Hij verwacht dat maaien over het algemeen ongunstig is voor dagvlinders (zie Tabel 4.4.2). Opvallend is echter wel dat de weinige vlinders die waarschijnlijk voordeel ondervinden van maaien, juist bijna allemaal bedreigde vlinders zijn: de Aardbeivlinder, het Gentiaanblauwtje en het Hooibeestje. Zo is maaien voor het Gentiaanblauwtje gunstig omdat de waardplant alleen in open stukken kan kiemen, en de waardmieren kunnen zich vrij snel herstellen na maaien (t.o.v. plaggen) (Scheper *et al.* 1994). De uiteenlopende bevindingen en verwachtingen van Bink vs. Van Hoorn & De Jong en Keizer maken het niet makkelijk om uitspraken te doen over effecten van maaien op dagvlinders. Resultaten zijn sterk afhankelijk van de uitgangssituatie, intensiteit en tijdstip.

Tabel 5.4.2 Effecten van beheer op dagvlinders van het heidelandschap, uit Bink (1995)

soort	onbeheerd	maaien	begrazen	branden	plaggen	kappen
Aardbeivlinder	-	+	+	-	-	+
Spiegeldikkopje	+	-	-	-	-	+
Bont dikkopje	+	-	+	-	-	+
Geelsprietdikkopje	+	-	-	-	-	+
Zwartsprietdikkopje	+	-	-	-	-	+
Kommavlinder	+	-	+	-	+	+
Groot dikkopje	+	-	-	-	-	+
Citroentje/Citroenvlinder	+	-	+	-	-	-
Eikenpage	+	+	+	-	-	-
Bruine eikenpage	+	-	+	-	-	-
Groentje	+	-	+	+	-	+
Vuurvlindertje/Kleine vuurvlinder	-	-	+	+	-	+
Bruine vuurvlinder	-	-	+	+	-	+
Zilver-/Boomblauwtje	+	-	+	-	-	-
Gentiaanblauwtje	+	+	+	-	-	+
Heideblauwtje	-	-	+	+	+	+
Vals heideblauwtje	-	-	+	+	+	+
Veenbesblauwtje	+	-	-	-	-	+
Bruin blauwtje	-	-	+	+	-	+
Icarusblauwtje	-	-	+	+	-	+
Grote parelmoervlinder	-	-	+	-	-	+
Duinparelmoervlinder	-	-	+	-	-	+
Veenbesparelmoervlinder	+	-	-	-	-	+

(vervolg)

Soort	onbeheerd	maaïen	begrazen	branden	plaggen	kappen
Zilveren maan	+	-	-	-	-	+
Bosvlek-/Bosparemoer-vlinder	+	-	+	-	-	+
Heidevlinder	-	-	+	+	+	+
Kleine heidevlinder	+	-	-	-	-	+
Bruin zandoogje	+	-	+	+	-	+
Oranje zandoogje	+	-	+	+	-	+
Veenhooibeestje	+	-	-	-	-	+
Hooibeestje	-	+	+	+	+	+
Tweekleurig hooibeestje	+	-	+	-	-	+
Argusvlinder	-	-	+	+	-	+

(Loop)kevers

Voor loopkevers is niet veel gevonden over effecten van maaïen. Volgens Ova & Steenis (1988) is maaïen gunstiger (of minder ongunstig) voor loopkevers dan begrazen. Verstegen *et al.* (1992) vonden evenwel dat maaïen zowel op droge als op natte heide geen, of zelfs een negatieve invloed had op het voorkomen van typische heidesoorten. In recent gemaaid delen (3 jaar daarvoor) van de droge heide kwamen minder soorten en aantallen voor uit families van loopkevers, kortschildkevers, lieveheersbeestjes en snuitkevers.

Mieren

De mierenfauna wordt zowel beïnvloed door de vegetatiestructuur als door de verdeling en vitaliteit van individuele planten. Het is essentieel rekening te houden met de leeftijd van de vegetatie ten tijde van het uitvoeren van maatregelen. Naarmate vochtige heide ouder wordt treedt er een verschuiving op in de nestplaatsen van mieren van de mos-/strooisellaag naar de dwergstruik-/kruidlaag. Wanneer 15- tot 20-jarige heide, gedomineerd door Gewone dophei, 's zomers wordt gemaaid, zullen veel nesten worden beschadigd (zoals van *Formica picea*). Maaïen kan daarom beter in het vroege voorjaar plaats vinden (De Boer 1978). Op droge heide, waar Struikhei domineerde, constateerde Mabelis (1976) dat de mierenfauna zich langzaam herstelde na maaïen. De meeste mierensoorten kwamen voor in vegetaties die nog nooit waren gemaaid en meer dan 15 jaar daarvoor zijn gebrand. Gemaaid (of gebrande) vegetaties die zich hadden ontwikkeld tot een aaneengesloten heide-monoculture waren zeer soortenarm. Om het risico van uitsterven van mierensoorten te verkleinen wordt aangeraden heidevelden gefaseerd te beheren.

Spinnen

De distributie van spinnen is onder meer afhankelijk van abiotische factoren als temperatuur, licht, vocht, droogte, maar ook van type begroeiing, en daarbij vooral variatie in hoogtegroei. Uit diverse onderzoeken is gebleken dat het maaïen van graslanden voor spinnen desastreuze gevolgen heeft (Hulsebos 1989; Kleukers & Musters 1989).

Ook in vochtige gebieden lijkt maaïen ongunstig voor spinnen. Hoewel maaïen van rietvegetaties leidde tot een hogere diversiteit van spinnen, werden vooral algemene of wijd verspreide soorten begunstigd. Juist de typische moerassoorten komen beduidend minder voor in gemaaid situaties. Genoemde oorzaken van maaïeffecten zijn het verdwijnen van strooisel en overblijvende vegetatie (belangrijk voor de overwintering), en wijzigingen in microklimaat (temperatuur, licht, blootstelling aan wind) (Decleer 1989).

Bodemfauna

Maaïen kan tot gevolg hebben dat bodemdieren die gevoelig zijn voor verdroging, verdwijnen (Siepel 1996). Timmermans (1986) vond evenwel op de heide geen

noemenswaardige invloed van maaien op mijten en springstaarten, omdat maaien de humuslaag intact houdt.

Aquatische fauna

Maaien lijkt geen (negatieve) invloed te hebben op de dichtheden van de meeste onderwaterdieren (De Szalay & Resh 1997). In experimenten in kleine meertjes resulteerde 50% maaien van de vegetatie boven water in toename van volwassen waterwantsen en waterkevers (Batzer & Resh 1992).

5.4.2 Begrazen

Algemeen

De Molenaar (1995) geeft een theoretische beschouwing over de werking van begrazing en de effecten op de fauna. Het is erg belangrijk om onderscheid te maken in soort grazer, omdat hun vreetwijze en voedselvoorkeur sterk verschilt. Daarnaast is de stochastiek in bijvoorbeeld de weersgesteldheid van invloed op de van nature aanwezige dynamische variatie in tijd en ruimte van onder- en overbegrazing en van bos en open terrein, waarbij extremen in de weersfluctuaties meer bepalend zijn dan het gemiddelde weer. Het mineralenaanbod is de belangrijkste sturende factor, gevolgd door achtereenvolgens energie/verteerbaarheid, toegankelijkheid en rustgelegenheid. Door betreding en begrazing wordt de vegetatie korter en opener, de neerslaginterceptie van de bodem bodem neemt toe en de verdamping neemt af. Hierdoor wordt de bovengrond vochtiger, compacter, anaerober en zuurder en de temperatuur wordt lager. Het gehalte aan nutriënten in de bodem neemt door begrazing over het geheel eerder toe dan af. De directe werking van begrazing op de vegetatiestructuur betaamt uit het bevorderen van korte en meer open vegetaties en het bevorderen van de variatie in vegetatiestructuur. De indirecte werking verloopt via de vegetatiestructuur (regulatie van microklimaat en bodem), de strooisellaag-ontwikkeling en de bodem. De geleidelijkheid van grenzen en overgangssituaties neemt toe in de reeks van kortdurende seizoensbegrazing via lange seizoensbegrazing naar jaarrondbegrazing. Verschillende grazers creëren verschillende mozaïekpatronen: paarden creëren scherpe overgangen, runderen geleidelijke en schapen zeer geleidelijke overgangen; paarden creëren een grootschalig, schapen een kleinschalig en runderen een zeer kleinschalig mozaïekpatroon van korte en ruige vegetaties.

De werking van begrazing op de fauna is complex. De werking is bijna voor geen twee diersoorten hetzelfde. Per soort kan die bovendien in sommige opzichten eerder positief dan negatief en in andere eerder negatief zijn. Dit, en de uitkomst van het geheel voor de soort, hangt sterk af van de periode en de intensiteit van begrazing. Algemene uitspraken kunnen hierdoor vaak niet worden gedaan. Tussen facilitatie aan de ene kant en competitie of repressie aan de andere kant kan een 'trade-off' relatie bestaan, bv: vertrappen van legsels door vee enerzijds en creëren van open plekken geschikt voor legsels door vee anderzijds. Beoordeling van de werking en effecten van begrazing, zowel positieve als negatieve, vereist dus een zorgvuldige analyse van de omstandigheden, ter plekke, in de rest van het terrein en in de omgeving, plus een vergelijking met trends in vergelijkbare terreinen op grotere schaal.

De volgende werkingsmechanismen kunnen voor dieren optreden (afhankelijk van taxonomische groep meer of minder relevant):

- Werking op de algemene voorkeurs habitat (zomer- en winterhabitat); via vegetatiestructuur en variatie daarin.
- Werking op individu (evt. in verschillende levensstadia): rusten, pleisteren, dekking, terreinoverzicht, predatie (actief of passief), verstoring, thermoregulatie/activiteitsniveau, vertrapping, migratie (tussen zomer- en winterhabitat); via vegetatiestructuur en microklimaat en variaties daarin.
- Werking op voedselvoorziening (aanbod en bereikbaarheid); via vegetatiestructuur, relatie vegetatie-fauna en/of via mest en stoffelijke resten van

vee, conditie plantensoorten (voedingswaarde, verteerbaarheid, afweerstoffen), aanbod nectar en stuifmeel.

- Werking op voortplanting: nestgelegenheid, voortplantingsgelegenheid, spermatoo/oogenese, embryogenese, ontwikkeling larven en broedsucces; via vegetatiestructuur, microklimaat, vervormbaarheid grond, vertrapping legfels en voedselvoorziening jongen/larven.

De effecten van begrazing op de fauna-diversiteit zijn waarschijnlijk positief bij extensieve winterbegrazing (maar dit is weinig gangbaar en niet onderzocht). Bij zomer- of jaarrondbegrazing zijn de effecten, afhankelijk van bodemvruchtbaarheid, negatief (zeer arme bodems), aanvankelijk neutraal bij toenemende intensiteit negatief (vrij arme bodems), beperkt positief daarna negatief (vrij rijke bodems), positief daarna negatief (zeer rijke bodems). Een aanzienlijk deel van de fauna die in lagere en beschutte plekken (bodem) overwintert, kan bij winterbegrazing in belangrijke mate ontsnappen aan negatieve effecten, en 's zomers profiteren van de nawerking van begrazing via de vegetatie(structuur en -samenstelling).

Het tot op heden uitgevoerde begrazingsonderzoek kent de volgende belangrijke beperkingen:

- Te kortlopend en slechts gericht op bepaalde aspecten; korte termijn effecten zijn anders dan effecten na verloop van vele jaren.
- Onderzoek pas gestart na instellen begrazing, met vaak een slechte onderzoeksopzet.
- Vaak alleen selectie van plekken met duidelijke vraat in onderzoek betrokken. Begrazing werkt echter niet homogeen vlaksgewijs zoals plaggen en maaien, maar op landschapsschaal (betreden, bemesten, extensief grazen). Vergelijkend onderzoek is alleen informatief als begraasde en onbegraasde terreinen als geheel, of aan de hand van een representatieve selectie van transecten of monsterpunten met elkaar worden vergeleken.
- Terreinen zijn vaak niet in een overeenkomstig stadium van ontwikkeling en beïnvloeding door het beheer (geldt vaak ook voor exclusies).
- Onderzoek vaak geconcentreerd op directe wisselwerkingen tussen planten en herbivoren. Als begrazen in breder verband wordt beschouwd (bodem, bodemleven, overige fauna), kunnen afwijkende of tegengestelde conclusies worden getrokken.
- De beschouwde soort(groepen) zijn vaak een willekeurige selectie gebaseerd op beschikbare soortenkennis, zonder dat duidelijk is wat hun indicatieve waarde is voor een grotere verzameling van representatieve soort(groepen).
- Daarom heeft onderzoek vaak beperkte geldigheid, is anekdotisch of beperkt relevant.

Dezelfde conclusies trekt Van Wingerden (1997), die op basis van de beschikbare literatuur tot en met 1994 de resultaten van 100 begrazingstudies heeft geëvalueerd. Slechts in 48 hiervan wordt (ook) ingegaan op de effecten op dieren, maar dit heeft in 19 situaties betrekking op weidevogels. Begrazingsvarianten die nauwelijks zijn onderzocht zijn: o.a. winterbegrazing, zeer extensieve begrazing, langdurige begrazing, begrazing van heterogene gebieden en begrazing van grote oppervlakten. M.b.t. de effecten van begrazing op de diversiteit van de fauna zijn er minder onderzoekssituaties waarin het soortenaantal toeneemt dan waarin dit afneemt of gelijk blijft. Dieren zijn dus gevoeliger dan planten. Deze gevoeligheid is met name aanwezig bij kleine zoogdieren, herpetofauna en ongewervelden. Er zijn verschillende mogelijke oorzaken voor het veronderstelde verschil in gevoeligheid tussen planten en grotere gewervelden enerzijds en kleinere gewervelden en ongewervelden anderzijds:

- Buiten de genoemde afhankelijkheid van vegetatiestructuren dient voor het voorkomen van met name ongewervelden een groter complex van voorwaarden vervuld te worden. Veel soorten hebben een eenjarige levenscyclus en doorlopen verschillende levensstadia waarbij de voorwaarden voor elk daarvan verschillend zijn. Een juiste timing van begrazing is belangrijker voor ongewervelden dan voor

planten, omdat afzonderlijke soorten gemakkelijker uitsterven als gevolg van een enkele niet vervulde voorwaarde in een gevoelig stadium van de levenscyclus. Mogelijk is een eenmalige verstoring in een bepaald stadium van de levenscyclus (zoals bij maaien op vaste datum) voor de soortenrijkdom in een perceel gunstiger dan herhaalde verstoring in verschillende levensstadia en op min of meer onvoorspelbare momenten.

- Een plant reageert anders op een stressfactor dan een dier. Als bij begrazing planten worden afgegraasd, worden vorm en conditie aangetast en, als reactie daarop treedt hergroei op of worden voortplanting en vegetatieve uitbreiding gereduceerd of gestimuleerd. Echter, terwijl de plant meestal behouden blijft, veranderen de microklimatologische omstandigheden voor vegetatiebewonende dieren zodanig dat deze dood gaan of vertrekken. Een voorbeeld hiervan is de verandering van Struikhei, waarvan de struiken gedrongen en dichter worden met kruipende en liggende groeivormen. Hierdoor worden de mogelijkheden van Zandhagedissen om via positionering in heidestruiken de lichaamstemperatuur op peil te brengen en te houden geringer.
- Diersoorten zijn mogelijk meer afhankelijk van ketens of netwerken van andere soorten dan dat plantensoorten dat zijn.
- De mogelijkheid om aan de effecten van begrazing te ontsnappen (in ruimte en tijd) is voor een deel van de fauna gering, terwijl die voor planten dikwijls wel aanwezig zijn, zoals overleving van de vegetatieve zode, ondergrondse plantendelen en zaad in de zaadbank. Daarom is winterbegrazing in principe gunstig, maar zelfs dat moet extensief gebeuren, zodat delen waar gevoelige overwinteringsstadia zich bevinden, onbegrasd blijven.
- De afname is mogelijk vooral het gevolg van plotselinge effecten van de invoering van begrazing. Een geleidelijke invoering van extensieve begrazing, die rekening houdt met de moeite die een deel van de soorten heeft om patroonveranderingen te volgen, veroorzaakt een dergelijke verstoring mogelijk niet. Op arme gronden vormt het tevens inrasteren van een aantal hectares voedselrijke cultuurgrond een middel om de begrazing geleidelijk in te voeren in het voedselarme terrein. De grazers zullen vanuit de rijke stukken het overige terrein verkennen.

Ongewervelden algemeen

Voor alle beheersvormen geldt dat effecten sterk afhankelijk zijn van verschillende factoren. Voor begrazing worden deze bepaald door grootte, vorm, geomorfologische variatie en de uitgangssituatie, evenals het begrazingsseizoen, het type en de dichtheid van de grazers. Positieve invloeden van begrazing zijn te verwachten door het in stand houden van open vegetatie en het tegengaan van vergrassing en de successie naar gesloten bos. Tevens kunnen kleinschalige mozaïeken van lage en hoge vegetaties, veldzomen en een toename van het microreliëf worden verkregen. Begrazing versnelt de afbraak van plantendelen tot mineralen, waardoor de productie van de korte vegetaties verhoogd wordt. Hierdoor is er voor alle herbivoren langere tijd hoogwaardig voedsel beschikbaar. Op de lange termijn wordt echter de vorming van een strooisellaag tegengegaan, waardoor een armere fauna aan bodeminsecten ontstaat, en een rijkere vegetatie aan één- en tweejarige plantensoorten aanwezig is. Verder brengt begrazing vertrapping met zich mee: dit leidt tot verhoogde mortaliteit van eieren, rupsen en poppen, en tot verdwijning van vitale waard- en nectarplanten. Overbegrazing kan voorts leiden tot het verdwijnen van belangrijke ruigere vegetatiestructuren.

In een overzicht van effecten van begrazing op flora en fauna stelden Van Wingerden *et al* (1997) vast dat de flora meestal gebaat is bij begrazing, terwijl de fauna in de helft van de gevallen negatieve gevolgen ondervindt (zie boven). Ook Kleukers & Musters (1989) constateerden aan de hand van veldonderzoek dat intensieve begrazing zeer ongunstig is voor ongewervelden. Het voorkomen van loopkevers, snuitkevers, spinnen en sprinkhanen was negatief gecorreleerd met de begrazingsdruk. Geconcludeerd werd dat extensieve begrazing een acceptabele beheersmaatregel lijkt te zijn voor grasland-entomofauna.

Siepel (1990) vond dat het type beheer invloed heeft op de grootte van de hierin voorkomende insecten. Na begrazing vindt een verschuiving plaats van grotere naar kleinere soorten. Deze afname van grootte kan worden verklaard doordat goede kolonisatoren over het algemeen tot de kleine soorten behoren binnen een taxonomische groep. Aan de andere kant trekt begrazing soorten aan die geassocieerd zijn met mest (o.a. mestkevers), waardoor het verlies aan grotere insectensoorten enigszins gecompenseerd wordt (De Molenaar & Bink 1994; Siepel 1990).

Sprinkhanen

Uit veldonderzoek aan sprinkhanen in graslanden bleek dat de begrazingsintensiteit (tot 3.8 vee/ha) negatief gecorreleerd was met het aantal sprinkhaansoorten (Lenders & Van Wezel 1986). De effecten van de begrazingsdruk op de sprinkhanendichtheid is voor een belangrijk deel afhankelijk van de voedingstoestand van de bodem. Op een extreem voedingsarme bodem zal de biomassa van de vegetatie al zo laag zijn dat ook zonder begrazing de sprinkhanendichtheid niet maximaal zal zijn. Toch profiteren sommige soorten van begrazing onder deze omstandigheden, zoals het Schavertje en het Knosprietje. Het microklimaat is dan gunstiger voor de eieren. Verder heeft begrazing een verjonging van de planten tot gevolg (Kleukers *et al* 1997). In een laboratoriumonderzoek is bepaald wat de invloed is van begrazing op de voedselkwaliteit van grassen voor het Schavertje. Er is geen verschil in het laboratorium gevonden tussen sprinkhanen die van begraasde of onbegraasde Bochtige smeie aten. De eiwitgehaltenes van beide typen was ook niet verschillend (1.9%). Tevens is gebleken dat deze sprinkhaansoort goed in staat is om de jonge delen (de delen met de hoogste voedingswaarde) te vinden in een pol waarin ook oudere sprietten aanwezig zijn. Het lijkt er dus op dat noch voedselkwaliteit, noch voedsel efficiëntie de oorzaak is van de hogere dichtheid van het Schavertje in begraasde graslanden (Heeren 1995).

De Bruine sprinkhaan vertoont juist een voorkeur voor onbegraasde graslanden. Hier bleken de nimfen ook sneller te groeien dan in door konijnen begraasde delen. Laboratoriumproeven wezen uit dat de versnelde groei van de sprinkhanen deels toe te schrijven was aan een hoger stikstofgehalte in Schapegras in het onbegraasde deel ten tijde van de nimfale ontwikkeling (Grayson & Hassall 1985). (In dit geval waren de eiwitconcentraties in de plant dus verlaagd door begrazing!) Het is dus mogelijk dat effecten van begrazing op sprinkhanen deels zijn terug te voeren op veranderingen in voedselkwaliteit ten gevolge van begrazing.

Van Wingerden *et al.* (1991) stellen echter dat verschillen in abundantie van sprinkhanen tussen begraasde en onbegraasde delen eerder ontstaan door verschillen in vegetatiestructuur dan door andere graaseffecten. Uit een overzicht van studies concluderen Kleukers *et al.* (1997) dat negatieve effecten van begrazen op sprinkhanen vooral te verwachten zijn bij soorten die zich in de vegetatie ophouden, zoals de Ratelaar, Krasser, Wekkertje, Heidesabelsprinkhaan, Gewoon doortje, en mogelijk ook het Zoemertje en de Sikkelsprinkhaan. Positieve effecten zijn te verwachten op soorten die zich op de bodem bevinden, zoals het Knosprietje, Schavertje, Veldkrekkel, en wellicht ook de Blauwvleugelsprinkhaan. Toch worden er per soort tegengestelde resultaten verkregen na begrazing (zie Tabel 4.4.3). Deze tegenstrijdigheden zijn voor een groot deel te verklaren met verschillen in uitgangssituatie, zowel wat betreft de staat van het ecosysteem als de tijdsspanne en intensiteit van begrazing. Er zijn echter een paar soorten waar consequent dezelfde effecten worden waargenomen: het Schavertje is altijd gebaat bij begrazing, terwijl begrazing voor het Gewoon doortje, het Zoemertje en de Heidesabelsprinkhaan steeds ongunstig is uitgepakt (Tabel 5.4.3).

Hafner en Zimmermann (1996) beweren dat schapenbeweiding noodzakelijk is voor sprinkhanen, onder meer om variatie in de vegetatiestructuur te behouden. Kleukers *et al.* (1997) stellen echter, juist om differentiatie in ruimte en tijd te verkrijgen, dat runderbegrazing beter is dan begrazing door schapen en paarden (deze grazen selectiever en 'netter'). Aan de andere kant heeft dit beheer tot gevolg dat er geen grote open, kale stukken meer aanwezig zijn. Hierdoor kunnen sommige soorten,

zoals de Wrattenbijter, moeilijker een geschikte plaats voor hun eieren vinden. Tevens zal op plekken waar geen grazers voorkomen, bij opslag van bomen of struiken, dichte ondergroei ontstaan. Het wordt hierdoor te koud om eieren en nimfen van bijvoorbeeld de Zadelsprinkhaan te laten ontwikkelen (Kleukers *et al* 1997).

Tabel 5.4.3 Effecten van begrazing op verschillende sprinkhaansoorten.
Int.: intensieve begrazing; ext.: extensieve begrazing.

soort	status	systeem								
		droge heide	natte heide	vergraste heide	heide	schrاله bodem	grasland (zand)	kalk-grasland	algemeen	algemeen
Ratelaar	toename						+ (ext.)		-	
Bruine sprinkhaan	toename						+ (int.)	- (int.)		
Snortikker	toename						- (ext.)			
Schavertje	stabiel/toename			+ (int.)		+	+ (ext.)		+	
Gewoon doorntje	zeer algemeen	-	-						-	
Krasser	algemeen	-	-	- (int.)			+ (int.)		-	
Knosprietje	talrijk	-	-	- (int.)		+			+	
Wekkertje	stabiel/afname			- (int.)			+ (ext.)		-	
Zoemertje	zeldzaam, plaats. stabiel			- (int.)			- (ext.)			
Heidesabelsprinkhaan	lichte afname	-	-	- (int.)			- (ext.)		-	
Veldkrekkel	afname	-			+ (ext.)				+	-
referentie		a	a	b	c	a	d	e	a	f

Referenties: a: referenties in Kleukers *et al*. 1997; b: Van Wingerden *et al*. 1991; c: Hochkirch 1996; d: Van Wingerden *et al*. 1992; e: Grayson & Hassall 1985; f: Remmert 1980. Vetgedrukte soorten lijken consequent negatief of positief te reageren op begrazing.

Dagvlinders

Begrazing heeft invloed op de ontwikkelingscyclus van vlinders. Doordat planten worden begraasd gaan ze opnieuw groeien en bloeien, waardoor ze langer aanwezig zijn in het veld. Dit is van groot belang voor soorten die meerdere generaties per jaar voortbrengen (dit zijn de meer algemene soorten, die zich in veranderlijke milieus kunnen handhaven). In begraasde terreinen kan de tweede generatie ook profiteren van jonge scheuten of bloemen, terwijl in onbegraasde delen de planten verouderen en achteruit gaan in voedselkwaliteit. Monitoring van vlinders in de duinen wees inderdaad uit dat algemene soorten toenamen in begraasde delen. Andere soorten leken weer negatief te reageren, hoewel dit niet eenduidig is. Wallis de Vries (1997) acht aanvullend onderzoek naar minder algemene soorten gewenst. In het Preadvies Fauna verwachten Bink *et al*. (1998) (op basis van expert judgement) dat begrazing voor dagvlinders vooral gunstig is voor soorten die bestand zijn tegen sterke veranderingen in het milieu of voor soorten die in verscheidene milieutypen kunnen aarden. In systemen met een lage primaire productie (zoals in het heidelandschap) zullen echter vooral langzaam groeiende soorten van stabiele milieus voorkomen, en deze zijn, m.u.v. het Heideblauwtje en de Kommavlinder (Bink 1995), gevoelig voor begrazing (Bink *et al* 1998). Voor een specialist als het Gentiaanblauwtje is vertrapping en het opeten van de waardplant en de constante verstoring die begrazing met zich meebrengt ongunstig (Scheper *et al*. 1994). Ook 'kwetsbare' soorten uit stabiele milieus, die geen specialisaties hebben ontwikkeld, zijn over het algemeen niet gebaat bij begrazing. Het gaat hier om soorten die alleen in een specifiek milieu voorkomen, zoals het Veenhooibeestje, het Veenbesblauwtje en de Veenbesparelmoervlinder (Bink 1995) (zie ook Tabel 4.4.2). Hieruit kan geconcludeerd worden dat begrazing gunstig lijkt te zijn voor de meeste soorten die voorkomen in het heidelandschap, maar niet om de meeste karakteristieke soorten te behouden. Het is niet duidelijk in hoeverre extensieve begrazing negatieve of positieve effecten zal hebben op de specialisten van de heide.

Loopkevers

De meeste bedreigde loopkevers in droge heiden en graslanden zijn gebonden aan droge, warme en vegetatiearme plekken. Door vergrassing en verstruweling neemt het oppervlak van deze habitats af, en het microklimaat gaat hierdoor mede achteruit (nivellering). Het verwijderen van struiken en bomen is nodig om bedreigde soorten te ondersteunen. Om vervolgens dit terrein voor langere termijn te onderhouden is beheer noodzakelijk. Omdat intensieve begrazing en maaien te belastend is voor het droge ecosysteem, lijkt extensief beweiden volgens Rausch (1996) de beste maatregel. Er is echter geen wetenschappelijk onderlegd onderzoek bekend waaruit blijkt dat bijzondere heidesoorten wel of niet gebaat zouden zijn bij begrazing. Er is wel correlatief onderzoek gedaan, meestal aan meer algemene soorten.

In Ierland is een begrazingsexperiment uitgevoerd waarbij droge en natte heides werden onderworpen aan verschillende begrazingsregimes (geen, konijnen, konijnen en schapen: intensiteit niet vermeld). Van de soorten waarvan de meeste individuen werden gevangen (de algemene soorten *Pterostichus niger* en *Carabus granulatus*), lijkt op natte heide in het algemeen begrazing (met of zonder schapen, afhankelijk van de loopkeversoort) beter dan geen begrazing. Op droge heide hadden beide begrazingsregimes over het algemeen de voorkeur boven geen begrazing (McFerran *et al* 1994a).

In een onderzoek aan loopkevers in natte heide in Schotland bleek dat de structuur van de vegetatie vaak bepalender is voor de distributie van loopkevers dan de samenstelling van de plantensoorten. De distributie wordt voor een belangrijk deel bepaald door het ontwikkelingsstadium van Struikheide. Een zware begrazingsdruk heeft sterke invloed op biomassa, hoogte en scheuten van Struikheide, en dit resulteert in een andere samenstelling van loopkeversoorten (van soorten die schaduw en volwassen Struikheide prefereren naar soorten van open plekken, geassocieerd met jonge, opbouwende Struikheide). De dynamische verschuiving van soorten binnen de loopkevers die normaal optreedt bij het ouder en groter worden van Struikheide blijft hierdoor steken. Op de zwaar begraasde plekken was de soortenrijkdom van loopkevers het laagst. De karakteristieke soorten die gebonden zijn aan volwassen Struikheide verdwijnen, en daar komen meer eurytope soorten voor in de plaats. Een lichte begrazingsdruk kan wel goed uitwerken op de structuur van Struikheide (Gardner *et al* 1997). McFerran *et al.* (1994b) vonden bij een bezetting van 2 schapen/ha een toename van jonge, vitale Struikheide, terwijl 3 schapen/ha de heidegroei onderdrukten. Toch bleken *Pterostichus rhaeticus* (een algemene natte heidesoort) en *Nebria salina* (droge heidesoort) zelfs bij een nog hogere begrazingsintensiteit (tot 6 schapen/ha.) toe te nemen in terreinen met een relatief lage heidedichtheid.

Een inventarisatie van loopkevers in graslanden onderhevig aan verschillende begrazingsregimes wees uit dat 6 soorten correleerden met lichte begrazing (waardoor vegetatie hoger bleef: 6-7 cm), 8 soorten prefereerden weinig of geen begrazing (waar grashoogte 8-12 cm was, en de plantendiversiteit het hoogst was), en 10 keversoorten vooral voorkwamen onder hevige begrazingsdruk (schapen en vee; gras was 4-5 cm). Deze laatste groep bestond voornamelijk uit soorten die op intensief gebruikte weides voorkomen. In het algemeen zijn soorten die profiteren van grote begrazingsdruk coprofaag en predator soorten. Er wordt aanbevolen over te gaan op een beheer waarbij delen altemeer worden begraasd door verschillende combinaties van grazers met een wisselende intensiteit. Op deze manier worden mozaïekpatronen (van plots tussen 0.7 en 4.7 ha) verkregen die een breed spectrum van keversoorten kunnen herbergen (Dennis *et al* 1997).

Verstegen *et al.* (1992) hebben door middel van correlatief veldonderzoek bekeken welke beheersmaatregelen gewenst zijn om diersoorten te behouden die typisch zijn voor heideterreinen. Begrazing (door schapen) bleek geen effectieve maatregel om typische heidesoorten te behouden, en werkte alleen gunstig voor soorten die bos- en grasland prefereren. Loopkevers waren minder vertegenwoordigd in intensief (100 graasdagen/ha/jr) begraasde delen dan in niet begraasde delen (Verstegen *et al* 1992). Er kleven verschillende nadelen aan begrazing voor loopkevers, die een grotere invloed hebben naarmate de begrazingsintensiteit hoger is. De strooisellaag neemt af door begrazing, waardoor de fauna die hierin leeft (loopkevers en hun prooi) in

aantal afnemen. Keverlarven die in de bodem verblijven, overleven niet door vertrapping (bodemverdichting) (Ovaa & Van Steenis 1988).

Mieren

Ook voor mieren blijkt intensieve begrazing ongunstig. Vegetaties die zich hadden ontwikkeld tot een aaneengesloten heide-monoculture t.g.v. intensieve schapenbegrazing, waren zeer soortenarm. Om het risico van uitsterven van mierensoorten van droge heide te verkleinen wordt aangeraden extensief te begrazen, of gefaseerd te maaien, branden of plaggen (Mabelis 1976).

Bodemfauna

De successie van microarthropoden (en daardoor de decompositie) in begraasd grasland is sneller dan in onbegraasd grasland. Er is een lage vegetatiedichtheid en een dunnere strooisellaag, waardoor de temperatuursverschillen hoger zijn en er een hogere absolute temperatuur heerst (Siepel & Wieren 1990).

Na begrazing ontstaan er meer open stukken in het landschap. Onder de bodemfauna leidt dit tot een afname van droogtegevoelige soorten. Bij oribatide mijten is vastgesteld dat ook de kleine soorten afnemen na begrazing. Deze soorten worden doordat de bodem verdicht is (a.g.v. vertrapping) verhinderd om diep in de grond te gaan ter vermijding van de droogte (Siepel 1996).

5.4.3 Plaggen

Algemeen

Verstegen *et al.* (1992) hebben door middel van correlatief veldonderzoek bekeken welke beheersmaatregelen gewenst zijn om diersoorten te behouden die typisch zijn voor heideterreinen. In droge heide was plaggen positief gecorreleerd met de aanwezigheid van typische heidesoorten. In natte heide komt wat meer variatie voor in de voorkeur van karakteristieke soorten. Voor soorten die een voorkeur hebben voor venige situaties staat de opstapeling van organisch materiaal niet in de weg, dus deze soorten vereisen geen actief beheer. Evenals in droge heide is het voor andere typische heidesoorten echter noodzakelijk dat er hier en daar geplagd wordt. Op recent geplagde heide (3 en 4 jaar geleden) komen van veel diergroepen kleine aantallen individuen voor. Het is echter verrassend dat het aantal soorten ongeveer gelijk is aan het aantal in andere velden. Het gaat hier met name om mieren, hangmatspinnen en (op natte terreinen) wolfspinnen. Kortschildkevers, die vaak in de strooisellaag jagen naar voedsel, komen niet voor op pas geplagde delen. Vooral soorten die de voorkeur geven aan xerofiele, warme, zandige omstandigheden profiteren van de pionierssituatie. Terreinen die langer geleden (8 à 10 jaar) zijn geplagd, vertonen nagenoeg geen verschillen meer met de uitgangssituatie. Het onderzoek lijkt uit te wijzen dat het in natte gebieden essentieel is om de 10 jaar te plaggen, omdat na deze periode het aantal aan heide gebonden soorten afneemt, en deze worden vervangen door eurytope soorten en soorten die venige omstandigheden prefereren. Op droge heide kan volstaan worden met minder actief beheer; ook na een langere periode worden veel heidesoorten aangetroffen (Verstegen *et al.* 1992). Ook in andere studies wordt gevonden dat loopkevers die typisch zijn voor open, droge terreinen in hoge aantallen voorkomen op geplagde heide (Heydemann *et al.* 1994).



Grootschalig plaggen van droge heide resulteert in een structuurarme vegetatie (foto: Frits Bink).

Sprinkhanen

Bij plaggen worden (afhankelijk van het tijdstip) ter plekke alle eieren van de sprinkhanen afgevoerd. Sommige soorten, zoals het Knosprietje en de Bruine sprinkhaan, kunnen profiteren van de geplagde plaatsen om de eieren in af te zetten. De jonge nimfen van de meeste soorten hebben echter wel beschutting nodig van vegetatie op korte afstand (Kleukers *et al* 1997). Uit veldonderzoek blijkt verder dat plaggen nadelig is voor veldsprinkhanen, omdat voedsel (gras) verwijderd wordt. De Heidesabelsprinkhaan kan wel in deze heidevegetatie overleven (Ovaa & Van Steenis 1988). Plaggen kan dus gunstig zijn voor sommige soorten, maar vaak alleen tijdens een bepaald deel van de levenscyclus. Het is daarom beter kleinschalig te plaggen (als aanvulling op extensief begrazen of maaien) (Kleukers *et al* 1997).

Dagvlinders

Na plaggen ontstaat jonge vegetatie, waar met name pionierssoorten van profiteren die bestand zijn tegen verstoringen. In vergraste en verruigde terreinen kan pleksgewijs plaggen gunstig zijn voor soorten die het goed doen onder schrale omstandigheden. Herstel van plaatstrouwe en kwetsbare soorten is afhankelijk van de variatie in het terrein en de keuze van de te plaggen delen (Bink *et al* 1998). Het Gentiaanblauwtje is een plaatstrouwe soort die afhankelijk is van een specifieke waardplant, de Klokjesgentiaan, en van waardmieren. Beheer is noodzakelijk om de aanwezigheid van beide factoren te behouden. De Klokjesgentiaan vereist open stukken om het zaad te kunnen laten ontkiemen. Het is hierbij essentieel dat er kleinschalig geplagd wordt, opdat oudere planten in de buurt aanwezig zijn om de open stukken van zaad te voorzien. Bovendien kunnen de waardmieren niet op een kale bodem overleven (Scheper *et al.* 1994).

Bodemfauna

Plaggen van hei heeft drastische gevolgen voor de bodemfauna: in een veldonderzoek constateerde Timmermans (1986) dat de dichtheid van microarthropoden met 90% afnam. Het aantal soorten bleef echter vrijwel onveranderd. De dichtheid van de bodemfauna nam parallel toe met het herstel van de vegetatie, wat zo'n 5 jaar in beslag neemt. Het lijkt er dus op dat herstel direct afhankelijk is van de aanwezigheid van de humuslaag. Experimenteel onderzoek wees uit dat herkolonisatie waarschijnlijk vooral plaats vindt vanuit marginale populaties uit het geplagde terrein. Ondanks de zeer ongunstige biotische en abiotische condities lijken zeer lage aantallen van alle soorten mijten en springstaarten zich te kunnen handhaven in de kaal geplagde, minerale grond. Zoals gezegd nemen de aantallen toe met het herstel

van de vegetatie. Voor de meest kritische soorten (voor wat betreft voedselkeuze) kunnen er echter tientallen jaren verstrijken voor volledig herstel plaats heeft gevonden (Timmermans 1986).

5.4.4 Branden

Branden van heide leidt op korte termijn tot verrijking van het systeem. Branden zet aan tot regeneratie van Struikhei, waardoor weer een pioniersstadium verkregen wordt. Dit leidt weer tot een hogere fauna diversiteit. De duur van dit stadium is echter relatief kort omdat de ontwikkeling na branden snel gaat: er is een beperkte afvoer van nutriënten (Gimingham 1985).

Sprinkhanen

In Noord-Duitsland worden heidevelden iedere 4 à 5 jaar gebrand. Hier is een zeer rijke sprinkhanenfauna aanwezig (o.a. Wrattenbijter en Kleine wrattenbijter). Toch zal de fauna die in de vegetatie, het strooisel of de bovenste bodemlagen leeft, sterk beïnvloed worden door branden. Soorten die hun eieren in de bodem leggen, zullen minder drastische effecten ondervinden (Hochkirch 1997; Kleukers *et al* 1997). Sommige sprinkhanen zijn wel aangepast aan branden, maar nemen toch af in aantal omdat het microklimaat sterk verandert door het verdwijnen van de bedekking van vegetatie (Samways 1990).

Dagvlinders

Bink (1995) verwacht dat branden uiteenlopende effecten zal hebben op heidevlinders. Soorten als het Heideblauwtje, de Heidevlinder en het Hooibeestje zullen naar verwachting baat hebben bij branden. Soorten waarvan geen gunstige effecten te verwachten zijn, zijn onder meer de Aardbeivlinder, Kommavlinder, de parelmoervlinders, Kleine heivlinder en Gentiaanblauwtje (zie ook tabel 4.4.2). Toch worden er positieve effecten van branden op de laatst genoemde soort waargenomen: in een veldstudie in Zweden werd het Gentiaanblauwtje alleen aangetroffen op voormalig begraasde heide (gedomineerd door Struikhei en Pijpenstrootje), die regelmatig gebrand wordt (frequentie niet weergegeven) (Appelqvist *et al.* 1998).

De wijze van branden is in belangrijke mate bepalend voor het uiteindelijke effect. Het blauwtje *Lycaeides melissa samuelis* wordt niet nadelig beïnvloed indien branden gefaseerd wordt uitgevoerd. Het volgende te branden deel moet niet aangrenzend zijn aan het al verbrande deel, om zo herpopulatie mogelijk te maken (Kwilosz & Knutson 1999). Omdat de vlinders beperkte afstanden kunnen afleggen, mogen geschikte habitats voor deze vlinder hooguit 300 m uit elkaar liggen (tbv behoud aan genetische diversiteit en evt. herkolonisatie). Meestal vliegen ze niet verder dan 100 m, wat vergelijkbaar is met andere blauwtjes (Knutson *et al* 1999).

Haysom en Coulson hebben de bouw van Struikhei in relatie tot de hieraan geassocieerde vlinders bekeken. Gefaseerd branden heeft geresulteerd in Struikhei van verschillende leeftijd. De hoogte van Struikhei bleek de meeste variatie in larvale dichtheid te verklaren. Aanbevolen wordt om branden kleinschalig toe te passen, zodanig dat er nog grote, volwassen Struikhei behouden wordt. Op deze wijze vermoeden zij dat vlinders in het algemeen weinig last zullen ondervinden (Haysom & Coulson 1998).

Loopkevers

Turin (2000) meldt dat branden ronduit desastreus is voor de lokale loopkeverfauna. Er worden echter ook positieve effecten van branden waargenomen. Gardner (1991) rapporteerde dat er karakteristieke loopkeversoorten zijn die gebonden zijn aan een bepaald levensstadium en/of structuur van Struikhei vegetatie. Branden van de heide leverde op de korte termijn geen schade op voor de kevers, en er werd juist een toename van de diversiteit verwacht. Pionierssoorten als *Cicindela campestris* (zandloopkever) zijn gebonden aan open stukken, deze koloniseren gebrande delen vrij snel (Usher 1992).

In Ierland zijn de effecten van branden op loopkevers van heide onderzocht. Zelfs zonder begrazing zal Struikhei na branden niet binnen enkele jaren weer dominant zijn. *Nebria salina* (een soort van droge zandgronden) kwam meer voor op plekken

die in 1988 gebrand waren dan op niet gebrande of oudere gebrande (1982) plekken. *Pterostichus niger* en *Carabus granulatus* (eurytope soorten) kwamen het meeste voor in oudere gebrande delen. De grotere keversoorten *Carabus problematicus* (algemeen op zandgronden) en *Carabus glabratus* (in Nederland waarschijnlijk uitgestorven) kwamen echter in hogere aantallen op ongebrande delen voor (McFerran *et al* 1995). Effecten van branden zijn dus sterk soortafhankelijk.

Mieren

Zowel de structuur en samenstelling van de vegetatie als de verdeling en vitaliteit van individuele planten beïnvloeden de mierenfauna. Na branden ontstaan grotere open plekken en meer potentiële nestplaatsen dan bijv. na maaien. Het branden van vochtige heide met een cyclus van tenminste 15 jaar heeft een gunstige uitwerking op de mierenfauna. Het is essentieel rekening te houden met de leeftijd van de vegetatie ten tijde van het uitvoeren van maatregelen. Naarmate vochtige heide ouder wordt treedt er een verschuiving op in de nestplaatsen van mieren van de mos-/strooisellaag naar de dwergstruik-/kruidlaag (De Boer 1978). In een andere veldstudie is het effect van branden op droge heide onderzocht. In de delen waar Struikhei domineerde herstelde de mierenfauna zich langzaam na branden. De meeste mierensoorten kwamen voor in vegetaties die meer dan 15 jaar geleden zijn gebrand (en nog nooit zijn gemaaid). Als men voor de verjonging van de heide een cyclus zou kiezen van minder dan 15 jaar, zou de mierenfauna verarmen. Gebrande vegetaties die zich hadden ontwikkeld tot een aaneengesloten heide-monoculture waren zeer soortenarm. Om het risico van uitsterven van mierensoorten te verkleinen wordt aangeraden heidevelden in niet te grote aaneengesloten delen te branden (Mabelis 1976).

Bodemfauna

Branden doet de dichtheid van de microarthropoden op de heide wel dalen, maar het aantal soorten blijft ongeveer hetzelfde. (Timmermans 1986). Branden is waarschijnlijk niet direct dodelijk voor bodemfauna, maar de fauna neemt af door de drastische veranderingen in microklimaat doordat de bovengrondse vegetatie is verdwenen (Webb 1994). Het herstel van de bodemfauna verloopt erg langzaam (ongeveer 15 jaar voor volledig herstel), en volgt de groeicyclus van heidevegetatie. Timmermans (1986) constateerde eveneens dat herstel van de bodemfauna afhankelijk was van de vegetatie: de Struikhei herstelde zich na 1 of 2 jaar, en synchroon daarmee nam de dichtheid van de mijten en springstaarten weer toe.

5.4.5 Dunnen

Sprinkhanen

Sprinkhanen worden o.a. teruggedrongen door het oprukken van struiken (Hochkirch & Klugkist 1998; Gerloff & Ingrisch 1994). In Duitsland bevatte heide overgroeid met struiken geen sprinkhanen. Na het weghalen van deze vegetatie nam het aantal sprinkhanen weer toe (11 soorten na 1 jaar). Een deel van de heide dat was behandeld maar daarvoor nooit compleet was overgroeid met heidestruiken bevatte de meeste (16) soorten. Het kappen van deze vegetatie lijkt dus een goede methode voor het herstel van sprinkhanen in deze systemen (Gerloff & Ingrisch 1994). Het verwijderen van bosopslag in heideterreinen heeft positieve effecten op soorten van warme, zonnige biotopen, waaronder de Veldkrekel (Hochkirch 1996), de Doorn-, veld-, en Sabelsprinkhaansoorten. Soorten die deze opslag juist nodig hebben omdat ze zich in overgangen bevinden, zijn de Zadelsprinkhaan, Grote groene sabelsprinkhaan en de Sikkelsprinkhaan. Ook de Struiksprinkhaan en de Boomsprinkhaan ondervinden nadelige effecten van kappen, omdat ze hun eieren afzetten in houtige gewassen (takken, schorsspleten) (Kleukers *et al* 1997).

Loopkevers

De meeste bedreigde loopkevers in droge heiden/graslanden zijn gebonden aan droge, warme en vegetatiearme plekken. Door vergrassing en verstruweling neemt het oppervlak van deze habitats af, en het microklimaat gaat hierdoor mede achteruit. Volgens Rausch (1996) is het in eerste instantie essentieel struiken en bomen te

verwijderen (minimale afstand tussen bomen 70-100m) om deze soorten te ondersteunen.

In een veldonderzoek werd gevonden dat de dichtheid en soortenrijkdom van loopkevers afhing van de hoeveelheid vegetatie. Bij een lage dichtheid van de laag plantaardig materiaal werd een afname in soortenrijkdom gevonden en een verhoging van de populatiedichtheid. In gekapte gebieden, waar een goed ontwikkelde plantenlaag aanwezig was, werd een hoge soortenrijkdom en een lage dichtheid aangetroffen. In een vervolgonderzoek werd deze relatie echter niet gevonden. Effecten van kappen zijn sterk afhankelijk van de uitgangssituatie. Factoren die hierbij een belangrijke rol spelen zijn o.m. de bodemvochtigheid en de biomassa van dode planten (Theenhaus & Schaefer 1995).

5.4.6 Bekalken

Terrestrische fauna

Er zijn geen publicaties gevonden waarin gekeken is naar de effecten van bekalking op fauna in heideterreinen. Van onderzoek in bossen en meren is bekend dat fauna over het algemeen genomen niet negatief, en vaak positief reageert op bekalking (zie overzichtstabel 5.4.4). Positieve effecten van bekalking worden bijvoorbeeld waargenomen bij slakken, dieren die relatief veel kalk bevatten. Bij andere groepen, zoals onder de arthropoden (loopkevers, spinnen), treden echter ook negatieve effecten op. Met name de minder algemene soorten verdwijnen na bekalking. Karakteristieke loopkeversoorten worden bijvoorbeeld verdreven door meer eurytope soorten (Bink *et al* 1998; Muilwijk 1993), of door andere kevergroepen (Staphylinidae: Rink 1990; Hydrophyllidae: Buckton & Ormerod 1997).

Ook bij de bodemfauna (springstaarten, nematoden, regenwormen) worden substantiële verschuivingen binnen de groepen waargenomen na bekalking (Kreutzer 1995; Manger & Schouten 1989; De Goede & Dekker 1993), die met name gunstig zijn voor r-strategen (De Goede & Dekker 1993). Er vindt een toename van de afbraaksnelheid van humus plaats, waardoor nitraatconcentraties in het grondwater verhoogd raken (Kreutzer 1995; Nuess 1993).

Effecten op bodemdieren hebben ook hun weerslag op micro-organismen. De bodemfauna vormt van nature een belangrijke biologische buffer in de organische laag van zure bodems. Van de springstaart *Isotoma tigrina* is waargenomen dat die de uitspoeling van minerale stikstof vermindert en het herstel van koloniserende microflora versnelt na beëindiging van toediening van kunstmatige zure regen. In bekalkte delen was weliswaar de buffercapaciteit verhoogd, maar *I. tigrina* induceerde geen snel herstel van microflora (Wolters 1991).

Zoals al is aangegeven kan de toediening van mineralen uiteenlopende gevolgen hebben. In een systeem dat van nature arm is, zal de oorspronkelijke leefgemeenschap aangetast worden door de komst van soorten die kenmerkend zijn voor rijkere milieus. In voorheen rijke systemen die door aantasting zijn verarmd, zal toediening van mineralen resulteren in herstel van de oorspronkelijke fauna (Bink *et al* 1998). Factoren die een belangrijke rol spelen in de veranderingen na bekalking zijn bodemvochtigheid, biomassa van dode planten en predatie (Theenhaus & Schaefer 1995).

Aquatische fauna

In aquatische systemen worden over het geheel genomen positieve effecten van bekalking gevonden. Herkolonisatie van zuurgevoelige soorten (bijvoorbeeld van haften) vindt vaak plaats na abiotisch herstel van rivieren, alhoewel herstel lang op zich kan laten wachten (Fjellheim & Raddum 1992). In Little Rock Lake, een basin dat experimenteel verzuurd was van pH 6.1 naar 4.7, vond 4 jaar na herstel van de pH nog geen terugkeer plaats van de haft *Caenis* sp.. Verdwenen zooplankton soorten werden ook niet teruggevonden (Sampson *et al.* 1995). De herstelperiode hangt voor een belangrijk deel af van de mate van verzuring. In Ontario trad 15 jaar na neutralisatie geen herstel op van zooplankton in een meer dat voor bekalking een pH van 4.5 had.

Het van oorsprong minst zure meer (pH 5.7) was 10 jaar na bekalking volledig hersteld (Yan 1996).

Tabel 5.4.4 Overzicht van effecten van bekalking op ongewervelde meso- en macrofauna in terrestrische en aquatische systemen

diergroep	effect	vegetatie/ systeem	bijzonderheden	referentie
Terrestrisch:				
bodemfauna	+/-	bos	verschuivingen binnen micro-organismen, springstaarten, regenwormen	Kreutzer 1995
nematoden	+/-	bos	verschuivingen binnen functionele groepen (hoewel niet eenduidig)	Manger & Schouten 1989
nematoden	+/-	bos	verschuivingen binnen groepen, m.n. gunstig voor r-strategen	De Goede & Dekker 1993
springstaarten	+	bos		Nuess 1993
wormen	+/-	bos	<i>Cognettia sphagnetorum</i> : +: enzymactiviteit, -: gewicht	Sustr <i>et al.</i> 1997
regenwormen	=	bos	na 7 jaar nog geen effect op biomassa, dichtheid, soortenaantallen	Rundgren 1994
slakken	+	bos		Graveland & VanderWal 1996
slakken	+	nutriëntarm loofbos		Gardenfors 1992
slakken	+	bos		Bink <i>et al.</i> 1998
pisbedden	+	bos		Bink <i>et al.</i> 1998
miljoenpoten	+	bos		Bink <i>et al.</i> 1998
spinnen	+/-	hoogveen	+: Lynphiidae, Tetragnathidae; -: Lycosidae	Buckton & Ormerod 1997
loopkevers	+/-	bos	vooral gunstig voor algemene soorten, hoewel afhankelijk van uitgangssituatie	Bink <i>et al.</i> 1998
loopkevers	+	beukenbos	dichtheid	Theenhaus & Schaeffer 1995
loopkevers	+/-	naald/eik-plantage	+: eurytope soorten; -: stenotopie soorten	Muilwijk 1993
kevers	+/-	bos	+: staphyliniden van kalkrijk/geëutrofeerd bos; -: carabiden van zuur bos	Rink 1990
kevers	+/-	hoogveen	+: Hydrophyllidae; -: Carabidae	Buckton & Ormerod 1997
Aquatisch:				
mesofauna	+	meer	rotiferen, cladoceren	Stenson & Svensson 1995
mesofauna	+	meer	<i>Daphnia galeata</i>	Lindstrom 1998
meso-/macrofauna	+	zwak zuur meer	na 20 jaar: bentische fauna, mesofauna (mn predatoren)	Hillbricht-Ilkowska <i>et al.</i> 1998
meso-/macrofauna	=	zuur meer	na 4 jaar: geen terugkeer verdwenen zoöplankton en haft <i>Caenis spec.</i>	Sampson <i>et al.</i> 1995
macrofauna	+	rivier	terugkeer van gevoelige soorten	Clayton & Menendez 1996
slakken	+	zwak gebuff. wateren		Bink <i>et al.</i> 1998
kreeftachtigen	+	zwak gebuff. wateren		Bink <i>et al.</i> 1998
chironomiden	=	beek		Simmons & Doyle 1996
haften	+	beek	zuurgevoelige soorten	Simmons & Doyle 1996
haften	+	rivier	terugkeer van gevoelige soorten	Lingdell & Engblom 1995
haften	=	rivier	na 2 jaar geen terugkeer van gevoelige soorten	Herrmann & Svensson 1995
haften	+	rivier	langzame kolonisatie zuurgevoelige soorten	Fjellheim & Raddum 1992
kokerjuffers	+	rivier	langzame kolonisatie zuurgevoelige soorten	Fjellheim & Raddum 1992
steenvliegen	+	rivier	langzame kolonisatie zuurgevoelige soorten	Fjellheim & Raddum 1992

5.4.7 Baggeren

Een eutroof, verzuurd water kan na baggeren veranderen in een water met een oligotroof en zwak zuur karakter, mits het waterlichaam intact blijft. Hierbij neemt de

soortenrijkdom toe. Na drooglegging van een water zullen pionierssoorten in grote aantallen verschijnen, gevolgd door een geleidelijke toename van de soortenrijkdom. Uiteindelijk neemt het aantal soorten weer af, waarbij de kenmerkende soorten over zullen blijven. Een voorwaarde is hierbij wel dat ongestoorde aquatische systemen nabij moeten liggen (Bink *et al* 1998). Verder is de frequentie en wijze van baggeren van grote invloed op het resultaat.

De achteruitgang van populaties van de Beekoeverlibel (*Orthetrum coerulescens*) in Duitsland wordt met name geweten aan intensieve en frequente bagger activiteiten (Buchwald & Schmidt 1990). Bij opschoning van geëutrofiëerde vennen in Brabant, Terschelling en Limburg werden uiteenlopende effecten waargenomen. Terwijl de flora snel positieve ontwikkelingen liet zien, was de diversiteit van macrofauna in de Broekse Wielen en het Gritjeplak afgenomen na opschoning (4 jaar daarvoor). Mogelijk was de kolonisatie van macrofauna nog gaande ten tijde van bemonstering. In de Banen vond wel snel (na 3 jaar) een toename van de diversiteit plaats. Hier heeft slechts gedeeltelijk opschoning plaatsgevonden, waardoor er een grote verscheidenheid in habitats is ontstaan. Tevens werd een hogere diversiteit aangetroffen in vennen die geruime tijd (10 jaar) hadden gekregen om zich te herstellen na het uitvoeren van de maatregelen. Het snelste herstel vond dus plaats in een systeem dat gedeeltelijk is opgeschoond (Van Kleef & Felix 1996).

5.4.8 Verhogen waterspiegel

Om effecten van verdroging tegen te gaan, kan het zinvol zijn de waterspiegel te verhogen. Deze maatregel kan echter ook ongunstig uitwerken op faunasoorten. Rupsen van het Veenhooibeestje, een vlindersoort die langs oevers van vennen leeft, kunnen onder water gezet worden bij het plotseling verhogen van de waterspiegel. Zelfs enkele dagen overspoeling zijn fataal voor de larven (Joy & Pullin 1997).

Ook bij spinnen is waargenomen dat lange overspoeling fataal is voor veel soorten. In het bijzonder lieten soorten die in het voorjaar geslachtsrijp zijn sterke afnames zien na een lange overstroming. Dit zijn met name zeldzame spinnensoorten (m.u.v. één soort, *Allomengea vidua*: deze overwintert als ei in een waterbestendige cocon). De waargenomen verarmde spinnenfauna kan het gevolg zijn van herhaaldelijke, extreme fluctuaties of een met opzet constant hoog gehouden peil (Decleer 1989).

5.4.9 Overzicht van effecten van beheer op ongewervelden

Er lijken weinig regels te bestaan die algemeen van toepassing zijn in relatie tot beheer en de bescherming van fauna; er is niet een bepaald type beheer dat optimaal is voor alle diergroepen binnen een landschap, zelfs niet voor alle soorten binnen een groep. Waarvoor echter in veel gevallen al tientallen jaren (bijv. Mabelis 1976) wordt gepleit is om beheer extensief, kleinschalig en/of gefaseerd uit te voeren.

In Tabel 5.4.5 is een overzicht gepresenteerd van effecten van maaien, begrazen, branden en plaggen in heideterreinen op verschillende faunagroepen. Hieruit wordt onmiddellijk duidelijk dat er met één maatregel (met name maaien) vaak tegengestelde resultaten worden geboekt, ook bij dieren binnen één groep. Zoals al eerder is aangegeven zijn effecten sterk afhankelijk van meerdere factoren (o.a. uitgangssituatie, schaal, intensiteit). Toch lijken er een paar regelmatigheden te ontdekken. Plaggen lijkt een gunstige maatregel; hiermee worden relatief de beste resultaten geboekt. Daarnaast lijkt begrazing een goede optie, mits dit extensief gebeurt. Ook branden lijkt gunstige perspectieven te bieden, alhoewel deze suggestie slechts op een paar studies gebaseerd is. Kurstjens (1993) suggereerde in een overzichtrapport dat plaggen (mits kleinschalig) te verkiezen is boven maaien en branden. Extensieve begrazing lijkt ook een goede optie, alhoewel er meer onderzoek naar de effecten hiervan gedaan zou moeten worden alvorens harde uitspraken hierover kunnen worden gedaan. Deze bevindingen komen grotendeels overeen met de gegevens die uit dit overzicht naar voren komen.

In het gepresenteerde overzicht van effecten van beheer op ongewervelden is over het algemeen geen onderscheid gemaakt tussen algemene en bijzondere soorten. Er is helaas nog maar weinig bekend over beheerseffecten op karakteristieke soorten. Aan de hand van inventarisaties kunnen effecten van beheersmaatregelen geëvalueerd worden, maar dit gebeurt meestal aan de hand van algemene soorten, omdat daarvan over het algemeen veel individuen aanwezig zijn. Het is lastig

bijzondere soorten mee te nemen, omdat juist deze soorten meestal schaars aanwezig zijn. Hierdoor is het moeilijk te achterhalen of een bepaalde beheersmaatregel succesvol is of niet. Ook hiervoor is uitbreiding van autecologische kennis onmisbaar.

Tabel 5.4.5 Overzicht van effecten van verschillende beheersmaatregelen in heideterreinen op verschillende faunagroepen. Indien mogelijk is de beheersintensiteit erbij vermeld. *NB: Effecten op fauna zijn afhankelijk van meerdere factoren, zoals de schaal, het tijdstip en frequentie van uitvoeren en de uitgangssituatie. Tevens zijn effecten soortafhankelijk.*

diergroep	maaïen	begrazen	plaggen	branden	ecotoop	referentie
mijten, springstaarten	=		= (na 5 jr)	= (na 1-2 jr)	heide	Timmermans 1986
mieren	- (1x/3 jr)	= (schapen)	+(1x/10-15 jr)		droge en natte heide	Verstegen <i>et al.</i> 1992
mieren	+ (voorjaar)			+(1x/>15 jr)	natte heide	De Boer 1978
mieren	+	+ (ext.)/- (int.)	+	+(1x/>15 jr)	droge heide	Mabelis 1977
spinnen	- (1x/3 jr)	= (schapen)	+(1x/10-15 jr)		droge en natte heide	Verstegen <i>et al.</i> 1992
sprinkhanen	-	+ (0,3 grazers/ha)	-		heide	Ovaa & Van Steenis 1988
sprinkhanen		+ (schapen)			heide	Hafner&Zimmermann 1996
sprinkhanen				+(1x/4-5 jr)	heide	Kleukers <i>et al.</i> 1997
sprinkhanen	+				droge heide	Gerloff & Ingrisch 1994
sprinkhanen		= (extens)			vergraste heide	Van Wingerden <i>et al.</i> 1991
loopkevers	+	- (0,3 grazers/ha)	(+)		heide	Ovaa & Van Steenis 1988
loopkevers (<i>Nebria salina</i>)		+ (schapen)			droge heide	McFerran <i>et al.</i> 1994a
loopkevers	-	+ (extens)			droge heide/grasland	Rausch 1996
kevers	- (1x/3 jr)	= (schapen)	+(1x/10-15 jr)		droge en natte heide	Verstegen <i>et al.</i> 1992
dagvlinders (<i>Gentiaanblauwtje</i> .)	-	- (intens)		+	heide	Appelqvist <i>et al.</i> 1998
biomassa/grootte insecten	+ (1x/jr)	+ (1 grazer/100 ha)	+ (1x/15 jr)		heischraal grasland	Siepel 1988

5.4.10 Samenvatting

Algemeen

In de meeste publicaties worden uitvoeringsaspecten van beheersmaatregelen niet gekwantificeerd, en er wordt niet ingegaan op de relatie met terreintype en productieniveau. Daarom zullen gerapporteerde effecten van maatregelen geen algemene geldigheid hebben. Voor alle beheersmaatregelen geldt dat de resultaten sterk afhankelijk zijn van de uitgangssituatie, intensiteit en tijdstip.

Een goed heidebeheer moet erop gericht zijn om een grote diversiteit aan vegetatiestructuren te waarborgen en te zorgen voor geschikte habitats voor een grote variatie aan karakteristieke planten- en diersoorten. De huidige praktijk van heidebeheer in Nederland wordt door menigeen als te grootschalig en intensief beschouwd en daarmee nadelig voor de karakteristieke heidefauna.

Maaïen

- De effecten van maaïen zijn voor een groot deel afhankelijk van de tijd van het jaar. Het lijkt er op dat over het algemeen maaïen in de herfst de minst nadelige effecten heeft op ongewervelden.
- Er zijn uiteenlopende effecten van maaïen op sprinkhanen waargenomen. Deze verschillen zijn o.a. het gevolg van verschillen in maaitijdstip en de uitgangssituatie van de vegetatie. Als bijvoorbeeld a.g.v. maaïen een korte vegetatie in het voorjaar aanwezig is, profiteren hier soorten van die hun eieren in of op de bodem afzetten.

De temperatuur zal hoger zijn, waardoor de eieren zich sneller kunnen ontwikkelen. Indien na de eileg wordt gemaaid, ondervinden sprinkhanen die hun eieren in de vegetatie afzetten hier nadeel van, omdat deze eieren dan verwijderd worden.

- Van maaien worden over het algemeen geen gunstige effecten op dagvlinders verwacht. Opvallend is echter wel dat de weinige vlinders die mogelijk voordeel ondervinden van maaien, juist de wat minder algemene dagvlinders zijn. Zo is maaien voor het Gentiaanblauwtje gunstig omdat de waardplant alleen in open stukken kan kiemen, en de waardmieren kunnen zich vrij snel herstellen na maaien (t.o.v. plaggen).
- Een veldonderzoek in droge en natte heide wees uit dat maaien geen, of zelfs een negatieve invloed had op het voorkomen van typische heidesoorten (de niet vliegende entomofauna). In recent gemaaide delen (3 jaar daarvoor) van de droge heide kwamen minder soorten en aantallen voor uit families van loopkevers, kortschildkevers, lieveheersbeestjes en snuitkevers.

Begrazen

- Effecten van begrazing worden bepaald door grootte, vorm, geomorfologische variatie en de uitgangssituatie, evenals het begrazingsseizoen, het type en de dichtheid van de grazers.
- Positieve invloeden van begrazing zijn te verwachten door het in stand houden van open vegetatie en het tegengaan van vergrassing en de successie naar gesloten bos. Tevens kunnen kleinschalige mozaïeken van lage en hoge vegetaties, veldzomen en een toename van het microreliëf worden verkregen. Begrazing versnelt de afbraak van plantendelen tot mineralen, waardoor de productie van de korte vegetaties verhoogd wordt. Hierdoor is er voor alle herbivoren langere tijd hoogwaardig voedsel beschikbaar.
- Begrazing gaat op de lange termijn de vorming van een strooisellaag tegen, waardoor een armere fauna aan bodeminsecten ontstaat, en een rijkere vegetatie aan één- en tweejarige plantensoorten aanwezig is. Verder brengt begrazing vertrapping met zich mee: dit leidt tot verhoogde mortaliteit van eieren, rupsen en poppen, en tot verdwijning van vitale waard- en nectarplanten. Overbegrazing kan voorts leiden tot het verdwijnen van belangrijke ruigere vegetatiestructuren.
- Veldonderzoeken wijzen uit dat integrale intensieve begrazing zeer ongunstig is voor ongewervelden. Extensieve begrazing kan waarschijnlijk wel gunstig uitpakken, hier is echter nog onvoldoende ervaring mee opgedaan.
- Na begrazing vindt een verschuiving plaats van grotere naar kleinere soorten. Deze afname van grootte kan worden verklaard doordat goede kolonisatoren over het algemeen tot de kleine soorten behoren binnen een taxonomische groep.
- Verschillen in abundantie van sprinkhanen tussen begraasde en onbegraasde delen ontstaan eerder door verschillen in vegetatiestructuur dan door andere graaseffecten.
- Negatieve effecten van begrazen op sprinkhanen zijn vooral te verwachten bij soorten die zich in de vegetatie ophouden. Positieve effecten zijn te verwachten op soorten die zich op de bodem bevinden.
- Begrazing lijkt gunstig te zijn voor de meeste vlindersoorten die voorkomen in het heidelandschap, maar niet om de meeste karakteristieke soorten te behouden. Voor een specialist als het Gentiaanblauwtje is vertrapping en het opeten van de waardplant en de constante verstoring die begrazing met zich meebrengt ongunstig.
- Een zware begrazingsdruk heeft sterke invloed op biomassa, hoogte en scheuten van Struikhei, en dit resulteert in een andere samenstelling van loopkeversoorten. De dynamische verschuiving van soorten binnen de loopkevers die normaal optreedt bij het ouder en groter worden van Struikhei blijft steken. De karakteristieke soorten die gebonden zijn aan volwassen Struikhei verdwijnen, en daar komen meer eurytope soorten voor in de plaats. Een lichte begrazingsdruk kan wel goed uitwerken op de structuur van Struikhei.

- Begrazing (door schapen) blijkt onder de niet-vliegende entomofauna geen effectieve maatregel te zijn om typische heidesoorten te behouden, en werkt alleen gunstig voor soorten die bos- en grasland prefereren.
- Er kleven verschillende nadelen aan begrazing voor loopkevers, die een grotere invloed hebben naarmate de begrazingsintensiteit hoger is. De strooisellaag neemt af door begrazing, waardoor de fauna die hierin leeft (loopkevers en hun prooien) in aantal afnemen. Keverlarven die in de bodem verblijven, overleven niet door vertrapping (bodemverdichting).
- De successie van microarthropoden (en daardoor de decompositie) in begraasd grasland is sneller dan in onbegraasd grasland. Onder de bodemfauna leidt begrazing tot een afname van droogtegevoelige soorten.

Plaggen

- In droge en natte heide is kleinschalig plaggen gunstig voor typische heidesoorten, zoals het Gentiaanblauwtje.
- Grootschalig plaggen is af te raden, en is hooguit in de eerste jaren na plaggen gunstig voor pionierssoorten die de voorkeur geven aan xerofiele, warme, zandige omstandigheden.

Branden

- Er worden uiteenlopende effecten van branden waargenomen. De wijze van branden is in belangrijke mate bepalend voor het uiteindelijke effect. Gefaseerd branden biedt perspectieven mits herpopulatie mogelijk is.
- Effecten van branden zijn sterk soortafhankelijk. Pionierssoorten als *Cicindela campestris* (zandloopkever) zijn gebonden aan open stukken, deze koloniseren gebrande delen vrij snel. Bij andere soorten (bijv. *Carabus problematicus*) worden negatieve effecten van branden waargenomen.
- Branden lijkt een gunstige maatregel te kunnen zijn voor sommige karakteristieke sprinkhaansoorten (o.a. Wrattenbijter en Kleine wrattenbijter). Toch zal de fauna die in de vegetatie, het strooisel of de bovenste bodemlagen leeft, sterk beïnvloed worden door branden. Soorten die hun eieren in de bodem leggen, zullen minder drastische effecten ondervinden. Sommige sprinkhanen zijn wel aangepast aan branden, maar nemen toch af in aantal omdat het microklimaat sterk verandert door het verdwijnen van de bedekking van vegetatie.
- Het herstel van de bodemfauna verloopt langzaam na branden, en volgt de groeicyclus van heidevegetatie.

Bekalken

- Er zijn geen publicaties gevonden waarin gekeken is naar de effecten van bekalking op fauna in heideterreinen. Van onderzoek in bossen en meren is bekend dat fauna over het algemeen genomen niet negatief, en vaak positief reageert op bekalking. Positieve effecten van bekalking worden bijvoorbeeld waargenomen bij slakken, dieren die relatief veel kalk bevatten. Bij andere groepen, zoals onder de arthropoden (loopkevers, spinnen), treden echter ook negatieve effecten op. Met name de minder algemene soorten verdwijnen na bekalking. Karakteristieke loopkeversoorten worden bijvoorbeeld verdreven door meer eurytope soorten.
- Ook bij de bodemfauna (springstaarten, nematoden, regenwormen) worden substantiële verschuivingen binnen de groepen waargenomen na bekalking, die met name gunstig zijn voor r-strategen.
- Van effecten van bekalking op bewoners van vennen en zwakgebufferde wateren is weinig bekend. In meren en rivieren worden over het algemeen positieve effecten van bekalking gevonden. Herkolonisatie van zuurgevoelige soorten (bijvoorbeeld van haften) vindt vaak plaats na abiotisch herstel van rivieren, alhoewel herstel lang op zich kan laten wachten. Toch wordt ook wel gevonden dat er geen terugkeer van verdwenen soorten meer plaats vindt.

Baggeren/opschonen van vennen

- De frequentie en wijze van baggeren is van grote invloed op het resultaat. Bij opschoning van geëutrofieerde vennen in Brabant, Terschelling en Limburg

werden uiteenlopende effecten waargenomen. Integrale opschoning leidde tot een afname van de macrofauna diversiteit, terwijl gedeeltelijke opschoning op een andere plek leidde tot een toename van de diversiteit. Indien goed uitgevoerd, kunnen karakteristieke soorten terugkeren, mits ongestoorde aquatische systemen nabij liggen.

Overzicht van effecten van beheer op ongewervelden

- Er lijken weinig regels te bestaan die algemeen van toepassing zijn in relatie tot beheer en de bescherming van fauna; er is niet een bepaald type beheer dat optimaal is voor alle diergroepen binnen een landschap, zelfs niet voor alle soorten binnen een groep. Waarvoor echter in veel gevallen al tientallen jaren wordt gepleit is om beheer extensief, kleinschalig en/of gefaseerd uit te voeren.
- Plaggen lijkt een gunstige maatregel; hiermee worden relatief de beste resultaten geboekt. Daarnaast lijkt begrazing een goede optie, mits dit extensief gebeurt. Ook kleinschalig branden lijkt gunstige perspectieven te bieden, alhoewel deze suggestie slechts op een paar studies gebaseerd is.
- In het overzicht van effecten van beheer op ongewervelden is over het algemeen geen onderscheid gemaakt tussen algemene en bijzondere soorten. Er is helaas nog maar weinig bekend over beheerseffecten op karakteristieke soorten. Het is lastig om effecten op bijzondere soorten te bepalen, omdat juist deze soorten meestal schaars aanwezig zijn.

5.5 Effecten van herstelmaatregelen op gewervelde heidefauna

Onderzoek naar de effecten van beheersmaatregelen op heidefauna is schaars. De meeste publicaties zijn gebaseerd op professional judgement en veldervaringen en in mindere mate op correlatief veldonderzoek. Goed opgezette (veld)experimenten ontbreken nagenoeg geheel. Bijkomend probleem is dat uitvoeringsaspecten van beheersmaatregelen (bv. intensiteit en periode van begrazing, omvang van plagstroken) zelden gekwantificeerd worden en dat niet wordt ingegaan op de relatie met terreintype en productieniveau. Daarom zullen conclusies geen algemene geldigheid hebben.

5.5.1 Algemeen

Groot-Brittannië kent een lange traditie in het beheren van heidelandschappen. De aanwezige kennis en ervaringen zijn samengevat en van een algemeen beheersadvies voorzien door o.a. Gimingham 1992, Gimingham (1994) en Usher & Thompson (1993). Kort gezegd stellen zij dat een goed heidebeheer erop gericht moet zijn om een grote diversiteit aan vegetatiestructuren te waarborgen en te zorgen voor geschikte habitats voor een grote variatie aan karakteristieke planten- en diersoorten. Een beheer dat erop gericht is om heterogene heidevegetaties van verschillende leeftijden te ontwikkelen (pionier-, opbouw-, volwassen- en afbraakstadia), zal leiden tot de hoogste faunadiversiteit. Gewenst is een grote ruimtelijke en temporele variatie in zowel vegetatiesamenstelling als -structuur, voorkomend in mozaïekpatronen op verschillende schaalniveaus, inclusief plekken met kale en spaarzaam begroeide bodems en bosopslag. Sommige zeldzame karakteristieke soorten zullen daarnaast specifieke aanvullende maatregelen vereisen. Een voorbeeld hiervan is de Nachtzwaluw, waarvoor een beheer gericht op het vergroten van de hoeveelheid bosranden en graduele overgangen van open naar gesloten bos, in combinatie met het creëren van geschikt nesthabitat door kleine stukjes heide onder Berken te plaggen, zijn vruchten heeft afgeworpen (Burgess *et al.* 1989, 1990).

Brandbeheer dient met grote terughoudendheid en alleen op een beperkt aantal plekken te worden uitgevoerd in verband met het risico op verdwijnen van zeldzame populaties ongewervelden. Begrazing kan waarschijnlijk de beste resultaten opleveren voor zowel gewervelden als ongewervelden. In de praktijk zijn goede resultaten echter moeilijk te bereiken, omdat de juiste balans tussen over- en

onderbegrazing delicaat en lastig te vinden is. Plaggen is een nuttige en zelfs noodzakelijke beheersmaatregel, mits deze kleinschalig wordt uitgevoerd en er binnen een terrein variatie wordt aangebracht in de frequentie waarmee verschillende delen worden behandeld (Gimingham 1992; Gimingham 1994). Versteegen (1987) heeft onderzoek gedaan naar de terreineigenschappen die een positieve invloed hebben op de diversiteit aan karakteristieke diersoorten in 27 Noord-Brabantse heidevelden. Dit bleken achtereenvolgens: glooiing (reliëfverschillen op grotere afstand van elkaar), microreliëf (reliëfverschillen op korte afstand van elkaar), gevarieerdheid (diversiteit van plantensoorten op bepaald oppervlak, reliëf, open zand) en dan met name de aanwezigheid van fijne grassen en open zand. Indien mogelijk, dient het beheer zich te richten op het verbeteren van deze factoren. Dit komt overeen met de conclusies van een review van literatuur over de relatie tussen heidefauna en beheersmaatregelen (Kurstjens 1993). Fauna van de heide is gebaat bij heterogeniteit van het gebied waarbij open vegetatie wordt afgewisseld door structuurrijke oude heide en verspreid staande bomen en struiken. Vogels en reptielen zijn voor hun voedsel grotendeels aangewezen op ongewervelden. Op hun beurt stellen die vooral eisen aan de soortensamenstelling en de structuur van de vegetatie. Reptielen en evertrebraten stellen bovendien extra eisen aan het microklimaat vanwege hun thermoregulatie en ontwikkeling. In het venecosysteem wordt de aanwezigheid van macrofauna in grote mate bepaald door de chemische samenstelling van het water en de soortensamenstelling en structuur van de waterplantenvegetatie.

Het achterwege blijven van heidebeheer leidde er in het begin van deze eeuw toe dat de Goudplevier uit Nederland verdween. Door het stopzetten van schapenbegrazing, plaggen en branden verruigde de vegetatie, zodat de geschikte habitat voor Goudplevieren verdween (zeer korte, open vegetaties) (Van Noorden 1997). Ook voor veel andere karakteristieke heidedieren is dit ook tegenwoordig nog een bedreiging, en actief heidebeheer is dan ook noodzakelijk om te voorkomen dat heide in bos verandert. Dit geldt zeker voor soorten die afhankelijk zijn van pionierstadia in de heide (open zand en korte vegetaties), zoals bv. de Rugstreeppad (Denton *et al.* 1997). De probleemanalyse van o.a. de Grauwe Klauwier (paragraaf 4.2) leert ons dat het herstellen van insectendiversiteit en insectenaanbod van groot belang is voor het behoud van veel insectivore toppredatoren. Er zijn aanwijzingen dat het creëren van habitats met kleinschalige mozaïekpatronen, waarin veel variatie in bodemomstandigheden en vegetatiesuccessie aanwezig is, succesvol is (Van Dijk & Hustings 1999).

Echter, de huidige praktijk van heidebeheer in Nederland wordt door menigeen als te grootschalig en intensief beschouwd en daarmee nadelig voor de karakteristieke heidefauna. Zo wordt de achteruitgang van Korhoenders na de jaren zestig deels geweten aan kwaliteitsverlies van de resterende heideterreinen door grootschalige beheersingrepen (maaïen, branden, machinaal plaggen, begrazen) met een verdere eenvormigheid tot gevolg. Vooral de wijze waarop begrazing wordt uitgevoerd is vaak desastreus, omdat het de ontwikkeling van een structuur- en kruidenrijke heidevegetatie in de weg staat, vergrassing niet effectief tegengaat en boomopslag te rigoureuus wordt aangepakt (Niewold 1996). Dezelfde conclusies komen naar voren op basis van een review van veldstudies aan herpetofauna (Jonkers 1995b).

5.5.2 Maaien

Met betrekking tot de uitvoeringsaspecten van maaibeheer is onderzoek gedaan aan Kwartelkoningen in het agrarisch gebied van Groot-Brittannië (Green *et al.* 1997). Het voortplantingssucces is sterk afhankelijk van het tijdstip van maaien. Het maaien van een perceel van het centrum naar de buitenkant leidt waarschijnlijk tot een substantieel hogere kuikenoverleving, vooral als vroeg in het seizoen gemaaid wordt. Roodborsttapuiten op de Veluwe heidevelden worden door grootschalig en intensief maaien en plaggen teruggedrongen in erosiedalen en andere plekjes die aan dit beheer ontsnappen. Een gedifferentieerd heidebeheer is daarom wenselijk voor deze soort, die overgangssituaties van jonge naar oude heide en van open vlakten naar

lichte opslag prefereert, waarschijnlijk omdat juist op deze plekken grote insecten te vinden zijn (Hustings 1986).

5.5.3 Begrazen

In het Dwingelerveld draagt vertrapping van nesten en verstoring door vee bij aan de achteruitgang van karakteristieke steltlopers van de heide, zoals Wulp, Grutto, Kievit en Scholekster, en de hoenders Patrijs en Fazant (Niewold 1997). Ook leidt begrazing tot het terugdringen van jonge boomopslag. Op deze plaatsen zijn veel insecten aanwezig, die belangrijke voedselbronnen voor de kuikens kunnen zijn. Omdat bovendien de predatie door vossen en kraaiachtigen (mogelijk) is toegenomen, waarschijnlijk door de verdwijning van Konijnen als hun belangrijkste prooidieren (ziekte), is het reproductiesucces momenteel te gering voor handhaving van de populaties op de heide.

De dichtheid van Bosmuizen en Aardmuizen in door Reeën en Edelherten begraasde delen van de Hoge Veluwe bleek lager dan in onbegraasde exclusies. De hogere aantallen in de exclusies correspondeerden duidelijk met een beter ontwikkelde kruidlaag. Muizen hebben een voorkeur voor structuurrijke vegetaties (betere beschutting tegen predatie, hogere voedselbeschikbaarheid, milder microklimaat). Granivore muizen hebben daarnaast een enorm effect op de vestiging van bomen, omdat ze het grootste deel van de zaden opeten. Tenslotte consumeren herbivore muizen een belangrijk aandeel van de vegetatie; als de dichtheden hoog zijn kunnen ze in een vergraste heide 0,01% van de bovengrondse biomassa per dag eten (Smit & Ouden 2000).

5.5.4 Branden

Naar de effecten van (grootschalige) branden, vooral op vogels, is in Australië relatief veel onderzoek gedaan. Sommige vogelsoorten reageren onmiddellijk op een brand, waarbij ze gebruik maken van de tijdelijk toename in de voedselbeschikbaarheid (Woinarski & Recher 1997). Hiertoe behoren zowel predatoren (die profiteren van slachtoffers en eenvoudig te bemachtigen prooidieren in stress) als zaadeters (die massaal afkomen op zaden die door het vuur zijn vrijgekomen of op zaden van eenjarigen die na de brand snel weer uitgroeien). In eucalyptusbossen neemt het aanbod aan geleedpotigen na een brand toe, wat op haar beurt weer allerlei vogels aantrekt. De meeste vogelgemeenschappen herstellen zich snel na een brand,



Branden van heidevegetatie (foto: Frits Bink).

ongeacht de intensiteit. Soorten met een beperkte verspreiding, lage reproductiesnelheid, slechte dispersiemogelijkheden en specifieke habitateisen zijn echter gevoelig. De belangrijkste problemen in relatie tot branden zijn de toename in de frequentie van voorkomen en de resulterende versnippering van habitatfragmenten.

Volgens Gatter (1996) is met name branden geschikt om open habitats voor thermofiele dieren in stand houden. Hij relateert de achteruitgang van Boompieper, Boomleeuwerik en Tapuit in Duitsland aan de ban op gecontroleerd brandbeheer.

5.5.5 Bekalken

Bekalken van verzuurde heidebiotopen kan leiden tot een afname van het aanbod aan terrestrische ongewervelden (Shore & McKenzie 1993). Dit kan weer leiden tot een afname van insectivore zoogdieren. Zo bleken de aantallen Dwergspitsmuizen in bekalkte gebiedsdelen met 30-55% af te nemen ten opzichte van de controledelen.

Het bekalken van bosbodems leidt tot een toename van het aantal huisjesslakken en tot een afname van eischalproblemen bij Koolmezen. Ook andere methoden van kalktoediening (bv. eischalen van kippen) kunnen dit effect tot stand brengen (Graveland 1996).

Bellemakers & van Dam (1992) toonden middels veldexperimenten aan dat bekalken van verzuurde vennen leidde tot een afname van het beschimmelingspercentage van Heikikker-eieren van 95% naar 5%. Van Dijk (1991) onderschrijft deze conclusie, maar stelt tevens dat op een afstand van één meter van de bemergelingsplek geen meetbaar effect op de pH meer is waar te nemen. Hij vond geen meetbaar effect van bemergeling op het larvale stadium en de metamorfose.

Het neutraliseren van verzuurde wateren tot aan pH 7 middels het toevoegen van $\text{Ca}(\text{OH})_2$, bleek de levensvatbaarheid van de eieren en de groei van de larven van de Rugstreeppad geheel te herstellen, zonder het predatieniveau te beïnvloeden (Denton & Beebee 1997).

Naar de effecten van bekalking op de visstand in Scandinavische meren is uitgebreid onderzoek gedaan. Na bekalking blijkt de voortplanting van verzuringsgevoelige soorten meteen weer op gang te komen, maar het duurt minimaal 10 jaar voordat de oude situatie weer geheel hersteld is. Alleen als de periode van verstoring relatief kort is, er nog geen soorten verdwenen zijn en de dominantieverhoudingen nog intact zijn, kan herstel sneller gaan (o.a. Appelberg *et al.* 1992; Rask 1992; Schofield & Kelleher 1996).

5.5.6 Baggeren

Baggeren van meren in IJsland bleek een negatief effect op het voorkomen van duikeenden te hebben, vooral als baggeren werd uitgevoerd in de directe omgeving van meren die eerder uitgebaggerd waren (Inarsson & Mangnusdottir 1993).

5.5.7 Samenvatting

Algemeen

Er is weinig onderzoek gedaan naar de effecten van beheersmaatregelen op de gewervelde heidefauna. De meeste publicaties zijn gebaseerd op professional judgement, veldervaringen en soms op correlatief veldonderzoek. Bijkomend probleem is dat uitvoeringsaspecten van beheersmaatregelen zelden gekwantificeerd worden en dat niet wordt ingegaan op de relatie met terreintype en productieniveau. Daarom zullen gerapporteerde effecten van maatregelen geen algemene geldigheid hebben. Voor alle beheersmaatregelen geldt dat de resultaten sterk afhankelijk zijn van de uitgangssituatie, intensiteit en tijdstip.

Een goed heidebeheer moet erop gericht zijn om een grote diversiteit aan vegetatiestructuren te waarborgen en te zorgen voor geschikte habitats voor een grote variatie aan karakteristieke planten- en diersoorten. De huidige praktijk van

heidebeheer in Nederland wordt door menigeen als te grootschalig en intensief beschouwd en daarmee nadelig voor de karakteristieke heidefauna.

Begrazen

- Vertrapping van nesten en verstoring door vee draagt bij aan de achteruitgang van karakteristieke steltlopers van de heide, zoals Wulp, Grutto, Kievit en Scholekster, en de hoenders Patrijs en Fazant. Ook leidt begrazing tot het terugdringen van jonge boomopslag. Juist op deze plaatsen zijn veel insecten aanwezig, die belangrijke voedselbronnen voor de kuikens kunnen zijn.
- De dichtheid van Bosmuizen en Aardmuizen in door Reeën en Edelherten begraasde delen van de Hoge Veluwe blijkt lager te zijn dan in onbegraasde exclusies. De hogere aantallen in de exclusies corresponderen duidelijk met een beter ontwikkelde kruidlaag. Muizen hebben een voorkeur voor structuurrijke vegetaties (betere beschutting tegen predatie, hogere voedselbeschikbaarheid, milder microklimaat).
- Granivore muizen hebben een enorm effect op de vestiging van bomen, omdat ze het grootste deel van de zaden opeten. Herbivore muizen consumeren een belangrijk aandeel van de vegetatie; als de dichtheden hoog zijn kunnen ze in een vergraste heide 0,01% van de bovengrondse biomassa per dag eten.

Branden

- Sommige vogelsoorten reageren onmiddellijk op een brand, waarbij ze gebruik maken van de tijdelijk toename in de voedselbeschikbaarheid. Hiertoe behoren zowel predatoren (die profiteren van slachtoffers en eenvoudig te bemachtigen prooidieren in stress) als zaadeters (die afkomen op zaden die door het vuur zijn vrijgekomen of op zaden die na de brand snel weer uitgroeien).
- De meeste vogelgemeenschappen herstellen zich snel na een brand, ongeacht de intensiteit. Soorten met een beperkte verspreiding, lage reproductiesnelheid, slechte dispersiemogelijkheden en specifieke habitateisen zijn echter gevoelig. De belangrijkste problemen in relatie tot branden zijn de toename in de frequentie van voorkomen en de resulterende versnippering van habitatfragmenten.
- Branden is geschikt om open habitats voor thermofiele dieren in stand houden. De achteruitgang van de Boompieper, Boomleeuwerik en Tapuit in Duitsland wordt wel geweten aan de ban op gecontroleerd brandbeheer.

Bekalken

- Bekalken van verzuurde heidebiotopen kan leiden tot een afname van het aanbod aan terrestrische ongewervelden, wat weer resulteert in een afname van insectivore zoogdieren. Zo bleken de aantallen Dwergspitsmuizen in bekalkte gebiedsdelen met 30-55% af te nemen ten opzichte van de controledelen.
- Het bekalken van bosbodems leidt tot een afname van eischaalproblemen bij Koolmezen.
- Neutralisatie van verzuurde wateren bleek de levensvatbaarheid van de eieren en de groei van de larven van de Rugstreeppad geheel te herstellen.
- Bekalking van verzuurde vennen leidde tot een afname van het beschimmelperscentage van Heikikker-eieren van 95% naar 5%. Aan de andere kant wordt ook wel waargenomen dat bekalking alleen zeer lokaal effecten heeft.

5.6 Samenvatting en discussie: effecten van beheersmaatregelen op fauna

In deze paragraaf wordt een overzicht gegeven van de directe en indirecte effecten van herstelmaatregelen op de heidefauna. De effecten zijn gebaseerd op en worden toegelicht aan de hand van literatuurgegevens (zie 4.4 en 4.5) en de meningen van deskundigen (zie de Bijlagen). Effectgerichte maatregelen kunnen ingrijpen op verschillende plaatsen in de reactieketen: er zijn directe effecten op de fauna, maar ook indirecte effecten die een gevolg zijn van effecten op processen, de resulterende abiotiek en/of vegetatie. Maatregelen worden uitgevoerd om de effecten van ver-

factoren op te heffen of om de natuurlijke vegetatiesuccessie tegen te gaan. Dit is in principe ook gunstig voor de meeste karakteristieke heidedieren. Echter, nieuwe bottlenecks voor dieren kunnen ontstaan door de manier waarop maatregelen worden uitgevoerd.

Algemeen

Groot-Brittannië kent een lange traditie in het beheren van heidelandschappen. De aanwezige kennis en ervaringen zijn samengevat door o.a. Gimingham (1992, 1994) en Usher & Thompson (1993). Kort gezegd stellen zij dat een goed heidebeheer erop gericht moet zijn om een grote diversiteit aan vegetatiestructuren te waarborgen en te zorgen voor geschikte habitats voor een grote variatie aan karakteristieke planten- en diersoorten. Een beheer dat erop gericht is om heterogene heidevegetaties van verschillende leeftijden te ontwikkelen (pionier-, opbouw-, volwassen- en afbraakstadia), zal leiden tot de hoogste faunadiversiteit. Gewenst is een grote ruimtelijke en temporele variatie in zowel vegetatiesamenstelling als -structuur, voorkomend in mozaïekpatronen op verschillende schaalniveaus, inclusief plekken met kale en spaarzaam begroeide bodems en bosopslag. Sommige zeldzame karakteristieke soorten zullen daarnaast specifieke aanvullende maatregelen vereisen. Een voorbeeld hiervan is de Nachtzwaluw, waarvoor een beheer gericht op het vergroten van de hoeveelheid bosranden en graduele overgangen van open naar gesloten bos, in combinatie met het creëren van geschikt nesthabitat door kleine stukjes heide onder Berken te plaggen, zijn vruchten heeft afgeworpen (Burgess *et al.* 1989, 1990).

Hieronder volgt een overzicht van herstelmaatregelen die worden uitgevoerd in het heidelandschap, hun primaire doel en de beschreven effecten op de fauna. Hoewel geen toegestane OBN-maatregel, komt branden ook aan bod.

1. Plaggen en chopperen

Doel van plaggen is het afvoeren van nutriënten. Het is de meest rigoureuze vorm van verwijderen van de vegetatie en de humeuze toplaag. Vrijwel alle voedingsstoffen die zich in de loop der jaren in een systeem hebben verzameld worden afgevoerd. Bij plaggen wordt het gehele organische deel van het bodemprofiel tot op de minerale bodem verwijderd, en daarmee ook al het dierenleven. Chopperen heeft tot doel het verwijderen van zoveel mogelijk vegetatie en een deel van het strooisel door het diep wegmaaien van de vegetatie. Het is een vorm van diep maaien of ondiep plaggen. Het kan als vorm van plaggen worden gebruikt op plaatsen waar de strooisellaag dunner is dan twee centimeter.

De wijze en schaal waarop plaggen wordt uitgevoerd zijn bepalend voor de resultaten. Ondanks de zeer ongunstige biotische en abiotische condities lijken zeer lage aantallen van vrijwel alle soorten mijten en springstaarten zich te kunnen handhaven in kaal geplagde, minerale grond. De aantallen nemen toe met het herstel van de vegetatie. Voor de meest kritische soorten kunnen er echter tientallen jaren verstrijken voor volledig herstel plaats heeft gevonden. Het lijkt er op dat herstel direct afhankelijk is van de aanwezigheid van een humuslaag (Timmermans 1986). Verstegen *et al.* (1992) toonden middels correlatief veldonderzoek aan dat in de eerste jaren na uitvoering een positief verband bestaat tussen plaggen en de aanwezigheid van karakteristieke ongewervelden van pioniermilieus. Karakteristieke soorten van latere successiestadia keren met grootschalig plaggen echter zelden terug. Volgens deskundigen zijn als gevolg van grootschalig plaggen al vaker populaties van zeldzame diersoorten plaatselijk uitgeroeid, zoals bv. Gentiaanblauwtje en Vals heideblauwtje. Voorts resulteert grootschalig machinaal plaggen in het vernietigen van het microreliëf van de bodem, en op den duur in heidemonocultures van grotendeels één leeftijd, waarin kale bodem en graspollen vrijwel afwezig zijn. Adders kunnen zich bijvoorbeeld nog beter handhaven in sterk vergraste heides dan in eenvormige Struikheivegetaties. Dit komt omdat in vergraste vegetaties behalve meer voedsel (muizen) ook meer structuur aanwezig is, en daarmee een betere vochtregulatie mogelijk. Regelmatig kleinschalig plaggen, in stroken van maximaal 1-100 m², waarbij men zorgt dat het microreliëf van de bodem zo veel mogelijk behouden blijft, kan aan de meeste bezwaren van grootschalig

plaggen tegemoet komen. De plekjes open zand die ontstaan, in een kleinschalig mozaïek met latere successiestadia, bieden veel karakteristieke soorten de mogelijkheid om bijvoorbeeld hun eieren af te zetten of naar voedsel te zoeken. Bovendien worden geschikte omstandigheden gecreëerd voor karakteristieke plantensoorten van voedselarme milieus.



Grootschalig plaggen leidt tot het vernietigen van het microreliëf van de bodem en op den duur in dopheidemonocultures van één leeftijd (foto: Frits Bink).

2. Branden

Het doel van branden is het afvoeren van nutriënten. De afname aan stikstofverbindingen na branden is ongeveer even groot als na plaggen, maar fosforverbindingen worden veel minder effectief afgevoerd. De vegetatieontwikkeling verloopt na branden dan ook veel sneller dan na plaggen. Branden leidt tot een regeneratie van Struikheide, waardoor weer een pioniersstadium verkregen wordt. Afhankelijk van de intensiteit van branden (diep, ondiep) wordt het dierenleven in de vegetatie vernietigd, maar kan een groot deel van de dieren dat dieper in de bodem zit overleven. Onderzoek op de Veluwe lijkt uit te wijzen dat plekken die gebrand zijn een rijkere insectenleven herbergen dan plekken die geplagd zijn (maatregel op zelfde moment uitgevoerd). In tegenstelling tot machinaal plaggen laat branden het microreliëf van de bodem beter intact. In combinatie met verschillen in volledigheid van strooiselverbranding, resulteert dit waarschijnlijk in een structuurrijkere heidevegetatie.

Branden doet de dichtheid van de micro-arthropoden op de heide wel dalen, maar het aantal soorten blijft ongeveer hetzelfde. Het herstel van de bodemfauna verloopt erg langzaam (ongeveer 15 jaar voor volledig herstel), en volgt de groeicyclus van heidevegetatie (Timmermans 1986). Ook het herstel van de mierenfauna verloopt langzaam; in droge heide werd herstel pas na 15 jaar vastgesteld. Gebrande vegetaties die zich hadden ontwikkeld tot een aaneengesloten heide-monoculture waren zeer soortenarm (Mabelis 1976). Volgens Gatter (1996) is met name branden geschikt om open habitats voor thermofiele dieren in stand houden. Hij relateert de achteruitgang van Boompieper, Boomleeuwerik en Tapuit in Duitsland aan de ban op gecontroleerd brandbeheer. Net zoals voor plaggen geldt dat de resultaten van branden vooral afhankelijk zijn van de wijze en schaal waarop het wordt uitgevoerd. Helaas ontbreekt onderzoek naar deze relaties grotendeels.

3. Maaïen

Bij maaïen gaat het om het afzetten, verwijderen en afvoeren van het bovengrondse deel van de vegetatie. Maaïen vertraagt weliswaar de vorming van een dikke strooisellaag, maar heeft als nadeel dat er vrij homogene vlakken kunnen ontstaan wat betreft vegetatiestructuur. Voorts levert maaïen een lage, dichte vegetatie op in plaats van plekken met kale bodem. Bovendien wordt het microreliëf van de bodem genivelleerd door de druk van de zware machines. Met maaïen en afvoeren wordt het grootste deel van het dierenleven in de vegetatie verwijderd.

Verstegen *et al.* (1992) vonden dat maaïen zowel op droge als op natte heide geen, of zelfs een negatieve invloed had op het voorkomen van karakteristieke ongewervelde heidesoorten. In drie jaar daarvoor gemaaide delen van de droge heide kwamen minder soorten en aantallen voor uit families van loopkevers, kortschildkevers, lieveheersbeestjes en snuitkevers. Er zijn uiteenlopende effecten van maaïen op sprinkhanen waargenomen. Soms blijven soortenaantal en dichtheid van individuen van alle soorten gelijk na maaïen. In andere gevallen worden wel verschuivingen tussen soorten waargenomen. Deze verschillen zijn het gevolg van o.a. verschillen in maaitijdstip en de uitgangssituatie van de vegetatie. Als bijvoorbeeld als gevolg van maaïen een korte vegetatie in het voorjaar aanwezig is, profiteren hier soorten van die hun eieren in of op de bodem afzetten. Indien na de eileg wordt gemaaid, ondervinden sprinkhanen die hun eieren in de vegetatie afzetten hier nadeel van, omdat deze eieren dan verwijderd worden (Hochkirch & Klugkist 1998). De maaïfrequentie speelt tevens een belangrijke rol voor de sprinkhanenfauna. In grasland bleek de maaïfrequentie negatief te zijn gecorreleerd met het aantal sprinkhaansoorten (Lenders & van Wezel 1986). Bink (1995) verwacht dat maaïen over het algemeen ongunstig is voor dagvlinders. Opvallend is echter wel dat de weinige vlinders die waarschijnlijk voordeel ondervinden van maaïen, juist bijna allemaal bedreigde vlinders zijn. Ook voor deze diergroep geldt dat de schaal, tijdstip en frequentie van maaïen allesbepalend zijn. Gefaseerd maaïen is een mogelijkheid om bepaalde nadelen van geïntegreerd maaïen te omzeilen. (Voorlopige) experimenten lijken uit te wijzen dat veel groepen hier positief op reageren (mieren, kortschildkevers, snuitkevers, spiegelkevers en hooiwagens) (Wallis de Vries & Knotters 2000).

4. Begrazing

Het doel van begrazen is het terugdringen van ruige grasvegetaties, het instandhouden of herstellen van heidevegetaties, het tegengaan van bosopslag en het laten ontstaan van horizontale en verticale structuur in de vegetatie. Er zijn globaal drie typen te onderscheiden: jaarrondbegrazing binnen een raster, kort durende (seizoens)begrazing binnen een raster en kuddebegrazing gehoed door een herder. Er wordt in heideterreinen meestal gebruik gemaakt van schapen en runderen. Soms worden ook paarden, pony's en geiten ingezet.

De werking van begrazing op de fauna is complex. De effecten hangen sterk af van de periode en de intensiteit van begrazing. Tussen facilitatie aan de ene kant en competitie of repressie aan de andere kant kan een 'trade-off' relatie bestaan, bv. vertrappen van legfels door vee enerzijds en creëren van open plekken geschikt voor legfels door vee anderzijds (de Molenaar 1995). Het verschil in effecten tussen flora en fauna kan verschillende oorzaken hebben. Een plantensoort kan overleven, maar de veranderingen in structuur en daarmee het microklimaat kunnen ingrijpende gevolgen hebben voor de fauna. Daarnaast is het pakket aan voorwaarden om de cyclus te kunnen volbrengen complexer dan bij planten. Deze eisen veranderen steeds gedurende de loop van de levenscyclus. De timing van een verstoring is hierbij cruciaal; een populatie kan uitsterven als het dier verstoord wordt in een gevoelig stadium van de levenscyclus. Verder is de mogelijkheid tot ontsnappen van begrazingseffecten voor fauna kleiner dan voor planten. Terwijl planten ondergronds delen of zaden kunnen behouden, hebben dieren die slecht mobiel zijn het moeilijk (Van Wingerden *et al.* 1997).



Te intensieve begrazing leidt tot kortgrazige vegetaties met een geringe structuurvariatie, zoals hier buiten de exclosure (foto: Frits Bink).

Van Wingerden *et al.* (1997) geven een overzicht van studies naar de invloed van begrazing op fauna, zowel in voedselrijke als voedselarme systemen. Helaas ontbreken situaties waarin gewerkt is met zeer extensieve begrazing, winterbegrazing en begrazing van grote oppervlakten, bijna geheel in de beheerpraktijk. Ook zijn de effecten van begrazing op de lange termijn nauwelijks onderzocht. Over de effecten van heidebegrazing op dieren zijn nauwelijks betrouwbare onderzoeksresultaten beschikbaar. Op basis van correlatief onderzoek wordt de hypothese geformuleerd dat matig intensieve begrazing geen tot sterk reducerende effecten heeft op de kenmerkende evertetratenfauna en de herpetofauna.

Vertrapping als gevolg van begrazing kan tot directe sterfte van dieren leiden. Bij intensieve schapenbegrazing op heidevelden in Noord-Brabant bleek dat 75% van alle nesten van op de grond broedende vogelsoorten verloren ging (Hustings 1996). Vertrapping heeft ook indirecte effecten: door bodemverdichting worden kleine dieren verhinderd om diep in de grond te gaan ter voorkoming van uitdroging (Siepel 1996). Na begrazing vindt een verschuiving plaats van grotere naar kleinere soorten. Deze afname van grootte kan worden verklaard doordat goede kolonisatoren over het algemeen tot de kleine soorten behoren binnen een groep (Siepel 1990).

In OBN-kader is het terugdringen van vergrassing meestal het hoofddoel van begrazing (herstelbeheer). Voor dit doel zijn relatief hoge veedichtheden nodig. Deze hebben volgens deskundigen bijna per definitie een negatieve invloed op de fauna door o.a. verdwijnen van structuurvariatie, vertrapping (van dieren en hun nesten en van kwetsbare vegetaties), bemesten van plassen en verstoren van open plekken (die ze deels zelf gecreëerd hebben). Verstegen *et al.* (1992) kwamen tot de conclusie dat begrazing door schapen geen effectieve maatregel is om karakteristieke heidesoorten te behouden. Loopkevers, kortschildkevers (droge heide) en hangmatspinnen (natte heide) waren minder vertegenwoordigd in relatief extensief begraasde delen dan in niet begraasde delen. Planten die begraasd worden zullen lager vertakken, waardoor de vegetatie weliswaar lager maar net boven het bodemoppervlak ook dichter wordt, zelfs bij extensieve begrazing. Hierdoor kan de bodem niet voldoende opwarmen voor de ontwikkeling van eieren en larven van thermofiele dieren (bijv. sprinkhanen en loopkevers). Bij dichtheden van één rund per 4-5 ha (jaarrond) is na één tot twee jaar waar te nemen dat gesloten vegetaties geheel worden opengeboken, dat bulten Pijpenstrootje veranderen in afgekloven polletjes, dat hoge oude Struikheiplanten uit elkaar getrapt raken en afbreken en dat bomen geheel worden opgeschoren. Alle dekking in de vorm van afhangende takken, dichte vegetaties en een dikke

ongestoorde strooisellaag verdwijnt zo uit het terrein. Hierdoor ondervinden bijvoorbeeld reptielen problemen om voldoende beschutting te vinden tegen uitdroging. In de Mariapeel bleken Levendbarende hagedissen vrijwel uitsluitend aanwezig te zijn in een smalle strook structuurrijke heide juist buiten het raster. Dit blijkt ook in andere begraasde heideterreinen op te treden. Wordt echter toch herstelbegrazing uitgevoerd, dan dient dit te gebeuren in kleine uitgerasterde delen van het terrein die na elkaar, en dus niet tegelijk, in begrazing worden genomen. Op deze manier blijft de schaal waarop negatieve effecten optreden beperkt.

Anderzijds kan het doel 'natuurlijke begrazing' zijn, waarmee we begrazing in zeer lage dichtheden bedoelen (regulier beheer). Hierbij gaat het om het herstellen van landschapsvormende processen die bijdragen aan de ontwikkeling van mozaïeklandschappen, waarin bijvoorbeeld heide en bos op kleine schaal naast elkaar aanwezig zijn. In dit geval is de begrazingsdruk dusdanig laag dat er in het vroege voorjaar na een winter nog voldoende voedsel voor de grazers aanwezig is. In het verdere voorjaar en de zomer dient er een overvloed aan voedsel te zijn, zo groot dat het niet door de grazers kan worden opgegeten. Op deze wijze zal natuurlijke begrazing zeer waarschijnlijk positief bijdragen aan de faunistische diversiteit in een systeem. Hier is op dit moment echter nog weinig ervaring mee op de droge gronden. De begrazingsdichtheden zijn echter essentieel voor de resultaten die bereikt kunnen. Deze vorm van begrazing is in OBN-kader alleen te subsidiëren in combinatie met ander herstelbeheer (bv. plaggen). Dit is waarschijnlijk ook nodig om de effecten van vergrassing tegen te gaan.

5. Baggeren en opschonen oevers

Met baggeren wordt de organische sliblaag uit een oppervlaktewater verwijderd. Doel is een situatie te creëren waarbij het oorspronkelijke minerale substraat met een stabiele bodem- en waterkwaliteit weer geschikte kiemingsomstandigheden biedt voor waterplanten. Vaak wordt een water voorafgaand aan baggeren drooggelegd. Onder het opschonen van oevers wordt het baggeren of plaggen tot boven de gemiddelde hoogwaterlijn verstaan. Doel is het herstel van minerale oevers die regelmatig droogvallen, waardoor hervestiging van voor dit systeem karakteristieke plantensoorten mogelijk moet worden. Bomen en struiken worden verwijderd om de windwerking te vergroten en zo het minerale karakter van oevers te behouden. Daarnaast wordt de eutrofiëring door bladafval gereduceerd en de verdamping verlaagd.

Droogleggen en baggeren leiden tot het uitdrogen of verdwijnen van zowel eieren, larven als adulte dieren. Van Kleef *et al.* (2001) vonden dat een week na volledig opschonen van een ven in Noord-Brabant bij elk van de elf onderzochte macrofaunagroepen een afname in aantallen van meer dan 70% had plaatsgevonden. Zwemmende diergroepen (pluimmuggen, watermijten en wantsen) bleken minder kwetsbaar dan groepen die in of op de bodem leven (borstelwormen, dansmuggen en slakken). De laatste zijn in staat de delen van het ven te bereiken die niet droogvallen. Verder vond er in het opgeschoonde ven een snelle kolonisatie plaats door steekmuggen, die profiteerden van de afname van predatoren. Mogelijk leiden grote verstoringen, zoals baggeren, tot een tijdelijke bloei van ongewenste organismen die normaal niet in grote dichtheden in deze systemen voorkomen.

Op de langere termijn werden bij opschoning van geëutrofiëerde vennen in Noord-Brabant, Terschelling en Limburg uiteenlopende effecten op de fauna waargenomen. In volledig opgeschoonde wateren was na vier jaar de diversiteit aan macrofauna afgenomen. In een gedeeltelijk opgeschoond ven was de diversiteit na drie jaar juist toegenomen. Tevens werd een hogere diversiteit aangetroffen in vennen die geruime tijd (tien jaar) hadden gekregen om zich te herstellen na het uitvoeren van de maatregelen (Van Kleef & Felix 1996). Het risico op het uitroeien van lokale populaties van zeldzame soorten is volgens deskundigen bij volledig baggeren groot. Zo wordt de achteruitgang van de Beekoeverlibel in Duitsland met name geweten aan de intensieve en frequente baggeractiviteiten (Buchwald & Schmidt 1990). Opschonen van oevers is voordelig voor dieren die karakteristiek zijn voor onbegroeide pioniermilieus, zoals bepaalde soorten loopkevers. Om te voorkomen

dat dieren van latere successiestadia verdwijnen, is het belangrijk altijd delen van de oever ongemoeid te laten.

6. Hydrologische maatregelen

Deze maatregelen worden toegepast om verdroging tegen te gaan of om de invloed van gebiedseigen water te vergroten. Hiertoe worden bijvoorbeeld greppels en sloten afgedamd of verondiept en profielen aangepast. Effecten op fauna zijn nauwelijks onderzocht. Rupsen van het Veenhooibeestje onder water gezet worden bij het plotseling ophogen van de waterspiegel. Zelfs enkele dagen overspoeling zijn al fataal voor de larven (Joy & Pullin 1997). Ook bij spinnen is waargenomen dat langdurige overspoeling fataal is voor veel soorten, in het bijzonder de soorten die in het voorjaar geslachtsrijp zijn. Dit zijn vaak zeldzame spinnen. De verarmde spinnenfauna kan het gevolg zijn van herhaaldelijke, extreme fluctuaties of een met opzet constant hoog gehouden peil (Decleer 1989). Plaatselijk hebben verkeerd getimed vernattingsmaatregelen (plotselinge peilopstuwing in de winter) geleid tot het nagenoeg of geheel verdwijnen van slangenpopulaties door het onder water zetten van overwinteringsplekken (hibernacula). Als deze maatregelen geleidelijk en zorgvuldig worden uitgevoerd, zijn echter ook zeker positieve effecten te verwachten voor verdrogingsgevoelige diersoorten.

7. Opslag verwijderen

Deze maatregel wordt uitgevoerd om de successie van heide naar bos tegen te gaan. Het verwijderen van bosopslag in heideterreinen heeft positieve effecten op soorten van warme droge biotopen, waaronder de Veldkrekel (Hochkirch 1996), en soorten die afhankelijk zijn van een grote openheid van het terrein (bv. Wulp). Soorten die opslag juist nodig hebben voor ei-afzet, beschutting of voedsel ondervinden nadelige effecten van kappen. Het kappen van kleine dennenopstanden op stuifzanden is positief voor de meeste stuifzandvogels. Duinpiepers in het Kootwijkwijkerzand namen begin jaren negentig in aantal toe, vooral op plekken waar de dennen op duintoppen waren gekapt. Echter, voor soorten afhankelijk van bosranden kan deze maatregel zeer negatief uitpakken, als de totale hoeveelheid bosrand afneemt (bv. Nachtzwaluw).

8. Toevoegen van basische stoffen

In het heidelandschap betreft het vooral het toevoegen van kalkrijk materiaal, met als doel het zuurbufferend vermogen van de bodem of het water te vergroten.

Bekalken van verzuurde heidebiotopen kan leiden tot een afname van het aanbod aan terrestrische ongewervelden (Shore & McKenzie 1993). Dit kan weer leiden tot een afname van insectivore zoogdieren. Zo bleken de aantallen Dwergspitsmuizen in bekalkte gebiedsdelen met 30-55% af te nemen ten opzichte van de controledelen. Van onderzoek in bossen is bekend dat fauna over het algemeen genomen niet negatief, en vaak positief reageert op bekalking. Positieve effecten van bekalking worden bijvoorbeeld waargenomen bij slakken en andere dieren die relatief veel kalk bevatten. Dit leidde bovendien tot een afname van eischaalproblemen bij Koolmezen (Graveland 1996). Bij andere groepen, zoals loopkevers en spinnen, treden echter negatieve effecten op. Karakteristieke loopkeversoorten worden bijvoorbeeld verdrongen door meer eurytope soorten of door andere kevergroepen (o.a. Muilwijk 1993; Rink 1990). Ook bij de bodemfauna (springstaarten, nematoden, regenwormen) worden substantiële verschuivingen binnen de groepen waargenomen na bekalking, die met name gunstig zijn voor pioniersoorten (De Goede & Dekker 1993).

In aquatische systemen worden over het geheel genomen positieve effecten van bekalking gevonden, hoewel naar de effecten op watermacrofauna van vennen weinig onderzoek is gedaan. Dat is wel het geval voor de effecten van bekalking op de visstand in Scandinavische meren. Na bekalking blijkt de voortplanting van de meeste verzuringsgevoelige soorten snel weer op gang te komen, maar het duurt minimaal tien jaar voordat de oude situatie weer geheel hersteld is. Alleen als de periode van verstoring relatief kort is, er nog geen soorten verdwenen zijn en de dominantieverhoudingen nog intact zijn, kan herstel sneller verlopen (o.a. Appelberg *et al.* 1992). Bellemakers & van Dam (1992) toonden middels veldexperimenten aan

dat bekalken van verzuurde vennen leidde tot een afname van het beschimmelingspercentage van Heikikker-eieren van 95% naar 5%. Het neutraliseren van verzuurde wateren tot aan pH 7 middels het toevoegen van $\text{Ca}(\text{OH})_2$, bleek de levensvatbaarheid van de eieren en de groei van de larven van de Rugstreeppad geheel te herstellen, zonder het predatieniveau te beïnvloeden (Denton & Beebe 1997).

Discussie

Onderzoek naar de effecten van beheersmaatregelen op heidefauna is schaars. De meeste publicaties zijn gebaseerd op professional judgement en veldervaringen en in mindere mate op correlatief veldonderzoek. Goed opgezette (veld)experimenten ontbreken nagenoeg geheel. Bijkomend probleem is dat uitvoeringsaspecten van beheersmaatregelen (bv. intensiteit en periode van begrazing, omvang van plagstroken, frequentie van maaïen) zelden gekwantificeerd worden en dat niet wordt ingegaan op de relatie met terreintype, productieniveau en beheersgeschiedenis. Daarom zullen conclusies zelden een algemene geldigheid hebben. De Molenaar (1995) signaleert de volgende belangrijke beperkingen ten aanzien van het tot op heden uitgevoerde begrazingsonderzoek:

- Te kortlopend en slechts gericht op bepaalde aspecten; korte termijn effecten zijn anders dan effecten na verloop van vele jaren;
- Onderzoek pas gestart na instellen begrazing, met vaak een slechte onderzoeksopzet;
- Vaak alleen selectie van plekken met duidelijke vraat in onderzoek betrokken. Begrazing werkt echter niet homogeen vlaksgewijs zoals plaggen en maaïen, maar op landschapsschaal (betreden, bemesten, extensief grazen). Vergelijkend onderzoek is alleen informatief als begraasde en onbegraasde terreinen als geheel, of aan de hand van een representatieve selectie van transecten of monsterpunten met elkaar worden vergeleken;
- Terreinen zijn vaak niet in een overeenkomstig stadium van ontwikkeling en beïnvloeding door het beheer (geldt vaak ook voor exclusures);
- Onderzoek vaak geconcentreerd op directe wisselwerkingen tussen planten en herbivoren. Als begrazen in breder verband wordt beschouwd (bodem, bodemleven, overige fauna) kunnen afwijkende of tegengestelde conclusies worden getrokken;
- De beschouwde soort(groepen) zijn vaak een willekeurige selectie gebaseerd op beschikbare soortenkennis, zonder dat duidelijk is wat hun indicatieve waarde is voor een grotere verzameling van representatieve soort(groepen);
- Daarom heeft het onderzoek vaak beperkte geldigheid, is anekdotisch of beperkt relevant

Dat een actief beheer noodzakelijk is om de karakteristieke heidefauna te behouden, staat echter buiten kijf. Toch geven veel fauna-deskundigen aan dat juist een verkeerd uitgevoerd beheer een belangrijke oorzaak is voor de achteruitgang van veel karakteristieke diersoorten van de heide. Zo wordt ten aanzien van reptielen vastgesteld dat het momenteel gangbare heidebeheer (vooral begrazing en plaggen) één van de belangrijkste bedreigingen is voor deze groep, belangrijker nog dan de effecten van verzuring, verdroging en vermessing. Dit wordt in de eerste plaats geweten aan de grootschaligheid, intensiteit en snelheid waarmee herstelmaatregelen worden uitgevoerd. In de tweede plaats is ook de locatiekeuze en de timing van uitvoering van belang. Tegenover het te intensieve beheer van grote heideterreinen, staat het te extensieve beheer van veel kleine heideterreinen. Van Delft & Kuenen (1998) vonden dat in Noord-Brabant meer dan 50% van de heisnippers die halverwege de jaren tachtig nog aanwezig waren, eind jaren negentig waren verdwenen als gevolg van verbossing door achterstallig beheer.

Maatregelen als plaggen, kappen en branden elimineren op de plek van toepassing het merendeel van de aanwezige dieren. Elke maatregel heeft een eigen herstelsuccessie na de toepassing en het hangt af van de kwaliteit van de nieuwe vegetatie, het oppervlak dat ze beslaat en de configuratie in het landschap, of de fauna uiteindelijk positief reageert op de maatregel. De fauna zal snel reageren op de

negatieve effecten bij de uitvoering van de maatregel, een positieve respons is meestal pas na vele jaren te verwachten. De toepassing van de maatregel in tijd en ruimte behoeft een nauwkeurige afstemming op eigenschappen van het terrein. Cruciaal is het onderkennen van de terreindelen waar de maatregel in geen geval uitgevoerd kan worden wil men geen risico's nemen ten aanzien van het verlies van kwetsbare en karakteristieke soorten. In het algemeen zijn maatregelen die leiden tot een eenvormige vegetatiestructuur ongunstig. De meeste dieren zijn afhankelijk van kleinschalige variaties in vegetatiestructuur. Uitgevoerd volgens de richtlijnen in hoofdstuk 5, zijn de meeste maatregelen op den duur naar verwachting positief voor het merendeel van de karakteristieke diersoorten. Vooral kleinschalig plaggen, maar wel op grote schaal (d.w.z. op veel plekken binnen een terrein), lijkt een gunstige maatregel. Ook branden lijkt in sommige situaties gunstige perspectieven te bieden, alhoewel deze suggestie slechts op een paar studies gebaseerd is. Het verdient zeker nader onderzoek. Onderzoek is ook nodig om de mogelijk gunstige effecten van de volgende maatregelen in beeld te brengen:

- zeer extensieve (winter)begrazing (van grote oppervlakten);
- kortstondige intensieve begrazing (opeenvolgend in kleine uitgerasterde delen van het terrein);
- gedeeltelijk opschonen van zwakgebufferde wateren;
- geleidelijk opstuwten van grondwater.

5.7 De problemen van karakteristieke heidesoorten in een notendop

De meeste dieren hebben te maken met een combinatie van problemen die zich als gevolg van ver-factoren of herstelmaatregelen voordoen in het heidelandschap. Deze problemen kunnen tegelijkertijd een rol spelen en ingrijpen op meerdere stadia in de levenscyclus. Omdat de problemen bovendien per gebied kunnen verschillen, is het lastig om één specifieke bottleneck in het voorkomen van een soort aan te geven. Om de complexiteit hiervan enigszins beeldend te maken, worden in deze paragraaf de belangrijkste problemen die enkele karakteristieke heidedieren ondervinden, als gevolg van ver-factoren en verkeerd uitgevoerde beheersmaatregelen ('fauna-ongelukken'), kort besproken. De geselecteerde soorten vertegenwoordigen tezamen alle in het heidelandschap aanwezige ecotopen, de betrokken taxonomische groepen en de belangrijkste bottlenecks zoals die spelen op de verschillende schaalniveaus. De analyse is voor een groot deel gebaseerd op expert judgement.

De problemen die zich op microschaal in de natste delen van het heidelandschap, de vennen, voordoen laten zich voor een deel illustreren aan de hand van de kokerjuffer *Molanna albicans*. Deze soort is karakteristiek voor diepe, zwakgebufferde zandbodemvennen. Verdroging zorgt er voor dat vennen vaker gedeeltelijk of geheel droogvallen. Dat is voor waterinsecten, die hier niet aan zijn aangepast, uiteraard fataal. Eieren en larven gaan verloren op de uitdrogende delen. Het kleinere watervolume beperkt verder de levensruimte van aquatische dieren. Bij sterke verzuring en vermesting verandert de vegetatiestructuur en de kwaliteit en het afbraakpatroon van organisch materiaal. De ruimtelijke structuur onder water wordt eenvoudiger, zodat voor minder soorten een niche overblijft. De helderheid van de waterlaag neemt toe, waardoor predatoren van kokerjuffers, die de lagere pH kunnen verdragen, worden bevoordeeld. Vermesting leidt voorts tot algenbloei en vooral niet-karakteristieke plantensoorten gaan sterker groeien. De organische sliblaag op de bodem neemt toe, waardoor eieren onder het slib komen en daardoor verstikken. Kokerjuffers zijn waarschijnlijk erg gevoelig voor het integraal uitbaggeren van hun voortplantingswateren. De larven zijn traag en kunnen niet aan de baggeractiviteiten ontsnappen, waardoor het risico op lokaal uitsterven groot is. Omdat de meeste soorten, ook in het adulte stadium, slechte dispergeerders zijn, is herkolonisatie vanuit de omgeving een groot probleem.

Ook de eieren en larven van libellen ontwikkelen zich in waterlichamen. Libellen zijn sterk afhankelijk van de oeverzone, voor onder andere ei-afzet en paring. Daarnaast maken de adulten ook gebruik van droge landschapsonderdelen. Libellen maken dus gebruik van een groter deel van het landschap (meso-schaal) dan kokerjuffers. De Speerwaterjuffer is één van de meest karakteristieke libellen van zwakgebufferde wateren. Verzuuring en vermesting leiden tot het verdwijnen van karakteristieke 'zachte' waterplanten (met name fonteinkruiden), die de Speerwaterjuffer nodig heeft voor de ei-afzet. Niet zozeer de soort waterplant is hierbij belangrijk, als wel de structuur ervan. De larven leven in zeggenvegetaties in de oeverzone, met name Snavelzegge of Veenpluis (nodig om te jagen). Ook als imago is de soort sterk aan deze zeggenvegetaties gebonden (voor balts en paring). Deze vegetaties staan onder druk door verdroging, verzuuring en vermesting. Ook bij het opschonen van oevers worden dit soort vegetaties niet zelden geheel verwijderd. In zulke gevallen worden de larven weggehaald en wordt hun habitat vernietigd. De kans op herkolonisatie is bij een dergelijk zeldzame soort klein, omdat populaties in de directe omgeving vaak ontbreken.



Wrattenbijter, karakteristieke soort van structuurrijke droge heide (foto: Marijn Nijssen).

De problemen die zich op micro-/mesoschaal in droge heiden voordoen kunnen worden beschreven aan de hand van de Wrattenbijter. De Wrattenbijter is een sprinkhaansoort die voorkomt op droge heide in de buurt van vennen. Problemen als gevolg van ver-factoren spelen in verschillende fasen van de levenscyclus. Volwassen Wrattenbijters zijn sterk afhankelijk van variatie in vegetatiestructuur. Ze hebben zowel lage open als hoge gesloten vegetaties nodig voor foerageren, baltsen, opwarmen, paren en eileg. Deze combinatie van vegetaties moet binnen vakken van 5 bij 5 meter voorkomen! De eieren worden afgezet in de open zandige stukken. Als gevolg van vermossing en vergrassing verdwijnen deze plekken of worden ongeschikt vanwege het koelere microklimaat. Op deze ongeschikte plekken kan de Wrattenbijter haar eieren nog wel afzetten, maar de eieren komen te laat in het seizoen uit om de levenscyclus nog te kunnen voltooien. De eieren zijn daarnaast gevoelig voor uitdroging, zodat grondwaterdaling tot problemen kan leiden. Aangezien de eieren van de Wrattenbijter twee tot maximaal acht winters in de bodem zitten voordat de ontwikkeling naar nymf plaatsvindt, moet de habitat van de Wrattenbijter gedurende langere tijd stabiel zijn. Grootschalig plaggen kan op verschillende manieren ingrijpen op de levenscyclus van de Wrattenbijter: eieren, nymfen en adulten kunnen worden

verwijderd, de structuurvariatie van de resulterende vegetatie is afgenomen (balts wordt bemoeilijkt) en het microklimaat is genivelleerd (warmteregulatie en ontwikkeling van de eieren wordt bemoeilijkt). Ook de momenteel gangbare begrazingsdichtheden leiden tot korte en structuurarme vegetaties. Intensieve begrazing kan weliswaar leiden tot open plekken, maar de intensieve betreding hiervan kan schadelijk zijn voor de eieren.

De Zandhagedis, een soort die op mesoschaal van de droge heide gebruik maakt, kampt met vergelijkbare problemen als de Wrattenbijter. Door een afname van de oppervlakte open, kaal zand zijn er onvoldoende mogelijkheden voor ei-afzet. Per hectare geschikt habitat dienen 5-10 zandige plekken met een grootte van 1-2 m² (op een helling) tot 2-8 m² (op vlak terrein) aanwezig te zijn. Eieren worden in een holletje in kaal zand gelegd, op een diepte van 4-10 cm waar de extreme temperatuurfluctuaties voldoende gedempt worden, maar het bereik nog altijd een stuk hoger ligt dan onder de heide. De meeste legsels bevinden zich op zuidhellingen, op zo'n 20-40 cm van de vegetatierand. Nivellering van het microklimaat door bv. vermossing of veralging leidt tot een verminderde opwarming van de eieren, waardoor de ontwikkelingstijd langer en het uitkomstsucces lager wordt. Afname van de variatie in vegetatiestructuur op micro- en mesoschaal, afname van microreliëf, afname van kleinschalige mozaïekpatronen en indirect ook de snelheid van vegetatiesuccessie hebben een negatief effect op de mogelijkheden voor het reguleren van de lichaamstemperatuur. Voor (jacht)activiteit is een extreem microklimaat nodig: plekken waar de zon het bodemoppervlak direct opwarmt (droog (korst)mos, strooisel, open zand, zuidhellinkjes), als ook hoge heidestruiken en opslag met vochtig strooisel en holletjes voor schaduw, koelte en vocht om oververhitting te voorkomen. De momenteel gangbare begrazingsdichtheden leiden tot korte en structuurarme vegetaties. Struikheiplanten worden gedrongen en dichter, met kruipende en liggende groeivormen. Hierdoor worden de mogelijkheden van Zandhagedissen om via positionering in heidestruiken de lichaamstemperatuur op peil te brengen en te houden geringer.



Gentiaanblauwtje dat eieren afzet op Klokjesgentiaan (foto: Frits Bink).

In het heidelandschap spelen op mesoschaal nog een aantal andere problemen, die zich goed laten illustreren aan de hand van drie dagvlindersoorten. Voor het Gentiaanblauwtje, een bewoner van vochtige heiden en blauwgraslanden, is vooral het voorkomen van Klokjesgentianen van belang. De rupsen ontwikkelen zich namelijk op de vruchtbeginsels van deze soort. Daarnaast zijn de rupsen afhankelijk van nesten van *Myrmica*-mieren, door wie ze gedurende een periode van minstens

twee jaar verzorgd worden. Zowel de actieradius van de mieren als de zaadverspreiding van de gentianen is beperkt tot enkele meters. Daarom is de combinatie van levensvoorwaarden beperkt tot kleine locaties op stabiele overgangen van nat naar droog. Dit specifieke habitat wordt bedreigd door verzuring, vermesting en verdroging. Ook het opstuwten van grondwater kan verkeerd uitpakken: als dit te snel gaat verdrinken de rupsen bij het verlaten van de gentianen of zijn de mieren verhuisd naar hogere delen. Vernatting heeft dan ook het beste perspectief als er vrij veel reliëf in het terrein aanwezig is.

Ook voor de Grote Parelmoervlinder, een bewoner van heiden, schraalgraslanden, moerassen en duinen, vormt de achteruitgang van karakteristieke planten van voedselarme en zwakgebufferde milieus als gevolg van verdroging, verzuring en vermesting een belangrijke bottleneck. In dit geval door het verdwijnen van viooltjes als waardplant voor de rupsen. Daarnaast zijn de adulten voor hun nectarvoorziening aangewezen op planten met grote bloemen, die in de periode van midden juni tot midden augustus beschikbaar moeten zijn. In de periode van afzetten van de eieren reageren de vlinders bovendien sterk op patronen in structuurverschillen in de lage vegetatie en verkennen zowel mozaïeken als zomen. Zowel bloemplanten als structuurvariatie verdwijnen door de nivellerende werking van verzuring, verdroging en vermesting. Ook het tijdstip en de wijze van maaibeheer leveren bottlenecks op, door achtereenvolgens de vernietiging van rupsen door de druk van de machines, het verwijderen van waard- en voedselplanten en het verdwijnen van variatie in horizontale en verticale vegetatiestructuren (oriëntatie).



Grote Parelmoervlinder, afhankelijk van viooltjes, een groot bloemaanbod en structuurvariatie (foto: Frits Bink).

Kleine Heivlinders zijn karakteristiek voor stuifzanden van minimaal een paar honderd hectare groot. Overwintering vindt plaats als rups. Door een nivellering van het microklimaat krijgen schimmels de kans om rupsen te infecteren. De overlevingskans van de rupsen in de winter neemt hierdoor af. Door vermesting en verzuring vermindert daarnaast de kwaliteit van Buntgrasplanten als voedselplant. Vrouwtjes zetten in herfst eieren af op Buntgraspollen zonder met de kwaliteit hiervan rekening te (kunnen) houden. De rups heeft echter stevige Buntgrasplanten nodig, om hierop in het vroege voorjaar te kunnen ontwikkelen. Na een periode van het Buntgras te hebben gegeten, laten de rupsen zich op de grond vallen om daar in het kale zand te verpoppen. Dit proces duurt 21-46 dagen en al die tijd bevindt de rups zich in het bovenste deel van het zand. Bij voortgaande vergrassing en vooral vermossing zijn steeds minder Buntgraspollen door open zand omsloten. De rupsen komen op een dikke moslaag terecht, en als ze hier al doorheen komen, is het onderliggende

substraat of microklimaat ongeschikt voor verpoping. Dit vormt een derde mogelijke bottleneck voor de rupsen van Kleine Heivlinders.



Kleine Heivlinder, karakteristieke bewoner van stuifzanden, op korstmosvegetatie (foto: Frits Bink).

Konijnen maken op macroschaal van het heidelandschap gebruik en vervullen hierin als herbivoor een belangrijke functionele rol. Konijnen zijn bijna alleen in staat om korte vegetaties te begrazen, die ze ook nodig hebben voor hun uitzicht. Door continue begrazing houden ze als het ware hun eigen foerageergebied geschikt. Treedt vergrassing en verruiging op door een (tijdelijke) dip in de Konijnenpopulatie, dan kunnen ze deze ontwikkeling, na het herstel van de populatie, niet meer terugzetten. De vegetatie is dan te hoog geworden om te begrazen. Dit zal uiteindelijk negatief uitwerken op de Konijnenstand. Geïnitieerd



Konijnen dragen door hun graas- en graafactiviteiten bij aan een afwisselend heidelandschap (foto: Henk Sierdsema).

door virusziekten en in gang gehouden door vergrassing, is de Konijnenpopulatie in veel heide- en duingebieden dan ook afgenomen. Begrazing van grasvegetaties is minder intensief en kortgrazige, open en korstmosrijke heiden veranderen in heiden gedomineerd door hoge grassen, wat gepaard gaat met de achteruitgang van veel andere karakteristieke heidesoorten. De biomassa neemt toe, de lichtbeschikbaarheid af, de interceptie van stikstofdepositie neemt toe en de turnover en mineralisatie nemen toe, welke dan weer leiden tot een hogere biomassaproductie. Deze positieve feedbacks dragen bij tot de instandhouding en versterking van de vergrassing. Daarnaast vinden door de afname van de Konijnenstand minder graafactiviteiten plaats (graafgaten, holen, steile kanten), wat leidt tot een afname van de hoeveelheid microreliëf en open zand en dus tot minder plekken met extreem microklimaat, waarvan op hun beurt veel andere dieren afhankelijk zijn (o.a. xerothermofiele insecten). Daarnaast leidt het omhoog brengen van kalk- en voedselrijk zand tot geschikte groeiomstandigheden voor karakteristieke plantensoorten. Konijnen lijken de belangrijkste veroorzakers te zijn van watererosie in de duinen (Van den Ancker & de Winder 1985), waardoor bovendien winderosie wordt gefaciliteerd. Ook in stuifzanden zouden ze hierdoor een belangrijke rol kunnen hebben bij het in stand houden van primaire successiestadia.

Ook vogels maken op macroschaal van het heidelandschap gebruik. Een carnivore soort als de Grauwe Klauwier heeft een zeer breed voedselspectrum van ongewervelden. Er zijn sterke aanwijzingen dat als onderdelen van het uitgebreide voedselweb wegvallen door habitatdegradatie, het verminderde prooiaanbod aan de top van de voedselketen niet langer een gezonde klauwierpopulatie kan waarborgen. Er moet immers gedurende het hele seizoen en gedurende de hele dag voldoende voedsel voorhanden zijn om met succes het traject van vestiging tot groot worden van de jongen te doorlopen. Het klauwierendieet weerspiegelt dan ook de fenologie en abundantie van insecten, hun activiteit en hun verteerbaarheid voor nestjongen van verschillende leeftijden. Mogelijk spelen de reproductieproblemen die zijn aangetoond bij holenbroeders in bossen (eischaalproblemen en botmisvorming bij kuikens door kalkgebrek), ook een rol bij sommige zoogdieren en vogels van heidelandschappen.

Voor dieren die op macroschaal van het landschap gebruik maken, zijn vaak ook overgangen naar andere landschappen belangrijk. Illustratief hiervoor is het Korhoen. Een geschikt biotoop voor Korhoenders moet aan de volgende voorwaarden voldoen: grote (>1000 ha) open heide met meer dan 30 cm hoge heidestruiken, afgewisseld met bosbes, grassen en kruiden, verspreide opslag van jonge bomen en natte of vochtige kruidenrijke en venige plekken. Deze heide moet grenzen aan bossen met open plekken en kruidenvegetaties met een goed ontwikkelde zoomvegetatie of aan open, kleinschalig, kruidenrijk, vochtig agrarisch gebied met weinig fysieke barrières (50-100 ha). Gefoerageerd wordt bij voorkeur in kruiden- en structuurrijke graslanden. Hier baltsen ook de mannetjes. Als slaapplek worden hoge dichte kruidenvegetaties gebruikt, als rustplaats daarnaast ook dichte bomen. Genesteld wordt vooral in opgaande kruidenvegetaties met opslag. De kuikens zijn de eerste twee weken aangewezen op ongewervelden die ze zoeken in dichte hoge kruidenvegetaties: de voorkeur gaat uit naar grote prooien. Gef profiteerd wordt in sterke mate van insecten die in grote getale aanwezig zijn (plaaginsecten). Al na een maand zijn de kuikens volledig op plantaardig voedsel overgeschakeld. De bottleneck voor deze soort schuilt waarschijnlijk in de overleving van de kuikens. Dit heeft vooral te maken met een gebrek aan voedsel in de eenvormige, vergraste en kruidenarme heidevegetaties. Sloten en wegen maken het vaak onmogelijk dat de families geschiktere voedselterreinen opzoeken. Die zijn bovendien door de intensivering van de omliggende cultuurgraslanden nauwelijks meer aanwezig. Daarnaast is er ook relatief veel predatie door gebrekkige dekkingsmogelijkheden. Herstelmaatregelen kunnen op verschillende manieren bottlenecks voor Korhoenders opleveren: families met jongen steken plag- en brandstroken van meer dan 10 meter breed niet over, begrazing leidt tot het opscheren van bomen waardoor dekkingsmogelijkheden verdwijnen en grootschalige werkzaamheden resulteren in uniforme vegetaties waarin het voedselaanbod slecht is.

6 Richtlijnen en monitoring

6.1 Richtlijnen voor uitvoering

In paragraaf 4.3 worden de belangrijkste problemen besproken waar heidedieren op het moment mee geconfronteerd worden als gevolg van verzuring, vermesting en verdroging. In principe moeten herstelmaatregelen er mede op gericht zijn deze problemen op te heffen of te verzachten. In paragraaf 4.6 wordt echter duidelijk dat maatregelen in de huidige praktijk juist vooral nieuwe problemen opwerpen voor de fauna, in eerste instantie omdat bij de uitvoering alleen met de abiotiek en vegetatie rekening wordt gehouden. Het is niet zozeer dat de maatregelen als zodanig ongeschikt zijn, maar het is vaak de wijze, schaal en intensiteit waarmee ze worden uitgevoerd die voordieren negatieve gevolgen hebben. Om te begrijpen hoe maatregelen wel moeten worden uitgevoerd om ook dieren te faciliteren, ligt het voor de hand eerst na te gaan hoe vroeger met het gebruik van heideterreinen werd omgegaan (zie 1.1). Het is echter moeilijk om het beheer te stoelen op een bepaald historisch referentiebeeld van hoe de heide werd gebruikt. Hiervoor zijn teveel randvoorwaarden veranderd. De oppervlakte van afzonderlijke heideterreinen is enorm afgenomen, waardoor weinig ruimte is voor geleidelijke gradiënten in gebruiksintensiteit. Zo was er vroeger een begrazingsgradiënt rondom schapenkralen, die zichzelf in stand hield: intensieve begrazing dichtbij de kraal, nauwelijks begrazing verder weg en geen begrazing in de centrale delen van grote heideterreinen. Ieder organisme had zijn plek ergens op deze gradiënt. Daarnaast heeft de atmosferische depositie geleid tot een versnelling van de vegetatiesuccessie, waardoor de frequentie waarmee ingegrepen moet worden is veranderd. Uitgangspunt moet zijn dat het beheer gericht is op het in stand houden of scheppen van de levensvoorwaarden voor organismen die wij als karakteristiek voor het heidelandschap beschouwen, los van de wijze waarop de heide vroeger werd gebruikt. Meer specifiek moet het beheer zich richten op het opheffen van de belangrijkste bottlenecks zoals die op het moment voor heidedieren optreden.

Algemene beschrijving optimale heidelandschap

In een onderzoek naar de fauna van Noord-Brabantse heidevelden bleken vooral glooiing (reliëfverschillen op grotere afstand van elkaar), microreliëf (reliëfverschillen op korte afstand van elkaar), gevarieerdheid (diversiteit van plantensoorten op bepaald oppervlak, reliëf, open zand), en dan met name de aanwezigheid van fijne grassen en open zand, een positief effect op de soortenrijkdom van dieren te hebben (Verstegen 1987). Hieruit kan worden afgeleid dat het beheer gericht moet zijn op het creëren van meer variatie in microreliëf, karakteristieke plantensoorten en open zand, waarbij heideterreinen waarin van nature een sterke glooiing aanwezig is het meest kansrijk zijn.



Terreindelen met open zand dragen bij aan de faunadiversiteit (foto: Herman van Steenwijk).



Gevarieerde en structuurrijke heidevegetatie (foto: Henk Sierdsema).

Sleutelbegrip voor veel karakteristieke heidedieren is een heidelandschap met een grote ruimtelijke afwisseling in milieutypen (terreinheterogeniteit) (De Molenaar 1995). Zeer goed is een groot aaneengesloten heideterrein waarin de volgende elementen aanwezig zijn:

- Alle vegetatietypen en bijbehorende plantensoorten die karakteristiek zijn voor de aanwezige heidemilieus (droog/nat, zuur/gebufferd, voedselarm/-rijk).
- Grote leeftijds- en hoogteverschillen in de vegetatie, onder andere alle groeistadia van heidestruiken (pionier-, opbouw-, volwassen- en afbraakfase).
- Grote verschillen in open en dicht begroeide plekken.

- Plekken met kaal zand in het horizontale, hellende en verticale vlak (vooral in droge heide). Plekken van 1-10 m², vooral op het zuid(west)en georiënteerd, totaal 2-20% van het terrein bestrijkend. Het zand moet droog en humusarm zijn.
- Veel reliëf in de bodem op micro-, meso- en macroschaal.
- Grote verschillen in de dikte van organische lagen.
- Een groot en divers bloemaanbod, eventueel in de vorm van schrale akkertjes als de oorspronkelijke kruidenrijke vegetaties verdwenen zijn.
- Plaatselijk oude gras- en mospollen.
- Terreindelen met verspreide opslag van struiken, bomen en boomgroepen, alsmede terreindelen zonder opslag.

Deze elementen moeten voorkomen in kleinschalige mozaïekpatronen, met zowel geleidelijke als scherpe overgangen tussen vegetaties en naar andere landschappen (bossen, (schraal)graslanden, beekdalen). Pleksgewijze dominantie van Bochtige smeule kan een natuurlijke, tijdelijke fase in de verjonging van droge heide zijn. Ook pleksgewijze dominantie van Pijpenstrootje in natte heide kan natuurlijk zijn en bijdragen aan de faunadiversiteit. Het plaatselijk voorkomen van Pitrusvegetaties, verruigde vegetaties (braamstruwelen, wilgen, distels) en kleinschalig afwijkende, rommelige of ruderaal plekken (zoals maaiseldepots, mest- en puinhopen, dood hout) heeft ook een verrijkende invloed op de diversiteit. Zeker in kleine heideterreinen is het echter vaak niet mogelijk om een grote variatie in begroeiingstypen tot stand te brengen, dus daar moeten keuzes gemaakt worden. Deze keuzes zijn afhankelijk van de gebiedsspecifieke uitgangssituatie (aanwezige dieren, vegetatie en abiotiek), de kansen om een bepaald doeltype te bereiken en de beheerhistorie.



Terreindelen met opslag zijn van belang voor diverse karakteristieke heidedieren (foto: Frits Bink).

Hieronder worden concrete richtlijnen voor beheer gegeven, uitgewerkt per toegestane OBN-maatregel (branden behoort daar vooralsnog niet toe). Het betreft een aangepaste versie van de "Eerste versie van het Richtlijnenprogramma Uitvoering Herstelmaatregelen Fauna" (Bosman *et al.* 1999). Tevens wordt ingegaan op het doel van de maatregel. De richtlijnen zijn specifiek voor de fauna opgesteld en zijn soms wellicht minder effectief vanuit het oogpunt van de vegetatie.

Algemeen

Uitgangssituatie

Leg altijd de uitgangs- of nulsituatie voor de uitvoering vast. Pas als bekend is welke diersoorten (en hun eventuele voedselplanten) waar aanwezig zijn, kan hiermee optimaal rekening worden gehouden bij de uitvoering. Immers, iedere soort is voor zijn voortbestaan afhankelijk van bepaalde levensomstandigheden (en keuzes moeten dan ook gemaakt en geëxpliciteerd worden). De aanwezigheid van bepaalde zeldzame of kwetsbare soorten kan bovendien maken dat aanvullend maatwerk nodig is of dat van een bepaalde maatregel moet worden afgezien. Daar staat tegenover dat als in de uitgangssituatie alleen nog maar algemeen en overal voorkomende soorten of mobiele soorten aanwezig zijn, er dan soepeler met de richtlijnen kan worden omgegaan (ten aanzien van tijdstip, intensiteit en omvang). Een andere belangrijke reden om de uitgangssituatie vast te leggen is dat de effectiviteit van een bepaalde maatregel pas geëvalueerd kan worden als de uitgangssituatie bekend is.

Uitvoering

Enkele algemene richtlijnen t.a.v. uitvoeringsaspecten zijn van toepassing op alle maatregelen in alle systemen (met uitzondering van het op gang brengen van verstuing). Het zijn richtlijnen in kwalitatieve termen. Belangrijk is dat de gedachtengang hierachter meer gemeengoed wordt in de huidige beheerpraktijk. Deze algemene richtlijnen staan niet ter discussie en leveren veel extra's voor de fauna op.

- Voer de maatregelen zo kleinschalig, extensief en geleidelijk mogelijk uit ('patch-work').
- Faseer de maatregelen zo veel mogelijk in tijd en ruimte.
- Voer de maatregelen niet te 'eenvormig' en 'netjes' uit, breng variatie aan op kleine schaal.
- Wees zuinig op hoogteverschillen, ook al betreft dit slechts een of enkele decimeters.
- Streef met het te voeren beheer naar zo groot mogelijke variatie in (systeemkarakteristieke) vegetatie(structuur) in het terrein als geheel.
- Zorg dat altijd enige vorm van dynamiek in het terrein aanwezig is; zelfs recreatie (bv. ruiter- en wandelpaden) kan bijdragen aan plaatselijke verstoring van de bodem, mits deze niet te langdurig en grootschalig is.

6.1.1 Plaggen en chopperen

Doel van plaggen is het afvoeren van nutriënten (tegengaan van vermessing). Het is de meest rigoureuze vorm van verwijderen van de vegetatie en de humeuze toplaag. Vrijwel alle voedingsstoffen die zich in de loop der jaren in een systeem hebben verzameld worden afgevoerd. Bij plaggen wordt het gehele organische deel van het bodemprofiel tot op de minerale bodem verwijderd, en daarmee ook al het dierenleven. Chopperen heeft tot doel het verwijderen van zoveel mogelijk vegetatie en een deel van het strooisel door het diep wegmaaïen van de vegetatie. Het is een vorm van diep maaïen of ondiep plaggen. Het kan als vorm van plaggen worden gebruikt op plaatsen waar de strooisellaag dunner is dan twee centimeter.

Maatregel niet uitvoeren of minstens heroverwegen indien:

- Er een humeuze bodem aanwezig is die gekenmerkt wordt door een gezond bodemleven (relatief snelle omzettingen en voorkomen van daarvoor kenmerkende planten als Klokjesgentiaan, Gevlekte orchis).
- Het gaat om terreinen die worden gekenmerkt door een grote variatie op kleine schaal.
- Het gaat om terreindelen waar de heidevegetatie wordt afgewisseld met open plekken, overgangszones, zuidhellingen en delen met veel microreliëf.
- Het gaat om terreinen of terreindelen die van nature grazig zijn (rijke heide met een inslag naar heischraal grasland) of om overgangen naar stuifzand, vochtige Dopheide- en Kraaiheivegetaties of beginnend hoogveen.
- Een venige bodem na het plaggen kan uitdrogen door een te lage grondwaterstand.

- Het gaat om heidevegetaties met enkel ijle begroeiing van Pijpenstrootje (bedekking lager dan 50%).
- Er overwinteringsplaatsen van bv. Adders aanwezig zijn.
- De afzet van het plagseel problemen oplevert.

De uitgangssituatie dient te worden vastgelegd, zodat met bedreigde en karakteristieke soorten rekening kan worden gehouden. Bovendien voor karakteristieke soorten geschikte terreindelen opsporen, om deze zo gericht te kunnen sparen of juist aangrenzende delen als plaglocatie te selecteren (bv. concentraties Zandhagedissen, overwinteringsplekken Adders, ei-afzetplekken Gentiaanblauwtjes).



Een voorbeeld van kleinschalig plaggen, hier in een duinheide-vegetatie (foto: Marijn Nijssen).

Uitvoering

- In grote terreinen: per jaar maximaal 4-5% van het vergraste deel bewerken, in een totale omlooptijd van 20-25 jaar.
- In kleine terreinen (kleiner dan 10 ha), indien dat uit kostenefficiëntie noodzakelijk is: jaarlijks tot maximaal 25% van het te behandelen terrein plaggen (liever natuurlijk beperken tot 4-5%). Daarna op het betreffende deel 20-25 jaar niets doen. Tussen het plaggen van de verschillende delen van het terrein, dient minstens 5 jaar te verstrijken.
- Kleinschalig plaggen in stroken in oppervlaktes van 1-100 m², met telkens een tussenruimte van 5-10 m.
- ‘Slordig’ plaggen; het is goed als er af en toe wat strooisel achterblijft door bijvoorbeeld de plagmachine even “op te tillen” (microreliëf aanbrengen d.m.v. het creëren van geleidelijke overgangen van verschillende plagdieptes: warme, droge zuidhellinkjes en koele noordhellinkjes).
- Plag pleksgewijs dieper tot op het gele zand waarmee kleine open zandige plekken met steilrandjes in het terrein worden gecreëerd (steilrandjes maken die door erosiewerking afkalven).
- Geen plagstroken van opeenvolgende leeftijden naast elkaar leggen. Dus zoveel mogelijk variatie proberen aan te brengen in de leeftijdsstructuur van de te plaggen delen.
- Plaggen kan over het algemeen het best worden uitgevoerd met een graafmachine. Deze machines bieden de mogelijkheid om gevarieerder en nauwkeuriger te plaggen, vooral ook omdat ze zijdelings kunnen kantelen. De

reguliere plagmachines die hier meestal voor worden gebruikt zijn niet in staat reliëfvolgend te werken en nemen alles mee wat ze tegenkomen. Beter is natuurlijk handmatig te plaggen.

- Altijd een deel (10%) van het plagsel in hopen aan de rand van het terrein laten liggen.

Tijdstip van uitvoeren

- De directe gevolgen van plaggen voor de fauna ter plekke zijn altijd negatief en een echt gunstig tijdstip is dus niet te geven. Over het algemeen lijkt oktober de beste maand om te plaggen. De meeste groepen hebben dan hun voortplantingsfase achter de rug en zijn nog niet in overwintering. Voor reptielen geldt het voorjaar (april-juli) echter als beste periode (in augustus-november worden jongen geboren en in winter bevinden ze zich ondergronds).
- Plaggen bij droog weer. Dan is er minder kans op bodemverdichting en het af te voeren materiaal is lichter.

6.1.2 Maaien en afvoeren

Bij maaien gaat het om het afzetten, verwijderen en afvoeren van het bovengrondse deel van de vegetatie (tegengaan van vermesting). Maaien vertraagt weliswaar de vorming van een dikke strooisellaag, maar heeft als nadeel dat er vrij homogene vlakken kunnen ontstaan wat betreft vegetatiestructuur. Voorts levert maaien een lage, dichte vegetatie op in plaats van plekken met kale bodem. Bovendien wordt het microreliëf van de bodem genivelleerd door de druk van de zware machines. Met maaien en afvoeren wordt het grootste deel van het dierenleven in de vegetatie verwijderd. Vanwege de geringere afvoer van nutriënten bij maaien dan bij plaggen zal de frequentie van maaien groter moeten zijn, deze hogere frequentie van ingrijpen kan negatief uitpakken voor de fauna.



Maaimachines met een groot bandoppervlak hebben directe vernietiging van dieren tot gevolg (foto: Hans Esselink).

Maatregel niet uitvoeren of minstens heroverwegen indien:

- Er voor het ter plaatse voorkomende bodemtype geen adequate maa- en afvoerapparatuur beschikbaar is. Brede banden kunnen een groot deel van de aanwezige dieren met zachte weefsels vernietigen.
- De productie van de vegetatie te gering is om doelmatig te kunnen maaien en hooien (biomassa van het gewas ter plekke minder dan ongeveer 2 ton/ha in hoogzomer).

- Er kwetsbare en hooggewaardeerde soorten voorkomen die geen maaibeheer verdragen.

Vanwege het slechte regeneratievermogen van Struikheide is maaien van vegetaties die ouder zijn dan 10-15 jaar niet succesvol. Vochtige Dopheide- en Kraaiheidevegetaties niet maaien.

De uitgangssituatie dient te worden vastgelegd, zodat met bedreigde en karakteristieke soorten rekening kan worden gehouden. Bovendien voor karakteristieke soorten geschikte terreindelen opsporen (bv. concentraties Zandhagedissen, overwinteringsplekken Adders, ei-afzetplekken Gentiaanblauwtjes), om deze zo gericht te kunnen sparen of juist aangrenzende delen uit te kiezen als maailocatie.

Wijze van uitvoering

- Bepaalde delen van het terrein nooit maaien (bv. de randen); te maaien delen faseren in de tijd.
- De vegetatie niet te kort afmaaien; de onderste 10 cm sparen.
- Berijding van terrein met machines zoveel mogelijk beperken.
- Van binnen naar buiten maaien zodat fauna aan de randen kan ontsnappen (gebruik ook wildredder!)
- De frequentie van maaien beperken tot eens per vijf tot tien jaar.
- Niet alle jonge bomen en aanwezig struweel in een terrein voorafgaand aan of tijdens het maaien verwijderen.
- Deel van het maaisel voor afvoer enkele dagen laten liggen of schudden zodat de aanwezige fauna de mogelijkheid wordt geboden om te ontsnappen. Plaatselijk hopen maaisel laten liggen in het terrein.

Tijdstip van maaien

- Met behulp van het programma 'Vlinderexpert' (Siepel *et al.* 1996) is de keuze van het maaitijdstip voor dagvlinders voor een bepaald terrein nauwkeuriger te bepalen in afhankelijkheid van de aanwezige soorten (vastleggen in uitgangssituatie!) en terreinsituatie. Een richtlijn voor schrale vegetaties is dat een maaitijdstip in de maand september met betrekking tot dagvlinders gunstig is. Voor andere diergroepen geldt over het algemeen dat zo laat mogelijk maaien de voorkeur heeft.

6.1.3 Geschikt maken voor begrazing

Het doel van begrazen is het terugdringen van ruige grasvegetaties, het instandhouden of herstellen van heidevegetaties, het tegengaan van bosopslag en het laten ontstaan van horizontale en verticale structuur in de vegetatie. Er zijn globaal drie typen te onderscheiden: jaarrondbegrazing binnen een raster, kort durende (seizoens)begrazing binnen een raster en kuddebegrazing gehoeud door een herder. Er wordt in heideterreinen meestal gebruik gemaakt van schapen en runderen. Soms worden ook paarden, pony's en geiten ingezet.

In OBN-kader is het terugdringen van vergrassing meestal het hoofddoel van begrazing (herstelbeheer). Voor dit doel zijn relatief hoge veedichtheden nodig. Deze hebben volgens deskundigen bijna per definitie een negatieve invloed op de fauna door o.a. verdwijnen van structuurvariatie, vertrapping (van dieren en hun nesten en van kwetsbare vegetaties), bemesten van plassen en verstoren van open plekken (die ze deels zelf gecreëerd hebben). Verstegen *et al.* (1992) kwamen tot de conclusie dat begrazing door schapen geen effectieve maatregel is om karakteristieke heidesoorten te behouden. Loopkevers, kortschildkevers (droge heide) en hangmatspinnen (natte heide) waren minder vertegenwoordigd in relatief extensief begraasde delen dan in niet begraasde delen. Planten die begraasd worden zullen lager vertakken, waardoor de vegetatie weliswaar lager maar net boven het bodemoppervlak ook dichter wordt, zelfs bij extensieve begrazing. Hierdoor kan de bodem niet voldoende opwarmen voor de ontwikkeling van eieren en larven van thermofiele dieren (bijv. sprinkhanen en loopkevers). Bij dichtheden van één rund per 4-5 ha (jaarrond) is na één tot twee jaar waar te nemen dat gesloten vegetaties geheel worden opengebroken, dat bulten Pijpenstrootje veranderen in afgekloven polletjes, dat hoge oude Struikheideplanten uit

elkaar getrapt raken en afbreken en dat bomen geheel worden opgeschoren. Alle dekking in de vorm van afhangende takken, dichte vegetaties en een dikke ongestoorde strooisellaag verdwijnt zo uit het terrein. Hierdoor ondervinden bijvoorbeeld reptielen problemen om voldoende beschutting te vinden tegen uitdroging. In de Mariapeel bleken Levendbarende hagedissen vrijwel uitsluitend aanwezig te zijn in een smalle strook structuurrijke heide juist buiten het raster. Dit blijkt ook in andere begraasde heideterreinen op te treden. Wordt echter toch herstelbegrazing uitgevoerd, dan dient dit te gebeuren in kleine uitgerasterde delen van het terrein die na elkaar, en dus niet tegelijk, in begrazing worden genomen. Op deze manier blijft de schaal waarop negatieve effecten optreden beperkt.

Anderzijds kan het doel 'natuurlijke begrazing' zijn, waarmee we begrazing in zeer lage dichtheden bedoelen (regulier beheer). Hierbij gaat het om het herstellen van landschapsvormende processen die bijdragen aan de ontwikkeling van mozaïeklandschappen, waarin bijvoorbeeld heide en bos op kleine schaal naast elkaar aanwezig zijn. In dit geval is de begrazingsdruk dusdanig laag dat er in het vroege voorjaar na een winter nog voldoende voedsel voor de grazers aanwezig is. In het verdere voorjaar en de zomer dient er een overvloed aan voedsel te zijn, zo groot dat het niet door de grazers kan worden opgegeten. Op deze wijze zal natuurlijke begrazing zeer waarschijnlijk positief bijdragen aan de faunistische diversiteit in een systeem. Hier is op dit moment echter nog weinig ervaring mee op de droge gronden. De begrazingsdichtheden zijn echter essentieel voor de resultaten die bereikt kunnen. Deze vorm van begrazing is in OBN-kader alleen te subsidiëren in combinatie met ander herstelbeheer (bv. plaggen). Dit is waarschijnlijk ook nodig om de effecten van vergrassing tegen te gaan.

Wanneer natuurlijke begrazing wordt ingesteld moet in een gebied in ieder geval aan de volgende voorwaarden worden voldaan: om schaduwplekken te hebben voor de grazers moet bos in de begrazingseenheid zijn opgenomen. Om ziekten te voorkomen moeten er naast natte ook droge terreindelen aanwezig zijn, en er moeten in ieder geval drinkplekken zijn. Alleen Edelherten hebben geen aparte drinkplekken nodig.



Extensieve begrazing met Schotse Hooglanders kan resulteren in open, zandige plekken (foto: Henk Sierdsema).

Maatregel niet uitvoeren of minstens heroverwegen indien:

- Het gaat om terreinen met een kleine oppervlakte. Omdat de meeste grote grazers kuddedieren zijn, moeten minimaal (2-)3 dieren (maar bij voorkeur meer) op een terrein aanwezig kunnen zijn, rekening houdend met de begrazingsintensiteit.

Voor jaarrondbegrazing met paarden of runderen moet het terrein minimaal 60-100 ha groot zijn, voor zomerbegrazing minimaal 40 ha.

- Het terrein overwegend bestaat uit vegetaties van planten niet die door hoefdieren gegeten worden (bv. Kraaihei, in de meeste gevallen ook Dopheide).
- Er bijzondere diersoorten in het terrein voorkomen waarvoor het effect van begrazing niet is in te schatten.
- Het begrazing in natte heides betreft, zonder dat daar drogere gebiedsdelen aan vast gekoppeld zijn.

De uitgangssituatie dient te worden vastgelegd, zodat de ontwikkelingen van populaties van bedreigde en karakteristieke soorten goed gevolgd kunnen worden.

Wijze van uitvoeren

- Altijd starten met een zeer lage begrazingsintensiteit in een deel van het terrein gedurende een deel van het jaar, en deze later eventueel opvoeren en uitbreiden.
- Aan te houden begrazingsintensiteit (aantal dieren per 100 ha) in heideterreinen bij zeer extensieve begrazing door paarden en runderen:
 - Jaarrondbegrazing 3-5
 - Zomerbegrazing ≤ 8
 - Winterbegrazing 1-2
- Op de droge gronden zullen grazers het vaak niet makkelijk hebben om voldoende voedsel te verzamelen. Liggen er binnen een begrazingseenheid bijvoorbeeld ook nutriëntrijke voormalige landbouwpercelen, dan bestaat de kans dat deze intensief worden begraasd, terwijl de omliggende gronden veel minder worden bezocht. Dit zal dan voortduren totdat deze percelen dermate verschaald zijn dat de primaire productie weer ongeveer gelijk is met de omgeving. Om dit te vermijden kunnen deze percelen eerst worden geplagd voor ze in een begrazingseenheid worden opgenomen (tijdens plaggen zoveel mogelijk microreliëf aanbrengen).
- Begrazingsdruk continu blijven afstemmen op de productie van het terrein (aantal grazers variëren): 1/3 tot 1/4 van de vegetatie moet overstaand de winter doorkomen, anders is de begrazing te intensief.
- Runderen kunnen de op de hei aanwezige vennen bemesten. Dus zwakgebufferde wateren uitrasteren, tenzij meerdere wateren aanwezig zijn (dan wordt er één uitgekozen; deze voedselrijke plas kan voor het terrein als geheel een meerwaarde hebben). Bij voorkeur daarom grazen met paarden in terreinen met zwakgebufferde wateren die toch groot genoeg zijn voor een begrazingseenheid. Paarden vormen in terrestrische delen latrines, waardoor de kans op eutrofiëring van wateren door overbemesting kleiner is.
- In grote voedselarme terreinen zoals heides kan het vee het beste geleid worden door een herder om over- en onderbegrazing te voorkomen.
- In droge voedselarme terreinen lijkt winterbegrazing de voorkeur te hebben. Zelfs winterbegrazing moet zeer extensief zijn, zodat delen met gevoelige overwinteringstadia van dieren onbegraasd blijven.
- In kleine terreinen en grote, uniforme terreinen kortere seizoensbegrazing. In grote (>100 ha), gevarieerde terreinen met een droog/vochtig-gradiënt permanente begrazing.
- Kwetsbare gedeelten (oude structuurrijke heide, open zand, steile zuidhellingen, zoomvegetaties, vrijstaande struiken, bomen, houtwallen, delen waar kwetsbare dieren voorkomen) dienen uitgerasterd te worden.
- Geen medicijnen toedienen aan grazers die er toe leiden dat bepaalde diergroepen juist daardoor in gebieden ontbreken. Een voorbeeld daarvan is dat grote mestkevers (en mogelijk andere insecten) afwezig zijn in gebieden waar de grazers ontwormingsmiddelen toegediend hebben gekregen. Er zijn medicijnen die dit neveneffect niet hebben.
- Alleen in uiterste gevallen bijvoeren.



Mestkevers verdwijnen in gebieden waar grote grazers ontwormingsmiddelen krijgen toegediend (foto: Frits Bink).

6.1.4 Baggeren en opschonen oevers

Met baggeren wordt de organische sliblaag uit een oppervlaktewater verwijderd. Doel is een situatie te creëren waarbij het oorspronkelijke minerale substraat met een stabiele bodem- en waterkwaliteit weer geschikte kiemingsomstandigheden biedt voor waterplanten. Vaak wordt een water voorafgaand aan baggeren drooggelegd. Onder het opschonen van oevers wordt het baggeren of plagen tot boven de gemiddelde hoogwaterlijn verstaan. Doel is het herstel van minerale oevers die regelmatig droogvallen, waardoor hervestiging van voor dit systeem karakteristieke plantensoorten mogelijk moet worden. Bomen en struiken worden verwijderd om de windwerking te vergroten en zo het minerale karakter van oevers te behouden. Daarnaast wordt de eutrofiëring door bladafval gereduceerd en de verdamping verlaagd.



Grootschalig baggeren onder droge omstandigheden is voor sommige karakteristieke vensoorten waarschijnlijk zeer nadelig (foto: Hein van Kleef).

Schema relatie wateroppervlak en wijze van baggeren

wateroppervlakte	uitvoering maatregel
1 are	in handkracht
3 are	in handkracht of met grijper vanaf oever
10 are	met dragline vanaf oever, uitsparingen mogelijk
32 are	met baggerboot of graafmachine
1 ha	idem
3 ha	met baggerboot en persleiding
10 ha	idem

Maatregel niet uitvoeren of minstens heroverwegen indien

- Er een veelbelovend veenvormingsproces gaande is.
- Er indicatoren van een gunstig milieu aanwezig zijn (systeemkarakteristieke soorten), zoals de libellensoorten Speerwaterjuffer of Gevlekte witsnuitlibel.
- Er geen garantie is dat na het verwijderen van de sliblaag het bufferend vermogen behouden blijft. Vaak zorgt namelijk de sliblaag zelf voor enige buffering tegen atmosferische depositie. Wordt de sliblaag verwijderd, dan bestaat het risico dat een zuur heideven met een Knolrusvegetatie het resultaat is. Bij zwakgebufferde wateren die door grondwater gebufferd worden, moet vooraf goed onderzocht worden op welke diepte gebufferd water aanwezig is.
- Het water in vispacht is.

Beperkingen in de uitvoering

- Wanneer in een terrein meerdere zwak gebufferde wateren aanwezig zijn die in principe voor de maatregel in aanmerking komen, maximaal in één water tegelijk de maatregel uitvoeren.
- Tussen het uitvoeren van maatregelen in wateren die in de directe omgeving van elkaar liggen, dienen minstens enkele jaren te verstrijken. Houd hierbij een periode van minimaal 5-10 jaar aan, afhankelijk van het resultaat van de eerdere opschoning.

De uitgangssituatie dient te worden vastgelegd, zodat met bedreigde en karakteristieke soorten rekening kan worden gehouden. Als bv. Speerwaterjuffer of Gevlekte witsnuitlibel aanwezig zijn: in principe geen maatregelen uitvoeren. Indien toch: niet droogleggen alvorens te baggeren. Voor Bruine winterjuffer geldt: altijd deel van het afgestorven plantenmateriaal laten liggen/staan (Lisdodde).

Wijze van uitvoeren

- De sliblaag niet over het hele bodemoppervlak verwijderen, dat wil zeggen slib wel in de 'diepte' helemaal verwijderen, maar niet in de 'breedte' (bedekking). Zeker voor zich moeilijk verbreidende aquatische soorten lijkt het zinvol een deel van het slib te laten zitten. Als het hierbij gaat om enkele tientallen vierkante meters slib aan de lijzijde van het water, is dit i.v.m. hernieuwde eutrofiëring geen probleem.
- 'Slordig' baggeren, d.w.z. water niet in zijn geheel mineraal opleveren, maar 'hobbelig' bodemoppervlak tot stand brengen en hier en daar wat slib laten zitten.
- Nat-baggeren heeft de absolute voorkeur boven droog-baggeren. Mocht droog-baggeren toch de uitvoeringswijze zijn, dan mag het water pas één maand voor de uitvoering worden drooggelegd. Ook bij droogleggen geldt dat op het diepste punt altijd water moet blijven staan.
- Baggeren bij voorkeur met een graafmachine die tot een redelijke diepte het ven in kan. Hiermee kan gedifferentieerder en reliëfvolgender gewerkt worden dan met een baggerboot.
- Wanneer restveen in het water aanwezig is, dit niet verwijderen.
- Bij uitvoering geen eilandjes maken (i.v.m. vestiging van meeuwen en ganzen: hernieuwde eutrofiëring).
- Een deel van het slib en de vegetatie (10%) tijdelijk (in ieder geval tot na de eerste winter) in de nabijheid van het water opslaan, zodat organismen een kans krijgen naar het water terug te keren. Vooral van belang als sliblaag volledig is verwijderd.

- Na uitvoering van de maatregel geen vis uitzetten in het water.
- Indien bos rondom water wordt gekapt: eerst ook de strooisellaag verwijderen, ter voorkoming van afspoeling van nutriënten het water in.

Tijdstip van uitvoeren

- In permanent watervoerende vennen is het lastig om een geschikt baggertijdstip aan te wijzen. Als bekend is welke doelsoorten nog voorkomen in het ven kan het baggeren het beste plaatsvinden op een tijdstip dat zij het minst gevoelig zijn, zoals bijvoorbeeld in het adulte stadium.
- Wanneer een water van nature droog valt, dan heeft uitvoering op dat moment de voorkeur.
- Voor een aantal groepen (bijv. amfibieën) is baggeren in het najaar (september) de meest gunstige tijd. Voor veel macrofaunasoorten is september echter geen gunstige tijd om maatregelen uit te voeren, omdat ze dan net eieren hebben gelegd en als adult al dood zijn. Rekening houdend met de meeste diergroepen lijkt het daarom beter in de vroege winter te baggeren. Het beste is echter gefaseerd te baggeren. Voor vennen die van nature droogvallen is de timing van beheer minder belangrijk: de soorten die in deze typen wateren voorkomen, zijn meestal goede kolonisatoren.

6.1.5 Vrijstellen oevers van zwakgebufferde wateren

Vaak wordt het vrijstellen van oevers van zwakgebufferde wateren in één behandeling met baggeren of plaggen uitgevoerd. Een deel van de richtlijnen t.a.v. baggeren en plaggen gelden dus ook voor vrijstellen en andersom. Zie voor doel, effecten en richtlijnen dus onder baggeren en opschonen oevers.

In de praktijk zal het door de terreingesteldheid lang niet altijd mogelijk zijn om de gehele oever te kunnen behandelen. Waar het om gaat is dat het te sparen deel van de oeverbegroeiing voldoende groot is dat de daaraan gebonden soorten er als populatie kunnen overleven. Arbitrair wordt dit voor de ongewervelde fauna op een oeverlengte van 20 meter gesteld. Als richtlijn wordt voorts gesteld niet meer dan een kwart van de oeverlengte per keer te schonen.

Schema relatie wateroppervlak en lengte te schonen oever

oppervlakte water	oeverlengte minimaal	minimaal te sparen deel	te schonen deel volgens ¼ regel
1 are	35 m	20 m (57%)	9 m
3 are	63 m	20 m (32%)	16 m
10 are	113 m	20 m (18%)	28 m
32 are	200 m		50 m
1 ha	350 m		90 m
3 ha	630 m		160 m
10 ha	1130 m		300 m

Maatregel niet uitvoeren of minstens heroverwegen indien:

- de oever grenst aan een waardevolle moerasvegetatie.

Wijze van uitvoeren

- Nooit de hele oever ineens schonen, maar slechts voor een vierde of minder. Vrijstellen van de oever uitvoeren in fasen: elke 5 jaar (of beter: als de vegetatie in het laatst vrijgestelde deel voldoende ontwikkeld is) ¼ van de oever opschonen. In 20 jaar kan zo de hele oever worden vrijgesteld. Fasering is zéér belangrijk in grote, geïsoleerde, waardevolle vennen. Verder is fasering in ruimte en tijd noodzakelijk voor vennen die dicht bij elkaar liggen.
- Hierbij ook rekening houden met de expositie van de oever: de noordelijke oevers zijn de meest zonbeschenen oevers en daardoor voor veel organismen belangrijk. Hiervan maximaal de helft in één keer schonen.

- Aanwezigheid van bos op een bepaalde plaats langs een water kan in belangrijke mate mede bepalend zijn voor het vrij te stellen deel van de oever (windwerking).
- Een deel van de vegetatie (10%) tijdelijk (in ieder geval tot na de eerste winter) in de nabijheid van het water opslaan, zodat organismen een kans krijgen naar het water terug te keren. Vooral van belang als hele oever wordt opgeschoond. Het te lang laten liggen van takken e.d. kan het ven echter weer sterk verrijken, doordat voedingsstoffen het ven in zullen spoelen.
- De zuidwest-zijdes van wateren zijn vaak de organische oevers; mogelijk dat de (gefaseerde) schoning tot deze oevers beperkt kan blijven.

6.1.6 Toevoegen van basische stoffen

In het heidelandschap betreft het vooral het toevoegen van kalkrijk materiaal, met als doel het zuurbufferend vermogen van de bodem of het water te vergroten.

Wijze van uitvoeren

- De uitgangssituatie dient te worden vastgelegd, zodat met bedreigde en karakteristieke soorten rekening kan worden gehouden.
- Bij de uitvoer van de maatregel eerst op kleine schaal experimenteren, zodat geen schokeffecten optreden.
- Op heideterrainen is deze maatregel alleen toegestaan na plaggen, in vennen na baggeren. Dit om eutrofiëringseffecten te voorkomen.
- Uitvoering bij voorkeur in het najaar.

6.1.7 Hydrologische maatregelen

Deze maatregelen worden toegepast om verdroging tegen te gaan of om de invloed van gebiedseigen water te vergroten. Hiertoe worden bijvoorbeeld greppels en sloten afgedamd of verondiept en profielen aangepast. Als deze maatregelen geleidelijk en zorgvuldig worden uitgevoerd, zijn positieve effecten te verwachten voor verdrogingsgevoelige diersoorten.

Voor deze maatregel is een uitgebreide faunamonitoring in de vorm van proefprojecten noodzakelijk.

Wijze van uitvoeren

- De uitgangssituatie dient te worden vastgelegd, zodat met bedreigde en karakteristieke soorten rekening kan worden gehouden. Bovendien voor karakteristieke soorten geschikte terreindelen opsporen, om deze zo gericht te kunnen sparen.
- Bij de uitvoer van de maatregel de waterstand in een gebied langzaam verhogen, zodat geen schokeffecten optreden. Uitvoeren in meerdere stappen met een lage, min of meer natuurlijke snelheid (bv. in een tijdsbestek van 5 jaar maximaal 5-10 cm per jaar).
- Bij een geplande waterstandsverhoging in een gebied eerst de oeverzone schonen, daarna pas de waterstand verhogen.
- Onder voedselrijke omstandigheden eerst verschrallen (rijke toplaag van voormalige landbouwgrond verwijderen), pas daarna water opzetten.
- Toekomstige zonering eerst grotendeels vrijmaken voor vernatting (dus bijvoorbeeld eerst bos kappen, enkele bomen laten staan).
- Als er in de zomer water op het maaiveld staat, is dit voor veel dieren desastreus. Dit dus bij voorkeur voorkomen, of eventueel alleen in een beperkt deel van het terrein toestaan. Voor sommige soorten is het echter ook onwenselijk om in de winterperiode water op het maaiveld te hebben staan.

6.2 Monitoring

Hieronder volgen enige aanpassingen en aanvullingen op het Meetprotocol, beschreven in het rapport: Effecten van herstelmaatregelen op diersoorten: "Eerste versie van Standaard Meetprotocol Fauna (SMPF) en Richtlijnenprogramma Uitvoering Herstelmaatregelen Fauna (RUHF)" (Bosman *et al.* 1999). Deze aanpassingen zijn

gebaseerd op aanwijzingen van de faunadeskundigen in de enquêtes en tijdens de brainstorm.

Vogels

Als aanvulling op paragraaf 3.5.1: Meten van voornamelijk zeldzame/schaarse soorten heeft als nadeel dat ze in sommige terreinen nauwelijks voorkomen, waarbij tevens toeval een rol kan spelen. Het gaat hier om soorten als de Kempshaan, Klapekster, Korhoen, Patrijs, Velduil en Kuifleeuwerik. Met toevoeging van bijv. Grasmus (begrazing, opslag) en Gekraagde Roodstaart (kappen, dunnen) kan inzicht in effecten worden vergroot.

Herpetofauna

- Aanvulling laatste zin onder 'Reptielen', paragraaf 3.5.1: Het is belangrijk dat er onderscheid wordt gemaakt tussen juveniele en adulte dieren, en eiafzettende vrouwtjes.
- Correctie op stuk onder 'Amfibieën', paragraaf 3.5.1: Omdat de voorgestelde methode in de eerste paragraaf erg arbeidsintensief is, volgt hier een alternatieve methode:
- Bij onderzoek van vennen en hoogveenwateren dient gebruik gemaakt te worden van een schepnet en evt. avond/nachtbezoeken met een zaklamp. Adulten dienen gestandaardiseerd geteld te worden op een oevertransect, en larven worden gestandaardiseerd geschept (standaardiseer aantal scheppen, diepte, lengte, periode etc.). Ook kunnen op gestandaardiseerde wijze eiklommen/-snoeren worden geteld. Bij 3-5 bezoeken van 20 tot 60 minuten aan een water wordt een zeer goed beeld van de soortensamenstelling en een behoorlijk beeld van de aantallen verkregen. Per water is men dus minimaal $3 \times 20 = 1$ uur en maximaal $5 \times 60 = 5$ uur per jaar kwijt.

Sprinkhanen

Aanvulling op 'Sprinkhanen', paragraaf 3.5.1:

Een alternatief op de (arbeidsintensieve) wegvangmethode (derde alinea): Men kan ook een globalere methode gebruiken, wel met proefvlakken, maar waarbij d.m.v. zichts- en geluidswaarnemingen aantalschattingen (in klassen) worden gemaakt. Zo wordt in dezelfde tijd een groter deel van het hele gebied bestreken en wordt een beter idee van de ruimtelijke ontwikkelingen verkregen. Aan de andere kant is standaardisatie van de methode belangrijk: er is in dat opzicht daarom meer te zeggen voor gestandaardiseerd wegvangen binnen omheinde kwadranten dan voor schattingen (tijdens een bepaalde hoeveelheid tijd). Uiteindelijk moet de methode afhangen van de doelvraag. Bij zeldzame soorten zou gedacht kunnen worden aan merk-herobservatie voor aantalsschattingen.

Loopkevers

Aanvullend: Deze methode geeft een indicatie van de kwaliteit van het habitat. Op termijn zou het reproductiesucces (larvale overleving) gemeten kunnen worden als direct effect op een ingreep. Hiermee wordt eventuele immigratie als vervuilende factor bij inventarisatie van adulten uitgesloten.

Watermacrofauna

Aanvullend, laatste zin: ..., muggen (verzamelen exuviae), kokerjuffers (adulten vangen met lichtval: mei-augustus) en waterwantsen (m.b.v. schepnet).

Systeemkarakteristieke soorten van het heidelandschap

Hieronder worden alleen de aanpassingen ten opzichte van bijlage 3 in Bosman *et al.* (1999) genoemd. De volledige lijsten staan in paragraaf 1.2.

Er zijn geen karakteristieke zoogdieren die aan het heidelandschap gebonden zijn. Van de vogels worden enkele soorten van de lijst afgevoerd, die weliswaar voorkomen in ongestoorde situaties, maar die eurytoop zijn of in andere biotopen hun optimum bereiken.

- 'Zwakgebufferde wateren en hun oevers'
 - Onder 'Broedvogels', verwijderen: Kokmeeuw, Lepelaar, Rietzanger, Sprinkhaanzanger
 - Onder 'Sprinkhanen', verwijderen: Zuidelijk spitskopje, Zeggedoorntje, Zanddoorntje, Veenmol
 - Toevoegen: Loopkevers: *Acupalpis dubius*, *Agonum ericeti*, *A. marginatum*, *A. sexpunctatum*, *A. versutum*, *Bembidion argenteolum*, *Dyschirius thoracicus*, *Pterostichus diligens*, *P. minor* en *P. rhaeticus*
 - Onder 'Dagvlinders', toevoegen: Veenbesblauwtje, Veenbesparelmoervlinder
Verwijderen: Klein geaderd witje
 - Onder 'Libellen', toevoegen: Zwervende pantserjuffer, Koraaljuffer, Dwergjuffer, Venglazenmaker, Noordse glazenmaker, Gevlekte glanslibel.
Verwijderen: Variabele waterjuffer, Gevlekte witsnuitlibel
 - Onder 'Watermacrofauna': In vennen zijn de volgende groepen van belang: kokerjuffers, waterwantsen, waterkevers, muggen en libellen. Toevoegen aan de lijst: Karakteristieke kokerjuffers zijn (behalve *Molanna albicans*): *Agrypnia obsoleta*, *Oligostomis reticulata* en (maar wellicht niet meer in Nederland voorkomend) *Molannodes tinctus* en *Holocentropus insignis*. Karakteristieke waterwantsen zijn: *Cymatia bonndorfii*, *Glaenocoris propinqua*, *Notonecta obliqua*, *Notonecta reuteri*, *Sigara semistriata*, *Sigara scotti* en *Hesperocoris castanea*.
- 'Natte schraalgraslanden':
 - Onder 'Broedvogels', verwijderen: Kievit, Porseleinhoen, Scholekster, Visdief
 - Onder 'Sprinkhanen', verwijderen: Zeggedoorntje, Veenmol
 - Onder 'Dagvlinders', toevoegen: Heideblauwtje
Verwijderen: Zwartsprietdikkopje, Geelsprietdikkopje
- 'Natte heide':
 - Onder 'Broedvogels', verwijderen: Barmsijs, Blauwborst, Bosruiter, Duinpieper, Slechtvalk, Sprinkhaanzanger, Veldleeuwerik, Velduil, Witgatje
 - Onder 'Sprinkhanen', toevoegen: Negertje, Wekkertje
 - Toevoegen: Loopkevers: *Acupalpis dubius*, *Agonum ericeti*, *A. sexpunctatum*, *A. versutum*, *Pterostichus diligens*, *P. minor* en *P. rhaeticus*
- 'Droge heide':
 - Onder 'Broedvogels', verwijderen: Barmsijs, Hop, Kuifleeuwerik, Kwartel, Slechtvalk, Veldleeuwerik, Velduil, Duinpieper
 - Onder 'Sprinkhanen', verwijderen: Krasser
 - Onder 'Dagvlinders', toevoegen: Vals heideblauwtje
Verwijderen: Zwartsprietdikkopje, Geelsprietdikkopje, Kleine heivlinder
 - Onder 'Loopkevers', toevoegen: *Bembidion nigricorne*
- Toevoegen: 'Stuifzanden'
 - 'Broedvogels': Duinpieper, Griel, Tapuit, Boomleeuwerik, Nachtzwaluw
 - 'Herpetofauna': Zandhagedis, Gladde Slang, Levendbarende Hagedis, Rugstreeppad, Knoflookpad
 - 'Sprinkhanen': Blauwvleugelsprinkhaan, Veldkrekkel, Knosprietje
 - 'Dagvlinders': Kleine heivlinder, Kommavlinder, Heivlinder
 - 'Loopkevers': *Amara infima*, *Cymindis macularis* en *Harpalus neglectus*. *Amara praetermissa*, *Amara quenseli*, *Bembidion nigricorne*, *Broscus cephalotes*, *Calathus ambiguus*, *Cicendela hybrida*, *Cicendela sylvatica*, *Cymindis humeralis*, *Harpalus anxius*, *Harpalus modestus*, *Harpalus serripes*, *Harpalus servus*, *Harpalus smaragdinus*, *Harpalus solitarius*, *Leistus spinibarbis*, *Masoreus wetterhallii*, *Microlestes minutulus*, *Miscodera arctica*, *Nebria salina*, *Notiophilus germinyi* en *Olisthopus rotundatus*.

7 Kennislacunes

Uit het literatuuroverzicht en de informatie van de geraadpleegde deskundigen is gebleken dat er relatief weinig onderzoek is gedaan aan fauna in relatie tot zowel verfactoren als beheer. Hierdoor bestaan er nog zeer grote kennislacunes. Kleukers en Odé formuleerden het zo: "We vonden het lastig om de enquête op een bevredigende manier in te vullen. De benodigde kennis over de invloed van de verschillende factoren (ver-thema's/maatregelen) is gewoonweg niet beschikbaar. De beperkte kennis zorgt ervoor dat je zoveel voorbehouden moet maken, dat het ons onduidelijk is wat je er in de praktijk mee kunt. Waarschijnlijk is dit een probleem dat bij de meeste (zoniet alle) diergroepen speelt."

In dit hoofdstuk worden de belangrijkste kennislacunes omschreven, zoals die uit dit onderzoek zijn gebleken en zoals die door de deskundigen naar voren zijn gebracht in de enquêtes en tijdens de brainstormsessies.

Referentiebeelden

Om een goed beeld te kunnen vormen van welke problemen er spelen voor de fauna op de heide, is het in eerste instantie noodzakelijk te weten hoe een intacte heide eruit moet zien, en welke soorten hierin in welke aantallen 'horen' voor te komen. Hier stuiten we al meteen op een grote kennislacune, want deze kennis is slechts zeer beperkt voorhanden. "We weten meestal wel wat er nu (en deels vroeger) op 'de hei' voorkwam, maar het is onduidelijk wat en hoeveel er in een 'intacte hei' zou moeten voorkomen" (sprinkhanen: Kleukers & Odé). Hierdoor wordt het erg moeilijk een referentiebeeld vast te leggen. Ook voor dieren die op grotere schaal gebruik maken van het landschap, is dit moeilijk: "Een 'Intact Nederlands heidelandschap' is voor avifauna nauwelijks aan te wijzen, onder andere door verschillen in geografie en ontwikkeling in ruimte en tijd. Wel kun je voor de betreffende groep bijvoorbeeld het meest complete of numeriek rijkste gebied aanwijzen" (Sierdsema & Van Dijk). Het is inderdaad mogelijk een gebied met een rijke fauna aan te wijzen als referentiegebied, maar de kans is groot dat ook dit een suboptimaal habitat is. Het is vaak niet bekend of het betreffende gebied een 'sink' of 'source' is. Daarbij is het vaak ook niet bekend of de populatie van de betreffende 'bijzondere soort' stabiel is, of dat deze aan het afnemen is.

Dezelfde lacunes bestaan er rond de vennen en zwakgebufferde wateren: "Het is moeilijk om referentiegebieden aan te wijzen, omdat er weinig bekend is over hoe het heidelandschap er vroeger uit zag. Vennen waarvan nu kan worden gezegd dat het mooie voedselarme, zure vennen zijn kunnen vroeger prachtige zwak gebufferde systemen zijn geweest (bijvoorbeeld Oisterwijkse Vennen, Gerritsflesch)" (Ketelaar). Gebrek aan een overzicht van historische gegevens maakt het verder lastig om precies aan te geven welke macrofaunasoorten in vennen thuishoren. De bestaande referentiebeelden zijn gebaseerd op onderzoek in aangetaste situaties (Moller Pilot). Een ander aspect dat het verkrijgen van een referentiebeeld bemoeilijkt, is dat de heidegebieden van Nederland een verschillende (ontstaans)geschiedenis hebben: de Drentse hei is heel anders dan de Brabantse hei. Hierdoor is het ook niet mogelijk een diersoort 'gegarandeerd' aan te treffen voor het geval een biotoop (ogenschoonlijk) wel geschikt is. Het voorkomen van de soorten wordt bepaald door de kwaliteit van het habitat, door de verbindingsmogelijkheden met andere habitats, door de historie van het terrein, maar ook door 'toeval'.

Ondanks de complexiteit van het probleem is het zeer belangrijk te komen tot een goed referentiebeeld. Ook Kleukers en Odé stelden dat "het erg nuttig zou zijn om een beschrijving te maken van de verschillende toestanden van heide (verschillende typen, vergrassingsstadia, successiereeksen, overgangssituaties*), met daarin de 'plek'

van de verschillende diersoorten. Misschien zou je dan zelfs een soort regionaliteit in moeten bouwen". Meer autecologische kennis (over de habitatseisen van soorten) zal ons dichterbij dit beeld brengen.

Om meer inzicht te verkrijgen in welke exacte factoren leiden tot de verdwijning van soorten, is het relevant om gebieden in het buitenland te onderzoeken, waar nog bijzondere soorten (massaal) voorkomen. Onderzoek moet zich richten op de relatie tussen het voorkomen van bijzondere soorten en habitatkarakteristieken op huidige plekken, recent verlaten plekken en historische plekken. Dit type onderzoek verschaft inzichten in welke verschillen tussen de gebieden bestaan, waardoor bijzondere soorten zich in het ene gebied wel kunnen handhaven en in het andere niet. Wat zijn hierin de sturende processen? Waar zitten de 'sources' van de soorten: van waaruit kunnen de soorten zich succesvol voortplanten?

Herstelbeheer

Omdat de effecten van verzuring, vermessing en verdroging voorlopig nog zullen voortduren, is het essentieel effectgerichte maatregelen (oftewel noodmaatregelen) te treffen. Zowel het literatuuronderzoek als de interviews met deskundigen maken duidelijk dat er nog erg veel kennislacunes bestaan rond de effecten van (herstel)beheer. Omdat er in een aantal gebieden nog bijzondere soorten aanwezig zijn, heeft het de hoogste prioriteit de verdwijning van deze soorten te voorkomen. Hiertoe is het noodzakelijk experimenteel vast te leggen wat de effecten van kleinschalig beheer zijn. Wat is het effect van maatregelen op fauna, in relatie tot de tijd die na uitvoering van de maatregel verstreken is en in relatie tot de schaal waarop deze maatregelen worden uitgevoerd? Is kleinschalig werken inderdaad zinvol? Alle deskundigen zijn het erover eens dat vóóronderzoek nodig is voordat een maatregel uitgevoerd wordt. Het beheer moet namelijk worden afgestemd op het gegeven of er nog bijzondere soorten in het betreffende gebied (en in het omliggende gebied!) voorkomen of niet. Wat zijn derekolonisatiemogelijkheden voor fauna na de ingreep? Wat is het effect van een relatief intensieve herstelbegrazing, opeenvolgend uitgevoerd in kleine stukjes uitgerasterde hei, op de fauna? Er is nog niet veel bekend over effecten van gefaseerd branden. Het beperkte aantal onderzoeken dat hieraan gedaan is, lijkt uit te wijzen dat branden gunstig is voor een aantal faunagroepen (bijv. sprinkhanen, dagvlinders). Brandbeheer zou als belangrijke nieuwe beheersvorm onderzocht moeten worden.

Identificatie bottlenecks

Eén van de belangrijkste vragen die we tijdens dit onderzoek stelden, was welke bottlenecks er bestaan voor de heidefauna in relatie tot ver-thema's en beheer. Op dit moment zijn we zo ver dat er van een aantal diergroepen (niet alle!) een vermoeden bestaat in welke fase de belangrijkste bottlenecks optreden, maar niet welke aspecten uit die levensfase dan worden aangegrepen (bijv. vogels, libellen). Door dit gebrek aan autecologische kennis blijven de echte knelpunten onbekend. Het is juist deze kennis die onontbeerlijk is om de heidefauna van de ondergang te redden.

Belangrijke vragen ten aanzien van levenscyclusaspecten zijn:

- Wat zijn de specifieke habitatseisen van bijzondere soorten? (alle groepen)
- De eiafzetplaats blijkt vaak cruciaal te zijn. Welke specifieke eisen worden aan de eiafzetplaatsen gesteld? In hoeverre hebben ver-factoren invloed op de aanwezigheid van deze plaatsen? Hoe kan hiermee rekening worden gehouden met het nemen van maatregelen? (herpetofauna, dagvlinders, libellen, sprinkhanen, loopkevers)
- Het (inventarisatie)onderzoek dat gedaan wordt richt zich met name op de adulte fase. Toch worden meestal de grootste problemen verwacht tijdens de ei- of larvale fase. Onderzoek zal zich meer op de jonge fasen van de levenscyclus moeten toespitsen (alle groepen).

Zoals gezegd is het lastig bottlenecks aan te geven omdat er nog weinig wetenschappelijk is vastgesteld. Met de gegevens die er zijn ontstaat er wellicht een scheef beeld ten aanzien van de belangrijkste bottlenecks die spelen voor de heidefauna. Factoren waarvan is bewezen dat ze negatieve effecten veroorzaken, zoals effecten van metalen op de fysiologie van een dier, zijn relatief makkelijk te

onderzoeken (bijv. watermacrofauna). Er zijn echter vaak andere factoren waarvan vermoed wordt dat ze een belangrijkere invloed hebben op het voorkomen van fauna, maar deze zijn veelal niet onderzocht. Vaak gaat het om relaties die moeilijk vast te leggen zijn. Belangrijke vragen ten aanzien van effecten van ver-thema's zijn:

- Wat zijn de effecten van vermossing en veralgining op de ontwikkeling van ongewervelden? (sprinkhanen, dagvlinders, loopkevers)
- Wat zijn de effecten van veranderingen in voedselkwaliteit en voedselaanbod? Gekoppeld hieraan: In hoeverre speelt kalkgebrek een rol voor de heidefauna? (zoogdieren, vogels, dagvlinders, sprinkhanen, libellen)
- In hoeverre speelt de aantasting van variatie in vegetatiestructuren een belangrijke rol? Is het mogelijk om eisen ten aanzien van terreinheterogeniteit te kwantificeren? (alle groepen).

Hieronder volgen specifiek per onderzochte diergroep welke belangrijke kennislacunes en onderzoeksvragen bestaan:

Sprinkhanen

- De relatie tussen het voorkomen van Blauwvleugelsprinkhaan, Wrattenbijter, Kleine wrattenbijter en Zadelssprinkhaan en habitatkarakteristieken op huidige plekken, recent verlaten plekken en historische plekken.
- De bottlenecks voor de Wrattenbijter in relatie tot beheer.
- De abiotische eisen van de Kleine wrattenbijter en de Zadelssprinkhaan t.a.v. de ei-ontwikkeling.
- Het effect van een dieet dat alleen uit grassen bestaat en een dieet dat uit een combinatie van grassen en kruiden bestaat op de ontwikkeling van nimfen. Wat is het effect van grassen met een verschillende voedselkwaliteit op de ontwikkeling van nimfen? In hoeverre hebben veranderingen in 'prooigemeenschappen' door toedoen van ver-factoren of beheer gevolgen voor carnivore sprinkhanen?

Dagvlinders

- De invloed van het grondwater op de buffercapaciteit van de veentjes waar veenbesvlinders voorkomen.
- Het effect van verzuring op het aanbod aan viooltjes voor de Grote en Duinparelmoervlinders op de Veluwe.

Loopkevers

- Bij de loopkevers is bedroevend weinig bekend over de larvale fase van soorten. Slechts voor de helft van de soorten is bekend hoe de larve eruit ziet, en van oeversoorten is dit aandeel nog veel lager. Er is daarom bij de natte heidesoorten ook geen vermoeden van waar de bottlenecks in relatie tot ver-factoren zullen liggen. Onderzoek aan larvale stadia, vooral in natte heidebiotopen, is dus dringend gewenst. Het is bijvoorbeeld van belang te weten waar larven van venoeversoorten overwinteren (onder water, in overjarige vegetatie?). Dit is van belang voor de wijze waarop maatregelen als baggeren en opschonen van de oevers moeten worden uitgevoerd.
- Rekolonisatie na kleinschalig plaggen en met name de effecten op de larvale fase zijn slecht onderzocht.

Libellen

- Er is heel weinig bekend over invloeden die tijdens de eifase kunnen optreden. Zo wordt vermoed dat de ontwikkeling (of daaraan gekoppeld de osmoregulatie) verstoord raakt door toedoen van ver-factoren. Ook is het waarschijnlijk dat de eieren kwetsbaarder zijn geworden voor stressoren. Het is niet duidelijk welk van deze factoren het meest belangrijk is.
- Relatie tussen ver-factoren en veranderingen in concurrentie en predatie in de larvale fase, en effecten op fysiologisch niveau.
- Veranderingen in het voedselaanbod en de kwaliteit hiervan door toedoen van ver-factoren.

Watermacrofauna

- Vermoed wordt dat de aantasting van structuren (verdwijning van mogelijkheden tot jachtactiviteit, eiafzet) waarschijnlijk één van de belangrijkste bedreigingen vormt voor predatoren. Er is echter geen wetenschappelijk onderzoek bekend waarin de relatie tussen vegetatiestructuren en het voorkomen van predatoren is onderzocht.
- Er bestaan sterke aanwijzingen dat voedselkwaliteit de belangrijkste bottleneck voor detrituseters vormt, maar dit is niet zeker. Hier dient onderzoek naar te worden gedaan.
- In relatie tot beheer: er is nog weinig bekend over effecten van bekalken. Ook over andere maatregelen is weinig bekend ten aanzien van effecten op soortspecifieke dispersie-/kolonisatiecapaciteiten.

Vogels

- De effecten van beheersmaatregelen.
- Hebben heidevogels te kampen met kalkgebrek en in hoeverre is dit aan verzuring te wijten?
- Het effect van maaien, plaggen en branden op de ongewervelde fauna als voedsel voor vogels, in relatie tot de tijd die na uitvoering van de maatregel verstreken is en in relatie tot de schaal waarop deze maatregelen worden uitgevoerd. Is kleinschalig werken inderdaad zinvol?
- De relatie tussen uitgevoerde beheersmaatregelen en de ligging van de territoria van vogelsoorten op enkele Drentse heidevelden.
- Worden de speciaal voor Korhoenders aangelegde kapvlaktes op de Sallandse Heuvelrug ook daadwerkelijk door hen gebruikt, en zo ja, wanneer en op welke wijze?

Herpetofauna

- De effecten van herstelmaatregelen (vooral begrazing en plaggen) op de herpetofauna. Enerzijds om de vermeende desastreuze effecten van de wijze waarop het beheer nu vaak wordt uitgevoerd te onderbouwen, anderzijds om te achterhalen of zeer extensieve begrazing of kleinschalig plaggen wel gunstig voor herpetofauna kunnen uitpakken.

Zoogdieren

Er is maar heel weinig bekend over zoogdieren van het heidelandschap. Aanvullend onderzoek moet zich met name richten op soorten die een belangrijke functionele rol vervullen, zoals Konijnen en grote herbivoren. Prioritaire vragen zijn:

- Welke vegetaties worden door Konijnen (en andere herbivoren) in welke periode van het jaar begraasd en wat is het effect van hun aanwezigheid en gedrag op de vegetatiesuccessie, het aanbod van open zand, de aanwezigheid van microreliëf en het voorkomen van thermofiele ongewervelden in het terrein?
- Wat is de invloed van vermesting, verzuring en verdroging op het voorkomen van Konijnen in het Nederlandse heidelandschap?
- Hoe afhankelijk zijn Konijnen en andere herbivoren van heideplanten als voedselbron? In welke periode van het jaar worden heideplanten gegeten? Hoe verandert de voedselkwaliteit in de loop van het jaar en als gevolg van verfactoren?
- In hoeverre spelen kalkgebrek en accumulatie van zware metalen voor zoogdieren die in het heidelandschap voorkomen?
- Wat is het belang van korstmosvegetaties voor de mineralenvoorziening van herbivoren?
- Welke soorten muizen komen in wat voor dichtheden voor in het heidelandschap, en wat is hun exacte habitatvoorkeur? Wat is de afhankelijkheid van opgaande vegetaties en overgangen naar bos? Komt de Waterspitsmuis ook langs vennen voor?

8 Vervolgtraject

Met dit project is een belangrijke stap gemaakt in het identificeren van de bottlenecks die de heidefauna ondervindt als gevolg van vermesting, verzuring en verdroging. Bovendien is inzicht verkregen in de wijze waarop herstelmaatregelen deze bottlenecks kunnen opheffen, of juist nieuwe problemen opwerpen. Een noodzakelijke vervolgstap is om enerzijds invulling te geven aan de belangrijkste van de gesignaleerde kennislacunes (hoofdstuk 7) en anderzijds de meningen van deskundigen op een aantal cruciale onderdelen te onderbouwen met resultaten van nieuw uit te voeren onderzoek. In dit hoofdstuk wordt hiervoor een voorstel gegeven, middels het uitwerken van een aantal thema's.

8.1 Thema 1: Effectiviteit herstelmaatregelen

8.1.1 Probleem- en doelstelling

Herstelmaatregelen zouden er mede op gericht moeten zijn de problemen van de heidefauna op te heffen of te verzachten. In de huidige praktijk blijken maatregelen echter vaak nieuwe knelpunten op te werpen voor de fauna. Veel faunadeskundigen geven aan dat juist een verkeerd uitgevoerd beheer een belangrijke oorzaak is van de achteruitgang van veel karakteristieke diersoorten van de heide, belangrijker soms dan de effecten van verzuring, verdroging en vermesting. In eerste instantie is dit te wijten aan het feit dat bij de uitvoering alleen met de abiotiek en vegetatie rekening wordt gehouden. Het is niet zozeer dat de maatregelen als zodanig ongeschikt zijn, maar het is vaak de wijze, schaal en intensiteit waarmee ze worden uitgevoerd die voor dieren negatieve gevolgen hebben. In de tweede plaats is ook de locatiekeuze en de timing van uitvoering van belang. In het kader van dit project is een richtlijnenprogramma opgesteld om zo goed mogelijk met de eisen van karakteristieke heidedieren rekening te houden (hoofdstuk 6). Dit thema richt zich op het onderbouwen van de vermeende negatieve effecten van het huidige grootschalige en intensieve beheer op de fauna enerzijds, en het aantonen van de effectiviteit van kleinschalig en extensief beheer volgens de richtlijnen uit hoofdstuk 6 anderzijds (zowel ten aanzien van karakteristieke heidefauna als bestrijding ver-factoren).

8.1.2 Vraagstelling

Wat is het effect van herstelmaatregelen op de heidefauna, in relatie tot de schaal waarop en intensiteit waarmee deze worden uitgevoerd en in relatie tot de tijd die na uitvoering van de maatregel verstreken is?

8.1.3 Aanpak

Uitwerking van dit thema vindt plaats middels twee sporen: retrospectief onderzoek en beheersexperimenten.

Spoor A: retrospectief onderzoek

Hoewel er bij de terreinbeherende instanties geen centrale registratie is van in welke terreinen welke maatregelen wanneer en hoe zijn uitgevoerd, zijn er een aantal lokale beheerders die deze informatie wel zorgvuldig hebben vastgelegd. Binnen dit project was geen tijd aanwezig om deze kennis te ontsluiten. Het kan echter zeker zinvol zijn dit alsnog te doen, op voorwaarde dat de beheersgeschiedenis ook te koppelen is aan

de resultaten van fauna-inventarisaties. In onder andere de Strabrechtse Heide, Berkenheuvel en De Hoge Veluwe lijken goed potenties voor dit soort onderzoek aanwezig te zijn.

Soms hebben ook fauna-karteerders de beheershistorie van hun gebied goed vastgelegd. In samenwerking met de PGO's kunnen dergelijke waarnemers opgespoord en benaderd worden. Een voorbeeld hiervan zijn enkele Drentse heidevelden, waar plaats en tijdstip van diverse herstelmaatregelen gecorreleerd kunnen worden met de resultaten van meerjarige broedvogelkarteringen (ligging territoria en aantallen). Voorts kunnen naar verwachting voor een groter aantal gebieden de trends voor en na instellen van begrazing vergeleken worden.

Vraag: Wat heeft het beheer in gebieden waarvan de beheersgeschiedenis gedetailleerd is gedocumenteerd opgeleverd voor karakteristieke dieren van het heidelandschap?

Per direct kan begonnen worden met het benaderen van een selectie van lokale terreinbeheerders. Samen met deze beheerders wordt de beheersgeschiedenis van hun terreinen zo gedetailleerd mogelijk in kaart gebracht. Hierbij moet nadrukkelijk ook aandacht besteed worden aan de kwantitatieve uitvoeringsaspecten van de genomen maatregelen (jaar van uitvoering, aantal grazers, omvang plagstroken, exacte locatie etc.). Daarnaast worden zoveel mogelijk gegevens van herhaalde fauna-inventarisaties op een rij gezet, alsmede de resultaten van vegetatie-karteringen (bij voorkeur aan de hand van luchtfoto's). Middels beschrijvende of correlatieve analyse kan vervolgens in beeld worden gebracht hoe een bepaalde beheershistorie heeft geleid tot welke veranderingen in vegetatie en heidefauna. Zowel de effecten van grootschalig als van kleinschalig beheer dienen in beeld te worden gebracht. Indien er wel fauna-gegevens uit het verleden aanwezig zijn, maar recente informatie ontbreekt, dan kan besloten worden om in de toekomst de fauna vast te leggen volgens de richtlijnen van het Standaard Meetprotocol Fauna (Bosman *et al.* 1999 en hoofdstuk 6). In dat geval dient aangesloten te worden bij de uitwerking van spoor B. Per direct kan tevens begonnen worden met het benaderen van fauna-karteerders en het analyseren van bestaande tijdreeksen in relatie tot maatregelen zoals aanwezig bij de PGO's.

Spoor B: beheersexperimenten

De resultaten van spoor A komen relatief snel beschikbaar, maar blijven sterk correlatief van aard. Het is daarom noodzakelijk om met behulp van beheersexperimenten een beter grip op de relatie tussen maatregelen en heidefauna te krijgen.

Vraag: Is het uitvoeren van herstelmaatregelen volgens de richtlijnen uit hoofdstuk 6 inderdaad effectiever voor de karakteristieke heidefauna dan de huidige beheerspraktijk?

Het is enorm complex en in de praktijk ondoenlijk om voor elke (combinatie van) maatregel(en) de optimale wijze van uitvoeren op een wetenschappelijk verantwoorde wijze te onderbouwen. Denk immers aan het grote aantal uitvoeringsaspecten waarmee we te maken hebben en het soortenspectrum waarop we ons willen richten. Bovendien moet rekening gehouden worden met een grote variatie aan terreineigenschappen en uitgangssituaties. Het is daarom noodzakelijk om voor een meer pragmatische benadering te kiezen.

In eerste instantie dient vervolgonderzoek zich te richten op die maatregelen die voor fauna naar verwachting het meest kansrijk zijn. Dit zijn volgens deze studie:

- Kleinschalig plaggen (maar wel op veel plekken in het terrein);
- Zeer extensieve (winter)begrazing (van grote oppervlakten);
- Kortstondige intensieve begrazing (opeenvolgend in kleine uitgerasterde delen van het terrein);
- Gedeeltelijk opschonen van zwakgebufferde wateren en hun oevers.

En eventueel ook:

- Geleidelijk opstuwen van grondwater;
- Kleinschalig branden.

Begonnen zou kunnen worden met de maatregel plaggen, evt. in combinatie met begrazing (of branden).

De variatie in uitvoeringsaspecten dient beperkt te blijven tot drie varianten:

- 1) Een 'intensieve' variant, die inzicht geeft in de negatieve effecten van de wijze waarop de maatregel nu vaak wordt uitgevoerd (bv. begrazing met hoge dichtheden, integraal opschonen, grootschalig plaggen). Dit zal in de praktijk over het algemeen gewoon het continueren van het huidige beheer in een deel van het terrein betekenen.
- 2) De tweede variant betreft de wijze waarop we denken dat het voor de meeste fauna het gunstigst zal uitpakken (zowel qua oppervlakte, dichtheid, tijdstip, fasering, etc.), dus uitvoering volgens de richtlijnen uit hoofdstuk 6. Deze variant zal in een ander deel van het terrein moeten worden uitgevoerd, met een sterk vergelijkbare Ausgangssituatie (een eventuele andere beheersgeschiedenis zal zo goed mogelijk beschreven moeten worden). Lichte bijsturing gedurende het experiment moet, in samenspraak met de beheerder, mogelijk zijn ('*adaptive management*').
- 3) De derde variant betreft 'niets doen'.

De hierboven beschreven werkwijze dient in minimaal twee of drie terreinen te worden uitgevoerd. Hiervoor dienen grote heideterreinen aangewezen te worden die faunistisch nog relatief rijk zijn. Bij voorkeur ook de terreinen uit spoor A. De Ausgangssituatie dient gedurende minimaal 1 jaar te worden vastgelegd, en de effecten van de maatregelen gedurende 10-15 jaar te worden gevolgd. Hiermee is een goede steekproefopzet volgens BACI-normen gewaarborgd (Before After Control Impact).

Abiotiek, vegetatie en fauna (en liefst ook terreinheterogeniteit, zie onder thema 2) dienen in elk terrein gemonitord te worden volgens de richtlijnen van Bosman *et al.* (1999) en hoofdstuk 6. Op deze wijze worden de gunstige effecten van kleinschalig beheer op zowel vegetatie als fauna weliswaar niet wetenschappelijk hard, maar wel erg aannemelijk gemaakt. De beheersexperimenten moeten dan ook meer gezien worden als '*demonstratieprojecten*', die navolging in andere terreinen stimuleren.

8.2 Thema 2: Patroon-onderzoek aan de habitateisen van karakteristieke heidedieren

8.2.1 Probleem- en doelstelling

Dit project heeft uitgewezen dat voor de meeste karakteristieke heidedieren niet meer dan globale ideeën bestaan over de oorzaken van achteruitgang. Dit hangt samen met het feit dat over de autecologie van deze dieren nog maar zeer weinig bekend is, met name met betrekking tot de levensfasen waarin de grootste problemen ten aanzien van verzuring, vermesting en verdroging verwacht worden (ei- en larvale fase). We weten vaak ook niet wat de exacte plaats is van karakteristieke dieren in het heidelandchap en door welke habitatkarakteristieken deze plaatsen gekenmerkt worden. Dit thema richt zich op het kwantificeren van de habitateisen van enkele karakteristieke heidedieren. Deze informatie is nodig om herstelmaatregelen te kunnen optimaliseren.

8.2.2 Vraagstelling

Wat zijn de habitatkarakteristieken van enkele typische heidedieren in kwantitatieve termen en hoe veranderen deze van intacte naar aangetaste situaties?

8.2.3 Aanpak

Dit type 'top-down-onderzoek' dient zich om pragmatische redenen te richten op de processen waarvan verwacht wordt dat die op het moment de belangrijkste bottlenecks voor dieren opleveren en die met het huidige pakket van herstelmaatregelen (gedeeltelijk) zijn op te heffen. Volgens de resultaten van dit project vormen afname van het watervolume en –oppervlak en toename van de frequentie van droogvallen als gevolg van verdroging in natte habitats waarschijnlijk de belangrijkste problemen voor dieren. In vennen en zwakgebufferde wateren vormen vereenvoudiging van de vegetatiestructuur en de ophoping van slib belangrijke aanvullende problemen. In droge heide en stuifzand is de afname van de oppervlakte kaal zand waarschijnlijk de belangrijkste bottleneck. De afname van de verticale en horizontale variatie in vegetatiestructuur, de afname van kleinschalige mozaïekpatronen, goed ontwikkelde zoomvegetaties en geleidelijke overgangen naar andere landschappen (*terreinheterogeniteit*) en het verdwijnen van karakteristieke planten van schrale zwakgebufferde bodems zijn in alle heide-ecotopen belangrijke problemen.

Het onderzoek dient zich voorts te richten op een selectie van karakteristieke diersoorten die het meest door bovengenoemde processen beïnvloed worden. In de selectie dienen alle heidebiotopen en schaal- en tofische niveaus vertegenwoordigd te zijn. Hiervoor biedt deze studie voldoende aanknopingspunten (bv. Speerwaterjuffer, Kleine Wrattenbijter, bladsprietkevers, Grote Parelmoervlinder, Tapuit, Konijn).

Onderzoek moet zich richten op de relatie tussen het voorkomen van karakteristieke soorten (meest kwetsbare stadium in de levenscyclus) en habitatkarakteristieken (abiotiek, vegetatie, fauna) op huidige plekken, recent verlaten plekken en historische plekken. Dit type *vergelijkend onderzoek* verschaft inzichten in welke verschillen tussen de gebieden bestaan, waardoor karakteristieke soorten zich in het ene gebied wel kunnen handhaven en in het andere niet. Wat zijn hierin de sturende processen? Om meer inzicht te verkrijgen in de habitateisen van karakteristieke soorten en welke exacte factoren leiden tot de verdwijning van deze soorten, is het ook relevant om ook *referentiegebieden* in het buitenland te onderzoeken, waar deze soorten nog (massaal) voorkomen (bv. Denemarken, Duitsland).

Een belangrijke vraag die beantwoord moet worden alvorens aan te kunnen tonen dat aantasting van horizontale en verticale vegetatiestructuren een belangrijke rol speelt voor fauna die op meso- en macroniveau van het landschap gebruik maakt, is hoe *terreinheterogeniteit* beschreven moet worden en hoe de eisen van dieren ten aanzien van deze terreinheterogeniteit gekwantificeerd moet worden.

8.3 Thema 3: Proces-onderzoek aan de bottle-necks van karakteristieke heidedieren

8.3.1 Probleem- en doelstelling

Dit thema sluit nauw aan op thema 2, maar is meer gericht op het in beeld brengen van de exacte werkingsmechanismen van een aantal belangrijke bottle-necks van karakteristieke heidedieren. Het gaat om knelpunten die weliswaar door fauna-deskundigen als belangrijk gekwalificeerd worden, maar die onder thema 2 nog niet aan bod zijn gekomen.

Door een nivellering van het microklimaat onder invloed van aantastende factoren, warmt de bodem waarschijnlijk minder snel op, waardoor de ontwikkeling van eieren en larven van xerothermofiele dieren langer duurt. De dieren worden dan niet meer op tijd volwassen.

Door vermessing kunnen veranderingen in de voedselkwaliteit van detritus en planten optreden, waardoor resp. aquatische detritivoren en terrestrische herbivoren in de problemen komen, bijvoorbeeld omdat de synchronisatie tussen plant en dier verdwijnt.

Onderzoek naar de precieze aard en effecten van deze processen, en vooral naar de mogelijke oplossingsrichtingen (de huidige maatregelen zijn hier deels niet voor geschikt), wordt in dit afzonderlijke thema uitgewerkt omdat er laboratoriumexperimenten voor nodig zijn ('bottom-up-onderzoek').

8.3.2 Vraagstelling

- Treden als gevolg van veralgining, vermossing en vergrassing veranderingen op in het microklimaat en hoe uit zich dat in de ontwikkeling van eieren en larven van xerothermofiele heidedieren?
- Treden als gevolg van vermesting, verdroging en verzuring veranderingen op in de voedselkwaliteit van detritus van zwakgebufferde wateren en hoe uit zich dit in de levenscyclus van karakteristieke detritivoren?
- Treden als gevolg van vermesting, verdroging en verzuring veranderingen op in de voedselkwaliteit van planten en hoe uit zich dit in de ontwikkeling van larven van gespecialiseerde herbivoren?

8.3.3 Aanpak

Onder laboratoriumcondities dienen intacte situaties en verschillende niveaus van aangetaste situaties nagebootst te worden. Voor het beantwoorden van het eerste deel van de eerste vraag kunnen ook veldmetingen verricht worden. Met kweekproeven kan de reactie van planten en dieren op de verschillende niveaus van aantasting gemeten worden.

Referenties

- Albers PH, Camardese MB (1993) Effects of acidification on metal accumulation by aquatic plants and invertebrates: 1. Constructed wetlands. 2. Wetlands, ponds and small lakes. *Environmental Toxicology and Chemistry* 12(6): 959-976.
- Appelberg M, Degerman E, Norrgren L (1992) Effects of acidification and liming on fish in Sweden: A review. *Finnish Fisheries Research* 13: 77-91.
- Appelqvist T, Gimdal R, Finsberg M, Bengtson O (1998) The alcon blue (*Maculinea alcon*) in the region of Västergötland - Habitat selection and aspects on conservation. *Entomologisk Tidskrift* 119 (3-4): 121-130.
- Arts GHP (1999) Aquatisch supplement watertype: vennen. Naar een referentietypologie voor vennen in Nederland. Wageningen, Alterra, IKC-Natuurbeheer, 31 pp..
- Assmann T, Janssen J (1999) The effects of habitat changes on the endangered ground beetle *Carabus nitens* (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Insect Conservation* 3 (2): 107-116.
- Aukema B (1995) Flying for life. Wing dimorphism in closely related species of the genus *Calathus* (Coleoptera: Carabidae). Proefschrift, Wageningen, 168 pp.
- Baines D, Wilson IA, Beeley G (1996) Timing of breeding in black grouse *Tetrao tetrix* and capercaillie *Tetrao urogallus* and distribution of insect food for the chicks. *Ibis* 138 (2): 181-187.
- Bak A, Oorthuysen W, Meijer M (1998) The effects of ecological management of road verges on butterflies and vegetation along motorway A58 in the Province of Zeeland. *Levende Natuur* (7): 261-267.
- Baretta AB (1999) The global and the Dutch perspective on declining amphibian populations. Utrecht, Utrecht University, 22 pp..
- Bastian A, Bastian HV, Sternberg HE (1994) Is the food supply a deciding factor for the territory choice of Whinchats *Saxicola rubetra*? *Vogelwelt* 115(3): 103-114.
- Batzer DP, Resh VH (1992) Macroinvertebrates of a California seasonal wetland and responses to experimental habitat manipulation. *Wetlands* 12(1): 1- 7.
- Beintema A (1997) European Black Terns (*Chlidonias niger*) in trouble: Examples of dietary problems. *Colonial Waterbirds* 20 (3): 558-565.
- Bellemakers M, Maessen M, Cals M, Roelofs J (1993) Effectgerichte maatregelen tegen verzuringen eutrofiering van oppervlaktewateren. Eindrapport monitoringsprogramma eerste fase. Water-, bodem- en vegetatiegegevens. Vakgroep Oecologie, KUN, Nijmegen.
- Bellemakers MJS, Van Dam H (1992) Improvement of breeding success of the moor frog (*Rana arvalis*) by liming of acid moorland pools and the consequences of liming for water chemistry and diatoms. *Environmental Pollution* 78(1-3): 165-171.
- Bendell BE, McNicol DK (1995) The diet of insectivorous ducklings and the acidification of small Ontario lakes. *Canadian Journal of Zoology* 73 (11): 2044-2051.
- Bengtsson G, Rundgren S (1992) Seasonal variation of lead uptake in the earthworm *Lumbricus terrestris* and the influence of soil liming and acidification. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 23(2): 198-205.
- Biermann R, Daniels FJA (1997) Changes in a lichen-rich dry sand grassland vegetation with special reference to lichen synusia and *Campylopus introflexus*. *Phytocoenologia* 27 (2): 257-273.
- Bink FA (1992) Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. Schuyt & Co, Haarlem, 511 pp..
- Bink FA (1995) Relaties tussen dagvlinders en milieutypen op de heide. Basisrapport heide 6. IBN-rapport 187, Wageningen, 36 pp.

- Bink FA, Beintema AJ, Esselink H, Graveland J, Siepel H, Stumpel AHP (1998) Fauna-aspecten van effectgerichte maatregelen. Preadvies fauna. IBN-rapport 431, Wageningen, 191 pp..
- Bink FA, Siepel H (1996) Nitrogen and phosphorus in *Molinia caerulea* (Gramineae) and its impact on the larval development in the butterfly-species *Lasiommata megera* (Lepidoptera: Satyridae). *Entomol. Gener.* 20: 271-280.
- Bobbink R, Hornung M, Roelofs JGM (1998), The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology* 86: 717-738.
- Boer P (1999) Mierenleeuwarven (Neuroptera: Myrmeleontidae) in de kalkarme en kalkrijke Noord-Hollandse Duinen. *Entomologische Berichten* 59:45-52.
- Bokdam J, Wallis de Vries MF (1992) Forage quality as a limiting factor for cattle grazing in isolated Dutch nature reserves. *Cons. Biol.* 6: 399-407.
- Bosman W, Van Turnhout C, Esselink H (1999) Effecten van herstelmaatregelen op diersoorten: "Eerste versie van Standaard Meetprotocol Fauna (SMPF) en Richtlijnenprogramma Uitvoering Herstelmaatregelen Fauna (RUHF)". Rapport Stichting Bargerveen, Nijmegen, 81 pp..
- Brouwer E, Bobbink R, Roelofs JGM, Verheggen GM (1996) Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiëring van oppervlaktewateren. Eindrapport monitoring tweede fase, KUN, Faculteit Natuurwetenschappen, Nijmegen, 206 pp.
- Brunsting AMH, Heil GW (1985) The role of nutrients in the interactions between a herbivorous beetle and some competing plant species in heathlands. *Oikos* 44: 23-26.
- Buchwald R, Schmidt B (1990) The keeled skimmer (*Orthetrum coerulescens*, Odonata) in southern Baden: Special studies of ecological requirements, population dynamics and endangerment. *Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz E V Freiburg im Breisgau* 15(1): 109-144.
- Buckton ST, Ormerod SJ (1997) Effects of liming on the coleoptera, hemiptera, araneae and opiliones of catchment wetlands in Wales. *Biological Conservation* 79 (1): 43-57.
- Bukaveckas P, Shaw W (1998) Phytoplankton responses to nutrient and grazer manipulations among northeastern lakes of varying pH. *Canadian-Journal of Fisheries and Aquatic-Sciences.* 55 (4): 958-966.
- Burgess ND, Evans CE, Sorensen J (1990) The management of lowland heath for nightjars at Minsmere, Suffolk, Great Britain (UK). *Journal of Environmental Management* 31(4): 351-360.
- Burgess ND, Evans CE, Sorensen J (1989) Management case study : the management of heathland for nightjars at Minsmere, Suffolk. Sandy, Royal Society for the Protection of Birds, 28 p..
- Burny J. 1999. Bijdrage tot de historische ecologie van de Limburgse Kempen (1910-1950). Tweehonderd gesprekken samengevat. *Natuurhistorisch Genootschap, reeks XLII aflevering* 1.
- Camargo JA, Ward JV (1992) Differential sensitivity of *Dugesia dorotocephala* and *Cheumatopsyche pettiti* to water acidification: Ecological implication for predator prey interactions. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 23(1): 59-63.
- Cannon WN Jr (1993) Gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) consumption and utilization of northern red oak and white oak foliage exposed to simulated acid rain and ozone. *Environmental Entomology* 22(3): 669-673.
- Capdevielle MC, Hart LE, Goff J, Scanes CG (1998) Aluminum and acid effects of calcium and phosphorus metabolism in young growing chickens (*Gallus gallus domesticus*) and mallard ducks (*Anas platyrhynchos*). *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 35 (1): 82-88.
- Carcamo HA, Parkinson D, Bargshoon D (1998) Distribution of earthworms along a sharp acidification gradient. *Pedobiologia* 42 (1): 88-95.
- Chambers BQ, Samways MJ (1998) Grasshopper response to a 40 year experimental burning and mowing regime, with recommendations for invertebrate conservation management. *Biodiversity and Conservation* 7 (8): 985-1012.

- Clark BR, Faeth SH (1998) The evolution of egg clustering in butterflies: A test of the egg desiccation hypothesis. *Evolutionary Ecology* 12 (5): 543-552.
- Clayton JL, Menendez R (1996) Macroinvertebrate responses to mitigative liming of Dogway Fork, West Virginia. *Restoration Ecology* 4 (3): 234-246*.
- De Boer D (1978) Invloed van maaien en branden op de mierenfauna van de Dwingelose Heide (Drenthe). Studentenverslag RIN, Arnhem.
- De Goede RGM, Dekker HH (1993) Effects of liming and fertilization on nematode communities in coniferous forest soils. *Pedobiologia* 37(4): 193-209.
- De Graaf MCC, Verbeek PJM, Cals MJR, Roelofs JGM (1994) Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiëring van matig mineraalrijke heide en schraallanden. Eindrapport monitoringsprogramma eerste fase, Vakgroep Oecologie, Werkgroep Milieubiologie KUN, Nijmegen, 248 pp..
- De Jong R (1995) Het Heideblauwtje. *Vlinders* 10: 10-15.
- De Molenaar JG (1995) Functioneren en beheren van heide. Basisrapport heide 4. IBN-DLO, Wageningen, 44 p..
- De Molenaar JG, Bink FA (1994) Een visie op het functioneren van de heide als systeem, met nadruk op de droge heide. In: Een nieuwe kijk op hei : verslag van de heideworkshop gehouden op 25 mei 1993 te Wageningen. Beijer HM, Moen P, Wijkhoven ALJ (Eds.) IBN-rapport 073, p. 41-56.
- De Smidt JT, Brunsting AMH (1990) Tegengaan van vergrassing bij heidekeverplaag. *De Levende Natuur*, p.60-62.
- De Szalay A, Resh V (1997) Responses of wetland invertebrates and plants important in waterfowl diets to burning and mowing of emergent vegetation. *Wetlands* 17 (1): 149-156*.
- De Vries HH (1996) Viability of ground beetle populations in fragmented heathlands. Biological Station Wijster, Wageningen Agricultural University, p. 9-133.
- Declerck K (1989) De effecten van waterpeil- en maaibeheer op de spinnenfauna van rietlanden. In: Insektenfauna en natuurbeheer. Ellis WN (Ed.), K.N.N.V., Utrecht, p 7-13.
- Dennis P, Young MR, Howard CL, Gordon IJ (1997) The response of epigeal beetles (Col.: Carabidae, Staphylinidae) to varied grazing regimes on upland *Nardus stricta* grasslands. *Journal of Applied Ecology* 34: 433-443.
- Denton JS, Beebe TJ (1997) Effects of predator interactions, prey palatability and habitat structure on survival of natterjack toad *Bufo calamita* larvae in replicated semi-natural ponds. *Ecography* 20 (2): 166-174.
- Denton JS, Hitchings SP, Beebe TJ, Gent A (1997) A recovery program for the natterjack toad (*Bufo calamita*) in Britain. *Conservation Biology* 11 (6): 1329-1338.
- Desender K, Turin H (1989) Loss of Habitats and Changes in the Composition of the Ground and Tiger Beetle Fauna in four West European Countries since 1950 (Coleoptera: Carabidae, Cicindelidae). *Biological Conservation* 48: 277-294.
- Desgranges JL, Gagnon C (1994) Duckling response to changes in the trophic web of acidified lakes. *Hydrobiologia* 279/280: 207-221.
- Diemont WH (1996) Survival of Dutch heathlands. IBN Scientific Contributions 1, Wageningen, 78 pp..
- Dmowska E (1995) Influence of simulated acid rain on communities of soil nematodes. *Acta Zoologica Fennica* 196: 321-323.
- Doka S, Mallory ML, McNicol DK, Minns CK (1997) Species richness and species occurrence of five taxonomic groups in relation to pH and other lake characteristics in southeastern Canada. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 2179(I-V): 1-57.
- Dolman PM, Sutherland WJ (1992) The ecological changes of Breckland grass heaths and the consequences of management. *Journal of Applied Ecology* 29(2): 402-413.
- Dorenbosch M (1997) Verspreiding en toekomst van de zandhagedis in Limburg. *Natuurhistorisch Maandblad* 86: 262-268.
- Dorland E, Bobbink R, Brouwer E, Peters CJH, Van de Ven PJM, Vergeer P, Verheggen GM, Roelofs JGM (2000) Herintroductie en bekalking van het inzijsgebied. Aanvulling bij effectgerichte maatregelen tegen eutrofiëring en verzuring in heischrale milieus. Leerstoelgroep Landschapsecologie/Universiteit Utrecht en

- Afdeling Aquatische Oecologie en Milieubiologie/Katholieke Universiteit Nijmegen, 118 pp..
- Dunwiddie PW (1991) Comparisons of aboveground arthropods in burned, mowed and untreated sites in sandplain grasslands on Nantucket Island (Massachusetts, USA). *American Midland Naturalist* 125(2): 206-212.
- Eeken RLJ (1985) Effecten van verzurende depositie op de bodemkwaliteit en de bodemfauna van aquatische oecosystemen. Laboratorium voor Aquatische Oecologie, KUN, Nijmegen, 89 pp..
- Eriksson MOG (1991) Foersurningspaaverkan paa faagel- och daeggdjursbestand = Effects of acidification on bird and mammal populations. Solna, Statens Naturvaardsverk, 76 pp..
- Eriksson MOG (1994) Susceptibility to freshwater acidification by two species of loon: Red-throated loon (*Gavia stellata*) and arctic loon (*Gavia arctica*) in southwest Sweden. *Hydrobiologia* 279/280: 439-444.
- Ernsting G, Huyer FA (1984) A laboratory study on temperature relations of egg production and development in two related species of carabid beetle. *Oecologia* 62: 361-367.
- Esselink H, Geertsma M, Kuper J (1994) Red-backed Shrike: an indicator for integrity of ecosystems? *Journal fur Ornithologie* 135: 290-290.
- Esselink H, Nijssen M, Van Duinen GJ, Jansen J, Geertsma M, Kuper J, Bravenboer A (1998) Verkennende studie naar gevolgen van vermesting, verzuring, verdroging en effectgerichte maatregelen op fauna, vegetatie en abiotiek in duinen op Ameland en Terschelling. De 'voorlopige' teloorgang van de Grauwe Klauwier als graadmeter voor insectenrijkdom in de duinen? (Concept). Stichting Bargerveen, Nijmegen, 357 pp..
- Feber RE, Smith H, MacDonald DW (1996) The effects on butterfly abundance of the management of uncropped edges of arable fields. *Journal of Applied Ecology* 33 (5): 1191-1205.
- Fioramonti E, Semlitsch RD, Reyer HU, Fent K (1997) Effects of triphenyltin and pH on the growth and development of *Rana lessonae* and *Rana esculenta* tadpoles. *Environmental Toxicology and Chemistry* 16 (9): 1940-1947.
- Fisher JM, Frost TM (1997) Indirect effects of lake acidification on Chaoborus population dynamics: The role of food limitation and predation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54 (3): 637-646.
- Fjellheim A, Raddum GG (1992) Recovery of acid-sensitive species of Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera in River Audna after liming. *Environmental Pollution* 78: 173-178.
- France RL (1993) Influence of lake pH on the distribution, abundance and health of crayfish in Canadian Shield lakes. *Hydrobiologia* 271(2): 65-70.
- Freda J, Sadinski WJ, Dunson WA (1991) Long term monitoring of amphibian populations with respect to the effects of acidic deposition. *Water Air and Soil Pollution* 55(3-4): 445-462.
- Fryer G (1980) Acidity and species diversity in freshwater crustacean faunas. *Freshwater Biology* 10: 41-45.
- Gardenfors U (1992) Effects of artificial liming on land snail populations. *Journal of Applied Ecology* 29(1): 50-54.
- Gardner SM (1991) Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) communities on upland heath and their association with heathland flora. *Journal of Biogeography* 18: 281-289.
- Gardner SM, Hartley SE, Davies A, Palmer SCF (1997) Carabid communities on heather moorlands in Northeast Scotland: The consequences of grazing pressure for community diversity. *Biological Conservation* 81: 275-286.
- Gatter W (1996) Is the ban on controlled burning a reason for the decrease in song birds? *Ornithologischer Anzeiger* 35 (2-3): 163-171.
- Geijskes DC, Van Tol J (1983) De libellen van Nederland (Odonata). K.N.N.V., Hoogwoud (N.H.), 368 pp..
- Gerhardt A (1994) Short term toxicity of iron (Fe) and lead (Pb) to the mayfly *Leptophlebia marginata* (L.) (Insecta) in relation to freshwater acidification. *Hydrobiologia* 284(2): 157-168.

- Gerloff C, Ingrisch S (1994) The effect of restoration of open heathland habitat from shrubland on the (Orthoptera) fauna in northern Switzerland (Randen near Schaffhausen). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 67 (3-4): 437-452.
- Gimingham CH (1985) Age-related interactions between *Calluna vulgaris* and phytophagous insects. *Oikos* 44: 12-16.
- Gimingham CH (1992) The lowland heathland management handbook. Report no. 8, Peterborough PE1 1UA, English Nature, 201 pp..
- Gimingham CH (1994) Lowland heaths of West Europe: Management for conservation. *Phytocoenologia* 24: 615-626.
- Glandt D, Bischoff W (1988) Biologie und Schutz der Zauneidechse (*Lacerta agilis*). Mertensiella, Supplement zu Salamandra. Deutschen Gesellschaft für Herpetologie und Terrarienkunde, Bonn, 257 pp..
- Gonzalez MJ, Frost TM (1994) Comparisons of laboratory bioassays and a whole-lake experiment: Rotifer responses to experimental acidification. *Ecological Applications* 4(1): 69-80.
- Graveland J (1996) The decline of an aquatic songbird: The Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in the Netherlands. *Limosa* 69 (3): 85-96.
- Graveland J (1993) Verzuring, kalkgebrek en problemen bij de eischalvorming bij vogels in Nederlandse bossen. Rapport Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek.
- Graveland J (1998) Effects of acid rain on birds populations. *Environ.Rev.* 6: 41-54.
- Graveland J, Van Der Wal R (1996) Decline in snail abundance due to soil acidification causes eggshell defects in forest passerines. *Oecologia-Berlin* 105 (3): 351-360.
- Grayson FWL, Hassall M (1985) Effects of rabbit grazing on population variables of *Chorthippus brunneus* (Orthoptera). *Oikos* 44: 27-34.
- Green RE, Griffiths GH (1994) Use of preferred nesting habitat by stone curlews *Burhinus oedipnemos* in relation to vegetation structure. *Journal of Zoology* (London) 233(3): 457-471.
- Green RE, Tyler GA, Stowe TJ, Newton AV (1997) A simulation model of the effect of mowing of agricultural grassland on the breeding success of the corncrake (*Crex crex*). *Journal of Zoology* London 243 (1): 81-115.
- Griffiths RA, De Wijer P (1994) Differential effects of pH and temperature on embryonic development in the British newts (*Triturus*). *Journal of Zoology* London 234 (4): 613-622.
- Grundel R, Pavlovic NB, Sulzman CL (1998) The effect of canopy cover and seasonal change on host plant quality for the endangered Karner blue butterfly (*Lycaeides melissa samuelis*). *Oecologia* 114: 243-250.
- Hafner A, Zimmermann P (1996) Die Heuschrecken ausgewählter Wacholderheiden im Landkreis Calw. Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 88: 365-450.
- Hagström T (1980). Reproductive strategy and success of amphibians in waters acidified by atmospheric pollution. *Proc. Euro. Herp. Symp. Oxford* 1980.
- Haidacher S, Fachbach G (1991) Experimental acid tolerance analyses of the embryos and larvae of European amphibians. *Salamandra* 27(1-2): 108-118.
- Hargeby A, Stalhandske P, Svensson M, Kullberg A, Petersen RC Jr (1994) Abundance, size distribution, and predation efficiency of damselfly larvae (Zygoptera) in the HUMEX Lake Skjervatjern 1989-1992. *Environment International* 20(3): 343-348.
- Hartley SE, Gardner SM (1995) The response of *Philaenus spumarius* (Homoptera: Cercopidae) to fertilizing and shading its moorland host-plant (*Calluna vulgaris*). *Ecological Entomology* 20: 396-399.
- Havas M (1981) Physiological response of aquatic animals to low pH. In: Singer (ed.) Effects of acidic precipitation on benthos. *Proc. Symp. Colgate University, Hamilton, NY, August 8 -9, 1980. North American Benthological Society*, pp. 49-65.
- Havens KE (1992a) Acidification effects on the algal zooplankton interface. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49(12): 2507-2514.
- Havens KE (1992b) Acid and aluminum effects on sodium homeostasis and survival of acid sensitive and acid tolerant Cladocera. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49(11): 2392-2398.

- Havens KE, Hanazato T (1993) Zooplankton community responses to chemical stressors: A comparison of results from acidification and pesticide contamination research. *Environmental Pollution* 82(3): 277-288.
- Haysom KA, Coulson JC (1998) The Lepidoptera fauna associated with *Calluna vulgaris*: effects of plant architecture on abundance and diversity. *Ecological Entomology* 23: 377-385.
- Heeren N (1995) Invloed van begrazing van Bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) en het voorkomen van het Schavertje (*Stenobothrus stigmaticus*). Studentenverslag IBN-DLO, Arnhem, rapport nr. 2827.
- Heessen HJL (1981) On reproduction and survival in two ecologically related beetle-species of the forest floor. Proefschrift, Utrecht, 84 pp.
- Heil G (1984) Nutrients and the species composition of heathland. Proefschrift Universiteit van Utrecht.
- Henrikson BI (1993) Sphagnum mosses as a microhabitat for invertebrates in acidified lakes and the colour adaptation and substrate preference in *Leucorrhinia dubia*, (Odonata, Anisoptera). *Ecography* 16(2): 143-153.
- Herrmann J, Svensson BS (1995) Resilience of macroinvertebrate communities in acidified and limed streams. *Water Air and Soil Pollution* 2: 413-418*.
- Heydemann B, Hofmann W, Irmeler U (1994) Bedeutung von Heideökosystemen für die Wirbellosenfauna. Supplement zu Faunistisch-Ökologische Mitteilungen, Faunistisch-Ökologischen Arbeitsgemeinschaft / Zoologisches Institut und Museum der Universität Kiel, Kiel, 126 pp..
- Hijii N, Futai K, Kaneko N (1995) A review of ecological studies on effects of acidic deposition on interactions of forest biological communities: 3. Effects of air pollution on population dynamics of phytophagous insects. *Japanese Journal of Ecology Sendai* 45 (1): 19-31.
- Hillbricht-Ilkowska A, Dusoge K, Ejsmont-Karabin J, Jasser I, Kufel I, Ozimek T, Rybak JI, Rzepecki M, Weglenska T (1998) Long term effects of liming in a humic lake: Ecosystem processes, biodiversity, food web functioning (Lake Flosek, Masurian Lakeland, Poland). *Polish Journal of Ecology* 46 (4): 347-415.
- Hochkirch A (1996) Die Feldgrille (*Gryllus campestris* L., 1758) als Zielart für die Entwicklung eines Sandheiderelikt in Nordwestdeutschland. *Articulata* 11: 11-27.
- Hochkirch A (1997) Ein Vergleich der Heuschreckenfauna (Orthoptera: Saltatoria) gebrannter und ungebrannter Flächen in einem degeneriertem Hochmoor Nordwestdeutschlands (Lkr. Diepholz, Niedersachsen). *Articulata* 12: 155-162.
- Hochkirch A, Klugkist H (1998) Die Heuschrecken des Landes Bremen - ihre Verbreitung, Habitate und ihr Schutz (Orthoptera: Saltatoria). Abhandlungen herausgegeben vom Naturwissenschaftlichen Verein zu Bremen 44: 3-73.
- Holmes PR, Fowles AP, Boyce DC, Reed DK (1993) The ground beetle (Coleoptera: Carabidae) fauna of welsh peatland biotopes. Species assemblages in relation to peatland habitats and management. *Biological Conservation* 65: 61-67.
- Hornman M (1996) De effecten van verzuring en eutrofiëring door atmosferische stikstof- en zwavelverbindingen op terrestrische fauna. Scriptie no. 193, Aquatische Oecologie en Milieubiologie, KUN, Nijmegen, 29 pp..
- Huhta V, Hyvönen R, Koskeniemi A, Vilkamaa P, Kaasalainen P, Sulander M (1986) Response of soil fauna to fertilization and manipulation of pH in coniferous forests. *Acta Forestalia Fennica* 195: 5-95.
- Hulsebos J (1989) Gevolgen van grondwaterpeilverlaging op de spinnenfauna. In: Insektenfauna en natuurbeheer, Ellis WN (Ed.), K.N.N.V., Utrecht p 19-23.
- Hustings F (1986) Veranderingen in de stand van de Roodborsttapuit *Saxicola torquata* in 1970-84. *Limosa* 59: 153-162.
- Hustings F (1996) Broedvogels van de Brunssumerheide in 1975-96. SOVON-inventarisatierapport 96/11, Beek Ubbergen.
- Inarsson A, Mangnussdottir ML (1993) The effect of sediment dredging on the distribution of diving ducks at Lake Myvatn, Iceland. *Biological Conservation* 66(1): 55-60.
- Jansen AJM, De Graaf MCC, Roelofs JGM (1996) The restoration of species-rich heathland communities in The Netherlands. *Vegetatio* 126: 73-88.

- Jasperse JA, Geraedts WHJM, Herst PM, Luermans JMA (1980) Een rupsenplaaq van de Heidespanner *Ematurga atomaria* (Linnaeus) (Lep., Geometridae) op de Strabrechtse Heide. *Entomologische Berichten* 85-89.
- Jonkers DA (1995a) Vogels en heterogeniteit van heideterreinen. Basisrapport heide 5. IBN-DLO, Wageningen, 48 pp.
- Jonkers DA (1995b) Herpetofauna en de heterogeniteit van heidevelden. Basisrapport heide 7. IBN-DLO, Wageningen, 34 pp.
- Joy J, Pullin AS (1997) The effects of flooding on the survival and behaviour of overwintering large heath butterfly *Coenonympha tullia* larvae. *Biological Conservation* 82 (1): 61-66.
- Jugdaohsingh R, Campbell MM, Thompson RPH, McCrohan CR, White KN, Powell JJ (1998) Mucus secretion by the freshwater snail *Lymnaea stagnalis* limits aluminum concentrations of the aqueous environment. *Environmental Science and Technology*. 32 (17): 2591-2595.
- Kehl C (1997) Synopsis: Oribatid mite communities in different degraded bogs. *Zoologische Beiträge* 38 (1): 3-10*.
- Keizer PJ (2000) Een kanttekening bij gefaseerd maaibeheer. *De Levende Natuur* 101: 41-42.
- Keulen C, Houbart S, Ruwet JC (1997) Black Grouse (*Tetrao tetrix*) arenas in the Belgian Hautes-Fagnes: Landscape features and management proposals. *Cahiers d'Ethologie* 17 (2-4): 387-529.
- Kiesecker J (1996) pH-Mediated predator-prey interactions between *Ambystoma tigrinum* and *Pseudacris triseriata*. *Ecological Applications* 6 (4): 1325-1331.
- Kleukers RMJC, JCM Musters (1989) Effecten van begrazing op grasland-entomofauna. Studentenverslag RIN, rapport nr. 89/11, Arnhem.
- Kleukers RMJC, Van Nieuwkerken EJ, Odé B, Willemse LPM, Van Wingerden WKRE (1997) De sprinkhanen en krekels van Nederland (Orthoptera). KNNV, Utrecht, en EIS, Leiden, 416 pp..
- Knutson RL, Kwilosz JR, Grundel R (1999) Movement patterns and population characteristics of the Karner Blue Butterfly (*Lycaeides melissa samuelis*) at Indiana Dunes National Lakeshore. *Natural Areas Journal* 19: 109-120.
- Koster A (1988) Insektenbeheer: gewenst beheer van sterk door de mens beïnvloede levensgemeenschappen, zowel in het landelijk als in het stedelijk gebied. KNNV, Utrecht, 112 pp..
- Kreutzer K (1995) Effects of forest liming on soil processes. *Plant and Soil* 168-169: 447-470.
- Krno I (1991) Macrozoobenthos of the Tatra Lakes (Czechoslovakia) littoral (the High Tatras) and its affection by acidification. *Biologia (Bratislava)* 46(6): 495-508.
- Kurstjens G (1993) Effecten van beheer van heide en vennen op de fauna van deze ecosystemen. Rapport 147, Vakgroep Oecologie, Werkgroep Milieubiologie, KUN, Nijmegen, 39 pp..
- Kutka FJ (1994) Low pH effects of swimming activity of *Ambystoma* salamander larvae. *Environmental Toxicology and Chemistry* 13 (11): 1821-1824.
- KwiloszJR, Knutson RL (1999) Prescribed fire management of Karner blue butterfly habitat at Indiana Dunes National Lakeshore. *Natural Areas Journal* 19 (2): 98-108.
- Lamers L, Smolders F, Roelofs J (in druk). Hoe gevoelig is natte natuur voor grondwaterverontreiniging? Op zoek naar sturende processen en factoren. Landschap, in press.
- Lang C (1999) Contrasting responses of oligochaetes (Annelida) and chironomids (Diptera) to the abatement of eutrophication in Lake Neuchatel. *Aquatic Sciences* 61 (3): 206-214.
- Langmaack M (1997) Oviposition site and chorion structure of 3 sympatric fen grassland grasshopper species (Acrididae, Gomphocerinae). *Braunschweiger Naturkundliche Schriften* 5 (2): 359-370.
- Lemaire A, Terlutter H, Esselink H (1996) Ecologische beoordeling landschapskwaliteit aan de hand van de indicatorsoort "Gauwe Klauwier". Beheersmaatregelen ter verhoging van de insektenrijkdom in het WCL-Winterswijk gebied. Project 32. Rapport Stichting Bargerveen, 67 pp..

- Lenders AJW (1989) De invloed van verzuring en eutrofiëring in een ven op vier soorten watersalamanders. *De Levende Natuur* 79-84.
- Lenders HJR (1997) De keuken van het natuurbeheer: technieken. In: *Natuurbeheer en -ontwikkeling*. Boom, Amsterdam, p 279-323
- Lenders HJR, Van Wezel HATM (1986) Sprinkhanen en graslandbeheer. Relaties tussen beheersmaatregelen en de aanwezigheid van Orthoptera (sprinkhanen en krekels) in graslanden. *Studentenverslag RIN*, Arnhem.
- Lensink BM (1963) Distributional ecology of some Acrididae (Orthoptera) in the dunes of Voorne, Netherlands. *Proefschrift*, Leiden, 443 pp.
- Leuven RSEW, De Hartog C, Christiaans MMC, Heijligers WHC (1986b) Effects of water acidification on the distribution pattern and the reproductive success of amphibians. *Experientia* 42: 495-503.
- Leuven RSEW, Van der Velde G, Vanhemelrijk JAM, Eeken RLE (1986a) Impact of acidification on the distribution of aquatic insects in lentic soft waters. *Proceedings of the 3rd European Congress of Entomology*, Amsterdam, p. 103-106.
- Leuven RSEW, Wendelaar Bonga SE, Oyen FGF, Hagemeijer W (1987) Effects of acid stress on the distribution and reproductive success of freshwater fish in Dutch soft waters. *Annales de la Societe Royale Zoologique de Belgique* 117: 231-242.
- Lindstrom T (1998) Short-term changes of crustacean plankton reproduction and juvenile survival in some acidified and limed high mountain lakes. *Nordic Journal of Freshwater Research*. 74: 127-140.
- Lingdell PE, Engblom E (1995) Liming restores the benthic invertebrate community to "pristine" state. *Water Air and Soil Pollution* 85 (2) 955-960.
- Locke A (1991) Zooplankton responses to acidification: A review of laboratory bioassays. *Water Air and Soil Pollution* 60 (12): 135-148.
- Lorenzon P, Clobert J, Oppliger A, John AH (1999) Effect of water constraint on growth rate, activity and body temperature of yearling common lizard (*Lacerta vivipara*). *Oecologia Berlin* 118 (4): 423-430.
- Mabelis AA (1976) Invloed van maaien, branden en grazen op de mierenfauna van de Strabrechtse heide. *RIN rapport*, Arnhem.
- Maelfait JP, Desender K, Dufrene M (1994) Carabid beetles and nature conservation research in Belgium: a review. In: *Carabid beetles: Ecology and evolution*. K Desender *et al.* (Eds) Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 474 pp..
- Manger R, Schouten AJ (1989) Onderzoek naar de effecten van bekalking op de nematodenfauna van drie bosopstanden in Boswachterij St. Anthonis (Peel - regio). Bilthoven, rapport RIVM, 82 pp..
- Mattson WJ (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 11: 119-149.
- McFerran DM, McAdam JH, Montgomery WI (1995) The impact of burning and grazing on heathland plants and invertebrates in county Antrim. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 95B: 1-17.
- McFerran DM, Meharg MJ, Montgomery WI, McAdam JH (1994a) The impact of grazing on communities of ground-dwelling beetles (Coleoptera: Carabidae) in upland vegetation in north-east Ireland. In: *Carabid Beetles: Ecology and Evolution*, p. 325-330.
- McFerran DM, Montgomery WI, McAdam JH (1994b) Effects of grazing intensity on heathland vegetation and ground beetle assemblages of the uplands of county Antrim, North-East Ireland, *Biology and Environment. Proceedings of the Royal Irish Academy* 94B: 41-52.
- McNicol DK, Bendell BE, Mallory ML (1995) Evaluating macroinvertebrate responses to recovery from acidification in small lakes in Ontario, Canada. *Water Air and Soil Pollution* 85 (2): 451-456.
- Moulton N, Corbett K (1999) *The Sand Lizard Conservation Handbook*. English Nature, p. 2-26.
- Muilwijk J (1993), Het effect van bekalking op loopkevers (Carabidae) in een perceel grove den en zomereik. *Entomologische Berichten* 53: 121-127.
- Nelson B (1999) The status and habitat of the Irish damselfly *Coenagrion lunulatum* (Charpentier) (Odonata) in Northern Ireland. *Entomologist's-Monthly-Magazine*. 135 (1616-1619): 59-68.

- Niewold FJJ (1996) Das Birkhuhn in den Niederlanden und die Problematik des Wiederaufbaus der Population. NNA-Berichte 1: 11-20.
- Niewold FJJ (1997) De fauna van het Dwingelderveld: recente ontwikkelingen en een faunabeheerplan. IBN-rapport 277, Wageningen, 98 pp..
- Noetzold R (1996) Staphylinid and carabid communities (Staphylinidae and Carabidae) of the soil in different alder forest biotopes in the Bornhoeved area and their dependence on habitat factors. Faunistisch Oekologische Mitteilungen Supplement 20: 9-46.
- Nuess D (1993) Outdoor experiments with monitor systems: Effects of acid rain, liming and heavy metals on decomposition and Collembola. Zoologische Beiträge 35 (2): 121-183.
- Oppermann R (1999) Food availability and habitat requirements of the Whinchat *Saxicola rubetra*. Vogelwelt 120 (1): 7-25.
- Ormerod SJ, Rundle SD (1998) Effects of experimental acidification and liming on terrestrial invertebrates: implications for calcium availability to vertebrates. Environmental Pollution 103: 183-191.
- Ovaa AH, Latour J, Reiling R (1993) Proefproject Flora en Fauna 2030. Hoofdrapport. Rapport LUW, Wageningen, 31 pp.
- Ovaa AH, Van Steenis, MJ (1988) Heidebeheer en heidefauna op de Wolfhezerheide. Doctoraalverslag LUW, Wageningen.
- Paje F, Mossakowski D (1984) Ph-preferences and habitat selection in carabid beetles. Oecologia 64: 41-46.
- Patience RL, Sterry PR, Thomas JD (1983) Changes in chemical composition of a decomposing aquatic macrophyte, *Lemna paucicostata*. Journal of Chemical Ecology 9: 889-911.
- Peterson MA (1982) The effects of air pollution and acid rain on fish, wildlife and their habitats : introduction. Washington, D.C., U.S. Fish and Wildlife Service, 181 pp..
- Peterson MA (1982) The effects of air pollution and acid rain on fish, wildlife, and their habitats - grasslands. U.S. Fish and Wildlife Service, Biological Services Program, Eastern Energy and Land Use Team, FWS/OBS-80/40.7, 63 pp.
- Pieczynska E, Kotodziejczyk A, Rybak JI (1998) The responses of littoral invertebrates to eutrophication-linked changes in plant communities. Hydrobiologia, 1998-1999; 391: 9-21.
- Pollard E, Yates TJ (1993) Monitoring butterflies for ecology and conservation. FB Goldsmith (Ed.). Conservation Biology Series 1, Chapman & Hall, London, 274 pp..
- Pozzi S, Gonseth Y, Hanggi A (1998) Evaluation of dry grassland management on the Swiss occidental plateau using spider communities (Arachnida: Araneae). Revue Suisse de Zoologie 105 (3): 465-485.
- Pynnönen K (1994) Hemolymph gases, acid-base status, and electrolyte concentration in the freshwater clams *Anodonta anatina* and *Unio tumidus* during exposure to and recovery from acidic conditions. Physiological Zoology 67 (6): 1544-1559.
- Pynnönen KS, Huebner J (1995) Effects of episodic low pH exposure on the valve movements of the freshwater bivalve *Anodonta cygnea* L. Water Research 29 (11): 2579-2582.
- Rask M (1992) Effects of acidification and liming on fish populations in Finland. Finnish Fisheries Research 13: 107-117.
- Rausch H (1996) Laufkäfer (Carabidae) der Wacholderheiden im Landkreis Calw. Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 88: 321-344.
- Redpath S, Madders M, Donnelly E, Anderson B, Thirgood S, Martin A, McLeod D (1998) Nest side selection by Hen Harriers in Scotland. Bird Study 45 (1): 51-61.
- Redpath SM (1992) Behavioural interactions between hen harriers and their moorland prey. Ornis Scandinavica 23(1): 73-80.
- Remmert H (1980) Ecology. A textbook. Springer Verlag, Berlin. 289 pp..
- Rink U (1990) Structure and phenology of carabid communities (Coleoptera, Carabidae) in pine forest sites influenced by urban emissions in the Grunewald Forest of West Berlin (Germany). Zoologische Beiträge 33(2): 265-294.
- Rowe CL, Sadinski WJ, Dunson WA (1992) Effects of acute and chronic acidification on three larval amphibians that breed in temporary ponds. Archives of Environmental Contamination and Toxicology 23(3): 339-350.

- Ruess L, Funke W, Breunig A (1993) Influence of experimental acidification on nematodes, bacteria and fungi: Soil microcosms and field experiments. *Zoologische Jahrbuecher Abteilung Fuer Systematik Oekologie Und Geographie Der Tiere* 120(2): 189-199.
- Ruess L, Sandbach P, Cudlin P, Dighton J, Crossley A (1996) Acid deposition in a spruce forest soil: Effects on nematodes, mycorrhizas and fungal biomass. *Pedobiologia* 40 (1): 51-66.
- Rundgren S (1994) Earthworms and soil remediation: Liming of acidic coniferous forest soils in Southern Sweden. *Pedobiologia* 38 (6) 519-529.
- Rundgren S, Nilsson P (1997) Sublethal effects of aluminium on earthworms in acid soil: The usefulness of *Dendrodrilus rubidus* (Sav.) in a laboratory test system. *Pedobiologia* 41 (5): 417-436.
- Sampson CJ, Brezonik PL, Frost TM, Webster KE, Simonson TD (1995) Experimental acidification of Little Rock Lake, Wisconsin: The first four years of chemical and biological recovery. *Water Air and Soil Pollution*. 85 (3): 1713-1719.
- Samways MJ (1990) Land forms and winter habitat refugia in the conservation of montane grasshoppers in Southern Africa. *Conservation Biology* 4(4): 375-382.
- Scheper M, Sjoukes KJ, Dekker H, Lumkes M (1994) Het Gentiaanblauwtje in Drenthe. Onderzoek naar voorkomen, bedreiging, beheer en herintroductie van het Gentiaanblauwtje in Drenthe. Ministerie LNV, Directie Natuur, Bos, Landschap en Fauna, Consulentenschap Drenthe, rapport nr. 10110, 86 pp..
- Scheuhammer AM (1991) Effects of acidification on the availability of toxic metals and calcium to wild birds and mammals. *Environmental Pollution* 71(2-4): 329-376.
- Scheuhammer AM, McNicol DK, Mallory ML, Kerekes JJ (1997) Relationships between lake chemistry and calcium and trace metal concentrations of aquatic invertebrates eaten by breeding insectivorous waterfowl. *Environmental Pollution* 96 (2): 235-247.
- Schofield CL, Keleher C (1996) Comparison of brook trout reproductive success and recruitment in an acidic Adirondack lake following whole lake liming and watershed liming. *Biogeochemistry Dordrecht* 32 (3): 323-337.
- Scriber JM, Slansky F (1981) The nutritional ecology of immature insects. *Ann.Rev.Entomology* 26: 183-211.
- Shore RF, McKenzie S (1993) The effects of catchment liming on shrews *Sorex* spp. *Biological Conservation* 64(2): 101-111.
- Shreeve TG (1990) Microhabitat use and hindwing phenotype in *Hipparchia semele* (Lepidoptera, Satyrinae): thermoregulation and background matching. *Ecological Entomology* 15: 201-213.
- Siepel H (1988) Effecten van heidebeheer op de insectenfauna. In: Heidebeheer en fauna. Verslag zevende studiedag 1988. Lub J, Bokdam J (Eds.) Stichting Studiedag Heidebeheer Ede.
- Siepel H (1990) The influence of management on food size in the menu of insectivorous animals. *Proceedings of Experimental & Applied Entomology* 1: 69-74.
- Siepel H (1996) The importance of unpredictable and short-term environmental extremes for biodiversity in oribatid mites. *Biodiversity Letters* 3: 26-34.
- Siepel H, Meijer J, Mabelis J, De Boer MH (1989) A tool to assess the influence of management practices on grassland surface macrofaunas. *Journal for Applied Entomology* p. 271-290.
- Siepel H, Van de Bund CF (1986) The use of life history strategies of microarthropods in grassland management. In: Velthuis HHW (Ed.): *Proceedings of the 3rd European Congress of Entomology* part 3, p. 481-485.
- Siepel H, Van Wieren SE (1990) Decomposition of leaves of *Avenella flexuosa* and microarthropod succession in grazed and ungrazed grasslands. II. Chemical data and comparison of decomposition rates. *Pedobiologia* 34: 31-36.
- Sierdsema H (1995) Broedvogels en beheer. Het gebruik van broedvogelgegevens in het beheer van bos- en natuurterreinen. SBB Driebergen, en SOVON Beek-Ubbergen, 78 pp..
- Simmons KR, Doyle K (1996) Limestone treatment of Whetstone Brook, Massachusetts: III. Changes in the invertebrate fauna. *Restoration Ecology* 4 (3): 284-292.
- Smit R, Den Ouden J (2000) Muizen als zaadsjouters en grasmaaiers. *Zoogdier* 11: 2-6.

- Soontjens J, Bink FA (1997) Developmental response of *Coenonympha pamphilus* (Lepidoptera: Satyrinae) to differences in nitrogen and water content of grasses. *Proc. Exper. & Appl. Entomol.*, N.E.V. Amsterdam 8: 29-36.
- Spidso TK, Korsmo H (1993) Effect of acid rain on pine needles as food for capercaillie in winter. *Oecologia* (Heidelberg) 94(4): 565-570.
- St. Louis VL, Breebaart L, Barlow JC (1990) Foraging behavior of tree swallows over acidified and nonacidic lakes. *Canadian Journal of Zoology* 68(11): 2385-2392.
- Stenson JAE, Svensson JE (1995) Changes of planktivore fauna and development of zooplankton after liming of the acidified Lake Gardsjon. *Water Air and Soil Pollution* 85 (2): 979-984*.
- Stephenson M, Mierle G, Reid RA, Mackie GL (1994) Effects of experimental and cultural lake acidification on littoral benthic macroinvertebrate assemblages. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51(5): 1147-1161.
- Stoker K (1986) Het effect van beheersmaatregelen in heidevelden op de dichtheid van heidehaantjes. Stichting Biologische Werkgroep 't Gooi. Uitgave nr. 6, Bussum.
- Strijbosch H (1986) Niche segregation in Sympatric *Lacerta agilis* and *L. vivipara*. *Studies in Herpetology* 449-454.
- Strijbosch H (1987) Nest site selection of *Lacerta agilis* in the Netherlands. In: Van Gelder JJ, Strijbosch H, Bergers PJM (Eds.) *Proceedings of the 4th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Nijmegen, p. 375-378.
- Strijbosch H (1988) Habitat selection of *Lacerta vivipara* in a lowland environment. *Herpetological Journal* 1: 207-210.
- Stuke JH (1995) Contribution to the fauna of the selected insect groups on northwest German sandy heaths. *Drosera* 95 (1): 53-83.
- Stumpel AHP (1985) Het beheer van reptielbiotopen. *De Levende Natuur* 86: 212-218.
- Sustr V, Chalupsky J, Kristufek V (1997) Effects of artificial acidification and liming on the activity of digestive enzymes in *Cognettia sphagnetorum* (Vejdovsky, 1878) (Annelida, Enchytraeidae). *Biology and Fertility of Soils* 24 (2): 227-230.
- Svensson JM, Leonardson L (1996) Effects of bioturbation by tube-dwelling chironomid larvae on oxygen uptake and denitrification in eutrophic lake sediments. *Freshwater Biology* 35 (2): 289-300.
- Tabak LM, Gibbs KE (1991) Effects of aluminum, calcium and low pH on egg hatching and nymphal survival of *Cloeon triangulifer* McDunnough (Ephemeroptera: Baetidae). *Hydrobiologia* 218(2): 157-166.
- Taksdal G (1997) Heathlands and the heather beetle (*Lochmaea suturalis*). *Fauna Oslo* 50 (1): 20-28.
- Theenhaus A, Schaefer M (1995) The effects of clear-cutting and liming on the soil macrofauna of a beech forest. *Forest Ecology and Management* 77: 35-51.
- Thiele HU (1977) Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour, Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg/NY, 369 pp..
- Thorens P (1993) Effect of mowing on a population of the grasshopper *Chorthippus mollis* (Charp.) (Orthoptera, Acrididae) in a meadow at the southern foot of the Swiss Jura. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 66(1-2): 173-182.
- Timm T, Kangur K, Timm H, Timm V (1996) Macrozoobenthos of Lake Peipsi-Pihkva: Long-term biomass changes. *Hydrobiologia* 338 (1-3): 155-162.
- Timmermans KR (1986) De invloed van beheersmaatregelen van de heide (*Calluna vulgaris*) op bodem-microarthropoden. Studentenverslag RIN, Arnhem.
- Turin H (2000) De Nederlandse loopkevers. Verspreiding en oecologie (Coleoptera: Carabidae). *Nederlandse Fauna 3*. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & EIS-Nederland, Leiden, 666 pp..
- Urbasek F, Chalupsky J (1992) Effects of artificial acidification and liming on biomass and on the activity of digestive enzymes in *Enchytraeidae* (Oligochaeta): Results of an ongoing study. *Biology and Fertility of Soils* 14(1): 67-70.
- Usher MB (1992) Management and diversity of arthropods in *Calluna* heathland. *Biodiversity and Conservation* 1: 63-79.
- Usher MB, Thompson DBA (1993) Variation in the upland heathlands of Great Britain: Conservation importance. *Biological Conservation* 66(1): 69-81.

- Van de Bund CF (1986) Diersoorten als toets voor natuurwaarde van heide. De Levende Natuur 87: 14-23.
- Van Delft JJCW, Keunen FJA (1998) Onderzoek naar de effecten van landschapsversnippering op populaties van de Levendbarende hagedis (*Lacerta vivipara*) in oostelijk Noord-Brabant. Rapport 160a Vakgroep Milieukunde, KUN, Nijmegen, 41 pp..
- Van den Ancker JAM, De Winder B (1985) De rol van algen bij de stabiliteit van duinterreinen. Duin 8: 18-20.
- Van der Heide J, Hovenkamp F, Hovenkamp W, Siepel H, Van de Wiel P (1981) De heidekever, aanzet of oorzaak? Rapport nr. 76, RIN Arnhem.
- Van der Linden M, Blokland KA, Zonneveld LML, Van Ek R, Runhaar J (1994) Herstel van natte en vochtige ecosystemen. Basisrapport. Nationaal Onderzoeksprogramma Verdroging, NOV-rapport 9.1, 212 pp..
- Van Dijk AJ, Hustings F (1999) The Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in The Netherlands: Showing one's paces. Aves 36 (1-2): 113-126.
- Van Dijk JJA (1991) Verslag van een onderzoek naar de effecten op de populatie-ontwikkeling van de heikikker veroorzaakt door de bekalking van verzuurde vennen op de Tongerense heide. Rapport, 25 pp.
- Van Dijk TS (1994) On the relationship between food, reproduction and survival of two carabid beetles: *Calathus melanocephalus* and *Pterostichus versicolor*. Ecological Entomology 19: 263-270.
- Van Dijk TS, De Boer PJ (1992) The life histories and population dynamics of two carabid species on a Dutch heathland. 1. Fecundity and the mortality of immature stages. Oecologia 90: 340-352.
- Van Hoorn R, De Jong R (1990) Dagvlinders in het Luttenbergerven. Intern rapport 90/6 RIN, Leersum.
- Van Kleef HH, Felix RPWH (1996) De macro-fauna-samenstelling voor en na uitvoering van effectgericht maatregelen. Rapport no. 415, Vakgroep Oecologie, KUN, Nijmegen, 46 pp..
- Van Kleef H, Leuven R, Esselink H, Felix R, Van der Velde G (2001) Herstelbeheer in vennen: macrofauna in gevaar? De Levende Natuur 102: 171-172.
- Van Noorden B (1997) Why did the Golden Plover *Pluvialis apricaria* disappear as a breeding bird from The Netherlands? Limosa 70 (3): 89-96.
- Van Swaay CAM (1990) An assessment of the changes in butterfly abundance in the Netherlands during the 20th century. Biological Conservation 52: 287-302.
- Van Tol G, Van Dobben HF, Schmidt P, Klap JM (1998) Biodiversity of Dutch forest ecosystems as affected by receding groundwater levels and atmospheric deposition. Biodiversity and Conservation 7 (2): 221-228.
- Van Turnhout C, Stuijzand S, Esselink H, Siepel H (in voorbereiding) Herstelbeheer voor heidefauna. Samenvattend rapport voor beheerders.
- Van Wingerden WKRE, Bink FA, Jonkers DA, Niewold FJJ, Wijnhoven ALJ (1997) Gedomesticeerde grote grazers in natuurterreinen en bossen: een bureaustudie. II. De effecten van begrazing. Rapport IBN-DLO no. 258, Wageningen, 128 pp..
- Van Wingerden WKRE, Musters JCM, Kleukers RMJC, Bongers W, Van Biezen JB (1991) The influence of cattle grazing intensity on grasshopper abundance (Orthoptera: Acrididae). Proc.Exp.& Appl.Ent., N.E.V. Amsterdam: 28-34.
- Van Wingerden WKRE, Van Kreveld AR, Bongers W (1992) Analysis of species composition and abundance of grasshoppers (Orth., Acrididae) in natural and fertilized grasslands. Journal of Applied Entomology 113: 138-152.
- Vangenechten J (1976) Verzuring van oppervlaktewaters en mineraalmetabolisme bij zoetwaterdieren. Proefschrift Universiteit Antwerpen, 100 pp..
- Verstegen MAJM (1987) Fauna van Noordbrabantse heideterreinen. Rapport RIN, Arnhem, 61 pp..
- Verstegen MAJM, Siepel H, Stumpel AHP, Wijnhoven HAH (1992) Heide en heidefauna: indicaties voor het beheer. Rapport no. 92/26, IBN-DLO, Arnhem, 112 pp..
- Verstraet T, Van Dijk AJ (1997) Vos of grassen? Broedvogels in de Nederlandse duinen sinds 1984. Limosa 70: 163-178.
- Vlinderstichting (1993) Proefproject Flora en Fauna 2030. Achtergrondreeks, deel 4: Dagvlinders. Rapport Vlinderstichting, 38 pp.
- Vogel RL (1999) Over de kraaienmars van de Tapuit. Vlerk, december 1999: 159-163.

- Voigt N (1994) Importance of heathland ecosystems for the invertebrate fauna. *Faunistisch Oekologische Mitteilungen Supplement* 16: 1-11.
- Vuorinen PJ, Vuorinen M (1992) Acidification in Finland: A review of studies on fish physiology and toxicology. *Finnish Fisheries Research* 13: 119-132.
- Wagner T (1994) Breeding season diet of the Great Grey Shrike *Lanius excubitor* in forested habitats of southern Westphalia, Germany. *Vogelwelt* 115 (4): 179-184.
- Wallage-Drees JM (1988) Rabbits in the coastal sand dunes; weighed and counted. *Proefschrift*, 150 pp..
- Wallis de Vries M (1997) Effecten van begrazing in de duinen op dagvlinders. Een onderzoek op basis van monitoringgegevens. *Rapport Vlinderstichting*, no. VS 97.42, Wageningen, 29 pp..
- Wallis de Vries MF, Knotters JC (2000) Effecten van gefaseerd maaibeheer op de ongewervelde fauna van graslanden. *De Levende Natuur* 101: 37-41.
- Wasscher MT (1994) Natuurontwikkeling van matig voedselarme wateren voor libellen. *Entomologische Berichten* 54: 54-59.
- Wasscher MT, Van Tol J (1993) Proefproject Flora en Fauna 2030. *Achtergrondreeks*, deel 3: Libellen. *Rapport EIS*, Leiden, 40 pp..
- Webb NR (1994) Post-fire succession of cryptostigmatic mites (Acari, Cryptostigmata) in a *Calluna* heathland soil. *Pedobiologia* 38(2): 138-145.
- Webb NR, Clarke RT, Nicholas JT (1984) Invertebrate diversity on fragmented *Calluna*-heathland: effects of surrounding vegetation. *Journal of Biogeography* 11: 41-46.
- Wettstein W, Schmid B (1999) Conservation of arthropod diversity in montane wetlands: Effect of altitude, habitat quality and habitat fragmentation on butterflies and grasshoppers. *Journal of Applied Ecology* 36 (3): 363-373.
- White TCR (1984) The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants, *Oecologia* 63: 90-105.
- Witters H, Vangenechten JHD, Van Puymbroeck S, Vanderborght OLJ (1984) Interference of aluminium and pH on the Na-influx in an aquatic Insect *Corixa punctata* (Illig.). *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 32: 575-579.
- Woinarski JCZ, Recher HF (1997) Impact and response: A review of the effects of fire on the Australian avifauna. *Pacific Conservation Biology* 3 (3): 183-205.
- Wolters V (1991) Biological processes in two beech forest soils treated with simulated acid rain: A laboratory experiment with *Isotoma tigrina* (Insecta, Collembola). *Soil Biology And Biochemistry* 23(4): 381-390.
- Yan ND, Keller W, Somers KM, Pawson TW, Girard RE (1996) Recovery of crustacean zooplankton communities from acid and metal contamination: Comparing manipulated and reference lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53 (6): 1301-1327.
- Zimmer M, Topp W (1997) Does leaf litter quality influence population parameters of the common woodlouse, *Porcellio scaber* (Crustacea: Isopoda)? *Biology and Fertility of Soils*. 24 (4): 435-441.
- Zoon CPM (1992) *Nederlandse zoogdieren in 2010*.

Bijlage 1 Enquête

Deskundigen-enquête inhaalslag OBN-fauna

Inleiding

De onderzoeksprogramma's in het kader van het Overlevingsplan Bos en Natuur (OBN) zijn tot op heden voornamelijk abiotisch en vegetatiekundig georiënteerd geweest. Daarom is besloten tot een inhaalslag op faunagebied. Door het IKC-Natuurbeheer is aan een onderzoeksconsortium bestaande uit Alterra, Milieubiologie-KUN, Vereniging Onderzoek Flora en Fauna (de verenigde PGO's) en Stichting Bargerveen de opdracht verleend uitvoering te geven aan het tweejarig project *Inhaalslag OBN-Fauna*. Het project wordt uitgevoerd door Suzanne Stuijzand en Chris van Turnhout. De centrale doelstelling van dit project is het beschrijven van de aanwezige kennis en het expliciteren van de aanwezige kennislacunes met betrekking tot de effecten van verzuring, vermesting en verdroging op de fauna enerzijds, en bestaande effectgerichte maatregelen tegen deze aantastende factoren anderzijds. Het project moet bovendien resulteren in concrete aanwijzingen voor terreinbeheerders met betrekking tot het uitvoeren van herstelmaatregelen, opdat in de toekomst zo goed mogelijk wordt omgegaan met de voorwaarden die dieren aan hun leefomgeving stellen. Een uitgebreide projectomschrijving en het werkplan zijn indien gewenst op aanvraag verkrijgbaar.

Binnen de *Inhaalslag OBN-Fauna* is gekozen voor een systeem- en procesbenadering. De basis van deze benadering vormen de binnen een ecosysteem of landschap aanwezige procesmatige factoren, zoals bv. de nutriëntenhuishouding. Veranderingen in deze sturende processen, als gevolg van verzuring, vermesting en verdroging, brengen in het algemeen een keten van veranderingen teweeg in de abiotiek, vegetatie en fauna. Afhankelijk van de diergroep, zijn voor de fauna zowel veranderingen op micro- (standplaatsniveau), meso- en macro-schaal (landschapsniveau) van belang. Effectgerichte maatregelen kunnen op verschillende plaatsen in de keten van veranderingen aangrijpen: er zijn directe effecten op de fauna, maar ook indirecte effecten die een gevolg zijn van effecten op processen, de resulterende abiotiek en/of vegetatie.

Om de doelen van het project te verwezenlijken, zijn vijf projectonderdelen opgesteld, namelijk:

- A. Opstellen overzicht bestaande kennis.
- B. Maken van richtlijnenprogramma's voor toekomstig herstelbeheer en inrichtingsmaatregelen.
- C. Opstellen van monitoringsprogramma's.
- D. Eerste opzet van referentie-onderzoek.
- E. Opstellen nieuwe onderzoekvoorstellen.

Alle projectonderdelen worden per landschapstype uitgewerkt. Begonnen wordt met het '*heidelandschap*'. In dit landschap zijn meerdere biotopen aanwezig. Het gaat om de volgende 'OBN-ecosystemen': nauwelijks gebufferde zure heidevennen, zwak gebufferde wateren, natte heide, droge heide en stuifzanden, inclusief de overgangen naar droge en natte schraalgraslanden en voedselarme dennenbossen. We hebben bewust gekozen voor een dergelijke brede benadering van het heidelandschap. Veel dieren zijn namelijk juist afhankelijk van een combinatie van biotopen of gradiënten daartussen. In een later stadium wordt het duinlandschap uitgewerkt.

Inmiddels is een start gemaakt met het uitwerken van de projectonderdelen. Tevens is, buiten de eigenlijke *Inhaalslag* om, een eerste versie van een Standaard Meetprotocol Fauna (SMPF) en Richtlijnenprogramma Uitvoering Herstelmaatregelen Fauna (RUHF) opgesteld (Bosman *et al.* 1999). Het betreffende rapport is meegestuurd indien het nog niet in uw bezit was. In feite gaat het hier om een voorlopige uitwerking van respectievelijk projectonderdelen C en B. De reden om dit al in een vroeg stadium te doen, was dat reeds in 2000 begonnen gaat worden met de monitoring van de effectiviteit van een aantal OBN-projecten. Hierbij worden zowel abiotiek, vegetatie als fauna meegenomen. Daarnaast werd een richtlijnenprogramma dringend gewenst door de terreinbeheerders en de eerste versie kan grote 'fauna-ongelukken' in de nabije toekomst voorkomen. SMPF en RUHF kunnen als uitgangspunt dienen voor de verdere invulling van projectonderdelen C en B.

Bottle-neck benadering

Voor alle landschapstypen geldt dat het aantal dieren en diergroepen zeer omvangrijk is, en dus ook de literatuur over hun ecologie. Ook over de relatie met beheer is al veel geschreven. Om binnen relatief korte tijd de essentie van deze kennis te achterhalen en op een rij te zetten, en om de ruim aanwezige kennis die (nog) niet gepubliceerd is aan te boren, stellen wij een aanpak voor waarbij een groot aantal faunadeskundigen binnen de betrokken organisaties van het onderzoeksconsortium al in een vroeg stadium worden benaderd voor concrete tekstbijdragen. Hiervoor is binnen het project ook expliciet tijd/geld begroot.

De volgende vragen staan centraal:

- Via welke mechanismen grijpen verzuring, vermesting en verdroging aan op de betreffende diergroep?

Het gaat hierbij om het blootleggen van de processen en de (directe en indirecte) gevolgen hiervan die naar de mening van de deskundige het *meest* bepalend zijn voor de geconstateerde veranderingen in het voorkomen van diersoorten, de processen die leiden tot zogenaamde *bottle-necks* voor diersoorten;

- Op welke wijze kunnen effectgerichte maatregelen deze bottle-necks voorkomen of opheffen, en op welke wijze werpen effectgerichte maatregelen in de praktijk juist nieuwe bottle-necks op?

Deze vragen zijn echter te open en te globaal om het vereiste detailniveau van informatie te bereiken. Daarom hebben we voor een verfijndere aanpak gekozen. Om bottle-necks voor het voortbestaan van diersoorten te identificeren, is besloten 'thematische lijsten' tegenover elkaar te zetten. Er is een lijst opgesteld van directe en indirecte gevolgen van vermesting, verzuring en verdroging. Hierbij wordt in eerste instantie geen onderscheid gemaakt tussen de verschillende ver-thema's, en de gevolgen die spelen op micro-, meso- en macroschaal worden tegelijkertijd meegenomen. Een tweede lijst bevat variabelen in de levenscyclus van dieren waarop deze gevolgen in kunnen grijpen. *Bottle-necks* voor het voortbestaan van een bepaalde diersoort komen vervolgens naar voren uit een confrontatie van beide lijsten, zoals weergegeven in een kruistabel (bijlage 1). Aan de faunadeskundigen wordt gevraagd om voor de diergroep van hun expertise deze kruistabel in te vullen. Tevens wordt om een uitgebreide argumentatie gevraagd.

Om te achterhalen welke gevolgen het bestaande beheer heeft voor de fauna, dient een lijst van uitvoeringsaspecten van effectgerichte maatregelen in een tweede kruistabel uitgezet te worden tegen de lijst met mogelijke aangrijpingspunten in de levenscyclus van dieren (bijlage 2). Ook hierbij wordt de deskundige gevraagd om de invulling van de tabel uitgebreid te beargumenteren. Hierbij komen per landschapstype alle maatregelen aan bod (voor het heidelandschap zijn dat begrazen, maaien, chopperen, plaggen, branden, verwijderen opslag, baggeren van vennen, schonen van oevers, mineralentoediening, aanvoeren gebufferd grondwater en overige hydrologische maatregelen, kappen, dunnen, omvorming en bodembewerking). Voor een deel zal de lijst betrekking hebben op het opheffen van de effecten van ver-thema's (bv. afname hoeveelheid beschikbaar stikstof), voor een deel zal het gaan om nieuwe aspecten die juist nieuwe bottle-necks voor dieren op kunnen leveren (bv. berijden met zware machines, te snel opzetten grondwater).

Uitvoering en fasering

Tot juni 2000

Eerst wordt een schriftelijke ronde gehouden onder een brede selectie van fauna-deskundigen, waarin gevraagd wordt de bottle-neck analyse voor een aantal soort(groep)en van de diergroep van hun expertise uit te voeren (onderhavige enquête). Voor elke deskundige zijn ongeveer 2 dagen beschikbaar om de vragen te beantwoorden. Natuurlijk juichen wij het toe als de deskundigen contact zoeken met collega's binnen of buiten de organisatie om de vragen te beantwoorden.

We richten ons in eerste instantie op de volgende diergroepen van het heidelandschap: zoogdieren, vogels, reptielen, amfibieën, sprinkhanen, dagvlinders, loopkevers en watermacrofauna (incl. libellen). Per groep worden 2-3 deskundigen geraadpleegd. Tegelijkertijd wordt door Chris van Turnhout en Suzanne Stuijzand een brede scan (van *alle* diergroepen) van nationale en internationale wetenschappelijke literatuur uitgevoerd en samengevat.

Tot oktober 2000

Op basis van de aangeleverde stukken van de deskundigen en de onderzochte literatuur worden interviews met de betrokken deskundigen gehouden, waarin dieper kan worden ingegaan op onduidelijke en ontbrekende aspecten. Door deze werkwijze wordt ons inziens de maximale diepgang bereikt. Tevens worden in een synthese alle onderzochte diergroepen voor het heidelandschap geïntegreerd.

Soortselectie

Gezien het grote aantal soorten per diergroep zal het duidelijk zijn dat de bottle-neck analyse niet altijd voor alle soorten afzonderlijk kan worden uitgevoerd. Voor diergroepen waarvoor veel autecologische kennis beschikbaar is, is wellicht een uitwerking per 'groep van soorten' mogelijk (ecologische groepen, soorten met overeenkomstige levenscycli, voedselgilden). Voor zover een dergelijke groepsindeling niet al voorhanden is, kan deze eventueel door de deskundige zelf worden ingevuld. Is dat niet mogelijk, door gebrek aan tijd of autecologische kennis, dan dient een zo goed mogelijke selectie van 'modelsoorten' te worden gemaakt. We zijn in eerste instantie geïnteresseerd in de karakteristieke soorten van het heidelandschap, dieren die door de effecten van verdroging, verzuring en vermessing en/of effectgerichte maatregelen daartegen achteruitgaan in aantallen en verspreiding. De modelsoorten moeten zo gekozen worden dat bij uitwerking van deze soorten een volledig overzicht voorhanden is van de belangrijkste bottle-necks waar de hele diergroep in het heidelandschap in de huidige praktijk mee te maken heeft. Deze soortselectie laten we ook aan de betreffende deskundige over. In tweede instantie zijn we ook geïnteresseerd in diersoorten die dankzij de aantastingen of herstelmaatregelen juist toenemen in aantal of verspreiding ('storingssoorten') en wat de oorzaken daarvoor zijn.

Toelichting op het invullen van kruistabellen en beargumentatie

Wij vragen aan alle betrokken fauna-deskundigen om voor een aantal 'modelsoorten' of 'groepen van soorten' van de betreffende diergroep de twee kruistabellen van bijlagen 1 en 2 in te vullen, hier een schriftelijke toelichting op te geven (bottle-neck analyse) en in deze toelichting tevens een aantal gerelateerde onderzoeksvragen te beantwoorden. De volgende vragen dienen uitgewerkt te worden:

1. Voor welke 'groepen van soorten' en/of 'modelsoorten' wordt de bottle-neck analyse uitgevoerd?

De keuze van modelsoorten is ingegeven door ideeën over welke karakteristieke soorten in een intact heidelandschap thuishoren. Daarom is relevant:

2. Welke concrete gebieden in binnen- of buitenland kunnen voor de betreffende diergroep als referentie dienen voor het intacte Nederlandse heidelandschap en waarom?

De ingevulde kruistabellen moeten een antwoord geven op de volgende vragen:

3. Wat zijn de precieze bottle-neck(s) in welk stadium van de levenscyclus voor een diersoort/-groep in relatie tot ver-thema's (exacte aard/beschrijving van oorzaak-gevolg relaties; bijlage 1)?
4. Wat zijn de precieze bottle-neck(s) in welk stadium van de levenscyclus voor een diersoort/-groep in relatie tot uitvoeringsaspecten van herstelmaatregelen, zoals die in de huidige beheerpraktijk plaatsvinden (exacte aard/beschrijving van oorzaak-gevolg relaties; bijlage 2)?

Met oplopende volgnummers (van meer naar minder belangrijk) kan in de kruistabellen het belang van een bepaalde bottle-neck worden aangegeven (waardering). Nogmaals, het is niet de bedoeling alle combinaties die mogelijk van enig belang kunnen zijn in de kruistabel aan te geven, het gaat alleen om de meest bepalende voor de betreffende diersoort in het Nederlandse heidelandschap op dit moment, de bottle-neck(s) of ultimate factoren. Van elke combinatie wordt bovendien gevraagd in een schriftelijke toelichting de exacte aard/beschrijving van de oorzaak-gevolg relatie te geven. Vaak kunnen namelijk een aantal essentiële stappen in het werkingsmechanisme niet in de kruistabellen worden aangegeven (vb. aangeven dat het verdwijnen van Klokjesgentianen bepalend is voor het verdwijnen van Gentiaanblauwtjes als specificatie van 'afname karakteristieke flora van voedselarme zwakgebufferde milieus').

5. Welke effecten van ver-thema's of herstelmaatregelen zijn voor de betreffende diergroep nog onbekend of onduidelijk, maar kunnen mogelijk een bottle-neck vormen en hebben dus de hoogste prioriteit om nader onderzocht te worden?

Met een '?' kan in de kruistabel verwezen worden naar combinaties die mogelijk een belangrijke bottle-neck zijn, maar waarvoor nader onderzoek noodzakelijk is. Dit geeft een beeld van de belangrijkste kennislacunes waar toekomstig onderzoek zich op zal moeten richten.

In de toelichting dient daarnaast een antwoord te worden gegeven op de volgende vragen:

6. Wat zijn de belangrijkste publicaties waarvan gebruik is gemaakt? Wat is de 'hardheid' van achterliggende onderzoek dat aan de aangegeven bottle-necks heeft plaatsgevonden? Onderscheid hierbij de volgende categorieën: causaal (lab)onderzoek aan betreffende soort gepresenteerd in wetenschappelijke publicatie, correlatief (veld)onderzoek aan betreffende soort gepresenteerd in wetenschappelijke publicatie, correlatief onderzoek gepresenteerd in 'grijze' literatuur, onderzoek aan verwante soorten, best professional judgement;

Tenslotte willen we graag een antwoord op de volgende vragen:

7. Welke storingssoorten van 'uw' diergroep zijn in het heidelandschap verschenen of toegenomen als gevolg van de verschillende ver-thema's? Gaarne (voor zover mogelijk) specificeren welke factoren hierbij een rol hebben gespeeld.
8. Welke storingssoorten van 'uw' diergroep zijn in het heidelandschap verschenen of toegenomen als gevolg van het huidige beheer? Gaarne (voor zover mogelijk) specificeren welke factoren hierbij een rol hebben gespeeld.
9. Wat betekenen de uitgevoerde bottle-neck analyses voor het richtlijnenprogramma zoals dat er nu ligt (RUHF)?

Geef hierbij alleen de wijzigingen en aanvullingen ten opzichte van de tekst in Bosman *et al.* (1999) aan. Maatregelen die daarin nog niet aan de orde zijn gekomen, maar die wel in het heidelandschap worden uitgevoerd, zijn branden, verwijderen opslag, aanvoeren gebufferd grondwater, kappen, dunnen, omvorming en bodembewerking. We willen graag zo concreet mogelijke, gekwantificeerde beheersaanbevelingen voor de maatregelen in het heidelandschap waar ook een terreinbeheerder in de praktijk mee uit de voeten kan. Liefst in afhankelijkheid van de belangrijkste eigenschappen van het terrein (oppervlakte, voedselrijkdom, vochtigheid, heterogeniteit). Aandacht kan worden besteed aan aspecten als wijze

van uitvoeren (bv. soort vee, gebruik machines), intensiteit, tijdstip (tijdstip waarop, periode waarbinnen), ruimtelijke rangschikking, fasering, voorkomen van schokeffecten, combinatie met andere maatregelen etc.

10. Wat betekenen de uitgevoerde bottle-neck analyses voor de monitoringopzet van de betreffende diergroep (SMPF)?

Geef hierbij alleen de wijzigingen en aanvullingen ten opzichte van de tekst in Bosman *et al.* (1999) aan. Het gaat erom bij welke effectgerichte maatregelen welke diergroepen of –soorten in het heidelandschap hoe gemeten moeten worden. Aandacht kan worden besteed aan te meten variabelen (aanwezigheid adult, reproductiesucces, ei-afzet, overleving; hier ligt een duidelijke link met de bottle-neck), wijze en tijdstip van meten en meetfrequentie.

Ter illustratie is in bijlage 1c is een gedeeltelijke uitwerking voor de Zandhagedis gegeven. Deze gaat alleen in op vragen 3, 4 en 10. Vraag 6 is per punt verwerkt.

1a Kruistabel VER-thema's versus levensstadia

Effecten van verzuring, vermesting en verdroging

Belangrijkste bronnen

- Bink et al. 1998. Fauna-aspecten van effectgerichte maatregelen. Preadvies Fauna.
Bobbink et al. 1998. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetations
Esselink et al. 1998. Verkennende studie naar gevolgen van vermesting, verzuring, verdroging en effectgerichte maatregelen op fauna, vegetatie en abiotiek in duinen op Ameland en Terschelling
Graveland 1998. Effects of acid rain on bird populations
Hornman 1996. De effecten van verzuring en eutrofiëring door atmosferische stikstof- en zwavelverbindingen op terrestrische fauna

Abiotiek

- Toename beschikbaarheid voedingsstoffen (door depositie of toename mineralisatie)
Toename ammonium/nitraat-verhouding
Toename anaërobe omstandigheden in waterlaag
Toename organische sliblagen op waterbodem
Afname helderheid waterlaag
Afname zuurgraad (pH)
Afname buffercapaciteit
Toename uitspoeling en afname beschikbaarheid basische kationen
Toename concentraties zware metalen
Toename sulfide
Afname watervolume, grondwaterstandsverlaging
Afname grondwaterinvloed in bodem, toename regenwaterinvloed in bodem
Toename frequentie van droogvallen oppervlaktewateren
Toename peilfluctuaties
Toename schoksgewijze pH veranderingen
Toename bodemdoorluchting
Afname beschikbaarheid ijzer
Afname fluctuaties in microklimaat (temperatuur)
Overig

Vegetatie

- Toename primaire productie en toename snelheid vegetatiesuccessie
Ophoping organisch materiaal (strooisellaag)
Toename voedingswaarde planten (toename N, P, C)
Afname voedingswaarde planten (in aanwezigheid van NH_4^+ neemt de opname van K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} af)
Toename gevoeligheid planten voor stress (droogte, vorst, insectenvraat, pathogenen)
Verlenging groeicyclus vegetatie
Toename nitrofiële en zuurtolerante micro- en macroflora van voedselarme en/of zwakgebufferde milieus; vergrassing (toename bv. Pijpestrootje, Bochtige smele, Gevinde kortsteel, Helm, Strandkweek, Duinriet, Zandzegge, Braam, Brandnetel, Knolrus)
Afname karakteristieke micro- en macroflora van voedselarme en/of zwakgebufferde milieus (afname bv. Klokjesgentiaan, Orchideeën, Beenbreek, Blauwe Knoop, Spaanse ruiter, Krabbescheer, Oeverkruid, Veenmossen, Korstmossen)
Toename nitrofiële en zuurtolerante mossoorten; vermossing (m.n. Grijs kronkelsteeltje)
Toename algenbloei in water
Toename bladverlies van bomen
Toename boomsterfte, toename dood hout in bossen
Afname zaadproductie naaldbomen
Overig

Fauna

Afname prooisoorten
Afname prooiaantallen
Afname voedingswaarde prooidieren (bijv. slakken)
Toename predatiedruk (relatief)
Toename concurrentie (door afname voedselaanbod of nestgelegenheid)
Overig

Landschapsstructuur

Afname oppervlakte open/kaal zand
Afname watervolume en oppervlak
Afname microreliëf van de bodem
Afname variatie in verticale vegetatiestructuur op micro- en mesoschaal; verruiging
Afname kleinschalige mozaïekpatronen in vegetatie, afname randen en geleidelijke overgangen
Overig

Aangrijpingspunten op dieren (afhankelijk van taxonomische groep meer of minder relevant)**Ei-stadium**

Aanwezigheid biotoop voor ei-afzet/nestbouw, v.w.b. fysische (temperatuur, bodemstructuur), chemische (waterkwaliteit), biologische eisen (aanbod/bereikbaarheid waardplanten)
Autonome ontwikkeling eieren/embryogenese
Dekking tegen abiotische stress (vorst, weer)
Dekking tegen biotische stress (verstoring, predatie, vernietiging)
Thermo-, vocht- en osmoregulatie
Overig

Larvale en juveniele stadia

Dispersie/migratie naar nieuw biotoop (barrièrevorming indien biotoop van juveniel en ei-stadium verschilt)
Autonome ontwikkeling larven/juvenielen, vitaliteit
Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel, vegetatieve delen (waardplanten)
Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel, generatieve delen (nectar en stuifmeel, vruchten en zaden)
Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel, dood
Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel, ongewervelden
Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel, gewervelden
Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel, dood
Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel, mest
Voedingswaarde voedsel
Verteerbaarheid voedsel
Voortbeweging
Dekking tegen abiotische stress (vorst, weer)
Dekking tegen biotische stress (verstoring, predatie, vernietiging)
Concurrentie
Thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau
Overig

Adult stadium

Dispersie/migratie naar nieuw biotoop (barrièrevorming indien biotoop van juveniel en adult stadium verschilt)
Autonome ontwikkeling adult/fysieke conditie, vitaliteit
Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel, vegetatieve delen
Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel, generatieve delen (nectar en stuifmeel, vruchten en zaden)
Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel, dood
Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel, ongewervelden
Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel, gewervelden

Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel, dood
Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel, mest
Voedingswaarde voedsel
Verteerbaarheid voedsel
Voortbeweging
Dekking tegen abiotische stress (vorst, weer), rusten, pleisteren
Dekking tegen abiotische stress (verstoring, predatie, vernietiging)
Concurrentie
Thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau
Terreinoverzicht
Oriëntatie
Contact met andere individuen/populaties
Seizoensmigratie
Balts- en paargelegenheid
Spermato-/oögenese, vruchtbaarheid
Overig

1b Kruistabel uitvoeringsaspecten herstel-maatregelen versus levensstadia

Plaggen/chopperen

tijdstip van uitvoeren
oppervlakte te plaggen/chopperen deel i.r.t. totale opp. terrein
omvang en vorm plagstroken
situering plagstroken
expositie plagstroken
gebruik van plagmachines
wijze van plaggen en afwerken
aanwezigheid plagdepot
frequentie van plaggen
fasering van plaggen
overige

Maaïen

tijdstip van uitvoeren
oppervlakte te maaïen deel i.r.t. totale opp. terrein
omvang en vorm maaïstroken
situering maaïstroken
expositie maaïstroken
gebruik van maaimachines
wijze van maaïen en afwerken
aanwezigheid maaïseldepot
frequentie van maaïen
fasering van maaïen
overige

Begrazen

wijze van begrazen (herder of raster)
soort grazer
begrazingsintensiteit/dichtheid
begrazingsperiode
oppervlakte begrazingseenheid
integraal begrazen van terreindelen met verschillende eigenschappen
(voedselrijkdom, wateren)
toediening ontwormingsmiddelen
overige

Branden

tijdstip van uitvoeren
oppervlakte te branden deel i.r.t. totale opp. terrein
omvang en vorm brandstroken
wijze van branden
frequentie van branden
fasering van branden
weersomstandigheden tijdens branden
overige

Verwijderen opslag

tijdstip van uitvoeren
oppervlakte te behandelen deel i.r.t. totale opp. terrein
gebruik van machines
wijze van verwijderen
aanwezigheid opslagdepot
frequentie van verwijderen
fasering van verwijderen
overige

Vrijstellen/plaggen oevers

tijdstip van uitvoeren
oppervlakte vrij te stellen deel i.r.t. totale opp. oevers
omvang en vorm plagstroken
situering plagstroken
expositie plagstroken
gebruik van plagmachines
wijze van vrijstellen en afwerken
aanwezigheid plagdepot
frequentie van vrijstellen
fasering van vrijstellen indien meerdere wateren aanwezig
overige

Baggeren

drooglegging voorafgaand aan baggeren (leegpompen)
tijdstip van drooglegging
oppervlakte te baggeren deel i.r.t. totale opp. water
tijdstip slibverwijdering
gebruik van machines (grijper, graafmachine, baggerboot)
wijze van baggeren en afwerken
aanwezigheid baggerdepot
frequentie van baggeren
fasering van baggeren indien meerdere wateren aanwezig
overige

Hydrologische maatregelen

tijdstip van uitvoeren
oppervlakte te behandelen deel i.r.t. totale opp. terrein
snelheid van opstuwen grondwaterstand
wijze van uitvoeren
vooraf verwijderen van slib- of strooisellaag
overige

Kappen

tijdstip van uitvoeren
oppervlakte te kappen deel i.r.t. totale opp. terrein
omvang en vorm kapvlaktes
situering kapvlaktes
wijze van kappen en afwerken
frequentie van kappen
fasering van kappen
overige

Dunnen

tijdstip van uitvoeren
oppervlakte te dunnen deel i.r.t. totale opp. terrein
wijze van dunnen
frequentie van dunnen
fasering van dunnen
overige

Omvorming

tijdstip van uitvoeren
oppervlakte om te vormen deel i.r.t. totale opp. terrein
wijze van omvormen
frequentie van omvormen
fasering van omvormen
gebruik van boomsoorten
overige

Bodembewerking

tijdstip van uitvoeren
oppervlakte te bewerken deel i.r.t. totale opp. terrein
wijze van bewerken
gebruik van machines
frequentie van bewerken
fasering van bewerken
overige

Mineraaltoevoegingen

tijdstip van uitvoeren
oppervlakte te behandelen deel i.r.t. totale opp. terrein
soort toevoeging
wijze van uitvoeren
gebruik van machines
frequentie van uitvoeren
fasering van uitvoeren
vooraf verwijderen van strooisellaag
overige

1c Bottle-neck benadering Zandhagedis *Lacerta agilis*

Antwoord vraag 3:

Vooraf: voor de Zandhagedis, en waarschijnlijk ook voor andere relatief weinig mobiele diersoorten (zoals bv. reptielen en sommige vlindersoorten), valt de belangrijkste factor voor de populatie-afname in Nederland buiten het bestek van de problematiek die in de Inhaalslag OBN-Fauna aan bod komt. Het betreft namelijk het verdwijnen van geschikt leefgebied als gevolg van herinrichting en het versnipperd raken van restpopulaties, die hierdoor gevoeliger worden voor stochastische en milieufactoren. Desondanks hebben verdroging, verzuring en vermessing in de resterende kerngebieden een belangrijke invloed.

De bottle-necks voor de Zandhagedis in de resterende kerngebieden worden veroorzaakt door, in afnemend belang (zie kruistabel):

- Afname oppervlakte open/kaal zand (een gevolg van andere factoren aangegeven in de kruistabel: toename stikstof, toename primaire productie en snelheid successie, vermessing, vergrassing), waardoor onvoldoende mogelijkheden voor ei-afzet en dus voortplanting zijn. Eieren worden in holletje in kaal zand gelegd, op een diepte waarop de extreme temperatuurfluctuaties voldoende gedempt worden, maar het bereik nog altijd een stuk hoger ligt dan onder de heide.
- Toename vermessing: in open plekken die vermost zijn met slechts een dun laagje mos worden nog wel eieren afgezet, maar door een verminderde opwarming van de eieren door een minder effectieve zoninstraling is de incubatietijd langer en het uitkomstsucces lager.

De voortplanting (ei-fase) is voor de Zandhagedis dus veruit de meest kritieke levensfase; de soort is stress-bestendiger en flexibeler in de juveniele en adulte fase. Bovengenoemde bottle-necks berusten deels op correlatief veldonderzoek (Glandt & Bischoff, 1988; Moulton & Corbett, 1999) en deels op professional judgement (H. Strijbosch (KUN)).

- Afname van de variatie in vegetatiestructuur op micro- en mesoschaal, afname microreliëf, afname kleinschalige mozaïekpatronen en indirect ook snelheid vegetatiesuccessie hebben een negatief effect op de mogelijkheden voor thermoregulatie in de juveniele en adulte fase. Voor (jacht)activiteit is een extreem microklimaat nodig: plekken waar de zon het bodemoppervlak direct opwarmt (droog (korst)mos, strooisel, open zand, zuidhellinkjes), als ook hoge Struikheistruiken met vochtig strooisel en holletjes voor schaduw, koelte en vocht om oververhitting te voorkomen. Echter, voor opwarming is enkele decimeters open vegetatie al voldoende, terwijl ook actief wordt geklommen om boven de vegetatie uit te komen. Dit is vooral gebaseerd op professional judgement (H. Strijbosch (KUN)).

Afname van de variatie in vegetatiestructuur kan de kans op predatie vergroten, maar dit is van secundair belang. Immers, als de thermoregulatie geen bottle-neck is, is de kans op ontsnapping dermate groot dat predatie geen grootschalig probleem wordt. Grondwaterstandverlaging leidt niet tot een bottle-neck, maar maakt populaties wel gevoeliger in extreem droge jaren. Toename concentraties zware metalen is waarschijnlijk niet of nauwelijks van invloed op de ontwikkeling van de eieren. Het aanbod of de bereikbaarheid van voedsel (ongewervelden) is voor een koudbloedige soort als de Zandhagedis waarschijnlijk geen bottle-neck, omdat de soort lange perioden zonder voedsel kan overleven en omdat de soort een flexibel dieet heeft. Ook mogelijkheden voor dekking tegen vorst (winterslaap) is geen probleem, omdat de soort zeer flexibel is in de keuze van geschikte plekjes. Sterfte in de winterperiode blijkt in de praktijk verwaarloosbaar klein (enkele procenten, veldonderzoek). Contact met andere individuen is in kerngebieden geen probleem, omdat afstanden tot twee kilometer in min of meer geschikt biotoop probleemloos overbrugd kunnen worden (veldonderzoek). Echter, de soort kan maar zeer kleine afstanden in ongeschikt biotoop (bv. bos) afleggen, waardoor versnippering van leefgebieden voor de Zandhagedis een primair probleem is.

Antwoord vraag 4:

De volgende alinea's moeten nog uitgewerkt worden. Onderstaande beschreven bottle-necks berusten deels op correlatief veldonderzoek (Glandt & Bischoff, 1988; Moulton & Corbett, 1999) en deels op professional judgement (H. Strijbosch). Effectgerichte maatregelen kunnen in principe bijdragen aan een toename van de variatie op micro- en meso-schaal, mits kleinschalig uitgevoerd. Dat is nu vaak juist het probleem in de huidige beheerspraktijk, maatregelen worden te grootschalig, uniform of intensief uitgevoerd, en leiden vaak tot een verdere verarming in de vegetatiestructuur en microreliëf. Een voorbeeld hiervan is de verandering van Struikheide onder invloed van begrazing, waarvan de struiken gedrongen en dichter worden met kruipende en liggende groeivormen. Hierdoor worden de mogelijkheden van Zandhagedissen om via positionering in heidestruiken de lichaamstemperatuur op peil te brengen en te houden geringer.

In combinatie met plekken die van oorsprong al minder geschikt zijn, kunnen barrières worden opgeworpen. Daarnaast is ook het tijdstip van uitvoeren van maatregelen vaak nadelig voor Zandhagedissen. Intensieve betreding van plekken met open zand brengt voortplanting in gevaar.

Antwoord vraag 10:

Aanbevelingen voor beheer, voor zover specifiek voor Zandhagedissen (Glandt & Bischoff, 1988; Moulton & Corbett, 1999; professional judgement H. Strijbosch):

- De plekken waar concentraties van reptielen voorkomen moeten in principe onberoerd blijven;
- Zorg dat alle groeistadia van heide (pionier, groeiend, volwassen, gedegenereerd) aanwezig zijn m.b.v. rotatiebeheer. Richt je op ongeveer 25% van elk groeistadium. Kleine delen (ong. 5%) niet beheren, zodat hier een dikke humuslaag ontstaat;
- Zorg dat 2-20% open zand aanwezig is (in het horizontale, hellende en verticale vlak, vooral op het zuiden georiënteerd). Creëer een fijn mozaïek, waarbij de plekken open zand niet te klein (min. 1 m²) en niet te groot (max. 10 m²) zijn;
- Het tijdstip van uitvoeren van maatregelen moet rekening houden met de meest kwetsbare perioden in de levenscyclus: in hun ondergrondse winterverblijfplaats (half september-half april) en in de periode dat de jongen worden geboren (augustus-november). Plaggen best in periode half april-juli. Maaien best in winter;
- In terreinen waar Zandhagedissen voorkomen handmatig plaggen in kleine stukjes van maximaal 0,25 are. Ze kunnen het best op verschillende plekken tegelijk worden uitgevoerd, waarbij de plekken met de geringste structuurrijkdom worden uitgekozen. Jaarlijks max. 5% van het terrein plaggen;
- Lange, relatief smalle plagstroken hebben de voorkeur boven brede plagstroken, omdat in het eerste geval meer randen/overgangen aanwezig zijn. Kronkels te prefereren boven rechte plagstroken. Indien mogelijk reliëf in plagstroken aanbrengen, door geleidelijke overgangen van verschillende plagdieptes: warme, droge zuidhellinkjes en koele noordhellinkjes;
- Na een ingreep (bv. plaggen) moet het terrein in principe lange tijd (meer dan 15 jaar) met rust worden gelaten om een goede heidevegetatie voor reptielen te kunnen laten ontwikkelen;

Oude, hoge heide zou bij begrazing uitgerasterd moeten worden, net zoals plekken met open zand waar eieren worden afgezet. Ook zoomvegetaties en vrijstaande struiken, bomen en hun directe omgeving moeten zoveel mogelijk gevrijwaard worden van begrazing. Dit geldt ook voor steile zuidhellingen. Tevens uitrasteren voor recreatie.

Referenties

Glandt & Bischoff (eds.) 1988. Biologie und Schutz der Zauneidechse. Mertensiella.
Moulton & Corbett. 1999. Sand Lizard Conservation Handbook.

Bijlage 2 Sprinkhanen

2a: Enquête sprinkhanen

Roy Kleukers & Baudewijn Odé (EIS)

Inleiding

Het heidelandschap is van groot belang voor de Nederlandse sprinkhanenfauna; een groot deel van de soorten komt alleen in het heidelandschap voor of bereikt er landelijk gezien de hoogste populatiedichtheden. Het gaat om de soorten in de onderstaande tabel. Een aantal daarvan zijn als modelsoorten (in vet weergegeven) aan te wijzen. Wij verwachten dat de overige soorten meeliften als de knelpunten (bottlenecks) voor de modelsoorten zijn opgeheven. Klappersprinkhaan en bosdoortje worden uitgestorven beschouwd in ons land en zijn daarom niet opgenomen. Het is overigens niet met zekerheid bekend of het bosdoortje in Nederland op de heide voorkwam.

Tabel 1. Indicatieve plaats van soorten binnen het heidelandschap (modelsoorten zijn vetgedrukt):

1. droge heide en stuifzand
2. natte heide
3. (overgangen naar) droge schraalgraslanden
4. (overgangen naar) natte schraalgraslanden
5. overgangen naar struweel en bos

	1	2	3	4	5	
Kleine wrattenbijter	X					Struikhei
Blauwe duinsprinkhaan	X					Open Struikhei, pionierstadia in stuifzand
Knotsprietje	X					Open Struikhei, pionierstadia in stuifzand
Veldkrekel	X		x			Afwisselend open en grazige vegetaties
Wrattenbijter	X		X			Struikhei of schrale grazige vegetatie
Steppesprinkhaan	X		X			Open, droge hei en schraalgrasland
Zoemertje	X		X			Vrij dichte, korte vegetatie
Schavertje	X		X			Vrij dichte, korte vegetatie
Ratelaar	X		X			Schrale grazige vegetaties
Bruine sprinkhaan	X		X			Schrale grazige vegetaties
Snortikker	X		X			Zeer schrale grazige vegetaties
Heidesabelsprinkhaan	X	x				Struikhei en Pijpenstrootje
Moerassprinkhaan		X		x		natte, struct.rijke hei of gras, venoevers
Gewoon spitskopje		X		X		Oevervegetatie vennen
Zompsprinkhaan		X		X		Vochtige heide, Pijpenstrootje
Krasser		X		X		Dichte vegetatie van Pijpenstrootje
Negertje		X		X		Vochtige heide. Pijpenstrootje, schraalgrasland
Wekkertje		X		X		Allerlei grazige vegetaties, niet te droog

(vervolg)

	1	2	3	4	5	
Gewoon doorntje		X		X		Open, vochtige plekken
Zadelsprinkhaan	X				x	Brem, braam en oude heidestruiken
Sikkelsprinkhaan					X	Brem, braam en jonge bosopslag
Boomsprinkhaan					X	Struiken en bomen
Struiksprinkhaan					X	Struiken en boompjes
Grote groene sabelsprinkhaan					X	Ruigtkruiden, struiken en bomen

Het was binnen de gestelde tijd niet mogelijk om alle modelsoorten te bespreken. We hebben ons daarom beperkt tot vier soorten van droge heide en schraalgraslanden (Wrattenbijter, Blauwe duinsprinkhaan, Veldkrekel en Kleine wrattenbijter), waarvan de ecologie redelijk bekend is en waarvan we relatief concrete ideeën over de bottlenecks hebben. Enkele algemene principes die voor de hele groep gelden worden bij deze soorten aangehaald.

De enquête aan de hand van de 10 vragen:

1.

a Wrattenbijter

Karakteristiek voor droge heide en overgangen naar schraalgrasland. werd vroeger nogal eens gevonden in meer verstoorde delen (bijvoorbeeld bij vuilnisbelt in de buurt, bloemrijke delen van de hei, nabij een akkerrand).

b Blauwe duinsprinkhaan

Soort van pioniervegetaties op (stuif)zand en open begroeiingen met stuikheide.

c Veldkrekel

Soort van stuifzanden en heides met lage grasvegetaties. De gebieden dienen vrij groot te zijn, omdat de populatiedichtheden sterk kunnen fluctueren. (Deel) populaties sterven daarom regelmatig uit.

d Kleine wrattenbijter

Karakteristiek voor dynamische terreinen (a.g.v. natuurlijke verstuing of menselijke activiteit) met een open begroeiing van struikhei.

2.

In Nederland zijn eigenlijk geen referentiegebieden te noemen voor een intacte Nederlandse heide. Je bent geneigd om rijke sprinkhanengebieden te kiezen als referentie, maar het is de vraag of dit terecht is. Veel veldsprinkhanen hebben hun optimum in halfopen grazige vegetaties en zijn daarmee het best vertegenwoordigd ergens in overgangen naar schraalgraslanden of in vergraste droge heide. De meeste heides in Nederland zijn in de loop van de vorige eeuw sterk veranderd. Ze zijn veel kleiner geworden en de uitwisseling met andere heideterreinen is gedecimeerd. De meeste heides zijn bovendien sterk vergrast en deels dichtgegroeid met struiken en bomen. Daar komt bij dat de heideterreinen van Zuid-Nederland, Midden-Nederland en Noordoost-Nederland behoorlijk verschillen in sprinkhanenfauna.

Ondanks bovengenoemde bezwaren hieronder dan toch enkele droge heidegebieden met een rijke sprinkhaanfauna:

- N.P. Hoge Veluwe: rijk aan sprinkhanen (met veel zeldzame soorten als zadelsprinkhaan, wrattenbijter, blauwe duinsprinkhaan), maar is met een afnemende dynamiek sterk verbost en vergrast in de loop van de vorige eeuw. De kleine wrattenbijter is er verdwenen.
- Oldenbroekse Heide op de Noord-Veluwe: voorkomen kleine wrattenbijter en zadelsprinkhaan. Weinig vergrast door grootschalig brandbeheer en mensafhankelijke dynamiek.

- Lüneburgerheide in Noord-Duitsland, hier komt lokaal een zeer rijke sprinkhanenfauna voor, met name op de dynamische terreinen (schietterreinen met brandbeheer).

3.

a. Wrattenbijter (op basis van correlatief onderzoek en expert judgement):

1. afname watervolume, grondwaterstandsverlaging (Abiotiek) vs autonome ontwikkeling eieren (Ei-stadium),
2. afname variatie in vegetatiestructuur; verruiging (Landschapsstructuur) vs. autonome ontwikkeling eieren (Ei-stadium) (hier had ook successie genoemd kunnen worden),
3. afname oppervlakte open/kaal zand (Landschapsstructuur) vs. aanwezigheid voorkeurshabitat voor eiafzet (Ei-stadium),
4. afname fluctuaties in microklimaat (Abiotiek) vs thermoregulatie, ...(larvale en juveniele stadia).

Voor een soort die voorkomt in droge, zandige terreinen, zijn de eieren van de wrattenbijter opmerkelijk gevoelig voor uitdrogen. Uit labonderzoek blijkt dat bij verdroging minder eieren uitkomen. Naar verwachting zal een grondwaterdaling daarom een ongunstig effect hebben op het voorkomen van de wrattenbijter (mits dit invloed heeft op het vochtgehalte van dat deel van de bodem waar de eieren zijn afgezet).

De eieren worden afgezet op zandige plekken. De algemene tendens van afname van zandige plekken lijkt daarom ongunstig voor de soort. Mogelijk zal de wrattenbijter haar eieren nog wel kunnen afzetten als de vegetatie wat dichter wordt, maar dan wordt de cyclus waarschijnlijk verstoord. Het is van veldsprinkhanen bekend dat de cyclus van de soort afgestemd is op de microklimatologische omstandigheden in de biotoop. Soorten met een langzame eiontwikkeling ontbreken in vochtige, relatief koele, terreinen. Indien het vegetatiedek dichter wordt door verruiging warmt de bodem minder snel op en zal de eiontwikkeling langer duren. De eieren komen te laat uit en de dieren worden niet meer op tijd volwassen. Dit zou zeker ook bij de wrattenbijter een rol kunnen spelen.

b. Blauwe duinsprinkhaan (in hoge mate gebaseerd op expert judgement):

1. afname variatie in vegetatiestructuur; verruiging (Landschapsstructuur) vs. autonome ontwikkeling eieren (Ei-stadium),
2. afname oppervlakte open/kaal zand (Landschapsstructuur) vs. aanwezigheid voorkeurshabitat voor eiafzet (Ei-stadium),
3. toename primaire productie, toename successie (Vegetatie) vs. balts- en voortplantingsgelegenheid (adult stadium),
4. afname fluctuaties in microklimaat (Abiotiek) vs thermoregulatie, ...(larvale en juveniele stadia).

De blauwe duinsprinkhaan is sterk beperkt tot vegetatielose delen tussen de heideplanten. Hoewel hier geen harde informatie over is, heeft dit waarschijnlijk, net als bij veel andere bijzondere heidesoorten, te maken met de mogelijkheden voor eiafzet en eiontwikkeling. Hier kan echter ook de strikt bodembewonende levenswijze een factor zijn. Mogelijk is de paarvorming lastiger bij een dichtere begroeiing, omdat de balts alleen op onbegroeide stukken kan plaatsvinden. Dit is voor een andere soort, het knotssprietje, aannemelijk gemaakt (Lensink 1995).

c. Veldkrekel (in hoge mate gebaseerd op expert judgement):

1. overig (landschapsstructuur) vs. overig (adult stadium),
2. afname variatie in vegetatiestructuur; verruiging (Landschapsstructuur) vs. aanwezigheid voorkeurshabitat voor nestbouw (Ei-stadium),
3. afname fluctuaties in microklimaat (Abiotiek) vs thermoregulatie, ...(larvale en juveniele stadia).

Het is onwaarschijnlijk dat bij deze soort de relatie tussen microklimaat en ei-ontwikkeling essentieel is, zoals bij veel andere heidesoorten verondersteld wordt. De

eieren worden namelijk in het voorjaar in (zelfgegraven holletje) gelegd en komen al binnen een paar weken, zonder diapauze, uit. Waarschijnlijk is het geringe oppervlak en versnippering van de leefgebieden in ons land de echte bottleneck. Van deze, in ons land aan de uiterste noordrand van haar areaal voorkomende, soort zijn extreme (natuurlijke) populatieschommelingen bekend. In Duitsland werd bijvoorbeeld vastgesteld dat een populatie zich in een jaar van 200 naar 25000 individuen had uitgebreid (Remmert 1980). Ook wordt beschreven dat populaties zich in een aantal jaren kunnen opbouwen en daarna ineens storten. De kans dat (deel)populaties uitsterven is dan ook zeer groot. In een situatie met kleine, versnipperde populaties is dit uitsterven dan vaak onherroepelijk. Misschien dat uitsterven deels kan worden voorkomen als er voor gezorgd wordt dat per terrein een voldoende groot oppervlak met geschikte vegetatie voor nestholletjes aanwezig is, als ook voldoende afwisselende vegetatie voor beschutting en thermoregulatie voor vooral de jongere stadia.

d. Kleine wrattenbijter (in hoge mate gebaseerd op expert judgement):

1. afname variatie in vegetatiestructuur; verruiging (Landschapsstructuur) vs. autonome ontwikkeling eieren (Ei-stadium),
2. afname oppervlakte open/kaal zand (Landschapsstructuur) vs. aanwezigheid voorkeurs habitat voor eiafzet (Ei-stadium),
3. afname fluctuaties in microklimaat (Abiotiek) vs thermoregulatie, ...(larvale en juveniele stadia).

Er zijn geen details m.b.t. de eiontwikkeling van deze soort bekend, maar we veronderstellen dat de veranderde microklimatologische omstandigheden ook bij deze soort een verstoring effect op de cyclus zal hebben.

De kleine wrattenbijter komt in Nederland aan de uiterste noordrand van het areaal voor. De soort heeft zodanig extreme eisen aan vegetatiestructuur, bodembedekking en gerelateerd microklimaat, dat de soort in het begin van de tweede helft van de vorige eeuw op vrijwel alle heideterreinen van Noordwest-Europa verdwenen is. In deze periode zijn veel heideterreinen hetzij bebost of in agrarische cultuur genomen, dan wel door de natuurbescherming tot reservaat verklaard. Dit laatste meestal zonder enige vorm van beheer. Tot die tijd waren de heideterreinen meestal geëxploiteerd voor beweiding en brandbeheer was de makkelijkste om heide te verjongen. Ook werden heideplaggen gestoken t.b.v. de potstal.

De kleine wrattenbijter is een soort van uitgestrekte heideterreinen, met weinig bomen of struiken, een relatief kale bodem (weinig strooisel en mos) en een relatief open begroeiing van Struikhei. Deze combinatie van eigenschappen resulteert in een extreem microklimaat, met zeer grote temperatuurschommelingen. Daarnaast heeft de soort behoefte aan open, zandige grond voor de eiafzet. Zowel in Nederland als in Duitsland zijn twee grote populaties bewaard gebleven in militaire terreinen, vooral dankzij een rigoreus brandbeheer en hoge dynamiek (m.n. bodemverstoring door voertuigen en ontploffingen).

4

Het is zeer lastig om bottlenecks aan te geven in relatie tot uitvoeringsaspecten van herstelmaatregelen. In het algemeen zijn maatregelen die leiden tot een eenvormige vegetatiestructuur ongunstig, omdat sprinkhanen naar behoefte moeten kunnen zonnen of juist beschutting zoeken. Dit soort kleinschalige migraties is ook in het veld aangetoond (Lensink 1963).

5

Brandbeheer zou als belangrijke nieuwe beheersvorm terdege onderzocht moeten worden. Over de maatregel in het kader van herstelbeheer moeten de verwachting op de korte termijn overigens niet te hoog worden geschat, aangezien een eerste keer brand in veel van de huidige situaties (met een grote ophoping van organisch materiaal) leidt tot een extra sterk vuur (risico van verbranding van bodemfauna, eieren e.d.) en een sterk verhoogde mineralisatie van voedingsstoffen. Brandbeheer krijgt pas een gunstig effect als de hoeveelheid te verbranden bovengrondse organische stof gering is.

6

Ingrisch, S. 1983. Zum Einfluß der Feuchte auf die Schlupfrate und Entwicklungsdauer der Eier mitteleuropäischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). Dtsch. Ent. Z. N.F. 30: 1-15.

Ingrisch, S. 1988. Wasseraufnahme und Trockenresistenz der Eier europäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae). Zool. Jb. Physiol. 92: 117-170.

Ingrisch, S. & G. Köhler 1998. Die Heuschrecken Mitteleuropas. Die Neue Brehmbücherei 629: 1-460.

Het belangrijkste samenvattende werk over de oecologie van sprinkhanen en krekels.

Kleukers, R.M.J.C. & J.C.M. Musters 1989. Effecten van begrazing op grasland-entomofauna. ongepubliceerd doctoraalverslag Vakgr. Natuurbeheer (LUW), nr. 1036/intern RIN-rapport 89/11: 61 p.

Niet gebruikt voor enquête maar mogelijk toch interessant binnen OBN-kader.

Kleukers, R.M.J.C., E.J. van Nieukerken, B. Odé, L.P.M. Willemse & W.K.R.E. van Wingerden 1997. De sprinkhanen en krekels van Nederland (Orthoptera). Nederlandse Fauna 1: 1-416.

In dit boek worden de resultaten van het landelijke sprinkhanenproject samengevat. Bij het invullen van de enquête werd ook gebruik gemaakt van de tijdens dit project opgedane veldkennis, die deels niet in dit boek is terecht gekomen. Sinds het afsluiten van het project lopen er diverse proefprojecten voor monitoring met sprinkhanen.

Lensink, B. 1963. Distributional ecology of some Acrididae (Orthoptera) in the dunes of Voorne, Netherlands. Tijdschrift voor Entomologie 106: 357-443.

Lensink, N. 1995. Het baltsgedrag van *Myrmeleotettix maculatus* (Thunberg). Nieuwsbrief Saltabel 12: 9-17.

Musters, J.C.M. & W.K.R.E. van Wingerden 1990. Over oorzaken van habitatverschillen bij veldsprinkhanen. Nieuwsbrief Saltabel 3: 3-8.

Remmert, H. 1980. Ecology. Springer Verlag, Berlijn.

Hierin wordt melding gemaakt van de sterke populatieschommelingen van de veldkrekels.

Wingerden, W.K.R.E. van, J.C.M. Musters & F.I.M. Maaskamp 1991. The influence of temperature on the duration of egg development in West European grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). Oecologia 87: 417-423.

Door labonderzoek wordt duidelijk gemaakt dat veldsprinkhanen van droge terreinen een langzame eiontwikkeling hebben, in vergelijking met soorten van vochtige (en relatief koude terreinen). Hieruit lijkt de conclusie gerechtvaardigd dat dit de, genetisch bepaalde, eiontwikkelingssnelheid een bepalende factor is voor het kunnen voorkomen in een terrein. Immers, soorten met een langzame eiontwikkeling zijn beperkt tot droge terreinen omdat ze in een nat/koud terrein te laat in het seizoen uit het ei komen en de cyclus niet meer rond krijgen.

Verstegen, M.A.J.M., H. Siepel, A.H.P. Stumpel & H.A.H. Wijnhoven 1992. Heide en heidefauna: indicaties voor het beheer. RIN-rapport 92-26: 1-112.

Deze publicatie is niet voor deze enquête gebruikt, maar is voor het OBN-project mogelijk interessant. Hierin staan in ieder geval een aantal verwijzingen naar andere literatuur over dit onderwerp.

7.

Soorten die naar verwachting in het heidelandschap zijn toegenomen als gevolg van verschillende ver-thema's: de veldsprinkhanen krasser, wekkertje, bruine sprinkhaan, ratelaar, schavertje en zoemertje. Dit zijn soorten die ook vroeger wel op de gevarieerde heides voorkwamen, maar waarschijnlijk in lagere dichtheden. De dichtheden nemen tot een bepaalde vergrassingsgraad toe en daarna weer af. De plek van het omslagpunt zal per soort verschillen en afhankelijk zijn van het type vergrassing.

Uitdrukkelijk moet er op worden gewezen dat een aantal van deze soorten (m.n. schavertje en zoemertje) met het afnemen van het areaal heidelandschap op landelijke schaal in de loop van de vorige eeuw wel degelijk zijn afgenomen.

Ook boom- en struikbewonende soorten zoals struik- en boomsprinkhaan zijn toegenomen door de vegetatiesuccessie in heideterreinen. Ook hier zullen de dichtheden weer afnemen als de begroeiing te hoog en te dicht wordt.

8.

Er zijn geen soorten te noemen die zijn toegenomen als gevolg van beheer.

9.

- De gekozen aanpak leidt vrijwel automatisch naar kleinschalige ingrepen. Echter, je zult moeten oppassen voor dat je niet allerlei soorten om zeep helpt door te voorzichtig te zijn. Zo blijkt grootschalig branden gunstig te zijn voor de kleine wrattenbijter, een zeer bijzondere sprinkhaansoort die in Noordwest-Europa nog maar op twee grote militaire oefenterreinen, met grootschalig brandbeheer, voorkomt.
- In aansluiting op het vorige punt: Er wordt hier en daar gesuggereerd dat de plekken waar bijzondere soorten voorkomen opgespoord moeten worden en dat hier de voorgestelde maatregelen niet moeten worden uitgevoerd. Echter, ook door niets doen kunnen deze plaatsen in kwaliteit achteruit gaan. Je moet soms niet bang zijn om een deel van een populatie op te offeren om op de lange termijn winst te boeken.
- Wat als algemene aanwijzing genoemd zou kunnen worden is dat gestreefd zou moeten worden om geleidelijke overgangen van bos naar open terrein te creëren, vooral op de zon geëxponeerde delen. Dit biedt veel variatie in microklimaat (met zon- en schuilmogelijkheden) en meestal ook een vrij grote bloemrijkdom, waardoor er veel warmteminnende insecten (waaronder sprinkhanen) voorkomen. Dit kan gerealiseerd worden door de overgangszone te laten verruigen en de bosrand op strategische plekken uit te dunnen.

10.

- De aanbevelingen voor monitoring van sprinkhanen kunnen we niet ondersteunen. De wegvangmethode kost erg veel tijd, terwijl uitvoering veel ervaring van de waarnemer vraagt. Van enkele veldsprinkhanen zijn vrouwtjes slecht van elkaar te onderscheiden. Bovendien is de kans aanwezig dat ontwikkelingen in een gebied worden “gemist” door de relatief kleine oppervlakte die met een beperkt aantal vlakken van 10x10 meter wordt bemonsterd. Ons idee is dat beter een globalere methode gebruikt kan worden, wel met proefvlakken, maar met aantalsschattingen (in klassen). Zo kun je in dezelfde tijd een groter deel van het hele gebied bestrijken en krijg je een beter idee van de ruimtelijke ontwikkelingen. Het lijkt ons onwenselijk binnen een terrein twee methoden van monitoring te hanteren.
- Het lijkt ons in het algemeen beter om bij de monitoring niet te zeer in te zetten op de transectmethodes. Hiermee krijg je slechts informatie over een zeer klein deel van het gebied. Bij het evalueren van een ingreep wil je het totaaleffect weten en dan moet je de ontwikkelingen van de betrokken groepen in het hele terrein weten. In het geval van de Rosse sprinkhaan is tot een transectmonitoring besloten, aangezien de soort verspreid voorkomt langs een aantal lijnvormige elementen (spoorberm, wegberm, e.d.). In heidegebieden komen weinig lijnvormige elementen voor, hoogstens venoevers of bosranden.

2b: Kruistabel sprinkhanen

Ver-factoren

<i>a: blauwe duinsprinkhaan; b: kleine wrattenbijter; c: wrattenbijter; d: veldkrekel</i>	Ei-stadium		Larve/juveniel	Adult	
	Aanwezigheid voorkeurs-habitat voor ei-afzet/ nestbouw	Autonome ontwikkeling eieren/embryoge nese	Thermo-, vocht- en osmoregulatie/ activiteitsniveau	Balts- en voortpla n- tingsgele -genheid	Overig
Abiotiek					
Afname watervolume, grondwaterstandsverlaging		1c			
Afname fluctuaties in microklimaat (temperatuur)			4a/3b/3c/3d		
Vegetatie					
Toename primaire productie, toename successie				3a	
Landschapsstructuur					
Afname oppervlakte open/kaal zand	2a/2b/2c				
Afname variatie in vegetatiestructuur; verruiging	2d	1a/1b/1c			
Overig: gering oppervlak, versnippering					1d

2c: Brainstorm sprinkhanen

7 september 2000

Aanwezig: Roy Kleukers (RK), Walter van Wingerden (WvW), Hans Esselink (HE), Chris van Turnhout (CvT), Suzanne Stuijzand (SS), Marijn Nijssen (MN), Peter Beusink

CvT en SS hebben in april van dit jaar een enquête opgesteld, waarin de problematiek rond ver-thema's (verzuring, vermesting en verdroging) en beheer voor heidefauna aan de orde werd gesteld. Deze enquête is door deskundigen voor negen diergroepen ingevuld, te weten: vogels, reptielen, amfibieën, zoogdieren, sprinkhanen, dagvlinders, loopkevers, libellen en watermacrofauna. In samenspraak met het DT-Fauna is besloten volgend op deze 'enquête ronde' per diergroep een brainstormsessie met verschillende deskundigen te houden, om zodoende nog dieper op de problematiek in te kunnen gaan. De enquête vormde een leidraad tijdens deze brainstorm, en vormt de basis van het onderstaand verslag. Roy Kleukers en Baudewijn Odé (BO) hebben de enquête voor de sprinkhanen ingevuld. De belangrijkste vragen tijdens de brainstorm zijn welke bottlenecks er bestaan voor sprinkhanen in het heidelandschap in relatie tot ver-thema's en beheer. Tevens willen we weten welke kennislacunes er bestaan, en waar de prioriteiten liggen bij het opstellen van nieuw onderzoek.

In de enquête wordt aangegeven dat voor sprinkhanen in het algemeen de bottlenecks voornamelijk in de ei- en larvale fase optreden. In de adulte fase worden minder problemen verwacht, omdat de dieren dan robuuster zijn. Een bottleneck die algemeen voor soorten kan optreden, is dat de afstand tussen de geschikte habitats van de drie stadia te groot is.

Om inzicht te verkrijgen welke bottlenecks kunnen ontstaan voor sprinkhanen, is het essentieel te weten in welke biotopen ze voorkomen. In de enquête heeft RK een lijst van sprinkhanensoorten opgevoerd die in het heidelandschap voorkomen. Tijdens de brainstorm is een rangorde aangegeven van open naar meer dichte (vergraste) vegetatie voor de sprinkhanen van de droge heide:

Blauwe duinspr.	Knosprietje	Steppesprinkhaan	Zoemertje	Ratelaar
Bruine sprinkhaan	Schavertje	Snortikker		

(In een naschrift menen RK en BO echter dat de Bruine sprinkhaan eerder in de buurt van de Steppesprinkhaan/Snortikker thuishoort.) Het Schavertje en Zoemertje kwamen vroeger vooral op schrale graslanden voor, en in mindere mate op de heide. Tegenwoordig zijn ze vaker te vinden op de heide. Voor het Schavertje en mogelijk ook het Zoemertje is dit terug te voeren op de verdergaande vergrassing van de heide; deze soort komt voor op 'rijkere' grassen als Bochtige smele en Borstelgras. WvW denkt echter dat het niet waarschijnlijk is dat vergrassing het Zoemertje heeft aanzet tot verplaatsing naar de heide, omdat deze soort (en ook de Snortikker) op 'armere' grassen (Schapegras en Buntgras) leeft.

Voor veel soorten geldt dat het ondoenlijk is ze te categoriseren: het voorkomen van een soort is sterk regionaal bepaald*. In Brabant komt het Negertje bijvoorbeeld voor in vochtige heide, terwijl hij op de Veluwe juist op droge plekken (wel beschaduwde) wordt aangetroffen.

De door RK en BO genoemde bedreigde 'modelsoorten' hebben, i.t.t. de bovengenoemde soorten, heidebiotopen nodig die gevarieerd zijn. Net als voor het Negertje is er ook voor deze soorten vaak geen duidelijk patroon te zien in hun voorkomen (zie onder). Hierdoor blijven de biotoopvoorkeuren en -eisen van een soort voor een groot deel onbekend, waardoor het eigenlijk niet mogelijk is tot een gefundeerde bottleneck-analyse te komen. Het is daarom belangrijk in eerste instantie

meer te weten te komen over de eisen die een soort stelt aan zijn milieu. Wat zijn de 'sinks' en 'sources'? (zie *Kennislacunes*)

Hieronder wordt soortspecifiek ingegaan op het voorkomen van de 'modelsoorten', en de verwachte bottlenecks irt ver-factoren en beheer. Onderstaande vormt een aanvulling op wat al in de enquête is aangegeven.

Kleine wrattenbijter

Deze zeldzame soort heeft een groot terrein nodig waar alle successiestadia aanwezig zijn (RK en BO). In ieder geval zijn open plekken en jonge heide nodig. Het is onbekend of ook oude hei nodig is. Hij kwam vroeger op verschillende plekken voor, bijvoorbeeld op gevarieerde, vochtige heide (Gerritsfles). Nu wordt hij nog op de Oldebroekse heide (brandbeheer) aangetroffen, waar er nog wel enige variatie in de ouderdom van hei optreedt, met af en toe Bochtige smele ertussen.

Wrattenbijter

Ook voor de Wrattenbijter is het moeilijk vast te stellen wat de biotoopeisen zijn. Hij komt op de Hoge Veluwe voor in een mix van heide, waar Buntgras aanwezig is en weinig Struikhei staat (ongeveer hetzelfde biotoop als de Kleine heivlinder: vroeg stadium na verstuiwing). Hij wordt ook wel eens aangetroffen op dichtere plekken. De Wrattenbijter komt echter ook buiten de heide voor, bijvoorbeeld op de zuidhelling van een met gras begroeide kanaaloever (Drongelens Kanaal).

Ook over de eiafzetplaatsen bestaan onzekerheden. Over het algemeen wordt aangenomen dat de eitjes van de Wrattenbijter in zand worden gelegd.

In de enquête wordt verlaging van de grondwaterstand (agv verdroging) als belangrijkste bottleneck voor de Wrattenbijter aangevoerd (tijdens de eifase). Laboratoriumonderzoek wijst inderdaad uit dat eieren gevoelig zijn voor droogte (vooral in de zomer). Toch is dat vreemd; op de droge hei waar deze soort zijn eieren legt, speelt het probleem van grondwaterstandsverlaging niet zo: eieren worden in open zand gelegd, ook wel op hogere plekken. Deze plekken zijn altijd droog geweest. (Aan de oevers van voormalige stuifzandvennen heeft verdroging wel invloed; deze vennen staan onder invloed van grondwater.) Naschrift RK en BO: Verdroging speelt mogelijk wel een rol als vochtige plekken (door ondoorlatende lagen hoger in de bodemprofiel) gunstige eiafzetplaatsen voor de Wrattenbijter oplevert. Door verdroging (of dichtgroei) zouden deze plaatsen kunnen verdwijnen.

Zoals voor veel andere sprinkhaansoorten vormt verruiging (vergrassing, vermossing, en mogelijk ook 'veralging', HE) een belangrijke bottleneck: door de temperatuursdaling doen de eieren er veel langer over om uit te komen. Soorten die een lange ontwikkelingstijd hebben, zoals de Wrattenbijter, verliezen bij een te lage temperatuur de 'race tegen de klok': de eieren komen niet op tijd uit. Hoewel het onduidelijk is welke eisen de Wrattenbijter precies stelt aan zijn biotoop, kan worden vastgesteld dat een stabiel milieu noodzakelijk voor de eieren is: eieren kunnen er 2 tot 8 jaar over doen voor ze uitkomen. Het uitkomen van de eieren varieert binnen één legsel. Hiermee kan de soort waarschijnlijk inspelen op slechte jaren (risicospreiding). Hierdoor is de soort weliswaar ingesteld op catastrofes (RK en BO), maar niet aan 'blijvende' verstoring van het habitat (dichtgroei). Het milieu dient zodanig gevarieerd te zijn dat alledrie de ontwikkelingsstadia er kunnen leven, waarbij het habitat van de drie levensstadia onderling bereikbaar zijn.

WvW, in een naschrift over wat bekend is van Wrattenbijters in Engeland: Bottlenecks voor de Wrattenbijter, geformuleerd in de vorm van minimale (rand)voorwaarden:

- Stukken met een korte, open grasmat waarin de individuen direct beschonen kunnen worden door de zon, om hun lichaamstemperatuur snel te laten toenemen (na regen, kou, nacht, bewolking).
- Zuidexposities hebben de voorkeur; de hoeveelheid zonneënergie per cm² bodem is groter, waardoor ze sneller kunnen opwarmen (Cherrill & Brown, 1990a).
- Vegetaties voornamelijk lager dan 5 cm, maar hierbinnen mozaïek van aaneengesloten vegetatie en vegetatie met pollen op verder kale bodem: Binnen

het kerngebied dient deze combinatie binnen vakken van 5x5 m voor te komen! Dus als er stukken zijn van homogeen aaneengesloten vegetatie, of homogene stukken met pollen, dan is het habitat alleen op de grens geschikt (Cherrill & Brown 1990b).

Blauwe duinsprinkhaan

De Blauwe duinsprinkhaan komt voor in open stukken, meestal op zandgrond. De bottlenecks voor de Blauwe duinsprinkhaan worden voornamelijk tijdens de ei- en adulte fase verwacht. Er is echter weinig exact bekend. Het is bijvoorbeeld onduidelijk of vermossing een rol speelt. WvW denkt dat een afname van ruimtelijke variatie een bottleneck kan vormen. In dichte grazige vegetaties kan deze soort zich niet voortbewegen. Correlatief onderzoek is nodig om meer gefundeerde uitspraken te kunnen doen over eisen en bottlenecks voor de Blauwe duinsprinkhaan.

Veldkrekel

Voor de Veldkrekel is het ook zeer lastig biotoopeisen vast te stellen. De populaties van deze soort schommelen enorm over de jaren heen. In slechte jaren overleven vooral de populaties in stuifzanden en in grazige vegetaties op zandgrond; waarschijnlijk ligt hier de 'source'. RK en BO: De Veldkrekel profiteert mogelijk van zware begrazing.

De Veldkrekel graaft gangen en legt de eieren ondergronds. De nimfen zitten op de kale bodem. Het reproductiesucces is gecorreleerd met de temperatuur (Remmert, zie enquête RK). Het is niet waarschijnlijk dat vermossing een bottleneck vormt voor de Veldkrekel, deze heeft stevige kaken die hierdoor heen kunnen bijten. Aan de andere kant meent BO (naschrift) dat bijv. explosieve groei van haarmos wel degelijk een ongeschikt biotoop voor de veldkrekel zou kunnen opleveren (ook al is een individu nog wel in staat een hol te maken).

Heidesabelsprinkhaan

De Heidesabelsprinkhaan bevindt zich zowel in droge hei en schraallanden als in natte hei en schraallanden (centraal, niet in de overgangen van droog naar nat). De belangrijkste bottleneck voor deze soort vormt waarschijnlijk versnippering. Hij ondervindt geen problemen bij vergraste heide, indien er genoeg hoge vegetatiestructuren aanwezig zijn. Dit geldt vooral voor vergrassing met *Molinia*. Indien je een hoge, vrijwel uniforme *Molinia*-vegetatie hebt, kan de heidesabelsprinkhaan daar vrij talrijk voorkomen en de enige sprinkhaansoort zijn (RK en BO).

In natte terreinen ontstaat er een bottleneck voor het voorkomen van de Heidesabelsprinkhaan indien het beheer hoge structuren niet in het veld laten staan. Op de Hoge Veluwe komt hij voor in de randen van geplagde stukken met Dopheide, waar niet geplagd is.

Moerassprinkhaan

De Moerassprinkhaan is echt een soort van natte terreinen. De eieren vereisen in de winter zelfs overspoeling. Verdroging vormt dan ook de grootste bedreiging voor deze soort, evenals voor de Zompsprinkhaan. (WvW vraagt zich af of laatstgenoemde wel voorkomt op de natte hei, of alleen in nat gras/moeras (de Wieden). RK en BO melden in een naschrift dat de Zompsprinkhaan in heidegebieden waarschijnlijk alleen voorkomt op veentjes.)

De Moerassprinkhaan lijkt een voorkeur te hebben voor terreindelen met Pijpenstrootje. In Brabant keerde hij als één van de eerste sprinkhaansoorten terug na plaggen (gevolgd door het Gewoon spitskopje, het Negertje en de Heidesabelsprinkhaan). Zoals eerder opgemerkt voor het Negertje is het voorkomen echter sterk regionaal bepaald.

Zadelsprinkhaan

De Zadelsprinkhaan heeft kleine open zandige plekjes nodig voor de afzet van de eieren. Adulten hebben struiken nodig, deze dienen als zangpost.

Voedselkwaliteit

Bij verschillende diergroepen komt naar voren dat veranderingen in de voedselkwaliteit door toedoen van ver-factoren een belangrijke rol speelt in de achteruitgang van soorten (bijv. dagvlinders). Voor de sprinkhanen zijn hier nauwelijks aanwijzingen voor. (Wel is bekend dat de Moerassprinkhaan het minder goed doet op een dieet van productiegas.) RK denkt dat voedselkwaliteit geen belangrijke rol speelt, maar is hier niet zeker van, juist omdat er niet veel over bekend is. Het is bijvoorbeeld niet duidelijk welke soorten kunnen eten van de toegenomen grassoort Bochtige smelevorm. Misschien is dit gras op zich niet ongeschikt, maar vormt de strooisellaag om de pollen heen wel een probleem voor (sommige) sprinkhanen. Het is opvallend dat van de op de lijst genoemde soorten van de droge heideterreinen alle modelsoorten (m.u.v. Blauwe duinsprinkhaan) ook (tijdelijk) carnivoor zijn. Het is onbekend of veranderingen in aantal prooidieren of voedingswaarde van prooien een rol spelen voor sprinkhanen. Onderzoek aan spinnen in Denemarken heeft uitgewezen dat een dieet van meerdere soorten luizen beter is dan een dieet van één soort luis. Het is de vraag in hoeverre veranderingen in 'prooigemeenschappen' door toedoen van ver-factoren of beheer gevolgen heeft voor carnivore sprinkhanen.

Beheer

RK en BO stellen in hun enquête voor de mogelijkheden van grootschalig branden te onderzoeken. In het aangevoerde referentiegebied, de Lüneburgerheide, wordt 'grootschalig' gebrand. Ook op de Oldenbroekse Hei wordt gebrand: het hele terrein wordt gefaseerd, eens in de 8 jaar gebrand (jaarlijks 100-150 ha.). Dit lijkt een gunstige maatregel te zijn, aangezien de bedreigde Kleine Wrattenbijter hier nog voorkomt. MN meent echter dat de dieren vooral aan de randen van de brandstroken zitten. Volgens RK en BO zijn de paden echter veel belangrijker, gezien het voorkomen van deze soort op de Lüneburgerheide. Volgens WvW is het noodzakelijk kleinschalig, zeer geleidelijk te beheren, waarbij ruimtelijk wordt gevarieerd, maar op één plek steeds hetzelfde beheer gevoerd wordt. Dit is belangrijk voor soorten die er meerdere jaren over doen om zich te ontwikkelen. Oriëntatieproblemen, zoals die bij dagvlinders kunnen voorkomen, spelen bij sprinkhanen niet.

RK en Baudewijn Odé, in een naschrift: In verband met de discussie rond kleinschalig of grootschalig beheer voor bedreigde sprinkhanen zouden we willen wijzen op het feit dat de meest bedreigde soorten aan risicospreiding doen (meerjarige eiontwikkeling). Ze zijn m.a.w. ingesteld op grootschalige ingrepen of 'catastrofes', zolang die op de lange termijn maar een gunstige leefomgeving (bodem + vegetatie) tot gevolg hebben. Wij stellen ons voor dat indien je op de hei niets doet het biotoop voor veel bijzondere soorten ongeschikt wordt en dat je dit proces niet kunt terug draaien door kleinschalig te beheren.

Monitoring

Het is belangrijk om het hele gebied in de monitoring te betrekken, omdat zeldzame soorten vaak heel pleksgewijs voorkomen (RK). Aan de andere kant is standaardisatie van de methode belangrijk: er is in dat opzicht daarom meer te zeggen voor gestandaardiseerd wegvangen binnen omheinde kwadranten dan voor aantalsschattingen via zichts- en geluidswaarnemingen, tijdens een gestandaardiseerde hoeveelheid tijd. Uiteindelijk moet de methode afhangen van de doelvraag. Bij zeldzame soorten zou gedacht kunnen worden aan merk-herobservatie voor aantalsschattingen (WvW).

Kennislacunes

Er zijn vele kennislacunes aan te geven voor de sprinkhanen. Om te proberen de bijzondere sprinkhaansoorten te behouden, ligt de hoogste prioriteit bij het doen van veldonderzoek. Op korte termijn, vóór een beheersmaatregel uitgevoerd gaat worden, is vooronderzoek nodig:

- Correlatief veldwerk: waar zitten de 'sources' van de soorten? (Van waaruit kunnen de soorten zich succesvol voortplanten?) Wat is de bottleneck van de Wrattenbijter irt beheer?

- Onderzoek is nodig om uit te wijzen of kleinschalig beheer inderdaad succesvol is voor het behoud van bijzondere soorten. (De doelsoort moet dan wel nog aanwezig zijn in het terrein.)

Verder:

- Onderzoek naar de relatie tussen het voorkomen van Blauwvleugelsprinkhaan, Wrattenbijter, Kleine wrattenbijter en Zadelsprinkhaan en habitatkarakteristieken op huidige plekken, recent verlaten plekken en historische plekken. Dit onderzoek zou bijvoorbeeld parallel kunnen lopen aan de verstuiwingsmaatregelen op de Hoge Veluwe.
- Wat is het effect van veralging op het microklimaat ter plekke en hoe is dit van invloed op de ontwikkeling van eieren van diverse karakteristieke sprinkhaansoorten?

Laboratoriumonderzoek geeft meer exacte informatie, maar hierin is nog zoveel pionierswerk te doen dat het lang zal duren voor hier concreet iets mee kan worden gedaan. Toch een voorzet:

- Abiotische eisen van de Kleine wrattenbijter en de Zadelsprinkhaan t.a.v. de ei-ontwikkeling
- Voedsel: Wat is het effect van een dieet dat alleen uit grassen bestaat en een dieet dat uit een combinatie van grassen en kruiden bestaat op de ontwikkeling van nimfen? Wat is het effect van grassen met een verschillende voedselkwaliteit op de ontwikkeling van nimfen?

Voor de lijst 'heidesoorten' die in de enquête zijn aangevoerd zou RK daarom naast het beschreven biotoop de 'bijbehorende' regio aangeven:

Naschrift RK en BO:

Tabel met regionaliteit. Dit moet gelezen worden als de regio waarin het zinvol is iets te doen voor de soort, uitgesplitst naar vochtige en droge heide. Z = heideterreinen in Noord-Brabant en Limburg, M = heideterreinen op Veluwe en Utrechtse heuvelrug, N = heideterreinen in Oost-Gelderland, Overijssel, Drenthe, Friesland, Groningen. Tussen haakjes betekent dat de soort hier uitgestorven is.

	droge heide			vochtige heide			opmerkingen
	Z	M	N	Z	M	N	
kleine wrattenbijter		X					
blauwe duinsprinkhaan	X	X	X				
knotssprietje	X	X	X				
veldkrekkel	X	X	(X)				
wrattenbijter	(X)	X					
steppesprinkhaan		X					
zoemertje		X	X				
schavertje	X	X	X				zeer zeldzaam in Z
ratelaar	X	X	X				
bruine sprinkhaan	X	X	X	X	X	X	
snortikker	X	X	X				
heidesabelsprinkhaan	X	X	X	X	X	X	
moerassprinkhaan				X	X	X	
(gewoon spitskopje)							
zompsprinkhaan				?	?	?	
(krasser)							
negertje		X		X		X	M: droge heide, ZN: nat
(wekkertje)							
(gewoon doortje)							
zadelsprinkhaan	X	X	(X)				
sikkelsprinkhaan	X	X					
boomsprinkhaan	X	X	X	X	X	X	
struiksprinkhaan	X	X	X	X	X	X	
grote groene sabelsprinkhaan	X	X	X	X	X	X	

Bijlage 3 Dagvlinders

3a-1: Enquête dagvlinders

Chris van Swaay (Vlinderstichting)

Vraag 1: soorten

Door tijdgebrek gedwongen heb ik mij moeten beperken tot een vrij kleine selectie van vlinders van hei:

- Heivlinder, kleine heivlinder en kommavlinder als typische soorten van droge hei met stuifzandelementen.
- Duinparelmoervlinder en grote parelmoervlinders als soorten van overgang naar droge graslanden.
- Heideblauwtje en gentiaanblauwtje als soorten van vochtige en natte hei.
- Veenbesparelmoervlinder, veenbesblauwtje en veenhooibeestje als typische soorten van zeer natte hei met hoogveen.

Vraag 2: referentiegebieden

- Binnen NL komen de genoemde soorten van droge en vochtige hei alleen nog allemaal voor in het NP Hoge Veluwe. Dit is ook in internationaal opzicht een van de rijkste heidegebieden vanuit vlinderperspectief. Voor de veenbesvlinders is er de metapopulatie in het Lheebroekerzand (NP Dwingelderveld).
- Buiten NL: Lüneburger heide (D), verder in Oost-Duitsland enkele (voormalige) militaire oefenterreinen (zie Weidemann). Voor de veenvlinders: Baraque Fraiture (B). Wellicht ook Estland (Frits en Hans zijn daar vorig jaar geweest).

Vraag 3: bottlenecks in levenscyclus i.r.t. ver-thema's

Heivlinder

De heivlinder gaat achteruit als de heide eenvormiger wordt, meer hoog gras krijgt en steeds minder open zand.

- Afname van temperatuursfluctuaties maken de rups gevoelig voor ziekten en schimmels.
- Toename primaire productie (gevolgd door vergrassing) leidt tot afname voorkeurshabitat voor ei-afzet (lage vegetatie met geringe bedekking)
- Afname opp. kaal zand en afname mozaïekpatronen leidt tot afname voorkeurshabitat eiafzet.

Kleine heivlinder

De kleine heivlinder heeft grote oppervlakten stuifzandgebieden nodig. Voortplanting bij voorkeur op plekken met ong. 35% buntgrasbedekking op open zand en groepjes struikhei (voor nectarvoorziening).

- Afname van temperatuursfluctuaties maken de rups gevoelig voor ziekten en schimmels. Deze vlinder heeft een extreme voorkeur voor hete en droge stuifzanden.
- Toename primaire productie (vergrassing) leidt tot afname voorkeurshabitat voor ei-afzet (lage vegetatie met geringe bedekking). De soort heeft grote stuifzandcomplexen nodig.
- Afname opp. kaal zand en afname mozaïekpatronen leidt tot afname voorkeurshabitat eiafzet. De soort heeft grote stuifzandcomplexen nodig.

- Overig: Versnippering van deze grote stuifzandcomplexen leidt tot afname voorkeurs habitat.

Kommavlinder

Eiafzet bij voorkeur bij vegetatie met 25% open zand, 50% schapengras en 25% overige grassen en kruiden. Vegetatiehoogte in augustus 5-7 cm. Volwassen vlinders hebben vrij veel nectar nodig, die meestal op verrijkte plekken voorkomt (bv. struikhei en speerdistels langs paden).

- Toename successie en ophoping organisch materiaal (vergrassing) leiden tot minder voorkeurs habitat voor eiafzet.
- Afname opp. kaal zand leidt tot minder voorkeurs habitat voor eiafzet.
- Afname mozaïekpatronen leidt tot minder voorkeurs habitat voor eiafzet.
- Afname mozaïekpatronen kan leiden tot een lager nectaraanbod (de volwassen vlinders zoeken actief nectarlocaties op).
- Buiten de Veluwe en de duinen begint isolatie een steeds belangrijke factor te vormen. Geïsoleerde vindplaatsen kunnen niet meer herbevolkt worden.

Duinparelmoervlinder

Eiafzet gebeurt op hondsviooltje (Hoge Veluwe). De dichtheid moet min. 5 planten/m², bij voorkeur 17 planten/m² zijn.

- Door verzuring daalt de dichtheid aan viooltjes.
- Door successie en ophoping organisch materiaal neemt de aanwezigheid van voorkeurs habitat voor eiafzet en het aanbod en bereikbaarheid van de viooltjes af.
- Afname van mozaïekpatronen e.d. leidt tot minder voorkeurs habitat voor eiafzet, minder viooltjes voor de rups, lager aanbod nectar voor de vlinder en minder oriëntatie mogelijkheden voor de vrouwtjes tbv. het afzetten van de eieren.

Grote parelmoervlinder

Eiafzet gebeurt op hondsviooltje (Hoge Veluwe). De dichtheid moet min. 5 planten/m², bij voorkeur 20 planten/m² zijn (grotere spreiding dan duinparelmoervlinder). Verder hier een relatieve hoge dichtheid aan kruiden, laag percentage DOM, relatief hoge bedekking open grond (tot 25%, optimum bij 10%). Verder zijn deze locaties iets droger, stikstofrijker en basischer dan de omgeving. Om deze reden zijn beide parelmoervlinders op de Hoge Veluwe dan ook beperkt tot het zuidelijke deel.

- Door verzuring daalt de dichtheid aan viooltjes.
- Door successie en ophoping organisch materiaal neemt de aanwezigheid van voorkeurs habitat voor eiafzet en het aanbod en bereikbaarheid van de viooltjes af.
- Afname van mozaïekpatronen e.d. leidt tot minder voorkeurs habitat voor eiafzet, minder viooltjes voor de rups, lager aanbod nectar voor de vlinder en minder oriëntatie mogelijkheden voor de vrouwtjes tbv. het afzetten van de eieren.

Heideblauwtje

Optimaal voorkomen bij mozaïek van dopheide (50%), Pijpenstrootje (25-30%), Struikhei (15-20%) en kale grond (5-10%). De heideplanten moeten relatief jong en voedselrijk zijn.

- Toename successie en ophoping organisch materiaal verminderen de opp. voorkeurs habitat (relatief jonge heideplantjes in een vegetatie met open zand).
- Door ouder worden van de hei daalt de voedingswaarde van de planten waardoor ze ongeschikt worden als waardplant.
- Afname variatie vegetatiestructuur en afname mozaïekpatronen maken oriëntatie voor eiafzet moeilijker en de hoeveelheid voorkeurs habitat daalt. Effect op de mieren is onbekend.
- Door versnippering en isolatie verdwijnen kleine geïsoleerde populaties (zie de publicaties van C.D. Thomas over *Plebeius argus* in de literatuurlijst).

Gentiaanblauwtje

Knelpunten zijn voldoende bloeiende gentianen en voldoende mierennesten van *M. ruginodis* en *M. scabrinodis*. Op sommige locaties is weinig verjonging van de gentianen. Zowel de actieradius van de mieren als de zaadverspreiding van de

gentianen is beperkt tot enkele meters. Gentianen kiemen op open grond, de mieren koloniseren latere successiestadia. Daarom moet er voldoende ruimtelijke variatie binnen het terrein zijn, waardoor gentianen kunnen kiemen. Die plekken worden op termijn geschikt. Vooral de kolonisatie van de mieren kan een tijd duren. Belangrijk is ook de grootte en de isolatie van het terrein. Levensvatbare populaties hebben minstens 1ha habitat en liggen op terreinen groter dan 25 ha.

- Toename peilfluctuaties, toename voedingsstoffen, afname buffercapaciteit, daling grondwaterstand e.d. leidt tot een vermindering van het aanbod aan plantaardig voedsel (de klokjesgentianen) en soms dierlijk voedsel (in de mierennesten). Vooral in jaren met onverwacht hoog water verdrinken veel rupsen of worden niet gevonden door de mieren die hun nest naar hoger gelegen delen verplaatst hebben. De rupsen die dan toch nog in een nest terechtkomen komen in een nest onder stress waar weinig rupsen in groot worden.
- Toename successie leidt tot afname ei-afzetplekken (de hoeveelheid gentianen neemt af, verjongt niet meer e.d.). Tevens hierdoor daling van de dichtheid aan mierennesten.
- Verdwijnen gentianen (karakteristieke flora) leidt tot vermindering ei-afzet plekken.
- Afname van de mozaïekpatronen leidt ertoe dat uiteindelijk de gentianenpopulatie niet meer verjongt.
- Geïsoleerde vindplaatsen kunnen niet meer herbevolkt worden.

Veenbesparelmoervlinder

Komt voor op relatief kleine hoogveentjes (nu alleen nog in Drenthe), meestal in het bos gelegen en (cf. opmerking Frits) met een iets minerotroof of rheotroof karakter. Belangrijkste bedreigingen zijn verdroging en verbossing door waterdaling. Soort blijkt wel veel mobieler dan vroeger gedacht (zie oa Mousson *et al*, 1999 en Wallis de Vries, 1999).

- Afname watervolume (daling waterstand) leidt tot een verkleining van de oppervlakte voorkeurs habitat.
- Toename voedingsstoffen en afname grondwaterinvloed leiden tot verkleining oppervlakte voorkeurs habitat.
- Toename peilfluctuaties leidt tot verkleining van de oppervlakte voorkeurs habitat door opslag berken.
- De soort heeft een metapopulatiestructuur in Dwingelderveld. Overige locaties raken steeds meer geïsoleerd (landschapsstructuur / overig).

Veenbesblauwtje

Komt voor op relatief kleine hoogveentjes (nu alleen nog in Drenthe en Groningen), meestal in het bos gelegen en (cf. opmerking Frits) met een iets minerotroof of rheotroof karakter. Belangrijkste bedreigingen zijn verdroging en verbossing door waterdaling.

- Afname watervolume (daling waterstand) leidt tot een verkleining van de oppervlakte voorkeurs habitat.
- Toename voedingsstoffen en afname grondwaterinvloed leiden tot verkleining oppervlakte voorkeurs habitat.
- Toename peilfluctuaties leidt tot verkleining van de oppervlakte voorkeurs habitat door opslag berken.
- De soort heeft een metapopulatiestructuur in Dwingelderveld. Overige locaties raken steeds meer geïsoleerd (landschapsstructuur / overig).

Veenhooibeestje

Nog slechts enkele populaties over, w.o. slechts twee 'goede'. Achteruitgang door ontginningen (tot 1980), verdroging (soort komt vooral in randzone voor, die het meest gevoelig hiervoor is) en recent ook door verdrinking (rupsen kunnen niet tegen langdurige inundatie bij hoogveenrestauratie).

- Afname watervolume (daling waterstand) leidt tot een verkleining van de oppervlakte voorkeurs habitat.

- Toename beschikbaarheid voedsel, afname watervolume (daling waterstand) en peilfluctuaties leiden tot verkleining van de oppervlakte voorkeurs habitat door opslag berken, verdrinking van de rupsen (autonome ontwikkeling larven) en een daling van het aanbod aan geschikte waardplanten (pollenstructuur waardplant).
- Isolatie van restpopulaties.

Vraag 4: bottlenecks in levenscyclus vs. maatregelen

Heivlinder

Cf. Frits: deze soort verdraagt ingrepen goed, mits er voldoende ruimte aanwezig is om uit te wijken en de benodigde ruimte met geschikte vegetaties in het terrein aanwezig blijft. Op kleine terreinen is hij dus wel kwetsbaar. Mits deze dicht bij andere vindplaatsen liggen worden ze door deze mobiele vlinder snel weer herbevolkt. Kruistabel niet ingevuld.

Kleine heivlinder

Grote stuifzandcomplexen in stand houden of uitbreiden (door kap aangrenzende bossen). Op vindplaatsen zonodig opslag verwijderen. Overige maatregelen om habitat in stand te houden gefaseerd uitvoeren. Kruistabel niet ingevuld.

Kommavlinder

Relatief weinig onderzoek naar gedaan. Buitenlands onderzoek op kalkgraslanden. Op de meest belangrijke Nederlandse vindplaatsen is lichte begrazing aan de orde. Conclusie cf. Frits: grote oppervlakte schrale grazige vegetatie met rijkere plekken voor nectar. Daarom in kruistabel alleen onderdeel begrazing ingevuld.

- Een te hoge of te lage begrazingsintensiteit verkleint de aanwezigheid van voorkeurs habitat.
- Te hoge begrazingsintensiteit leidt tot te weinig aanbod plantaardig voedsel (nectar van bloemen).

Duinparelmoervlinder

Op huidige vindplaats wordt licht begraasd (wild). Een verandering in intensiteit zou kunnen leiden tot minder violen en evt. minder nectaraanbod (nu vooral op de wildweide). Voorzetting van huidige beheer lijkt hier dan ook gewenst. Vrijwel alle andere ingrepen zullen hier vermoedelijk negatief uitwerken en moeten bij zo'n geïsoleerde en daardoor kwetsbare populatie vermeden worden. Het echte leefgebied is echter maar een stukje van het NP. In de directe omgeving zijn wel mogelijkheden om door beheersmaatregelen de opp. habitat te vergroten. Dat zal op termijn een positieve invloed hebben. Een van die punten is dat door verzuring het aantal viooltjes op termijn zou kunnen gaan dalen. In zo'n geval zouden ingrepen in de omgeving kunnen worden overwogen om daar na een tijdje weer een gezonde viooltjespopulatie te krijgen.

Grote parelmoervlinder

zie duinparelmoervlinder.

Heideblauwtje

- Enkele jaren na plaggen is vaak de optimale situatie voor het heideblauwtje aanwezig (qua kwaliteit waardplant en structuur vegetatie). Dit moet echter niet te grootschalig gebeuren en nooit het hele terrein in één keer.
- Maaien komt op vindplaatsen niet zo vaak voor.
- Begrazing is belangrijkste beheersmaatregel op vindplaatsen. Bij te hoge intensiteit (mn. bij schapenbegrazing) worden voor de rups belangrijke voedselrijke delen door grazers gegeten. Bij te lage intensiteit kan de opp. voorkeurs habitat voor eiafzet afnemen.
- Branden kan positief werken doordat de vegetatie daarna voedselrijk is en op open grond groeit. De successie wordt erdoor wel versneld. Daarom alleen op heel kleine schaal.

Gentiaanblauwtje

- Plaggen: oppervlakte, vorm en situering moet met zorg worden gekozen, anders worden de gentianen en mierennesten verwijderd. Bij voorkeur kleinschalig plaggen vlak bij de huidige vindplaatsen. Deze plagstroken worden dan redelijk snel gekoloniseerd door gentianen en mieren.
- Begrazing: een te hoge intensiteit betekent dat gentianen worden opgegeten. Tevens zal de dichtheid aan mierennesten afnemen. Een te lage intensiteit is op korte termijn niet erg, maar op langere termijn zal de successie tot dezelfde verschijnselen leiden.
- Een combinatie van plaggen en begrazen werkt vaak ongunstig.
- Branden komt weinig voor op vochtige hei.
- Snelheid opstuwen grondwaterstand: als dit te snel gaat verdrinken de rupsen bij het verlaten van de gentianen of zijn de mieren verhuisd naar hogere delen. Vernatting heeft dan ook het beste perspectief als er vrij veel reliëf in het terrein aanwezig is.

Veenbesparelmoervlinder

- Op de vindplaatsen wordt meestal niets gedaan. Goede vindplaatsen hebben een mozaïek van verschillende hoogveenstadia. Als de hydrologie goed is, is er ook geen opslag van bomen.
- Waar dit niet het geval is moet regelmatig opslag worden verwijderd en verdroging worden tegengegaan. In een gebied dat zwaar onder verdroging te leiden heeft gehad moet dit niet te snel gebeuren, zodat de veenlaag mee kan stijgen. Voor de langere termijn is het nuttig kleinschalige vervening toe te passen.
- Herstel van grondwatertoevoer tegen verdroging en verzuring.
- Herstel dichtgegroeide vennen door gefaseerd uitbaggeren.

Veenbesblauwtje

Zie veenbesparelmoervlinder.

Veenhooibeestje

Belangrijkste herstelmaatregel is het opzetten van de waterstand. Dit moet niet te snel gebeuren.

Vraag 5: Voor welke ver-thema's of herstelmaatregelen is extra onderzoek nodig

Het thema versnippering komt in deze enquête m.i. veel te weinig naar voren, terwijl internationaal onderzoek (en ook bij Alterra - Paul Opdam) steeds meer duidelijk maakt dat dit ook een belangrijke factor is.

Dit speelt m.n. bij kommavlinder (buiten de Veluwe en de duinen), heideblauwtje, gentiaanblauwtje en de drie veenvlinders.

Hiermee samenhangend: in de enquête komt het begrip schaal ook te weinig uit de verf. Grote gebieden zijn veel robuuster dan kleine, o.a. doordat vlinder kunnen uitwijken.

Wat betreft de vindplaatsen van de veenbesvlinders zou de invloed van het grondwater op de buffercapaciteit van de veentjes nader onderzocht moeten worden. Het effect van de verzuring op het aanbod aan violen voor de grote en duinparelmoervlinders op de Veluwe zou op langere termijn een bottleneck kunnen worden. Nader onderzoek gewenst.

Vraag 6: Publicaties

Er is de laatste tien jaar ontzettend veel nieuwe kennis beschikbaar gekomen. Het is vrijwel ondoenlijk alle publicaties op te sommen. Vandaar een bloemlezing uit de belangrijkste literatuur. Ik heb geen tijd alles in één format te zetten of te sorteren op alfabet. Daarom dus in willekeurige volgorde.

Wetenschappelijke publicaties:

Hanski, I. & Thomas, C.D. (1994). Metapopulation dynamics and conservation: A spatially explicit model applied to butterflies. *Biological Conservation*, 68 (2). pp. 167-180.

- Thomas, J.A.; MG Morris, C Hambler (1994). Patterns, mechanisms and rates of extinction among invertebrates in the United Kingdom Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences 344: 1307 (APR 29 1994) 47-54
- Thomas, C.D.; Jones, T. M. (1993). Partial recovery of a skipper butterfly (*Hesperia comma*) from population refuges: lessons for conservation in a fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology* Vol. 62 , 3 ; 472-481 (1993) 25 ref.
- Warren, M. & Thomas, J. (1993). Conserving the silver-spotted Skipper in practice. *News [British Butterfly Conservation Society]* 54, 21-26.
- Thomas, J.A. & Thomas, C.D. & Simcox, D.J. & Clarke, R.T. (onb). The ecology and declining status of the silver-spotted skipper butterfly (*Hesperia comma*) in Britain *Journal of Applied Ecology* 23: 365-380
- Hill, J.K.; CD Thomas, OT Lewis (1996). Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperia comma* butterflies: Implications for metapopulation structure *Journal of Animal Ecology* 65: 6 (NOV 1996) 725-735
- JOY, J; PULLIN-AS-(Reprint Author) (1997). The Effects Of Flooding On The Survival And Behaviour Of Overwintering Large Heath Butterfly *Coenonympha tullia* Larvae. *BIOLOGICAL CONSERVATION*. OCT 1997; 82 (1) : 61-66.
- Mousson-L; Neve-G; Baguette-M RP: Baguette, M; (1999). Metapopulation structure and conservation of the cranberry fritillary *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, nymphalidae) in Belgium. *BIOLOGICAL CONSERVATION*. MAR 1999; 87 (3) : 285-293
- Dennis, R.L.H. & Eales, H.T. (1999). Probability of site occupancy in the large heath butterfly *Coenonympha tullia* determined from geographical and ecological data. *Biological Conservation* 87 (3), 295-301.
- Dennis, R.L.H. & Eales, H.T. (1997). Patch occupancy in *Coenonympha tullia* (Müller, 1764; Lep. Satyr.): habitat quality matters as much as patch size and isolation *Journal of Insect Conservation* Vol. 1 No. (3), 167-176
- Wynhoff, I. & Oostermeijer, M. & Scheper, M. & Made, J.G. van der (1996). Effects of habitat fragmentation on the butterfly *MACULINEA ALCON* in the Netherlands blz 15-23 uit Settele, -J.; Margules, -C.; Poschlod, -P.; Henle, -K. Species survival in fragmented landscapes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. The GeoJournal Library, 35, 1996, 381 p.
- Joy, J. & Pullin, A.S. (1999). Field studies on flooding and survival of overwintering large heath butterfly *Coenonympha tullia* larvae on Fenn's and Whixall Mosses in Shropshire and Wrexham, U.K. *Ecological Entomology* 24 (4), 426-431
- Dyck, H. van & Oostermeijer, J.G.B. & Talloen, W. & Feenstra, V. & Hidde, A. van der & Wynhoff, I. (2000). Does the presence of ant nests matter for oviposition to a specialized myrmecophilous *Maculinea* butterfly? *Proceedings Royal Society London B* (267), 861-866
- Thomas, C.D. (1991). Spatial and temporal variability in a butterfly population. *Oecologia* Vol. 87 , 4 ; 577-580 (1991) 27 ref.
- Thomas, C.D.; Harrison, S. (1992). Spatial dynamics of a patchily distributed butterfly species. *Journal of Animal Ecology* Vol. 61 , 2 ; 437-446 (1992) 29 ref.
- LEWIS-OT; THOMAS-CD; HILL-JK; BROOKES-MI; CRANE-TPR; GRANEAU-YA; MALLET-JLB; ROSE-OC (1997). THREE WAYS OF ASSESSING METAPOPOPULATION STRUCTURE IN THE BUTTERFLY *PLEBEJUS ARGUS*. *Ecological Entomology* 22 (3), 283-293
- Thomas, CD; Hill-JK; Lewis-OT RP: Thomas, CD; (1998). Evolutionary consequences of habitat fragmentation in a localized butterfly. *JOURNAL OF ANIMAL-ECOLOGY*. MAY 1998; 67 (3) : 485-497
- Thomas, C.D. (1985). The Status and Conservation of the Butterfly *Plebejus argus* L. (Lepidoptera: Lycaenidae) in North West Britain *Biological Conservation* 33, 29-51
- Thomas-JA; Rose-RJ; Clarke-RT; Thomas-CD; Webb-NR RP: (1999). Intraspecific variation in habitat availability among ectothermic animals near their climatic limits and their centres of range. *FUNCTIONAL ECOLOGY*. JUN 1999; 13 Suppl. 1 : 55-64
- Thomas, C.D., Glen, S.W.T., Lewis, O.T., Hill, J.K., and Blakeley, D.S. (1999.). Population differentiation and conservation of endemic races: the butterfly, *Plebejus argus*. *Animal Conservation*, 2: 15-21.

Boeken

- Bink, F.A. (1992) Ecologische atlas van de dagvlinders van Noordwest-Europa. Schuyt & Co., Haarlem.
- Tax, M. (1989) Atlas van de Nederlandse dagvlinders. De Vlinderstichting, Wageningen & Natuurmonumenten, 's-Graveland.
- Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij (1989) Beschermingsplan Dagvlinders. Min. van LNV, Den Haag.

Rapporten

- Van der Berg, A. (1996) *De duinparelmoervlinder en de grote parelmoervlinder op de Hoge Veluwe*. Rapport SV9606, De Vlinderstichting, Wageningen & Vakgroep TON, LU Wageningen.
- Jongh, M. de (1988) Waardplantselectie en ovipositiegedrag van enkele dagvlinders in het nationaal park "De Hoge Veluwe". Natuurbeheer LU Wageningen
- Klein Goldewijk, C.G.M., A. Meijer (1989) Verspreiding en oecologie van het Gentiaanblauwtje in de noordelijke Gelderse Vallei. Verslag Natuurbeheer no. 1048 Landbouwuniversiteit, Vakgroep Natuurbeheer
- Scheper, M. (1994) De toekomst van het Gentiaanblauwtje in Drenthe en Gelderland / Verslag Natuurbeheer Landbouwuniversiteit, Vakgroep Natuurbeheer
- Vereijken, J.F.H.M. (1988) De ecologie van de Heivlinder (*Hipparchia semele*) en de Kleine heivlinder (*Hipparchia statilinus*). Verslag van een 6-maands onderzoek naar dagvlinders op de Veluwe in de nazomers van 1985 en 1986. / Verslag Natuurbeheer no. 972 Landbouwuniversiteit, Vakgroep Natuurbeheer
- Scheper, M. (1994) Het Gentiaanblauwtje in Drenthe. Inventarisatie, bedreigingen, beheer en mogelijkheden voor herintroductie in Drenthe. rapport no. 10110. LB&P Ministerie van LNV, Dir. NBLF, Consulentenschap Drenthe.
- Potters, J.C.P. (1988) De ecologie van een drietal dagvlindersoorten op de Hoge Veluwe. LN/993 vakgroep natuurbeheer Landbouw Universiteit
- Gutter, M.J., J. Viveen (1993) Studie naar de ecologie van het Heideblauwtje, *Plebejus argus* L. ten behoeve van het beheer op de Dwingeloose en Kraloër Heide. Landbouwuniversiteit Wageningen 3090 Landbouwuniversiteit Wageningen
- Harte, M. (1995) Biotoopeisen van de Kleine Heivlinder. Vlinderstichting, Wageningen. SV95.10
- Joy, J. (1995) Heathland management for the Silver-Studded Blue Butterfly. National Lowland Heathland Programme.
- Fehse, J., S. Borst (1994) Oecologie van het Gentiaanblauwtje, *Maculinea alcon* Schiff in relatie tot de Klokjesgentiaan, *Gentiana Pneumonanthe* L. en de knooppieren, *Mymica ruginodis* en *Myrmica scabrinodis* Nylander. En : Experimenten m.b.t. zaadproductie van de Klokjesgentiaan *Gentiana pneumonanthe* L. Vakgroep Systematiek, Evolutie en Paleobiologie
- Hofland, P., B. Broekmans (1992) Ekologie van *Maculinea alcon* voorkomen en verspreiding van *Myrmica* (knooppieren) in de habitat van *Maculinea alcon* (Heidegentiaan - blauwtje) en de overleving van het rupstadium op de waardplant *Gentiana pneumonanthe* (Klokjesgentiaan). Landbouwuniversiteit Wageningen Vakgroep Natuurbeheer 3043.
- Oostermeijer, J.G.B., M. Scheper (1996) Mogelijkheden voor regionale herintroductie van het Heidegentiaanblauwtje. De Vlinderstichting, Wageningen. VS96.23
- Barnett, L.K., M.S. Warren (1995) Species Action Plan : Silver-spotted Skipper (*HESPERIA COMMA*) : Butterfly Conservation, Colchester
- Bourn, N.A.D., M.S. Warren (1997) Species Action plan: Large Heath *Coenonympha tullia* - Action for Butterflies series, Butterfly Conservation, Wareham, Dorset, England
- Wynhoff, I. (1998) Veenhooibeestje: verdroogd of verdrongen? De Vlinderstichting, Wageningen VS98.12
- Talloen, W. (1998) Habitatgebruik en mobiliteit van het Gentiaanblauwtje (*Maculinea alcon*). Katholieke Universiteit te Leuven & Universiteit van Antwerpen
- Scheper, M., J.G.B. Oostermeijer (1996) Beheersadviezen voor de Klokjesgentiaan en het Heidegentiaanblauwtje in Nederland. De Vlinderstichting, VS96.14

Wallis de Vries, M.F. (1999) Toestand en Perspectief voor Dagvlinders van Hoogveen in Drenthe : Veenbesparelmoervlinders, Veenbesblauwtje en Veenhooibeestje. De Vlinderstichting, Wageningen VS99.17

Feenstra, V., A. van der Hidde (1998) Het ovipositiegedrag van het Gentiaanblauwtje, Maculinealcon. Vakgroep SEP, UvAmsterdam

Wallis de Vries, M., R. Ketelaar, A.J. Rossenaar, M.P. Zuijlen, I.Wynhoff (2000) Toestand en Perspectief voor het Heidegentiaanblauwtje in Nederland. De Vlinderstichting, Wageningen VS2000.01

Warren, M.S., J.A. Thomas, R.J. Wilson (1999) Management options for the silver-spotted Skipper butterfly : a study of the timing of grazing at Beacon Hill NNR, Hampshire, 1983 - 1998. Butterfly Conservation, Essex, Engeland

Middelkoop, N. & K. Veling (1987). Oecologisch onderzoek aan drie dagvlindersoorten in Drentse hoogveenrestanten. Vakgroep Natuurbeheer, LU Wageningen, Doctoraalverslag LH/NB nr. 943, 116 pp. + bijlagen.

Vraag 7: Welke storingssoorten zijn verschenen of toegenomen in het heidelandschap o.i.v. ver-thema's

Als gevolg van vergrassing zijn soorten als geelsprietdikkopje, zwartsprietdikkopje, groot dikkopje en bruin zandoogje toegenomen op heidegebieden. Op hoogveentjes met de drie besproken soorten worden nu steeds vaker alleen heideblauwtjes gevonden bij verdroging. Op dat moment is dat hier dus een storingssoort.

Vraag 8: Welke storingssoorten zijn verschenen of toegenomen in het heidelandschap o.i.v. huidige beheer

Geen bekend.

Vraag 9: Gevolgen bottleneck analyse vlinders van hei voor richtlijnenprogramma

Punt 5.4.1, laatste stip: Aan de laatste zin zou kunnen worden toegevoegd: of juist uit te kiezen als plaglocatie. Om een snelle kolonisatie van een plagplek door klokjesgentiaan mogelijk te maken moet de plagplek zo dicht mogelijk bij een bestaande populatie liggen (zonder deze uiteraard te beschadigen). Ook de ligging van nesten van de waardmieren moeten goed onderzocht worden.

Bij alle maatregelen wordt de aanpak zo concreet mogelijk uitgeschreven. Op zich is dit goed, maar de achtergrond raakt daardoor nog wel eens buiten beeld.

Voor de rest heb ik geen toevoegingen. In principe zouden de maatregelen die worden voorgesteld moeten kunnen werken. Het is alleen nogal een lange lijst met voorwaarden. Het is nog een hele klus om er uiteindelijk voor te zorgen dat deze voorstellen ook daadwerkelijk 'door de man op de trekker' zullen worden uitgevoerd als voorgesteld. Onderschat dit voorlichtingstraject niet.

Vraag 10: Monitoring

Er wordt in de huidige opzet aangesloten bij het Landelijk Meetnet Dagvlinders. Ik kan mij daar prima in vinden.

3a-2: Enquête dagvlinders

Frits Bink

In totaal geselecteerd 22 soorten, met inbegrip van de twee uit Nederland verdwenen soorten *vals heideblauwtje* en *tweekleurig hooibeestje*. Selectiecriteria: soorten die op de heide hun levenscyclus kunnen voltooien en waarvan het heidelandschap een belangrijk aandeel heeft in het verspreidingsgebied.

I. Selectie

Nr.	naam	X	Y
002	aardbeidikkopje	3	6
015	geelsprietdikkopje	7	3
016	zwartsprietdikkopje	4	3
017	kommadikkopje	4	4
018	groot dikkopje	12	3
043	groentje	3	3
045	vuurvindertje	8	2
050	bruine vuurvinder	8	6
053	zilverblauwtje	3	2
058	gentiaanblauwtje	6	5
064	heideblauwtje	4	4
065	vals heideblauwtje †	4	6
067	veenbesblauwtje	9	7
094	grote parelmoervlinder	7	6
095	duinparelmoervlinder	4	6
100	veenbesparelmoervlinder	7	7
120	heidevlinder	12	4
122	kleine heidevlinder	7	4
131	bruin zandoogje	12	3
133	veenhooibeestje	12	7
134	hooibeestje	14	2
136	tweekleurig hooibeestje †	12	7

Nr = volgens Ecologische atlas (Bink 1992)

X = biologische groep (ontwikkelingswijze, afstemming cyclus op beschikbaarheid voedselbron)

Y = ecologische type (specialisatie, populatiegedrag in tijd en ruimte)

II. Voedselplantrelaties; gildesamenstellingen

hei-eters: 6 soorten

- eters van struikhei en dophei:
043 groentje, 053 zilverblauwtje, 064 heideblauwtje, 065 vals heideblauwtje†
- eters van andere Ericaceae:
067 veenbesblauwtje, 100 veenbesparelmoervlinder

graseters: 9 soorten

- eters van hoge grassen met brede bladeren:
015 geelsprietdikkopje, 016 zwartsprietdikkopje, 018 groot dikkopje, 131 bruin zandoogje, 133 veenhooibeestje
- eters van lage grassen met smalle bladeren:
017 kommadikkopje, 120 heidevlinder, 122 kleine heidevlinder, 134 hooibeestje, 136 tweekleurig hooibeestje†

kruideters: 6 soorten

002 aardbeidikkopje, 045 vuurvindertje, 050 bruine vuurvinder, 058 gentiaanblauwtje, 094 grote parelmoervlinder, 095 duinparelmoervlinder

III. Hulpmiddelen voor karakterisering van de soorten

Typering volgens biologische groepen

groep	overwinteringsstadium	bijzonderheden	aantal soorten		
			NW-EUR	NL	heide
1	adult	-	9	9	0
2	pop	polyvoltine	4	3	0
3	pop	monovoltine	13	7	3
4	ei	-	23	10	5
5	rups, volgroeid	-	7	4	0
6	rups, laatste stadium	myrmecofiel	4	4	1
7	rups, eerste stadium	-	12	6	4
8	rups, middenstadium	bivoltine	16	9	2
9	rups, middenstadium	korte preovipositie	10	4	1
10	rups, middenstadium	rupsen bijeenlevend	12	5	0
11	rups, middenstadium	lange preovipositie	10	3	0
12	rups, middenstadium	trage groei	18	10	5
13	tweemaalig	zeer trage groei	2	0	-
14	verschillende tegelijk	polyvoltine	2	2	1

Typering volgens ecologische typen

type	benoeming	ruimte- beslag	bijzonder- heden	tolerantie voor	aantal soorten		
					EU	NL	heide
1	nomadisch	zeer groot	snelle groei	verandering tijd & ruimte	8	7	0
2	flexibel	klein	kolonisor	verandering in ruimte	16	12	3
3	gewiekst	klein/groot	lang adultstadium	biotische stress	30	19	5
4	gehard	klein/groot	trage groei	fysische stress	11	5	4
5	gefixeerd	zeer klein	bet-hedging	wisselvalligheid weer	12	7	1
6	tamelijk	vrij klein	-	tamelijk voor stress	39	14	5
7	kwetsbaar	klein/groot	-	-	26	12	4

De gegevensbestanden die ten grondslag liggen aan de indelingen van respectievelijk de biologische groepen en ecologische typen, dienen als basis voor de beschrijving van de betrekkingen *1. waarvan afhankelijk*, *2. waartegen bestand* en *3. waartoe in staat*. Dit levert inzicht in de levensstrategie van de afzonderlijke soorten en de analyse van de knelpunten komt dan neer op het opsporen van zwakke of kwetsbare relaties in de betreffende levensstrategie in samenhang met milieucondities in het landschap.

IV. Karakterisering van de dagvlinderfauna

De onderscheiden biologische groepen en ecologische typen zijn niet geheel onafhankelijk. In een matrix van beide indelingen zijn veel combinaties die niet voorkomen bij de dagvlinderfauna van Noordwest-Europa. In de matrixfiguur zijn deze gearceerd weergegeven. De beperkte verscheidenheid aan milieutypen die in Nederland voorkomt ten opzicht van geheel Noordwest-Europa, bood oorspronkelijk aan 76 soorten geschikte levensomstandigheden. Dwaalgasten en zich tijdelijk vestigende soorten zijn hierbij dus niet inbegrepen.

Kenmerkenmatrix van de dagvlinderfauna van Nederland; 76 soorten.

7			1	1	2		1		2	1	0	4	0	
6		0	1	3			2	3	2	3	0	0		
5				0	2	4			0	1		0		
4				2			1			0	0	2		
3	4		2	4			2				3	4		
2		1	3		0			6						2
1	5	2			0									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14

X-as biologische groepen, Y-as ecologische typen, per matrixcel het aantal soorten.

In het heidelandschap komt ca. 29% van het aantal soorten van de inheemse fauna voor.

Kenmerkenmatrix van de dagvlinders van het heidelandschap; 22 soorten.

7							1h		1h			2 g		
6			1k	2hk			1k	1k						
5						1k								
4				2hg			1g					1g		
3			1h	1g			1g					2g		
2			1h					1k						1g
1														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14

X-as biologische groepen, Y-as ecologische typen, per matrixcel het aantal soorten.

Verdwenen soorten: vals heideblauwtje, cel 4-6, tweekleurig hooibeestje, cel 12-7

h = gilde hei-eters (Ericaceae s.l.), k = gilde kruideters, g = gilde graseters

Samenvatting

Biologische groepen

groep	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
% landelijk	12	4	9	13	5	5	8	12	5	7	4	13	-	3
% heide	0	0	14	23	0	5	18	9	5	0	0	23	-	5

Ecologische typen

type	1	2	3	4	5	6	7
% landelijk	9	16	25	7	9	18	16
% heide	0	14	23	18	5	23	18

Conclusie

Het heidelandschap biedt geen habitat voor soorten uit de biologische groepen 1, 2, 5, 10 en 11. Van de ecologische typen ontbreekt type 1, de soorten met een nomadische levenswijze, die echter wel komen foerageren op de bloeiende heide. Relatief goed vertegenwoordigd zijn de **biologische** groepen **4, 7 en 12**, resp. de **ei- en nuchtere rupsoverwinterraars** en de **rupsoverwinterraars in het middenstadium en traaggroeiende rupsen**. De groepen 4 en 7, samen 9 soorten van de in totaal 22 soorten (41%) van het heidelandschap, hebben een ontwikkelingscyclus die geheel afgestemd is op voorjaarsgroeiperiode van de waardplanten. Groep 12, die geheel bestaat uit graseters, is vertegenwoordigd met 5 soorten. Deze soorten zijn aangewezen op een voedselbeschikbaarheid gedurende het gehele groeiseizoen. Dit kan op de heide alleen maar gerealiseerd worden op bijzondere plekken. De heidevlinder, cel 12-4 in de matrix, die ook tot deze groep behoort, gedijt echter juist op de plaatsen waar een sterke zomerdepressie optreedt. De vlinder is in staat om

voor een tijd uit te wijken en te wachten tot de voedingsomstandigheden voor de rupsen zijn verbeterd door de komst van de nazomerregens..

Van de **ecologische** typen is type **4, gehard**, opvallend (18%) en type 6, **tamelijk** (stress-bestendig) vrij sterk (23%) vertegenwoordigd. De soorten behorende tot type 4 zijn goed bestand tegen het extreme microklimaat van de heide. De soorten van type 6 zijn in de regel afhankelijk van bijzondere milieuocondities, zoals lage predatiedruk, grote ruimte, extreem microklimaat. Ook het type **7, kwetsbaar**, is relatief goed vertegenwoordigd, maar dit betreft vooral soorten die gebonden zijn aan moerassen en veenheiden (de 'hoogveen-soorten').

De selectie van de soorten die tot de fauna van het heidelandschap gerekend worden, laat zien dat in dit landschapstype voor de fauna een grote verscheidenheid aan milieutypen bestaat. Per heideterrein zal gewoonlijk slechts een fractie van deze soorten aanwezig zijn.

V. Schema voor knelpuntenanalyse

Ordering van relaties en eigenschappen

Naam: wetenschappelijke naam

Nr.: volgens Ecologische atlas

Voedselgilde: hoofdgroep waardplanten

Bewoner van: landschap- of vegetatietype

Biologische groep: groep 1 t/m 14, eigenschappenprofiel met betrekking tot levenscyclus

Ecologische type: type 1 t/m 7, specialisatie, gedrag populatie in tijd en ruimte

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: waardplanten

Groeiperiode rups: periode van afhankelijkheid van waardplanten

Voortplanting: nectarvoeding in relatie tot levensduur en eiproductie

1.2 Ruimte: oppervlakte nodig voor duurzame instandhouding populatie

1.3 Verscheidenheid: variatie aan vegetaties of structuren

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: invloed van predatoren, parasieten en pathogenen

2.2 Fysische stress: invloed van koude, hitte, droogte en armoede (voedingswaarde)

2.3 Onvoorspelbaarheid: in tijd grilligheid o.a. klimaat; in ruimte veranderlijkheid in landschap

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: aanwas en snelheid van herstel na calamiteit

3.2 Verplaatsing: vermogen tot trekken en koloniseren

3.3 Oriëntatie: benutten van patronen in structuren in vegetatie en landschap

Details: bijzonderheden die niet in het schema opgenomen zijn

Knelpunten:

1. Afhangelijkheid: aanwezigheid van voedsel, ruimte en verscheidenheid moet aan bepaalde waarden voldoen

2. Kwetsbaarheid: invloed van stress-factoren mag ter plaatse slechts mild zijn

3. Beperktheid: er zijn bijzondere voorwaarden in het geding

Conclusie: knelpunten die bij de betreffende soort optreden in het heidelandschap en beperkingen met betrekking tot uitvoering van maatregelen.

VI. Werkwijze knelpuntenanalyse

Opsporen van knelpunten is het traceren van een achilleshiel in de levensstrategie:

Profiel levensstrategie

- waarvan afhankelijk
- waartegen bestand
- waartoe in staat

Profiel knelpunt

- idem, algemeen / bijzonder
- kwetsbaar voor
- beperkt in

Er is altijd meer dan één knelpunt in het geding. Iedere situatie kan een specifiek knelpunt opleveren. Een milieu waarin een hoge mortaliteit onder de juvenielen optreedt, kan toch een duurzame populatie huisvesten indien er compensatie mogelijk is door gunstige omstandigheden voor de adulten. In een ander type milieu kan het voortbestaan van een populatie van een tegenovergestelde omstandigheid afhangen.

In het kader van het OBN tracht men effecten van aantasting van natuurwaarden, indirect door menselijk toedoen teweeggebracht, tegen te gaan door mitigerende maatregelen. In het heidelandschap gaat het om de volgende symptomen van aantasting:

Symptomen	Proces	Mogelijke factor
1 vergrassing	toename Bochtige smele of Pijpenstrootje	atmosferische vervuiling
2 vermossing	toename <i>Campylopus introflexus</i>	atmosferische vervuiling
3 verruiging	toename gewas (standing crop)	toevloed nutriënten
4 verbossing	toename struiken en bomen	idem, ook achterstallig beheer
5 verschraling	verslechtering groeicondities	uitloging bodem door verzuring
6 verdroging	verstoring vegetatiesamenstelling	onttrekking grondwater
7 vereenvoudiging	afname verscheidenheid	nivellerende werking vele factoren

Voor de bestrijding van de symptomen worden in het heidelandschap de volgende maatregelen uitgevoerd:

Intern, op de locatie zelf:

- destructieve maatregelen: plaggen, chopperen, bodembewerking, randen,
- regulerende maatregelen in een hoge frequentie: maaien, beweiden,
- regulerende maatregelen in lage frequentie: verwijderen opslag, dunnen, kappen,
- mineralen toediening, schonen van vennen.

Extern, in de omgeving van de locatie:

- waterhuishouding: corrigeren grondwaterpeil, herstellen waterstromingen,
- verstuuving reactiveren: landschap toegankelijk maken voor invloed van wind.

De destructieve maatregelen beogen een nieuw milieu te creëren waarin een successie optreedt van vegetatietypen die men wenst. De potentiële verliezen bij de uitvoering van de maatregel zijn de beperking in de ruimte van de habitat van bepaalde diersoorten en vermindering in groeicondities door verschraling van planten waarvan deze afhankelijk zijn (bij plaggen), de potentiële winsten zijn de vergroting van de verscheidenheid (op landschapsschaal) en het ontstaan van vegetaties van een geheel andere samenstelling en structuur. Op de locatie van uitvoering kan praktisch gesproken, er van uitgegaan worden dat het leven ter plekke vernietigd wordt en dan zijn details als tijdstip van uitvoering niet relevant meer. Op basis van ruimtebehoefte en plaatsgebondenheid voor de instandhouding van een populatie kunnen uitspraken gedaan worden over de verwachte effecten op een bepaalde soort.

De regulerende maatregelen in hoge frequentie interfereren met de periodiciteit in mate van gevoeligheid voor de maatregel gedurende de loop van de ontwikkelingscyclus van de betreffende soorten. Op basis van de ontwikkelingscyclus en relaties met ruimtelijke verscheidenheid op lokaal niveau, kunnen uitspraken gedaan worden over de verwachte effecten bij de instelling van de maatregel en de randvoorwaarden gegeven worden bij de uitvoering met betrekking tot een bepaalde soort.

De overige typen van maatregelen werken in hoofdzaak indirect en de effecten verlopen via een procesketen zodat deze veel minder toegankelijk zijn voor een algemene beschrijving.

Aardbeidikkopje *Pyrgus malvae*

Nr. 002

Voedselgilde: kruideters

Bewoner van: kruidenrijke heiden, duinen, schrale graslanden, moerassen, bosranden

Biologische groep: 3, popoverwintelaars, univoltien

Ecologische type: 6, tamelijk (gefixeerd)

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: ganzerik (*Potentilla* spp), buiten de heide ook aardbei (*Fragaria* spp), soms dauwbraam (*Rubus caesius*).

Groeiperiode rupsen: 62 (56-68) dagen, midden mei tot eind augustus.

Voortplanting: nectarvoeding van belang: mei, begin juni.

1.2 Ruimte: klasse 3: 8-30 ha

1.3 Verscheidenheid: zomen en mozaïeken in de lage vegetatie.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: kwetsbaar; geen afweer, ontwijken door schuilgedrag.

2.2 Fysische stress: tamelijk; tegen extreme waarden in microklimaat

2.3 Onvoorspelbaarheid: vrij goed; temporeel tegen grilligheid van het weer door bet-hedging in de vorm van spreiding in tijdstip van uitkomen en door herhaalde diapauze in popstadium.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: traag; lage voortplanting, eiproduktie 65 (40-90) en slechts een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: matig; hoewel snelle vlieger maar beperkt door de vrij korte levensduur van de vlinder.

3.3 Oriëntatie: goed; op meso en microschaal patronen en structuren in lage vegetaties.

Details: Het aardbeidikkopje is landelijk sterk achteruitgegaan. Het kwam voor in terreinen die laat in het seizoen gemaaid worden (blauwgraslanden) of licht beweide.

Knelpunten:

1. Afhangelijkheid: van waardplanten die slechts plaatselijk optreden en aan situaties gebonden zijn waarin lichte verrijking van de bodem heeft plaatsgevonden, van lage vegetaties met mozaïeken of zomen.

2. Kwetsbaarheid: vrij gering

3. Beperkttheid: tamelijk; gebondenheid aan de locatie.

Conclusie

De belangrijkste knelpunten zijn ruimte en verscheidenheid in de lage vegetaties en de nutriëntenstatus waarbij de waardplanten gedijen. Bedreigingen zijn vergrassing en verschraving (door verzuring). Gevoeligheid voor maatregelen betreft de destructieve ingrepen, het ontstaan van eenvormigheid en te sterke verarming van de bodem.

Geelsprietdikkopje *Thymelicus sylvestris*

Nr. 015

Voedselgilde: graseters; hoge grassen

Bewoner van: grazige bermen en vergraste delen van heiden, ruige grazige vegetaties, rietlanden, bosranden en open plekken in bos

Biologische groep: 7, overwintelaars in het nuchtere rupsstadium (in schede van grasstengel)

Ecologische type: 3, gewiekst

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: grassen met brede bladeren die tevens het gehele groeiseizoen blijven staan. Preferente soorten: kweek (*Elymus repens*), kropaar (*Dactylus glomerata*), gladde witbol (*Holcus mollis*) e.a.

Groeiperiode rupsen: ca 72 dagen, van eind maart tot midden juni.

Voortplanting: nectarvoeding vlinders essentieel, van midden juli tot eind augustus

1.2 Ruimte: klasse 2: 2-8 ha

1.3 Verscheidenheid: geen bijzondere voorwaarden, vlakten of zomen met een ruige grazige vegetatie.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: goed; hoewel geen afweer maar door schuilgedrag van de rupsen en behendigheid in vluchten van de vlinders kan predatie door vogels ontweken worden.

2.2 Fysische stress: vrij kwetsbaar; matig bestand tegen extreme waarden in microklimaat en lage voedingswaarde van waardplanten.

2.3 Onvoorspelbaarheid: goed; kan ruimtelijk snel uitwijken naar nieuwe locaties.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: matig; vrij lage eiproductie, maximaal ca. 170, en slechts een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: goed; vlinder is een snelle vlieger die lang leeft.

3.3 Oriëntatie: vrij goed; kan over vrij grote afstanden voortplantings- en foerageerbiotopen opsporen.

Details: In het oosten en zuiden van het land wordt het geelsprietdikkopje vaak aangetroffen op de bloeiende kruiden die in de bermen van de heidepaden groeien.

Knelpunten:

1. Afhangelijkheid: hoge grassen die blijven overstaan (niet gemaaid worden) en goede nectarbronnen.

2. Kwetsbaarheid: matig; gevoelig voor maaien en sterke begrazing.

3. Beperkteid: gering.

Conclusie:

Het optreden van het geelsprietdikkopje in het heidelandschap is een randverschijnsel, het talrijk voorkomen kan als een storingsindicatie opgevat worden.

Zwartsprietdikkopje *Thymelicus lineola*

Nr. 016

Voedselgilde: graseters; hoge grassen.

Bewoner van: bermen langs heidepaden, rijke tot vrij schrale, maar ruige grazige vegetaties van dijken, duinen, graslanden en bosranden.

Biologische groep: 4, ei-overwinteraars

Ecologische type: 3, gewiekst

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: grassen met brede bladeren en die tevens het gehele groeiseizoen blijven staan. Preferente soorten: kweek (*Elymus repens*), hennegras (*Calamagrostis canescens*), gladde witbol (*Holcus mollis*) e.a.

Groeiperiode rups: 60 (50-71) dagen, van eind maart tot eind juni.

Voortplanting: nectarvoeding essentieel, van midden juli tot eind augustus.

1.2 Ruimte: klasse 1: 0,5-2 ha

1.3 Verscheidenheid: geen bijzonder voorwaarden, globale herkenbaarheid van voortplantingsbiotopen en foerageerplaatsen.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: goed; hoewel geen afweer, kan predatie door vogels ontweken worden door schuilgedrag van de rupsen en behendigheid in vluchten van de vlinders.

2.2 Fysische stress: vrij goed; zowel tegen lage als hoge temperaturen van het microklimaat.

2.3 Onvoorspelbaarheid: goed; ruimtelijk door snelle kolonisatie van nieuwe locaties.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: matig; vrij lage eiproductie, 160 (140-180) en slechts een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: goed; de vlinder is een snelle vlieger die lang leeft.

3.3 Oriëntatie: goed; kan over grote afstanden voortplantings- en foerageerbiotoop opsporen.

Details: Het zwartsprietdikkopje komt door het gehele land voor, op heiden langs de bermen en ook op delen die met Pijpenstrootje vergrast zijn. Het komt ecologisch sterk overeen met het geelsprietdikkopje met dit verschil dat het meer gehard is en beter een maaibeheer verdraagt, mits dit plaats vindt na het afzetten van de eieren.

Knelpunten:

1. Afhankelijkheid: grassen met brede bladeren die blijven overstaan en een goede nectarbron.

2. Kwetsbaarheid: gering; gevoelig voor vroeg maaien.

3. Beperkteid: gering.

Conclusie:

Het zwartsprietdikkopje is in het heidelandschap een soort van kruidenrijke bermen langs paden, het optreden over grote vlakten kan opgevat worden als een storingsindicatie.

Kommadikkopje *Hesperia comma*

Nr. 017

Voedselgilde: graseters; lage grassen.

Bewoner van: droge heiden, schrale graslanden van duinen en kalkgraslanden.

Biologische groep: 4, ei-overwinteraars

Ecologische type: 4, gehard

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: in pollen groeiende, lage en fijnbladige grassen, o.a. buntgras (*Corynephorus canescens*) en schapegras (*Festuca ovina*).

Groeiperiode rupsen: 105 (95-112) dagen, van midden maart tot begin juli.

Voortplanting: nectarvoeding vlinders essentieel, begin juli tot eind september.

1.2 Ruimte: klasse 3: 8-30 ha

1.3 Verscheidenheid: in heiden is naast de aanwezigheid van voortplantingsbiotopen (schrale grazige vegetaties) ook die van foerageerplekken (bloemrijke ruigten op rijkere bodem) nodig. Dit betekent dat er ruimtelijke verschillen in bodemgesteldheid voor moeten komen.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: matig; geen afweer, rupsen ontwijken predatie door schuilgedrag, maar ze leven op plekken die voor vogels goed toegankelijk zijn, de vlinders zijn behendig in vluchten. Komt overwegend voor op locaties waar predatiedruk laag is.

2.2 Fysische stress: goed; bestand tegen extreme waarden in het microklimaat.

2.3 Onvoorspelbaarheid: gering; geen bet-hedging en geen gedrag gericht op snelle kolonisatie van nieuwe locaties.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: traag; door vrij lage eiproductie, maximaal 92 (78-106), en slechts een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: vrij goed; de vlinders zijn snelle vliegers die lang leven.

3.3 Oriëntatie: goed; de vlinders verkennen hun terrein over grote oppervlakten.

Details: Het kommadikkopje is een karakteristieke soort van heiden met stuifplekken, waarin tevens verrijkte plekken met bloeiende kruiden voorkomen. De ontwikkeling van de rupsen is goed afgestemd op de groeicyclus van buntgras, tegen de tijd dat het gras in zaad komt en verdort, gaan de rupsen verpoppen. De vlinder zet bij voorkeur de eitjes af op vrijstaande polletjes gras.

Knelpunten:

1. **Afhankelijkheid:** schrale vegetaties met kale bodem, waarin verrijkte plekken met kruiden
2. **Kwetsbaarheid:** gering.
3. **Beperkteid:** tamelijk, vrij sterk aan een locatie gebonden.

Conclusie:

Het knelpunt is dat een zeer schrale grazige vegetatie over grote oppervlakten samen voor moet komen met wat rijkere plekken waar een geschikte nectarbron aanwezig is. Alle vormen van aantasting zijn bedreigend voor deze soort. Tegelijkertijd is deze ook gevoelig voor alle typen van maatregelen. Lichte beweiding is het meest geschikt.

Groot dikkopje *Ochlodes faunus*

Nr. 018

Voedselgilde: graseters; hoge grassen

Bewoner van: grazige en vochtige heiden, ruige moerassen, zoomvegetaties, bosranden

Biologische groep: 12; rupsoverwintelaars in het halfvolgroeide stadium en traaggroeiende rupsen.

Ecologische type: 3; gewiekst.

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: hoge grassen met brede bladeren, o.a. kropaar (*Dactylus glomerata*) smele (*Deschampsia cespitosa*), hennegras (*Calamagrostis canescens*), maar ook Pijpenstrootje (*Molinia caerulea*) mits dit op plekken groeit waar de planten weelderig groeien en de vegetatieduur relatief lang is.

Groeiperiode rupsen: zomer 54 (45-62) dagen van begin juli tot eind september, in het volgend voorjaar 68 (47-88) dagen van begin april tot begin juni.

Voortplanting: nectarvoeding essentieel, vanaf midden juni tot midden augustus.

1.2 Ruimte: klasse 3: 8-30 ha

1.3 Verscheidenheid: duidelijke patronen in vegetatiestructuur, zomen of mozaïeken.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: vrij goed; hoewel geen afweer kan door schuilgedrag van de rupsen en door behendig vluchten van de vlinders predatie door vogels ontwaken worden.

2.2 Fysische stress: matig; niet goed bestand tegen koude, hitte en droogte.

2.3 Onvoorspelbaarheid: goed; temporeel door bet-hedging in de vorm van spreiding in ontwikkelingsritme, ruimtelijk door als vlinder voortdurend te speuren naar nieuwe plekken.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: traag; lage eiproduktie (ca 85) en slechts een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: goed; door sterk verkennend gedrag van de vlinders die snel kunnen vliegen en vrij lang leven.

3.3 Oriëntatie: goed; op mesoschaal landpatronen en microschaal vegetatiepatronen als zomen, mantels en mozaïeken.

Details: Het groot dikkopje is een soort die in een lage dichtheid leeft en kenmerkend is voor relatief productieve vegetaties, zoals met grote pollen van Pijpenstrootje begroeide vochtige heide en oeverzones van vennen.

Knelpunten:

1. **Afhankelijkheid:** breedbladige grassen met een lange groeicyclus die blijven overstaan en nectarbronnen.

- 2. **Kwetsbaarheid:** gering.
- 3. **Beperkttheid:** gering.

Conclusie:

Er zijn geen knelpunten van betekenis.

Groentje *Callophrys rubi*

Nr. 043

Voedselgilde: hei-eters

Bewoner van: droge en vochtige heiden, open naaldbossen en kalkgraslanden.

Biologische groep: 3; pop-overwintelaars

Ecologische type: 3; gewiekt

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: aantal plantensoorten uit de families der Ericaceae, Fabaceae, Cistaceae, Rhamnaceae en Rosaceae. De rupsen voeden zich met groeipunten, bloemknoppen, vruchten of oud blad waarin door de plant reserves opgeslagen zijn. In het heidelandschap zijn struikhei, gewone dophei en vossebes de belangrijkste waardplanten.

Groeiperiode rups: 25 (22-30) dagen in de periode van midden mei tot midden augustus.

Voortplanting: nectarvoeding belangrijk, van eind april tot eind juli.

1.2 Ruimte: klasse 4: 30-130 ha in droge heide, in vochtige heide mogelijk klasse 2: 2-8 ha.

1.3 Verscheidenheid: op microschaal patronen in structuurverschillen in de lage vegetaties (keuze territoria) en op mesoschaal kenmerken als bosranden en struweelgroepen. (Samenscholen van mannetjes in vrijstaande struik sporkenhout.)

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: vrij goed; rups en pop gevrijwaard van predatie door mieren.

2.2 Fysische stress: vrij goed; vlinder tamelijk goed bestand tegen koude en hitte.

2.3 Onvoorspelbaarheid: goed; temporeel door bet-hedging in de vorm van grote spreiding in uitkomen van de poppen, ruimtelijk door verkennend gedrag van de vlinders.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: matig; lage eiproduktie, 105 (90-120) en slechts een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: goed door sterk verkennend gedrag van de vrouwelijke vlinders en lange levensduur.

3.3 Oriëntatie: goed, vlinders onderscheiden vegetatie- en landschapsstructuren.

Details: Het groentje is in onze streken een kenmerkende soort van het heidelandschap. Uit monitoring blijkt dat het sterke aantalsfluctuaties vertoont die samenhangen met die van de groeiconditie van struikhei. De rupsen voeden zich met de groeipunten van struikhei en dophei en zijn afhankelijk van een hoge voedingswaarde daarvan. Slechte groeicondities kunnen een plaatselijke populatie doen verdwijnen. (Vorst- en droogtegevoeligheid van te snel gegroeide Struikhei. Zie ook nr 064 heideblauwtje en 065 vals heideblauwtje).

Knelpunten:

1. Afhangelijkheid: Struikhei en dophei in goede groeiconditie, nectarbronnen o.a. sporkenhout.

2. Kwetsbaarheid: gering.

3. Beperkttheid: gering.

Conclusie:

Knelpunten zijn ecosysteemcondities en landschapsvorm. Bedreigingen vormen verslechtering van de groeicondities van de waardplanten en vereenvoudiging van het landschap. De kans op spontane kolonisatie na uitvoering van maatregelen is heel groot, zodat er een grote vrijheid in handelen is.

Vuurvlindertje *Lycaena phlaeas*

Nr. 045

Voedselgilde: kruideters

Bewoner van: schrale graslanden, heiden, moerassen en duinen.

Biologische groep: 8; rupsoverwintersaars in halfvolgroeid stadium en veel generaties per jaar.

Ecologische type: 2; flexibel.

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: zuring; in het heidelandschap schapen- en veldzuring

Groeiperiode rups: overwinterende generatie 22 (14-30) dagen in de herfst en 16 (9-32) dagen in het voorjaar, de zomergeneraties 21 (14-35) dagen.

Voortplanting: nectarvoeding van belang gedurende het gehele seizoen van begin mei tot begin oktober.

1.2 Ruimte: klasse 2: 2-8 ha.

1.3 Verscheidenheid: patronen in structuurverschillen in de lage vegetatie, bij het afzetten van de eieren is er een sterke voorkeur voor de aanwezigheid van plekken met kale bodem.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: matig; rupsen en poppen gevrijwaard van predatie door mieren.

2.2 Fysische stress: goed; bestand tegen koude en hitte.

2.3 Onvoorspelbaarheid: goed; temporeel door bet-hedging in de vorm van flexibele diapauze en spreiding in verschijnen van de vlinders, ruimtelijk door verkennend gedrag van de vlinders.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: zeer snel; hoewel vrij lage eiproduktie, 160 (120-200) maar wel twee, gewoonlijk drie generaties per jaar

3.2 Verplaatsing: goed; door trekneiging van de vrouwtjes en tamelijk lange levensduur.

3.3 Oriëntatie: goed; op patronen in structuurverschillen. De aanwezigheid van kale bodem trekt de vlinders aan tijdens het afzetten van de eieren.

Details: Het vuurvlindertje komt in vrijwel alle type heideterreinen voor, mits er maar schapezuring in voorkomt. Het treedt sterk op na brand, is bijna altijd aanwezig in beweide terreinen en koloniseert snel locaties met een pioniervegetatie.

Knelpunten:

1. Afhangelijkheid: schapezuring, bescheiden nectarbron, lage vegetaties

2. Kwetsbaarheid: gering

3. Beperktheid: gering

Conclusie:

Er is geen knelpunt van belang te duiden. Het reageert positief op maatregelen die de mineralisatie versterken en de vegetatie opener maken.

Bruine vuurvlinder *Lycaena tityrus*

Nr. 050

Voedselgilde: kruideters

Bewoner van: droge heiden, duinen, schrale graslanden

Biologische groep: 8; rupsoverwintersaars in halfvolgroeid stadium, gewoonlijk twee generaties

Ecologische type: 6; tamelijk (gehard)

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: zuring, in het heidelandschap schapezuring.

Groeiperiode rups: overwinterende generatie 36 (17-54) dagen in de nazomer en 25 (21-35) dagen in de lente. De zomergeneraties 23 (16-40) dagen in de periode van eind mei tot augustus.

Voortplanting: nectarvoeding van belang in de periode van midden mei tot eind augustus, soms tot eind september.

1.2 Ruimte: klasse 3: 8-30 ha

1.3 Verscheidenheid: mozaïekpatronen in structuurverschillen in de lage vegetatie, voorkeur voor aanwezigheid van kale bodem.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: matig; rupsen en poppen gevrijwaard van predatie door mieren.

2.2 Fysische stress: vrij goed; vlinders bestand tegen droogte en hitte.

2.3 Onvoorspelbaarheid: matig; temporeel door bet-hedging in de vorm van flexibele diapauze..

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: snel; door twee of meer generaties per jaar. Eiproductie vrij laag, ca 150 (120-180).

3.2 Verplaatsing: matig; de vlinders zijn plaatstrouw maar verkennen wel hun omgeving.

3.3 Oriëntatie: vrij goed; patronen en structuren in lage vegetaties.

Details: De bruine vuurvinder is landelijk sterk achteruitgegaan en zijn verspreiding is nu in hoofdzaak beperkt tot de Veluwe en Drenthe. Hoewel in biologie sterk verwant aan het vuurvindertje, is zijn cyclus daarmee niet in fase en vertoont de fluctuatie van de populatie een ander patroon.

Knelpunten:

1. Afhankelijkheid: schapezuring, lage vegetaties met deels kale bodem.

2. Kwetsbaarheid: tamelijk; gevoelig voor koude en natte weersperiodes en ruimtelijke onvoorspelbaarheid.

3. Beperkteid: tamelijk; ruimtelijke aspecten.

Conclusie:

In vergelijking met het vuurvindertje blijkt hij veel kwetsbaarder te zijn voor extreme omstandigheden en veranderingen in het terrein. Knelpunten zijn het behoud van voldoende ruimte en geschikte vegetatietypen. Alle vormen van aantasting zijn bedreigend. Plaggen levert goede structuurtypen maar is ongunstig voor de waardplant, maaien van grazige vegetaties wordt verdragen mits op passend tijdstip uitgevoerd, branden levert goede uitgangssituaties, lichte beweiding werkt in het algemeen gunstig.

Zilverblauwtje *Celastrina argiolus*

Nr. 053

Voedselgilde: hei-eters; struikhei en vele andere plantensoorten

Bewoner van: heiden, moerassen, open bossen, parken, tuinen

Biologische groep: 3, pop-overwinteraars

Ecologische type: 2, flexibel

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: in jeugd stadium bloemknoppen, in bijna volgroeid stadium de vruchten en van sommige plantensoorten ook de bladeren. In het heidelandschap leeft de voorjaarsgeneratie vooral op sporkehout, de zomergeneratie op struikhei die in bloei komt.

Groeiperiode rups: 18 (15-27) dagen in de periode van eind april tot begin oktober.

Voortplanting: nectarvoeding van belang (vlinder bezoekt vooral onopvallende bloemen zoals sporkehout, bosbes, linde)

1.2 Ruimte: klasse 5: 130-500 ha

1.3 Verscheidenheid: verschillende plantensoorten die verschillen in bloeicyclus.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: matig; rupsen en poppen zijn van predatie door mieren gevrijwaard.

2.2 Fysische stress: slecht; weinig bestand tegen koude, hitte en droogte.

2.3 Onvoorspelbaarheid: zeer goed; temporeel door flexibele diapauze en ruimtelijk doornomadische levenswijze waarbij per generatie nieuwe locaties opgespoord worden en van waardplant gewisseld wordt.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: snel; twee, vaak drie generaties per jaar, eiproductie 130 (110-150).

3.2 Verplaatsing: goed; door sterke trekneiging van vrouwtje.

3.3 Oriëntatie: goed; globaal op landschapsschaal, maar zeer precies op conditie van de waardplanten.

Details: Het zilverblauwtje heeft in biologisch opzicht veel gemeen met het groentje maar verschilt daarmee in het aantal generaties, de sterkere trekneiging en het benutten van een groter aantal plantensoorten als voedselbron. Dit blijkt de soort in staat te stellen om in sterk uiteenlopende milieutypen te kunnen leven. Het zilverblauwtje treedt in heidevelden vooral op wanneer de heidevegetatie hoog is uitgegroeid en er struiken (sporkehout) aanwezig zijn.

Knelpunten:

1. Afhangelijkheid: verscheidenheid aan plantensoorten met een bepaalde bloeiwijze en een gevarieerd landschap.

2. Kwetsbaarheid: gering

3. Beperkttheid: gering

Conclusie

Voor het beheer van heidevelden zijn geen knelpunten met betrekking tot deze soort aan te geven. Het treedt vooral op wanneer de heide aan het verruigen is en er struweelvorming plaats vindt. Het talrijk optreden van deze soort is op te vatten als een indicatie van achterstallig onderhoud.

Gentiaanblauwtje *Maculinea alcon*

Nr. 058

Voedselgilde: kruideters

Bewoner van: vochtige heiden en blauwgraslanden (voorheen ook duingraslanden)

Biologische groep: 6, rupsoverwintersaars die in mierennesten opgroeien

Ecologische type: 5, gefixeerd (op voedselbron en locatie)

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: de vruchtbeginsels van klokjesgentiaan (*Gentiana pneumonanthe*), mierenbroed (*Myrmica* spp.) en voedsel door de mieren aangeboden.

Groeiperiode rups: op de plant 14 (9-18) dagen in de periode van midden juli tot begin september, in het mierennest in de nazomer ca 32 dagen, in volgend voorjaar ca 40-50 dagen.

Voortplanting: nectarvoeding niet belangrijk, daar het afzetten van de eieren al binnen een periode van 2-4 dagen na het uitkomen van de vlinder plaatsvindt.

1.2 Ruimte: klasse 1: 0,5-2 ha.

1.3 Verscheidenheid: gradiënt; door afhankelijkheid van en knoppen van gentiaan en van mieren (*Myrmica* spp.) die ter plekke duurzame nesten bewonen, in vele situaties gebonden aan een stabiele overgang van nat naar droog.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: goed; door gebruik te maken van bescherming van mierennest.

2.2 Fysische stress: kwetsbaar; vlinders gevoelig voor koude en hitte.

2.3 Onvoorspelbaarheid: matig, temporeel goed door bet-hedging in de vorm van spreiding in uitkomen van de vlinders en herhaalde diapauze van de rupsen in het mierennest, mits de verzorging door de mieren voor een periode van minstens twee jaar plaats kan vinden, ruimtelijk kwetsbaar door plaatstrouw van de vlinders.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: matig; vrij lage eiproductie van 145 (108-163) die echter wel in korte tijd gerealiseerd wordt, en slechts een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: gering; door plaatstrouw van de vlinders en hun korte levensduur.
3.3 Oriëntatie: vrij goed; op vegetatiestructuur en conditie van de waardplanten (en aanwezigheid van de mieren, onderzoek van Wynhoff?)

Details: Bij overproductie aan eieren wordt door kannibalisme het aantal nakomelingen sterk gereduceerd tijdens de fase dat de rupsen in het vruchtbeginsel leven. In de fase dat de rupsen zich ontwikkelen in mierennesten, is het aantal en conditie van de nesten bepalend voor de populatiegroei.

Knelpunten:

- 1. Afhangelijkheid:** waardplant in knop, mierennesten en stabiele situatie.
- 2. Kwetsbaarheid:** matig
- 3. Beperkteheid:** sterk; specialisatie gericht op standhouden van populatie op beperkte locatie.

Conclusie

Het gentiaanblauwtje is gebonden aan bijzondere, lokaal optredende en stabiele omstandigheden. Bedreiging door verdroging, verbossing en verschraling. Knelpunt is het instandhouden van de vaak kleine locaties, waarin slechts lichte vormen van beheersmaatregelen mogelijk zijn; maaien met lichte apparatuur na half augustus of lichte beweiding mits het vee zich verplaatst over vaste looppaadjes. Branden in het vroege voorjaar wordt in de regel goed verdragen.

Heideblauwtje *Plebeius argus*

Nr. 064

Voedselgilde: hei-eters

Bewoner van: droge en vochtige heiden, veenheiden (hoogvenen), schrale graslanden.

Biologische groep: 4, ei-overwinterraars

Ecologische type: 4, gehard

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: aantal plantensoorten uit de families Ericaceae en Fabaceae, in het heidelandschap struikhei en gewone dophei onder goede groeicondities.

Groeiperiode rups: 46 (36-55) dagen in periode van eind april tot eind juni.

Voortplanting: Nectarvoeding essentieel, van begin juni tot eind augustus.

1.2 Ruimte: klasse 1; 0,5-2 ha

1.3 Verscheidenheid: mozaïekpatronen in structuurverschillen van lage vegetaties, bij afzetten van de eitjes hebben lage planten omgeven door kale bodem de voorkeur.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: goed; rups verkrijgt protectie van mieren (o.a. *Lasius niger*).

2.2 Fysische stress: goed; vlinders verdragen heel goed koude en hitte.

2.3 Onvoorspelbaarheid: matig; temporeel: in voorjaarsperiode kunnen de rupsjes langdurig vasten waardoor ze perioden van slecht weer goed overleven, ruimtelijk: de vlinders verkennen hun omgeving goed.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: gering door lage eiproductie, gem. 91, die bovendien pas na een periode van ca 22 dagen tot stand komt, en door slechts een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: matig, de vlinders gedragen zich tamelijk plaatstrouw maar kunnen wel een lange periode actief blijven.

3.3 Oriëntatie: vrij goed; vlinders reageren globaal op landschap, maarnauwkeurig op patronen in structuurverschillen in lage vegetaties.

Details: Het heideblauwtje, in ons land wel de meest karakteristieke dagvlinder van heidevelden, kwam vroeger verbreid over het gehele land voor, maar is nu van vele plaatsen verdwenen. Het verdwijnt in situaties waar de heiplanten sterk verouderd zijn of de groei zwak is. Daarentegen treedt het vooral op in situaties waar de heide begraasd wordt en de structuur heel open is waarbij veel kale bodem aanwezig is. In

vochtige heide kan het zelfs optreden bij een beheer van jaarlijks maaien. Een heide in de herstelfase na brand, biedt zeer goede condities.

Knelpunten:

- 1. Afhankelijkheid:** groeiconditie van struikhei en dophei, structuur van de vegetatie.
- 2. Kwetsbaarheid:** gering
- 3. Beperkteid:** tamelijk

Conclusie:

Knelpunten zijn het instandhouden van een goede voedingswaarde van de waardplanten, variatie in de vegetatiestructuur en de aanwezigheid van een nectarbron gedurende een lange tijd (dophei + struikhei). Alle vormen van aantasting vormen een bedreiging. Gunstige perspectieven bieden de maatregelen beweiden en op heel beperkte schaal branden.

Vals heideblauwtje *Plebeius idas*

Nr. 065

Voedselgilde: hei-eters

Bewoner van: droge heiden, veenheiden (hoogvenen) en schrale graslanden

Biologische groep: 4, ei-overwinteraars

Ecologische type: 6, tamelijk (gehard)

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: Aantal plantensoorten uit de families van de Ericaceae, Fabaceae, Elagnaceae. De soort treedt in Europa in een aantal rassen op die elk andere waardplantrelaties hebben. In Nederland was struikhei de waardplant.

Groeiperiode rups: ca 40 dagen in de periode eind april tot eind juni.

Voortplanting: nectarvoeding belangrijk, begin juli tot midden augustus.

1.2 Ruimte: klasse 2; 2-8 ha.

1.3 Verscheidenheid: mozaïekpatronen en veldzomen in de lage vegetatie.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: matig; de rupsen en poppen zijn gevrijwaard van predatie door mieren.

2.2 Fysische stress: vrij goed; vlinders zijn bestand tegen koude, maar matig tegen hitte en droogte.

2.3 Onvoorspelbaarheid: matig; naar schatting in temporele en ruimtelijke relaties de mindere van het heideblauwtje.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: traag; lage eiproductie, op vrij korte termijn 48 (40-54), bij langere levensduur 104 (96-114), en slechts een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: matig; vlinders zijn tamelijk plaatstrouw.

3.3 Oriëntatie: matig; op structuren en patronen in de lage vegetatie.

Details: In Nederland rond 1980 verdwenen, vroeger verbreid in het zuiden en oosten van het land. Laatste vindplaats de Paardenslenkte, onderdeel van het reservaat Springedal in Overijssel. Aldaar gelijktijdig met het heideblauwtje verdwenen. Op deze vindplaats kwam het in de jaren zestig nog even talrijk voor als het heideblauwtje. In Denemarken komt de soort nog voor in de meeste heiderestanten. De verspreiding bereikte in Nederland de westelijke rand van zijn areaal, ten westen van het Gooi is het nimmer waargenomen. Blijkens de Europese verspreiding, is het veel meer gebonden aan klimaten met een continentaal karakter dan het heideblauwtje, dat o.a. in Engeland zelfs nog aan de westkust voorkomt.

Knelpunten:

- 1. Afhankelijkheid:** struikhei in goede conditie, gevarieerdheid van de heide
- 2. Kwetsbaarheid:** vrij hoog
- 3. Beperkteid:** vrij sterk

Conclusie:

Het vals heideblauwtje was vroeger een breed voorkomend bestanddeel van de heidefauna in Nederland. In ecologisch opzicht is het zeer nauw verwant aan het heideblauwtje, maar kwetsbaarder voor extreme omstandigheden. Het verdwijnen op de laatst bekende vliegplaats, gelijktijdig met het heideblauwtje, doet vermoeden dat er een onregelmatigheid in het beheer heeft plaatsgevonden of dat de groeicondities van de struikheide ter plaatse sterk verslechterd zijn. Alle vormen van aantasting zijn bedreigend. Relatie met maatregelen gelijk aan die van het heideblauwtje.

Veenbesblauwtje *Plebeius optilete*

Nr. 067

Voedselgilde: hei-eter

Bewoner van: veenheiden, moerassen, open en vochtige naaldbossen

Biologische groep: 9, rupsoverwinteraars in half volgroeid stadium en een generatie per jaar

Ecologische type: 7, kwetsbaar

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: veenbes (*Vaccinium oxycoccus*), lavendelheide (*Andromeda polifolia*), vossebes (*Vaccinium vitis-idaea*)

Groeiperiode rups: zomer 48 (43-53) dagen van begin juli tot begin september, volgend voorjaar 32 (24-38) dagen in periode van begin mei tot begin juni.

Voortplanting: Nectarvoeding niet belangrijk daar vlinders spoedig eieren afzetten en een vrij korte levensduur hebben.

1.2 Ruimte: klasse 2: 2-8 ha

1.3 Verscheidenheid: mozaïekpatronen in vegetatiestructuur.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: kwetsbaar; geen afweer.

2.2 Fysische stress: kwetsbaar; voor hitte en droogte.

2.3 Onvoorspelbaarheid: kwetsbaar; temporeel: geen bet-hedging, ruimtelijk: geringe verkenning.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: traag; lage eiproductie, 104 (96-112) maximaal, en slechts een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: gering; door honkvast gedrag vlinders en korte levensduur. In bossen zijn de vlinders meer treklustig.

3.3 Oriëntatie: matig; patronen in structuurverschillen in de lage vegetatie.

Details: Het veenbesblauwtje geldt in Nederland als een typische soort van hoogvenen, maar is in zijn voorkomen in veenheiden toch beperkt tot onderdelen daarvan die in de regel een iets minerotroof of rheotroofkarakter hebben. Het komt nu nog vooral voor in de stadia van beginnende veenheide in en rond de vennen en oude turfgaten van westelijk Drenthe.

Knelpunten:

1. Afhangelijkheid: goede voedingswaarde waardplanten, koel en gebufferd microklimaat.

2. Kwetsbaarheid: hoog

3. Beperkteid: sterk

Conclusie: Het knelpunt is het behoud van de goede conditie van bestaande locaties waardoor zeer weinig speelruimte overgelaten is voor het uitvoeren van maatregelen. Bedreigingen worden gevormd door verdroging en verbossing.

Grote parelmoervlinder *Argynnis aglaja*

Nr. 094

Voedselgilde: kruideter

Bewoner van: kruidenrijke heiden, moerassen, schrale graslanden, duinen.
Biologische groep: 7, overwinteraars in het nuchtere rupsstadium
Ecologische type: 6, tamelijk (gehard)

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: viooltjes (*Viola palustris*, *V. canina*, *V. curtisii*, enz.)

Groeiperiode rups: 50 (42-67) dagen in periode van begin april tot midden juni

Voortplanting: Nectarvoeding essentieel, van midden juni tot midden augustus

1.2 Ruimte: klasse 4: 30-130 ha.

1.3 Verscheidenheid: vegetaties geschikt als voortplantingsbiotoop en vegetaties geschikt als foerageerplekken. In de periode van afzetten van de eieren reageren de vlinders sterk op patronen in structuurverschillen in de lage vegetatie en verkennen zowel mozaïeken als zomen.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: goed; de rupsen beschikken over een mechanische afweer, de vlinders over een chemische tegen vogelpredatie.

2.2 Fysische stress: goed; bestand tegen koude en hitte.

2.3 Onvoorspelbaarheid: vrij goed; ruimtelijk, dankzij het sterk verkennend gedrag kan er in het vlinderstadium snel uitgeweken worden naar nieuwe locaties indien de plaats van geboorte plotseling ongeschikt is geworden.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: matig door vrij lage eiproductie (ca 200) en slechts een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: goed; door hoge vliegsnelheid en lange levensduur.

3.3 Oriëntatie: goed; landschapspatronen en details in structuren van de lage vegetatie.

Details: De grote parelmoervlinder komt nu nog slechts in het heidelandschap van de Hoge Veluwe en omgeving voor en op enkele plaatsen in de duinen. Op deze locatie vindt begrazing door wild plaats. Op historische blauwgraslandlocaties werd vroeger een maairegime laat in het seizoen toegepast dat blijkbaar passend was voor deze soort. De vlinders zijn aangewezen op planten met grote bloemen zoals bloeiende distels enz., maar ook een bloeiende linde is geschikt.

Knelpunten:

1. Afhangelijkheid: viooltjes, nectarbronnen, vegetatiebeeld, ruimte

2. Kwetsbaarheid: gering

3. Beperktheid: gering

Conclusie:

Knelpunten zijn het voorkomen van de waardplanten op de locaties die door hun structuur en patroon door de vlinders geïnspecteerd worden en de aanwezigheid van een goede nectarbron en een vrij grote ruimte. Bedreigend zijn alle vormen van aantasting. Ten aanzien van maatregelen zijn veranderingen in het terrein geen probleem, mits aan de kwantitatieve voorwaarden voldaan wordt. Preferente beheersvorm: extensieve beweiding.

Duinparelmoervlinder *Argynnis niobe*

Nr. 095

Voedselgilde: kruideters

Bewoner van: kruidenrijke heiden, duinen.

Biologische groep: 4, ei-overwinteraars

Ecologische type: 6, tamelijk (gehard)

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: viooltjes (*Viola tricolor*, *V. hirta*, *V. canina*, *V. curtisii*, enz.)

Groeiperiode rups: 54 (47-60) dagen in de periode van begin april tot begin juni.

Voortplanting: Nectarvoeding essentieel, van midden juni tot midden augustus.

1.2 Ruimte: klasse 4: 30-130 ha

1.3 Verscheidenheid: vegetaties geschikt als voortplantingsbiotoop en vegetaties met geschikte nectarbronnen zoals bloeiende distels, ligusterstruiken, lindebomen. In de periode van afzetten van de eieren reageren die vlinders sterk op patronen in structuurverschillen in de lage vegetatie en verkennen zowel mozaïeken als veldzomen.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: goed; de rupsen hebben een mechanische afweer, de vlinders een chemische tegen vogelpredatie.

2.2 Fysische stress: vrij goed; de vlinders zijn goed bestand tegen hitte.

2.3 Onvoorspelbaarheid: vrij goed; dankzij het sterk verkennend gedrag kan er in het vlinderstadium snel uitgeweken worden naar nieuwe locaties indien de plaats van geboorte plotseling ongeschikt is geworden.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: matig; vrij lage eiproductie, 120 (100-140), en slechts een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: goed; door hoge vliegsnelheid en vrij lange levensduur

3.3 Oriëntatie: goed; landschapspatronen en details in structuren van de lage vegetatie.

Details: De duinparelmoervlinder komt in het heidelandschap thans nog maar op enkele plekken voor, o.a. op de Hoge Veluwe. Hij heeft in Nederland een grotere verspreiding (44 uurhokken) dan de grote parelmoervlinder (29 uurhokken) hoewel deze laatste juist binnen Europa een veel ruimere verspreiding heeft.

Knelpunten:

1. Afhankelijkheid: viooltjes, nectarbronnen, vegetatiebeeld, ruimte

2. Kwetsbaarheid: gering, gevoelig voor koude in vliegtijd

3. Beperkteid: gering

Conclusie:

Knelpunten zijn de kwantiteiten wat betreft voedselplanten (dichtheid aan planten), nectarbronnen en ruimte. Bedreiging door alle vormen van aantasting. Maatregelen, mits aan de kwantitatieve voorwaarden voldaan blijft, kunnen veranderingen in het terrein aangebracht worden. Beste onderhoudsmaatregel: extensieve beweiding.

Veenbesparelmoervlinder *Boloria aquilonaris*

Nr. 100

Voedselgilde: hei-eter

Bewoner van: veenheiden (hoogvenen), bepaalde delen daarvan

Biologische groep: 7, overwinteraars in het nuchtere rupsstadium

Ecologische type: 7, kwetsbaar

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: veenbes (*Vaccinium oxycoccus*), lavendelheide (*Andromeda polifolia*)

Groeiperiode rups: 60 (58-65) dagen in de periode van begin april tot midden juni.

Voortplanting: Nectarvoeding van gering belang, periode midden juni tot eind juli.

1.2 Ruimte: klasse 2: 2-8 ha.

1.3 Verscheidenheid: patronen in structuurverschillen in de lage vegetatie, gradiëntsituaties.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: kwetsbaar?; waarschijnlijk hebben de vlinders een chemische afweer tegen vogelpredatie.

2.2 Fysische stress: kwetsbaar; vlinders alleen vrij goed bestand tegen koude (nachtvorst).

2.3 Onvoorspelbaarheid: kwetsbaar; geen bet-hedging.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: traag; lage eiproductie, 67 (65-69), (mogelijk maximum 110 (80-140) onder zeer gunstige condities) en slechts een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: gering; door tamelijke plaatstrouw van de vlinders en de vrij korte levensduur.

3.3 Oriëntatie: vrij goed; patronen in structuurverschillen en patronen in terreinreliëf.

Details: De veenbesparelmoervlinder geldt in Nederland als een bewoner van hoogvenen, maar in de praktijk is het voorkomen beperkt tot delen die enigszins minerotroof of rheotroof zijn. De vlinders hebben een sterke voorkeur om te foerageren en te rusten op bloemen van de warteraardbei (*Potentilla palustris*). De locaties van de huidige populaties zijn vooral gesitueerd rond vennen aan de westzijde van het Drents plateau.

Knelpunten:

1. Afhangelijkheid: waardplanten in goede groeiconditie, vegetatiebeeld, microklimaat

2. Kwetsbaarheid: hoog

3. Beperkteid: sterk

Conclusie:

Knelpunten zijn de instandhouding van de huidige locaties waarbij weinig speelruimte is voor het uitvoeren van maatregelen. Bedreigingen zijn verdroging en verbossing.

Heidevlinder *Hipparchia semele*

Nr. 120

Voedselgilde: graseters; lage grassen

Bewoner van: grazige heiden, duinen, zeer schrale graslanden

Biologische groep: 12, rupsoverwinterraars in halfvolgroeid stadium en traaggroeiende rupsen

Ecologische type: 4, gehard

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: buntgras, schapegras, zandstruisgras, helm e.a.

Groeiperiode rups: ca. 36 dagen in periode midden september tot begin november en na de overwintering 74 (65-83) dagen in periode van midden maart tot midden juni.

Voortplanting: Nectarvoeding of sapvoeding (bloedende bomen, overrijp fruit) essentieel in periode begin juli tot midden september.

1.2 Ruimte: klasse 3: 8-30 ha

1.3 Verscheidenheid: vegetaties geschikt als voortplantingsbiotoop en vegetaties geschikt als foerageerplek. Vlinders reageren sterk op aanwezigheid van plekken kale bodem (keuze territoria) en bij afzetten van de eieren hebben lage vegetaties met geringe bedekking de voorkeur.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: kwetsbaar; ontwijken van predatie door schuilgedrag en schutkleuren en preferentie voor biotooptypen gekenmerkt door lage dichtheid aan insectivore vogels.

2.2 Fysische stress: goed; bestand tegen extreme temperaturen en droogte.

2.3 Onvoorspelbaarheid: goed; de heetste en droogste periode (juli, begin augustus) wordt in het vlinderstadium doorgemaakt waardoor er een mogelijkheid is om tijdelijk uit te wijken indien droogte, hitte en voedselschaarste in de voortplantingsbiotoop te extreem worden.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: vrij snel; vrij hoge eiproductie, 250 (230-280), maar slechts een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: goed; hoewel de vlinders zich vrij honkvast gedragen is de mogelijkheid tot verplaatsing over grote afstanden heel goed door hoge vliegsnelheid, lange levensduur en hardheid van de vlinders.

3.3 Oriëntatie: goed; op macroniveau (landschap) en op microniveau (mozaïekpatronen in lage en ijle vegetaties).

Details: De in vele opzichten zeer sterke heidevlinder heeft echter als zwak punt dat de rups kwetsbaar is voor aantasting door schimmels en ziekten. De overwintering vindt plaats in het tweede of derde stadium (de rups is dan 5-8 mm groot) en overleeft alleen als het microklimaat extreem is (sterke wisselingen koud-warm, nat-droog) en de omgeving schoon. De rups moet in de herfst gedurende een maand zich kunnen voeden, voordat deze tot overwinteren in staat is.

Knelpunten:

1. Afhangelijkheid: vegetatietype, microklimaat, lage predatiedruk

2. Kwetsbaarheid: tamelijk

3. Beperkteid: gering

Conclusie:

Knelpunten zijn de ontwikkeling en vooral de overwintering van de rupsen en predatie door o.a. vogels. Bedreigend zijn alle vormen van aantasting. Veranderingen in het terrein door het uitvoeren van maatregelen worden goed verdragen doordat de vlinders flexibel zijn, de randvoorwaarde is dat de benodigde ruimte met geschikte vegetaties in het terrein aanwezig blijft.

Kleine heidevlinder *Hipparchia statilinus*

Nr. 122

Voedselgilde: graseter; lage grassen

Bewoner van: stuifzanden, zeer schrale grazige heiden, steppen

Biologische groep: 7, overwinteraars in het nuchtere rupsstadium

Ecologische type: 4, gehard

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: buntgras, schapegras

Groeiperiode rups: 120 (99-138) dagen in de periode van eind februari/ begin maart tot begin juli.

Voortplanting: Nectarvoeding van belang, in de periode van midden augustus tot eind september.

1.2 Ruimte: klasse 5: 130-500 ha

1.3 Verscheidenheid: eenvoudig; de vlinders prefereren lage vegetaties met een hoog aandeel kale bodem.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: kwetsbaar; ontwijken van predatie door schutkleur en preferentie van biotopen met lage vogeldichtheid.

2.2 Fysische stress: goed; bestand tegen hitte en droogte.

2.3 Onvoorspelbaarheid: kwetsbaar; geen vormen van bet-hedging, ontwijkt de periode van zomerdroogte en -hitte door langdurig ondergronds popstadium.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: traag; vrij lage eiproductie, max. 140 (120-170), maar onder niet optimale omstandigheden slechts 63 (42-84), en maar een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: matig; de vlinders gedragen zich plaatstrouw maar zoeken wel de omgeving af indien er gebrek aan nectar is.

3.3 Oriëntatie: vrij goed; op macro- en mesoschaal (landschap en globaal vegetatiebeeld) en op microschaal (vegetatiepatronen) bij het afzetten van de eieren.

Details: De kleine heidevlinder komt in Nederland nu alleen nog voor in de grote stuifzandgebieden van de midden en zuidelijke Veluwe. In de wijde omgeving komen nu geen andere populaties van de kleine heidevlinder meer voor, in midden Frankrijk treedt hij pas ten zuiden van de Loire op en in Duitsland ten oosten van Berlijn. Op de

meeste plekken komt hij samen voor met de heidevlinder, maar op enkele plekken die heel schraal en spaarzaam begroeid zijn, alleen.

In tegenstelling tot de heidevlinder, verdraagt de kleine heidevlinder heel goed droogte in de nazomer, daar de rupsen geen voeding nodig hebben voordat ze in overwintering gaan. Ze overwinteren gewoonlijk als nuchtere rups en zijn dan in het eerste stadium nog geen 2 mm groot. De ontwikkeling van de rups loopt vrijwel synchroon met die van buntgras. Op het moment dat de voedingswaarde van dit gras sterk vermindert (wanneer het in bloei schiet in begin juli), gaan de rupsen verpoppen.

De kleine heidevlinder is erg gevoelig voor ongunstige weersomstandigheden en de populatie vertoont daardoor sterke fluctuaties. Dit brengt met zich mee dat in de Nederlandse situatie die populaties gemiddeld uit een groot aantal individuen moeten bestaan, wil in een ongunstige periode er nog een voldoende aantal over zijn voor de voortplanting. De habitat moet in dit geval een grote ruimte beslaan.

Knelpunten:

- 1. Afhankelijkheid:** goede voedingswaarde van de grassen, ijle vegetatie, predatorarm terrein, extreem microklimaat
- 2. Kwetsbaarheid:** vrij hoog
- 3. Beperkteid:** sterk

Conclusie:

Knelpunten voor deze vlinder is het microklimaat van de biotopen dat in dit geval juist extreem moet zijn, de ruimte voor de populatie, de veiligheid tegen insectivore predatoren en de groeiomstandigheden van buntgras. Bedreigend zijn alle vormen van aantasting. Maatregelen moeten geleidelijk worden uitgevoerd waarbij vooral in kwantitatief opzicht de levensvoorwaarden geschikt blijven.

Bruin zandoogje *Maniola jurtina*

Nr. 131

Voedsel: graseters; hoge grassen

Bewoner van: grazige delen van heide, bosranden, vele typen van grazige vegetaties.

Biologische groep: 12, rupsoverwinteraars in halfvolgroeid stadium en traaggroeiende rupsen

Ecologische type: 3, gewiekst

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: vele soorten grassen, o.a. struisgrassen, zwenkgrassen, tandjesgras, smele

Groeiperiode rups: in nazomer 65 (55-110) van begin augustus tot eind november, in aansluitend voorjaar 81 (41-105) van eind maart tot midden juni.

Voortplanting: nectarvoeding essentieel gedurende de periode van midden juni tot begin september.

1.2 Ruimte: klasse 3, 8-30 ha

1.3 Verscheidenheid: aparte voortplantingsbiotopen en foerageerplekken

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: goed; afweer tegen vogelpredatie door schuilgedrag rups en chemische afweer van de vlinder.

2.2 Fysische stress: vrij goed; zoekt bij hitte en droogte schuilplekken op.

2.3 Onvoorspelbaarheid: goed; temporeel door uitwijkgedrag vlinders, ruimtelijk door goede verkenning omgeving.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: vrij snel; eiproduktie 300 (270-330), maar een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: heel goed; goede vlieger die lang leeft.

3.3 Oriëntatie: goed; op macro-mesoschaal (landschap en vegetatie) en microschaal (structuren in de vegetatie)

Details: Het bruin zandoogje komt in het heidelandschap voor in de bermen van paden, op grazige plekken, echter niet in bochtige sme- of Pijpenstrootjevegetaties, en aan bosranden.

Knelpunten:

- 1. Afhankelijkheid:** grazige vegetatie waarvan de grassen het gehele jaar door voldoende voedingswaarde bezitten, nectarbronnen
- 2. Kwetsbaarheid:** gering
- 3. Beperkteid:** gering

Conclusie:

Er zijn geen knelpunten, het bruin zandoogje komt in het heidelandschap in randsystemen voor. Het voorkomen van deze soort is indicatief voor de aanwezigheid van een vegetatie van grassoorten die een relatief gelijkmatig groeiverloop hebben, waarin echter bochtige sme niet meer dan een gering aandeel heeft.

Veenhooibeestje *Coenonympha tullia*

Nr. 133

Voedselgilde: graseter; hoge grassen

Bewoner van: veenheiden (hoogvenen), moerassen

Biologische groep: 12, rupsoverwintelaars in het halfvolgroeide stadium en traaggroeiende rupsen

Ecologische type: 7, kwetsbaar

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: veenpluis (*Eriophorum angustifolium*), snavelzegge (*Carex rostrata*), Pijpenstrootje (*Molinia caerulea*), e.a.

Groeiperiode rups: 63 (41-86) dagen in periode midden juli tot eind september, in daaropvolgende lente 34 (29-37) dagen van begin april tot begin juli.

Voortplanting: Nectarvoeding van geen betekenis daar de levensduur van de vlinder kort is.

1.2 Ruimte: klasse 2: 2-8 ha

1.3 Verscheidenheid: eenvoudig, vlinders oriënteren zich op middelhoge, maar open vegetaties en reageren op globale patronen in vegetatiestructuren.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: kwetsbaar; geen enkele afweer.

2.2 Fysische stress: kwetsbaar; slecht bestand tegen hoge temperaturen en droogte, maar verdraagt koude goed.

2.3 Onvoorspelbaarheid: kwetsbaar; geen enkele vorm van bet-hedging.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: traag; lage eiproductie, 52 (35-63), mogelijk maximaal 80 (60-100), en slechts een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: gering; vlinders zijn plaatstrouw en leven kort.

3.3 Oriëntatie: gering; vlinders reageren alleen op goed zichtbare patronen in vegetatiestructuren.

Details : Het veenhooibeestje kwam vroeger verbreid in Nederland voor (154 uurhokken), thans nog slechts op enkele plekken (minder dan 30) die overwegend in Drenthe gesitueerd zijn. Het komt vooral voor in koele en vochtige klimaten van Noord- en Noordwest-Europa. Het heeft de naam een soort van hoogvenen te zijn, maar blijkt in die situaties gebonden te zijn aan minerotrofe of rheotrofe locaties. In Drenthe komt het thans op een aantal plaatsen voor in de verlandingsvegetaties van heidevennen en oude turfwinplekken.

Knelpunten:

- 1. Afhankelijkheid:** goede voedingswaarde waardplanten, getemperd microklimaat, geringe predatie
- 2. Kwetsbaarheid:** hoog
- 3. Beperkteid:** sterk

Conclusie:

Knelpunten zijn microklimaat, groeicondities van de waardplanten (over een periode van minstens 150 dagen moet het blad van gras of zegge voldoende voedingswaarde bezitten) en de structuur van de vegetatie. Bedreigend zijn alle vormen van aantasting. Op de locaties van de huidige habitatten is heel weinig speelruimte voor het uitvoeren van maatregelen zonder de populatie te schaden.

Hooibeestje *Coenonympha pamphilus*

Nr. 134

Voedselgilde: graseters

Bewoner van: grazige heiden, schrale tot matig rijke graslanden, duinen, dijkhellingen en schrale wegbermen

Biologische groep: 14, overwinteraars in verschillende stadia tegelijk

Ecologische type: 2, flexibel

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: grassen die 's winters groen blijven, zoals rood zwenkgras, schapegras, buntgras, tandjesgras, maar ook hazezegge.

Groeiperiode rups: van de overwinterende generatie ca 55 dagen in de periode van eind augustus tot begin november, in het aansluitende voorjaar 48 (36-65) dagen van begin maart tot midden juni, de zomer generaties 35-60 dagen in de periode begin juni tot midden augustus.

Voortplanting: Nectarbehoefte variabel, telt weinig voor de individuen die snel overgaan tot eieren afzetten en kort leven, maar is essentieel voor individuen die laat eieren produceren en lang leven.

1.2 Ruimte: klasse 1: 0,5-2 ha

1.3 Verscheidenheid: patronen in vegetatiestructuren, vlinders prefereren lage vegetatie van een open structuur.

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: gevoelig; geen afweer

2.2 Fysische stress: goed; bestand tegen droogte en hitte.

2.3 Onvoorspelbaarheid: goed; temporeel door complexe bet-hedging: fenotypische variatie van spreiding in overwinteringsperiode, larvale groeisnelheid, reproductietype en flexibiliteit in diapause, ruimtelijk door vrij goed verkennend gedrag van de vlinders.

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: vrij snel; twee of meer generaties per jaar. Eiproductie afhankelijk van type vlinder; kortlevend type 55 (46-64), langlevend type 143 (117-168) of zelfs hoger.

3.2 Verplaatsing: matig; de vlinders zijn tamelijk honkvast, maar kunnen uiteindelijk wel flinke afstanden afleggen.

3.3 Oriëntatie: patronen in structuurverschillen in lage vegetaties en grove patronen in het landschap.

Details: Hoewel het hooibeestje van oudsher een van de gewoonste soorten is van schrale graslanden en heidevelden, is het optreden in deze milieutypen toch sterk afgenomen. In vergraste heide komt het niet of slechts schaars voor, daar de grassen bochtige smele en Pijpenstrootje ongeschikte waardplanten zijn. Bochte smele wordt niet gegeten, met uitzondering van de jonge bloemspruiten. Pijpenstrootje wordt wel gegeten maar daarvan past de groeicyclus niet bij de levenscyclus van het hooibeestje.

Knelpunten:

1. Afhangelijkheid: lage vegetaties van een open structuur

2. Kwetsbaarheid: gering

3. Beperkteid: gering

Conclusie:

Er zijn voor het hooibeestje geen knelpunten van belang bij de uitvoering van maatregelen. Bedreigend zijn alle vormen van aantasting. Bij het volgen van ontwikkelingsprocessen in grazige vegetaties is het hooibeestje een geschikte soort voor de monitoring. Het is een kensoort van grazige, maar niet vergraste heide.

Tweekleurig hooibeestje *Coenonympha arcania*

Nr. 136

Voedselgilde: graseters

Bewoner van: grazige randen van heide, schrale, droge graslanden, zomen en veldzomen

Biologische groep: 12, rupsoverwintersaars in het halfvolgroeide stadium met traaggroeiende rupsen

Ecologische type: 7, kwetsbaar

1. Waarvan afhankelijk

1.1 Voedsel: grassoorten die 's winters groen blijven en het gehele jaar doorgroeien zoals rood zwenkgras, schapegras, tandjesgras, kamgras e.a.

Groeiperiode rups: 63 (58-67) dagen in de periode van begin juli tot begin oktober en 59 (48-70) dagen in het daarop volgende voorjaar van midden maart tot midden juni.

Voortplanting: Nectarvoeding van weinig betekenis daar de vlinders vrij kort leven.

1.2 Ruimte: klasse 2: 2-8 ha

1.3 Verscheidenheid: mozaïeken en zomen van halfhoge, grazige vegetaties van een open structuur, bij voorkeur aan randen van bossen of struwelen

2. Waartegen bestand

2.1 Biotische stress: kwetsbaar; geen afweer

2.2 Fysische stress: matig; tamelijk bestand tegen droogte

2.3 Onvoorspelbaarheid: kwetsbaar; geen enkele vorm van bet-hedging

3. Waartoe in staat

3.1 Populatiegroei: traag; lage eiproductie, minstens 46 (38-51), mogelijk tot 77 (64-90) onder gunstige omstandigheden, en slechts een generatie per jaar.

3.2 Verplaatsing: gering; de vlinders zijn vrij honkvasten leven kort.

3.3 Oriëntatie: matig; vlinders reageren op vegetatiestructuren en benutten globale landschapkenmerken als zomen en bosranden.

Details: Het tweekleurig hooibeestje kwam tot 1987 op de Hoge Veluwe voor. De van ouds bekende vindplaatsen waren Hoenderlo, Otterlo, Hoog-Buurlo, Deelense Was. Het is in die omgeving geleidelijk verdwenen en de laatste vliegplaats was de voormalige V-1-lanceerbaan langs de Karitzkyweg op de Hoge Veluwe. Deze plek was licht verrijkt met mineralen afkomstig van gebruikte hoogovenslakken, waarop zich spontaan een grazige vegetatie heeft ontwikkeld van rood zwenkgras, schapegras en struisgras. Deze begroeiing is in de loop van de jaren tachtig zichtbaar verschaald en heeft inmiddels het karakter van een heidevegetatie gekregen. Het verdwijnen van het tweekleurig hooibeestje kan in verband gebracht worden met verzuring, waardoor sterke uitloging is opgetreden met als gevolg dat de groeiomstandigheden van de grassen ongunstig is geworden.

Er zijn echter nog twee andere ongunstige factoren die meegespeeld kunnen hebben:

1^e) er heeft in die periode een plaag van de grasuil plaatsgevonden waardoor een polyfage parasietvlieg zeer talrijk is geworden die gelijktijdig alle op grassen levende soorten aangetast heeft,

2^e) het bijvoeren van de herten werd gestaakt waardoor deze herbivoren de vegetaties veel sterker zijn gaan begrazen.

Knelpunten:

1. Afhangelijkheid: grazige vegetatie met een continue groeicyclus, warm getemperd microklimaat, geringe predatie

2. Kwetsbaarheid: hoog

3. Beperkteid: sterk

Conclusie:

Het tweekleurig hooibeestje is even kwetsbaar als het veenhooibeestje, maar is in tegenstelling daarmee gebonden aan drogere en warmere milieus. Het proces van uitsterven op de Veluwe is vrij goed gevolgd. Het patroon is dus bekend, maar het proces staat nog niet vast. Bedreigingen zijn in ieder geval vergrassing door bochtige smele (dit gras is oneetbaar voor de rups) en verschraling (achteruitgang voedingswaarde van het gras door verzuring en uitloging van de bodem). Locaties die geschikt zijn voor het tweekleurig hooibeestje, zijn dit ook voor het bruin zandoogje en hooibeestje.

3b: Kruistabellen dagvlinders

Ver-factoren:

	Ei	Larve						Adult			
	Aanwezigheid voorkeurshabitat voor ei-afzet/nest-bouw	Autonome ontwikkeling larven/juvenielen, vitaliteit	Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel	Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel	Dekking tegen abiotische stress (weer)	Dekking tegen biotische stress (verstoring, predatie)	Overig	Dispersie/migratie naar ander voorkeurs-habitat	Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel	Terrein-overzicht	Oriëntatie
17 Kommavlinder; 58 Gentiaanblauwtje; 64 Heideblauwtje; 67 Veenbesblauwtje; 94 Grote parelmoervlinder; 95 Duinparelmoervlinder; 100 Veenbesparelmoervlinder; 120 Heivlinder; 122 Kleine heivlinder; 133 Veenhooibeestje											
Abiotiek											
Toename beschikbaarheid voedingsstoffen	67,100,133	133	58,133		133	133					
Afname zuurgraad			94,95								
Afname buffercapaciteit			58								
Afname watervolume, grondwaterstandsverlaging	67,100,133	133	58,133		133	133					
Afname grondwater, toename regenwaterinvloed	67,100		58								
Toename peilfluctuaties	67,100,133	133	58,133	58	133	133	58				
Afname fluctuaties in microklimaat (temperatuur)		120,122									
Vegetatie											
Toename primaire productie, toename successie	17,58,64,94,95,120,122		58,94,95	58							
Ophoping organisch materiaal (strooisellaag)	17,58,64,94,95		58,94,95	58							
Afname voedingswaarde planten (K, Mg, Ca)			64								
Afname karakteristieke flora	58,100										

	Ei	Larve						Adult			
	Aanwezigheid voorkeurshabitat voor eiafzet/nestbouw	Autonome ontwikkeling larven/juvenielen, vitaliteit	Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel	Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel	Dekking tegen abiotische stress (weer)	Dekking tegen biotische stress (verstoring, predatie)	Overig	Dispersie/migratie naar ander voorkeurs-habitat	Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel	Terrein-overzicht	Oriëntatie
17 Kommavlinder; 58 Gentiaanblauwtje; 64 Heideblauwtje; 67 Veenbesblauwtje; 94 Grote parelmoervlinder; 95 Duinparelmoervlinder; 100 Veenbesparelmoervlinder; 120 Heivlinder; 122 Kleine heivlinder; 133 Veenhooibeestje											
Landschapsstructuur											
Afname oppervlakte open/kaal zand	17,120,122										
Afname variatie in vegetatiestructuur; verruiging	64									64	64
Afname mozaïekpatronen, randen, overgangen	17,58,64,94,95,120,122		94,95						17,94,95	64	64,94,95
Overig								17,58,64,67,100,133			

Herstelmaatregelen

	Ei	Larve			Adult
17 Kommavlinde; 58 Gentiaanblauwtje; 64 Heideblauwtje; 67 Veenbesblauwtje; 94 Grote parelmoervlinde; 95 Duinparelmoervlinde; 100 Veenbesparelmoervlinde; 120 Heivlinde; 122 Kleine heivlinde; 133 Veenhooibeestje	Aanwezigheid voorkeurs- habitat voor ei- afzet/ nestbouw	Aanbod/- bereikbaarheid plantaardig voedsel	Aanbod/ Bereikbaar- heid dierlijk voedsel	Voedingswaar- de voedsel	Aanbod/- bereikbaarheid plantaardig voedsel
Plaggen/chopperen					
oppervlakte te plaggen/ chopperen deel	58,64	58	58		
omvang en vorm plagstroken	58,64	58	58		
situering plagstroken	58,64	58	58		
Begrazen					
begrazingsintensiteit/dichtheid	17,64,94,95	94,95		64	17,94,95
Branden					
oppervlakte te branden deel	64				
omvang en vorm brandstroken	58	58	58		
Hydrologische maatregelen					
snelheid van opstuwen grondwaterstand	100,133	58,133	58		
Kappen					
frequentie van kappen	100				

3c: Brainstorm dagvlinders

29 augustus 2000

Aanwezig: Frits Bink (FB), Chris van Swaay (CvS; Vlinderstichting), Hans Esselink (St. Bargerveen), Chris van Turnhout (CvT; St. Bargerveen), Suzanne Stuijtzand (SS; St. Bargerveen)

CvT en SS hebben in april van dit jaar een enquête opgesteld, waarin de problematiek rond ver-thema's (verzuring, vermesting en verdroging) en beheer voor heidefauna aan de orde werd gesteld. Deze enquête is door deskundigen voor negen diergroepen ingevuld, te weten: vogels, reptielen, amfibieën, zoogdieren, sprinkhanen, dagvlinders, loopkevers, libellen en watermacrofauna. In samenspraak met het DT-Fauna is besloten volgend op deze 'enquête ronde' per diergroep een brainstormsessie met verschillende deskundigen te houden, om zodoende nog dieper op de problematiek in te kunnen gaan. De enquête vormde een leidraad tijdens deze brainstorm. Zowel Frits Bink als Chris van Swaay hebben de enquête voor de dagvlinders ingevuld. Over het algemeen waren de enquêtes overeenkomstig ingevuld, beide deskundigen kwamen (op verschillende wijze) op ongeveer dezelfde bottlenecks uit. De meeste uitspraken die zijn gedaan zijn gebaseerd op expert judgement.

De belangrijkste vragen tijdens de brainstorm zijn welke bottlenecks er bestaan voor dagvlinders in het heidelandschap in relatie tot ver-thema's en beheer. Tevens willen we weten welke kennislacunes er bestaan, en waar de prioriteiten liggen bij het opstellen van nieuw onderzoek. Het onderstaande vormt een aanvulling op de ingevulde enquêtes. De meeste uitspraken die zijn gedaan zijn gebaseerd op expert judgement (tenzij anders vermeld).

Bottlenecks, soortspecifiek

Tijdens de brainstorm is een selectie gemaakt van vlindersoorten om over te discussiëren, gebaseerd op verschillen in voedselgilden: het Heideblauwtje (heide-eter) en de Heivlinder (graseter).

Heideblauwtje

Het Heideblauwtje komt voor op gemengde heide, met wat Pijpenstrootje ertussen, en een klein oppervlak aan kale grond (5-10%) (Gutter, zie enquête CvS).

Eén van de bottlenecks die voor het Heideblauwtje wordt genoemd is de daling van de voedingswaarde van planten. FB legt uit dat agv N-depositie, het eiwitgehalte in de plant in eerste instantie zal stijgen: er treedt versnelde groei op. Vlindersoorten die korte tijd foerageren, zullen hierdoor voordeel ondervinden. Omdat het Heideblauwtje in het voorjaar foerageert, kan deze profiteren van de toegenomen N-depositie. Voor het Groentje en het Boomblauwtje, ook heide-eters, ligt het anders. Deze soorten foerageren namelijk pas in juni en in augustus (resp.), en de voedingswaarde van de planten is dan alweer gedaald (deze daling vindt versneld plaats).

Zoals gezegd verandert de groeicyclus van planten door de depositie. Door een onbalans van stoffen wordt de plant kwetsbaarder voor stress. Zo is Struikhei in het voorjaar gevoeliger voor vorst, en in de zomer voor droogte, waardoor het risico op afsterven groter is. Het Heideblauwtje kan dus alleen profiteren van de toegenomen N-depositie, indien de stress bij de voedselplant niet toeslaat. Verder leidt een verhoogde stikstofdepositie tot een versnelling van de successie. Vermesting kan voorts een probleem zijn indien door versnelde successie de heide te oud wordt, omdat het Heideblauwtje voor zijn voedsel afhankelijk is van jonge hei (met een hoge voedingswaarde).

De adulten van het Heideblauwtje zijn zeer kieskeurig wat de afzetplaats voor de eieren betreft. De aanwezigheid van stukjes kale bodem ten tijde van de eiafzet is essentieel: de vlinder komt aanvliegen op het open stuk, waarna hij naar de onderkant van de waardplant loopt om daar de eieren af te zetten. Indien de structuur

van de vegetatie verandert (bijv. minder open zand, meer gras), dan is het mogelijk dat het vrouwtje geen eieren af zal zetten. (Het is niet bekend wat het vrouwtje doet als de gewenste condities niet aanwezig zijn; dit zou onderzoek moeten uitwijzen; CvS)

Voor adulten is het verder essentieel dat er lange tijd nectarbronnen aanwezig zijn. De vlinders leven langer dan de bloeiperiode van dophei, dus andere nectarbronnen (Struikhei) zijn nodig.

Het is lastig aan te geven welke maatregelen geschikt zijn voor de verschillende dagvlindersoorten. Dit is grotendeels afhankelijk van het type en de staat van het terrein.

Plaggen kan in principe een gunstige maatregel zijn, indien de bodem geschikt is voor een snelle kolonisatie van Struikhei. Het is daarbij echter van belang dat het klimaat gunstig is: de jonge heide zal afsterven indien het vriest of te droog is.

Het Heideblauwtje leeft vooral van jonge heide. Er kan dan ook een explosie van deze soort plaats vinden als na branden, plaggen of begrazen jonge heide ontstaat. Dit is echter een onnatuurlijk, korte termijn effect.

Heivlinder

Voor de Heivlinder wordt aangegeven dat de verdwijning van open stukken bodem de belangrijkste bottleneck vormt voor zijn voortbestaan. Juist de minder algemene soorten hebben specifieke plekken nodig voor de eiafzet. Algemene soorten leggen over het algemeen meer eieren en stellen minder eisen aan de eiafzetplaats.

Indien het toch voorkomt dat de Heivlinder zijn eieren afzet in dichte vegetatie, worden de overlevingskansen verkleind. Doordat schimmels beter gedijen bij het milde microklimaat, wordt de rups gevoeliger voor ziektes. Een ongunstig microklimaat vormt dus de tweede bottleneck voor de Heivlinder.

De Kleine heivlinder en het Hooibeestje, evenals de Heivlinder graseters van de droge heide, ondervinden vergelijkbare problemen irt ver-factoren.

Bottlenecks, algemeen

Er zijn geen directe (fysiologische) effecten van verzuring of vermesting te verwachten op dagvlinders. Over het algemeen is vastgesteld dat voedingswaarde en vegetatiestructuur bottlenecks voor dagvlinders vormen. Variatie in structuur van heide op grote schaal is belangrijk voor vlinders omdat er altijd jonge hei aanwezig moet zijn om te kunnen foerageren. Op kleinere schaal zijn structuurverschillen essentieel voor de oriëntatie. Heideblauwtjes aggregeren met anderen op bepaalde structuren om te slapen. Vrouwtjes hebben lagere structuren nodig voor de eiafzet. Deze structuren moeten aanwezig zijn, en moeten bovendien gevonden kunnen worden. Bij verdwijning van deze structuren zullen de vlinders verdwalen.

Het Vals heideblauwtje is in ecologisch zeer verwant aan het Heideblauwtje, maar deze soort (adulten) is kwetsbaarder voor extreme omstandigheden. Hij is eind jaren '80 uit Nederland verdwenen. Het is niet bekend waardoor het Vals heideblauwtje is uitgestorven. Het is wel waarschijnlijk dat grootschalig beheer deze soort geen goed heeft gedaan (bijv. grootschalig plaggen) (CvS). Volgens FB is het Gentiaanblauwtje op veel plaatsen uitgeroeid door grootschalig plaggen (bijv. Kampina) en intensief begrazen. Ook het te snel opstuwten van grondwater vormt een probleem voor o.m. het Veenhooibeestje.

Naast de bottlenecks die aangegeven zijn door beide deskundigen kunnen er ook andere factoren zijn die een probleem kunnen vormen voor dagvlinders, zoals het ontstaan van plagen (Heidekever) agv vermesting. Door het grootschalig afsterven van de heide ondervinden met name soorten met een slechte dispersiecapaciteit ernstige problemen.

Bij het maken van een overzicht van levenscycluskenmerken van heidevlinders valt op dat bedreigde vlinders over het algemeen een kortere vliegperiode hebben (SS). FB stelt dat soorten met een lange vliegperiode over het algemeen beter in staat zijn zich

aan veranderende omstandigheden aan te passen dan soorten met een korte vliegperiode.

Kennislacunes

Omdat er zo weinig nog bekend is, en wat bekend is over het algemeen gebaseerd is op correlatief onderzoek, is het lastig prioriteiten toe te kennen aan onderzoek.

Binnen het kader van de ver-problematiek zijn effecten sturend voor de ovipositie.

Hier zou onderzoek zich op kunnen richten (CvS). Beide deskundigen zijn het erover eens dat, in relatie tot beheer, het noodzakelijk is voor een ingreep vooronderzoek te doen aan het betreffende terrein. CvS stelt voor een voorzet te maken over kennislacunes en onderzoeksprioriteiten op verschillende schaalniveaus.

Bijlage 4 Loopkevers

4a: Enquête loopkevers

Henk Siepel (Alterra)

Op natte en droge heide (inclusief stuifzandvegetaties) en oevers van vennen komen een 30-40 tal loopkeversoorten voor, die als karakteristiek voor deze biotopen kunnen worden aangemerkt. Deze soorten zijn (in alfabetische volgorde): *Acupalpis dubius*, *Agonum ericeti*, *A. marginatum*, *A. sexpunctatum*, *A. versutum*, *Amara famelica*, *A. infima*, *A. lunicollis*, *Bembidion argenteolum*, *B. nigricorne*, *Bradycellus harpalinus*, *B. ruficollis*, *Broscus cephalotus*, *Calathus cinctus*, *C. melanocephalus*, *Carabus arvensis*, *C. cancellatus*, *C. nitens*, *Cicindela campestris*, *Cymindis vaporariorum*, *Dyschirius thoracicus*, *Harpalus latus*, *H. solitaris*, *Limodromys krynickii*, *Miscodera arctica*, *Notiophilus aesthuans*, *N. aquaticus*, *N. quadripunctatus*, *Olistopus rotundatus*, *Poecilus lepidus*, *Pterostichus diligens*, *P. minor*, *P. rhaeticus* en *Trichocellus cognatus*. Het betreft soorten van vochtige heide (*Acupalpis dubius*, *Agonum ericeti*, *A. sexpunctatum*, *A. versutum*, *Limodromys krynickii*, *Pterostichus diligens*, *P. minor* en *P. rhaeticus*), die overigens ook wel op venoeveren voorkomen, maar daar vergezeld worden door *Agonum marginatum*, *Bembidion argenteolum* en *Dyschirius thoracicus*). Enkele van de genoemde loopkeversoorten zijn eurytoop, d.w.z. dat ze op allerlei zandige terreinen voorkunnen komen, maar ze zijn hier genoemd omdat hun zwaartepunt op de heide ligt. Het betreft: *Amara famelica*, *Amara lunicollis*, *Bradycellus harpalinus*, *Broscus cephalotus*, *Notiophilus aquaticus* en *Calathus melanocephalus*. Van de overige eurytope soorten op de heide ligt het zwaartepunt (tevens) in andere biotopen.

De overgrote meerderheid van de genoemde soorten is dagactief, slechts elf soorten zijn nachtactief (in de groep loopkevers van Nederland als totaal ligt deze verhouding bijna omgekeerd); wanneer het criterium zeldzaamheid mede in beschouwing wordt genomen geldt dat slechts één zeldzame soort (*Limodromys krynickii*, een boreale soort van vochtige heide) nachtactief is en de rest dagactief. Het dagactief zijn betekent dat de dieren overwegend thermofiel zijn en bijgevolg een open vegetatie prefereren; met name de vegetatiedichtheid direct op het bodemoppervlak is daarbij belangrijk. Beheersmaatregelen dienen er dus op gericht te zijn deze condities te (her-)scheppen.

Plaggen zet de vegetatieontwikkeling en strooiselvorming terug en zorgt (na 1-2 jaar al) voor een voldoende structuurvariatie om aan de thermofielie-eisen van de genoemde loopkeversoorten tegemoet te komen. M.m. geldt hetzelfde voor het schoonplaggen van venoeveren. De schaal van de plagmaatregelen is van groot belang omdat onder de bovengenoemde soorten er relatief veel zijn met vrijwel geen dispersievermogen: te weten *Agonum ericeti*, *Amara infima*, *Bembidion nigricorne*, *Carabus arvensis*, *C. cancellatus* en *C. nitens* of een beperkt dispersievermogen (populaties zijn (groten)deels brachypter): *Bradycellus harpalinus*, *Calathus melanocephalus*, *Cymindis vaporariorum*, *Dyschirius thoracicus* en *Limodromys krynickii*. Voor de praktijk betekent dit dat bij voorkeur in stroken moet worden geplagd (evt. onregelmatig), waarbij de stroken niet breder dan ca. 100m. mogen zijn. Kleine terreinen (idem met venoeveren) mogen nooit geheel worden geplagd. Wat betreft het tijdstip van de plagmaatregelen blijkt dat de genoemde loopkeversoorten vrijwel allemaal voorjaarsvoortplanters zijn, zodat gedurende de zomermaanden de larven actief zijn. Het beste moment van plaggen is dan na het popstadium, wanneer de jonge adulten actief zijn en voordat deze dieren in winterdiapause gaan: dus

tussen half september en begin november. De tien najaarsvoortplanters zijn ofwel niet bedreigd (*Bradycellus harpalinus*, *Broscus cephalotus*, *Calathus cinctus*, *C. melanocephalus*, *Miscodera arctica* en), ofwel winteractief zodat hun voortplantingsperiode zelfs na november valt (*Amara infima*, *Bembidion nigriscorne* en *Bradycellus ruficollis*) en de twee overblijvende soorten (*Cymindis vaporariorum* en *Olistopus rotundatus*) hebben nog een beperkt dispersievermogen, zodat ze eventueel uit omliggende terreinen kunnen remigreren.

Begrazing leidt doorgaans tot een verdichting van de vegetatie direct boven het bodemoppervlak (zeer goed zichtbaar bij schapenbegrazing) en is om die reden een minder te prefereren beheersmaatregel. Ook vanwege het effect van minder bloeiwijzen in de vegetatie (vooral van grassen) bij begrazing geeft minder voedingsmogelijkheden voor de zaadeters onder de loopkevers (*Amara infima*, *Bradycellus harpalinus*, *B. ruficollis*, *Harpalus latus* en *H. solitaris*). De winteractieve *Amara infima* leeft van zaden van de heidespurrie. Open zand is van belang voor de larven van *Cicindela campestris*, maar de verstoring van dat open zand mag niet frequent zijn. Begrazing heeft voor weinig dispergerende soorten het nadeel dat het doorgaans op grotere oppervlakten moet worden toegepast. Begrazing, als dat al moet worden toegepast, dus bij voorkeur toepassen in het winterhalfjaar, wanneer de bochtige smeele als één van de weinige grassen in Nederland gewoon doorgroeit. Begrazing kan wel een positief effect hebben op de mestkevers en mestvliegen, maar dan dienen de grazers niet ontwormd te worden, omdat anders de gehele mestfauna wordt uitgeroeid door de ontwormingsmiddelen (m.n. het meest gebruikte ivermectine is berucht). In het winterhalfjaar zijn enkele grote mestkeversoorten actief, zoals bv. de driehoornmestkever *Typhaeus typhoeus*.

Maaien vertraagt weliswaar de vorming van een dikke strooisellaag, maar heeft als nadeel dat er vrij homogene vlakken kunnen ontstaan wat betreft vegetatiestructuur; voor met name thermofiele soorten is alleen de periode tot 1-3 jaar na de maaibeurt aantrekkelijk.

Kappen is doorgaans positief voor het microklimaat voor de thermofiele loopkeversoorten en uit dien hoofde dus zeer aan te bevelen. Het laten zitten van de stobben kan bovendien een verrijking van de kniptorren- en boktorrenfauna betekenen.

Hydrologische maatregelen is een breed begrip. Voor de oevertgebonden soorten onder de loopkevers is een wisselende waterstand (met de seizoenen) te prefereren, omdat dan meestal een onbegroeide oevertzone overblijft. Een dichtbegroeide oevertzone is alleen voor de loopkeversoorten van de vochtige heide nog in eniger mate aantrekkelijk, voor de thermofiele soorten van echte oevers niet.

Toelichting

1. De typische loopkeversoorten van droge en natte heide en venoevers: *Acupalpis dubius*, *Agonum ericeti*, *A. marginatum*, *A. sexpunctatum*, *A. versutum*, *Amara famelica*, *A. infima*, *A. lunicollis*, *Bembidion argenteolum*, *B. nigriscorne*, *Bradycellus harpalinus*, *B. ruficollis*, *Broscus cephalotus*, *Calathus cinctus*, *C. melanocephalus*, *Carabus arvensis*, *C. cancellatus*, *C. nitens*, *Cicindela campestris*, *Cymindis vaporariorum*, *Dyschirius thoracicus*, *Harpalus latus*, *H. solitaris*, *Limodromus krynickii*, *Miscodera arctica*, *Notiophilus aestuans*, *N. aquaticus*, *N. quadripunctatus*, *Olistopus rotundatus*, *Poecilus lepidus*, *Pterostichus diligens*, *P. minor*, *P. rhaeticus* en *Trichocellus cognatus*.
2. Voor het noorden van Nederland de Kralosche heide (droog en nat, ook venoevers), voor het midden het zuidelijk deel van het Oud-Reemsterzand (droog) en rond het Deelensche was (nat, ook venoever), beiden op de Hoge Veluwe, en voor het zuiden de onbegaasde delen van de Strabrechtse heide (droog) en Kampina (nat, ook venoevers).
3. Wanneer in de tekst gesproken wordt over thermofielie betekent dit dat de bottleneck in de larvale ontwikkeling zit. Wanneer gesproken wordt over voedsel, dan geldt de bottleneck voor de adulte fase (het voedsel van de larven is vaak niet

bekend). Bij open zand zoals voor *Cicindela* is de bottleneck eveneens de larvale fase.

4. Ingrepen in het systeem moeten dus bij voorkeur buiten de larvale periode plaatsvinden. In de praktijk op de heide is dit relatief eenvoudig vanwege het overgrote deel van voorjaarsvoortplanters.
5. Rekolonisatie na kleinschalig plaggen en met name de effecten op de larvale fase zijn slecht onderzocht. Alle inventarisatie-energie bij loopkevers richt zich nl. op de adulte fase.
6. Voor voorkomen van de soorten is teruggegrepen op het IBN-onderzoek naar de fauna van heidevelden bij verschillende beheersmaatregelen (Verstegen et al. 1992), daarnaast is gebruik gemaakt van diverse publicaties over de rol van larven in de ecologie van loopkevers op basis van experimenteel onderzoek in Utrecht (Brunsting, Heessen, Schaick Zillesen, Siepel), Wijster (Aukema, Baars, Den Boer, Van Dijk, Van Huizen, Neelemans), Amsterdam (Ernsting), Keulen (Thiele, Koch, Paarmann) en Munster (Weber e.a.). Tenslotte is e.e.a. getoetst aan de meest recente overzichtspublicatie (Turin, 2000).
7. Nachtactieve graslandsoorten zijn toegenomen in vergraste heide; dit betreft doorgaans weinig thermofiele soorten en zeer eurytope soorten zoals: *Loricera pilicornis* en *Nebria brevicollis*.
8. Genoemde soorten blijken vooral van een begrazingsbeheer te profiteren, waarbij deze soorten kennelijk beter aangepast zijn aan de dynamiek die dit beheer in het terrein veroorzaakt en aan de verdichte vegetatie direct boven het bodemoppervlak.
9. Feitelijk voldoet alleen plaggen in het najaar (eind september tot begin november) en dan kleinschalig uitgevoerd aan de eisen die deze groep van dieren stellen.
10. Monitoring kan voorlopig kwalitatief op aanwezigheid van typische (stenotope) heidesoorten. Op termijn zou het reproductiesucces (larvale overleving) gemeten kunnen worden als direct effect op de ingreep (uitsluiting van eventuele immigratie als vervuilende factor bij inventarisatie van adulten).

4b: Brainstorm loopkevers

19 september 2000

Aanwezig: Henk Siepel (HS; Alterra), Hans Turin (HT; Stichting Faunistisch Onderzoek Carabidae), Theodoor Heijerman (TH; Stichting Faunistisch Onderzoek Carabidae), Chris van Turnhout (CvT; St. Bargerveen), Suzanne Stuijtzand (SS; St. Bargerveen), Marijn Nijssen (MN; St. Bargerveen), Peter Beusink (St. Bargerveen)

CvT en SS hebben in april van dit jaar een enquête opgesteld, waarin de problematiek rond ver-thema's (verzuring, vermesting en verdroging) en beheer voor heidefauna aan de orde werd gesteld. Deze enquête is door deskundigen voor negen diergroepen ingevuld, te weten: vogels, reptielen, amfibieën, zoogdieren, sprinkhanen, dagvlinders, loopkevers, libellen en watermacrofauna. In samenspraak met het DT-Fauna is besloten volgend op deze 'enquête ronde' per diergroep een brainstormsessie met verschillende deskundigen te houden, om zodoende nog dieper op de problematiek in te kunnen gaan. De enquête vormde een leidraad tijdens deze brainstorms, en vormt de basis van het onderstaand verslag. Henk Siepel heeft de enquête voor de loopkevers ingevuld. Tijdens de brainstorm werd duidelijk dat de gemaakte enquête door een misverstand slechts gedeeltelijk is overgekomen. De complete enquête is nu in het rapport opgenomen.

De belangrijkste vragen tijdens de brainstorm zijn welke bottlenecks er bestaan voor loopkevers in het heidelandschap in relatie tot ver-thema's en beheer. Tevens willen we weten welke kennislacunes er bestaan, en waar de prioriteiten liggen bij het opstellen van nieuw onderzoek.

TH benadrukt dat er over het algemeen weinig gegevens zijn om echt gefundeerde uitspraken over bottlenecks bij loopkevers te doen. Vaak zijn biotopen wel geschikt, maar worden soorten de ene keer wel, en de andere keer niet aangetroffen. Het voorkomen van de soorten wordt voor een groot deel bepaald door toeval (TH). Zo zijn er in de Drentse hei andere soorten dominant dan in Brabant (HT).

Bottlenecks: ver-factoren

In droge heide wordt over het algemeen verwacht dat veranderingen in het microklimaat door toedoen van ver-factoren de belangrijkste bottleneck vormen voor loopkevers, vooral tijdens het larvale stadium. Waarschijnlijk wordt de ontwikkeling van de larven vertraagd door verlaging van de instraling. Dit is echter nooit experimenteel onderzocht (HS). Wel is bekend dat er een tweedeling te maken is in thermofiele soorten, wat betreft de ontwikkelingstijd en de temperatuur. Bij sommige soorten is de ontwikkelingstijd direct gerelateerd aan de temperatuur: bij een lage temperatuur ontwikkelen ze zich langzaam, bij een hogere temperatuur sneller (dus ze hebben aan een bepaalde 'optelsom' van temperatuur voldoende). Andere soorten vereisen echter een bepaalde minimumtemperatuur om zich te kunnen ontwikkelen. Onder deze grens staat de ontwikkeling stil. Deze soorten zijn dus nog kwetsbaarder voor vergrassing.

HT merkt op dat zandloopkevers last zullen krijgen bij de eileg: deze soorten hebben open plekken nodig. Voor hun langdurige ontwikkeling (twee jaar) is het nodig dat de eilegplaats bestaat uit stabiel open zand. Betreding van het zand is geoorloofd (zelfs door tanks), maar niet te vaak. De intensiteit van de betreding bepaalt of de larven zullen overleven of niet. Er moet genoeg betreding plaats vinden opdat de ontwikkeling van planten wordt voorkomen, maar niet teveel opdat de kevers niet verstoord worden. De kwetsbaarheid van de larven ligt niet zozeer bij instorting van de gangetjes of directe vernietiging, als wel bij de noodzaak iedere keer een nieuw trechtertje te maken bij verstoring (HS).

HT denkt dat vergrassing ook minder mogelijkheden biedt om te jagen (hoewel dit geen belangrijke bottleneck is). Er moeten open plekken zijn voor oogjagers, zoals zandloopkevers (HS, MN). Het gras zal echter geen fysieke belemmering vormen (HS). Ook zullen de loopkevers niet worden gehinderd door bomen (TH).

Overigens is variatie in vegetatiestructuur alleen van belang in relatie tot temperatuur en vocht. Overige aspecten, zoals dat de oriëntatie bemoeilijkt wordt bij vlinders, zijn voor loopkevers niet van belang.

De deskundigen zijn er vrijwel van overtuigd dat concurrentie tussen soorten geen rol speelt. Indien er voedselschaarste is, treedt er kannibalisme op onder de larven. Dit zal echter geen gevaar opleveren voor de instandhouding van de populatie. Van een aantal soorten kunnen de larven bij voedselgebrek vleugelspieren aanleggen. Experimenten waarin voedselpreferenties van loopkevers zijn vastgesteld suggereren dat voedselgebrek een belangrijke bottleneck vormt voor loopkevers. HS wijst er echter op dat dit preferenties zijn, en geen vereisten. Zowel larven als adulten leven zonder problemen vaak dagen of weken zonder voer. Voedselgebrek lijkt dus geen belangrijke bottleneck te vormen. Aan de andere kant kunnen ze in een bepaald stadium (tijdens vervelling) geen dag zonder voer (HT). Ook hierin is de timing dus bepalend.

Vanuit de literatuur is bekend dat loopkevers de zuurgraad van een bodem kunnen detecteren, er zitten receptoren voor H^+ -ionen op de antennen. Loopkevers vertonen een preferentie voor een bepaalde zuurgraad, en deze verschilt per soort. Er wordt door de deskundigen echter niet verwacht dat deze preferenties ook vereisten zijn. Dit betekent dat directe effecten van verzuring geen bottleneck zullen vormen voor de adulte loopkevers. Eieren ondervinden mogelijk wel directe effecten van verzuring. Deze zullen worden aangetast door een verandering in ionuitwisseling. Deze effecten zijn echter pas onder pH 3.5 aangetoond, en worden daarom van ondergeschikt belang geacht (HS).

Door verzuring wordt de beschikbaarheid van metalen groter. Bij loopkevers zal directe blootstelling aan metalen geen rol spelen. Direct contact zal alleen plaats vinden indien de grond onder water staat. In dat geval zullen larven daar niet meer aanwezig zijn. Opname vindt vooral plaats via het voedsel. Metalen worden in de bodem met name door schimmels en mosmijten opgenomen (niet door nematoden). De schimmels worden weer gegeten door springstaarten. Loopkevers die belast worden met metalen, zijn de soorten die deze springstaarten weer opeten. (Er zijn geen loopkevers die mosmijten eten.) Overigens kunnen springstaarten zich voor een groot deel van de metalen ontdoen doordat ze tijdens de vervelling de huidjes, waar de metalen zich in concentreren, afstoten. Er bestaan twee loopkevergeslachten, *Notiophilus* en *Nebria*, die juist gespecialiseerd zijn deze huidjes op te eten. Bij deze soorten zijn effecten van metaalvergiftiging aangetoond, en ze behoren dus tot de meest gevoelige soorten voor verzuring. Soorten die geen springstaarten eten zijn ongevoelig voor metalen. Zo komt bij Budel, een terrein dat zwaar belast is met metalen, een rijke loopkeverfauna voor. Slechts de springstaartetende soorten ontbreken.

Voor de natte hei zijn er geen ideeën over wat de bottlenecks vormen voor de loopkevers. Het is niet duidelijk of en in hoeverre verdroging een bottleneck is. Loopkevers vereisen een minimum vochtgehalte om te kunnen overleven (vaak ongeveer 85%). Dit vochtgehalte wordt echter niet zozeer bepaald door de grondwaterstand. Overigens overwinteren natte heidesoorten als adult, omdat ze mobiel moeten zijn: in de winter is de grond nog natter dan in de rest van het jaar, en ze moeten overspoeling kunnen ontwijken. Op de droge hei is overigens geen seizoensmigratie.

Mogelijk is *Agonum versutum* achteruitgegaan door areaalverkleining (HS). Hoewel in de literatuur veel aanwijzingen zijn vermeld dat areaalverkleining en versnippering negatief uitwerken op de loopkeverfauna van heiden, wordt dit niet als grootste bottleneck voor loopkevers gezien (HS). Ook de andere deskundigen (HT, TH) denken dat de larvale ontwikkeling als meest kritieke stadium moet worden gezien, maar vinden tegelijkertijd dat de invloed van versnippering op loopkeverpopulaties van 'ongevleugelde' soorten niet moet worden onderschat.

Overigens zijn er slechts weinig natte heidesoorten die achteruitgaan, het zijn met name de droge en thermofiele soorten die sterk bedreigd worden.

Beheer

Er wordt verwacht dat kleinschalig plaggen de meest gunstige maatregel is voor loopkevers. Zo is *Carabus nitens*, een soort die sterk is afgenomen op Europese schaal, weer toegenomen op het Dwingelderveld. Dit is mogelijk te danken aan een combinatie van het kleinschalige plagbeheer en een gunstig klimaat (het laatste is uiteraard niet in de hand te houden). *C. nitens* zit vooral op gradiënten van droog naar nat, met veel microreliëf.

Begrazing wordt niet gezien als een gunstige maatregel voor loopkevers. Intensieve betreding is negatief, en extensief begrazen heeft niet het beoogde (lange termijn) effect: er zal meestal nog vegetatie overblijven. Planten die begraasd worden, zullen lager vertakken, waardoor de vegetatie juist dichter wordt (ook bij extensieve begrazing!). Hierdoor kan de bodem niet voldoende opwarmen voor de larven. Daarnaast is begrazing moeilijker te sturen dan maatregelen die door de mens worden uitgevoerd. Aan de andere kant kan begrazing enigszins gestuurd worden met poeltjes/likstenen en exclusies (MN).

Ook maaien is geen gunstige maatregel; net als begrazing levert dit een lage, dichte vegetatie op in plaats van plekken met kale bodem. Bovendien wordt het microreliëf van de bodem genivelleerd door de druk van de zware machines.

Branden kan desastreus zijn voor de loopkeverfauna (HT). Sommige soorten hebben branden echter nodig. *Agonum ericeti* en *Bembidion* kwamen bijvoorbeeld terug na het branden van veengebieden. *Pterostichus quadrioveolatus* komt zelfs echt op verbrande delen af. Alleen goede kolonisatoren worden begunstigd door deze maatregel. Overigens wordt de dispersiecapaciteit niet alleen bepaald door de aan- of afwezigheid van vleugels. De vliegcapaciteit van loopkevers is vaak maar een paar keer per jaar goed. De timing is hiervoor dus bepalend (HT).

Lacunes

Er is heel weinig bekend over het larvale stadium van de meeste loopkevers van de heide. Slechts voor de helft van de soorten is de larve bekend, en van oeversoorten is nog veel minder bekend. Over droge heidesoorten weet men nog voldoende om te kunnen deduceren dat juist gedurende de larvale fase de bottlenecks op zullen treden. Van de natte heidesoorten is vrijwel niets bekend over de autecologie van larven. Er is daarom ook geen vermoeden van waar de bottlenecks irt ver-factoren bij deze soorten zullen liggen. Onderzoek aan larvale stadia, vooral in natte heidebiotopen, is dus dringend gewenst. Het is bijvoorbeeld van belang te weten waar larven van venoeversoorten overwinteren (onder water, in overjarige vegetatie?). Dit is van belang voor de wijze waarop maatregelen als baggeren en opschonen van de oevers moeten worden uitgevoerd.

Bijlage 5 Libellen

5a: Enquête

Robert Ketelaar (Vlinderstichting)

1. De soorten

Het Nederlandse heidelandschap is voor libellen één van de soortenrijkste landschappen in Nederland. Van de 70 Nederlandse libellen komen 48 optimaal of suboptimaal voor op vennen (zie tabel). Het is niet mogelijk om voor al deze soorten een volledig enquête in te vullen.

1060.	Bruine winterjuffer	<i>Sympecma fusca</i>	O
1080.	Zwervende pantserjuffer	<i>Lestes barbarus</i>	O
1090.	Tangpantserjuffer	<i>Lestes dryas</i>	O
1100.	Gewone pantserjuffer	<i>Lestes sponsa</i>	O
1110.	Tengere pantserjuffer	<i>Lestes virens</i>	O
1260.	Vuurjuffer	<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	O
1280.	Watersnuffel	<i>Enallagma cyathigerum</i>	O
1330.	Speerwaterjuffer	<i>Coenagrion hastulatum</i>	O
1360.	Maanwaterjuffer	<i>Coenagrion lunulatum</i>	O
1390.	Azuurwaterjuffer	<i>Coenagrion puella</i>	O
1470.	Koraaljuffer	<i>Ceragrion tenellum</i>	O
1490.	Dwergjuffer	<i>Nehalennia speciosa</i>	O
2250.	Bruine glazenmaker	<i>Aeshna grandis</i>	O
2270.	Venglazenmaker	<i>Aeshna juncea</i>	O
2290.	Noordse glazenmaker	<i>Aeshna subarctica</i>	O
2380.	Smaragdlibel	<i>Cordulia aenea</i>	O
2420.	Gevlekte glanslibel	<i>Somatochlora flavomaculata</i>	O
2520.	Viervlek	<i>Libellula quadrimaculata</i>	O
2560.	Gewone oeverlibel	<i>Orthetrum cancellatum</i>	O
2660.	Zwarte heidelibel	<i>Sympetrum danae</i>	O
2680.	Geelvlekheidelibel	<i>Sympetrum flaveolum</i>	O
2760.	Steenrode heidelibel	<i>Sympetrum vulgatum</i>	O
2780.	Oostelijke witsnuitlibel	<i>Leucorrhinia albifrons</i>	O
2790.	Sierlijke witsnuitlibel	<i>Leucorrhinia caudalis</i>	O
2810.	Venwitsnuitlibel	<i>Leucorrhinia dubia</i>	O
2820.	Noordse witsnuitlibel	<i>Leucorrhinia rubicunda</i>	O
2670.	Kempense heidelibel	<i>Sympetrum depressiusculum</i>	SO
1050.	Noordse winterjuffer	<i>Sympecma paedisca</i>	SO
1120.	Houtpantserjuffer	<i>Lestes viridis</i>	SO
1200.	Lantaarntje	<i>Ischnura elegans</i>	SO
1240.	Tengere grasjuffer	<i>Ischnura pumilio</i>	SO
1400.	Variabele waterjuffer	<i>Coenagrion pulchellum</i>	SO
1440.	Grote roodoogjuffer	<i>Erythromma najas</i>	SO
1450.	Kleine roodoogjuffer	<i>Erythromma viridulum</i>	SO
2040.	Plasrombout	<i>Gomphus pulchellus</i>	SO
2200.	Glassnijder	<i>Brachytron pratense</i>	SO
2240.	Blauwe glazenmaker	<i>Aeshna cyanea</i>	SO

2260.	Vroege glazenmaker	<i>Aeshna isosceles</i>	SO
2280.	Paardenbijter	<i>Aeshna mixta</i>	SO
2320.	Grote keizerlibel	<i>Anax imperator</i>	SO
2410.	Hoogveenglanslibel	<i>Somatochlora arctica</i>	SO
2430.	Metaalglanslibel	<i>Somatochlora metallica</i>	SO
2500.	Platbuik	<i>Libellula depressa</i>	SO
2570.	Beekoeverlibel	<i>Orthetrum coerulescens</i>	SO
2690.	Zwervende heidelibel	<i>Sympetrum fonscolombii</i>	SO
2740.	Bloedrode heidelibel	<i>Sympetrum sanguineum</i>	SO
2750.	Bruinrode heidelibel	<i>Sympetrum striolatum</i>	SO
2800.	Gevlekte witsnuitlibel	<i>Leucorrhinia pectoralis</i>	SO

(O= optimaal op vennen, SO= suboptimaal op vennen).

De soorten waarvoor vennen een suboptimaal biotoop zijn, vallen voor deze enquête af, evenals de zeer zeldzame danwel uit Nederland verdwenen soorten. Verder wil ik de selectie beperken tot een zeer beperkt aantal soorten, die een aardige dwarsdoorsnede geven van de libellenfauna op vennen, van de zuurdere vennen tot de minder zure vennen. Ik heb drie min of meer kritische libellensoorten gekozen, waarvan kan worden aangenomen dat zij achteruit zijn gegaan als gevolg van beïnvloeding in relatie tot de ver-thema's. Dit zijn de speerwaterjuffer, koraaljuffer en venwitsnuitlibel. De watersnuffel is een soort die juist lijkt te profiteren van verzuring, en is daarom als storingsindicator opgenomen. Deze soorten worden in deze enquête behandeld.

Voor de Atlas van de Nederlandse Libellen is in vogelvlucht een beeld geschetst van de libellenfauna van vennen. Het stuk kan als basisinformatie dienen.

Vennen die van nature voedselarm en zuur zijn hebben een fauna die sterk lijkt op hoogveenwateren. Sommige vennen hebben een verlandingsvegetatie met veenmossen en worden dan ook wel veentjes genoemd. Er zijn ook zure en zeer voedselarme vennen die direct op zandgrond liggen en geen veenmosverlanding hebben. Het gaat vaak om vennen die soms droogvallen zodat de veenmosverlanding niet kan optreden. Een libellensoort die hier kan optreden is de maanwaterjuffer (*Coenagrion lunulatum*). Verder wordt de fauna gedomineerd door het "zure viertal": watersnuffel (*Enallagma cyathigerum*), gewone pantserjuffer (*Lestes sponsa*), viervlek (*Libellula quadrimaculata*) en zwarte heidelibel (*Sympetrum danae*). Deze vennen zijn zeer zwak gebufferd en zeer gevoelig voor verzuring en eutrofiering. Verrijkte en verzuurde vennen zijn vaak te herkennen aan het "dode", zwarte water en een oevervegetatie van vrijwel alleen maar pitrus. Deze vennen zijn weliswaar rijk aan libellen, maar zeer soortenarm.

Een belangrijk deel van de Nederlandse vennen is van oorsprong matig voedselarm tot matig voedselrijk, zuur tot zwak zuur en zwak gebufferd. Dit is de soortenrijkste libellenbiotoop in Nederland. De buffering van de vennen komt van de toevoer van grondwater, een lichte mineralisatie van organische stoffen en vroeger vooral ook van een externe toevoer van een beetje mest of urine (wassen van schapen, zwemactiviteit, afspoelen van mestkarren). Deze vennen zijn voor libellen vooral van belang omdat veel meer water- en oeverplanten hier kunnen groeien. De vegetatiestructuur is daarom veel gevarieerder. In vergelijking met de extreem voedselarme en zure vennen verschijnen op deze vennen de volgende soorten: tengere pantserjuffer (*Lestes virens*), azuurwaterjuffer (*Coenagrion puella*), koraaljuffer (*Ceragrion tenellum*), smaraglibel (*Cordulia aenea*), venwitsnuitlibel (*Leucorrhinia dubia*) en noordse witsnuitlibel (*L. rubicunda*). Naarmate de vennen meer matig voedselrijk en matig tot zwak zuur zijn kunnen ook zeldzaamheden als bruine winterjuffer (*Sympecma fusca*), speerwaterjuffer (*Coenagrion hastulatum*), gevlekte witsnuitlibel (*Leucorrhinia pectoralis*) en de in Nederland uitgestorven sierlijke witsnuitlibel (*Leucorrhinia caudalis*) en oostelijke witsnuitlibel (*L. albifrons*) worden aangetroffen. Opmerkelijk op deze vennen is dat de watersnuffel (*E. cyathigerum*) zeer schaars of afwezig is. Deze vennen worden vaak gebufferd door

toestromend grondwater. Dit zorgt er voor dat de zuurgraad van het water niet daalt, maar tevens voor een constante aanvoer van water. Deze vennen vallen vrijwel nooit droog.

Veel vennen zijn verzuurd en verrijkt. Wanneer beide aspecten tegelijkertijd optreden verarmt de libellenfauna. In extreme gevallen blijft alleen het “zure viertal” over. Er zijn ook vennen die gealkaliniseerd zijn. Door de aanvoer van oppervlaktewater door het in verbinding stellen van het ven met een beek of een sloot wordt een grote hoeveelheid bufferende en verrijkende stoffen aangevoerd. Deze vennen zijn sterk geëutrofeerd maar niet verzuurd. In tegendeel: de zuurgraad is vaak neutraal. In deze vennen is een laagveenachtige waterkwaliteit en vegetatie ontstaan. Het optreden van libellensoorten als lantaarntje (*Ischnura elegans*), variabele waterjuffer (*Coenagrion pulchellum*), glassnijder (*Brachytron pratense*) en bloedrode heidelibel (*Sympetrum sanguineum*) is hiermee verbonden.

2. Referentiegebieden

Het is moeilijk om referentiegebieden aan te wijzen, omdat er weinig bekend is over hoe het heidelandschap er vroeger uit zag. Vennen waarvan nu kan worden gezegd dat het mooie voedselarme, zure vennen zijn kunnen vroeger prachtige zwak gebufferde systemen zijn geweest (bijvoorbeeld Oisterwijkse Vennen, Gerritsflesch).

Voor zure, voedselarme vennen kan het Smitsveen op het Landgoed Welna (Veluwe) en het Wooldsche Veen als referentie bieden.

Voor matig voedselrijke vennen hebben we nog een aantal weinig gestoorde referentiegebieden in Nederland. Dat zijn het Meddosche Veen/Korenburgerveen en de Ronde Vlaas in de Boswachterij Leende. Ook de oude situatie in de Oisterwijkse Vennen is een belangrijke referentie.

Het Haaksbergerveen is een groot natuurgebied met veel soorten libellen en waarin veel overgangen aanwezig zijn.

Referentiegebieden in het buitenland: onderwerp voor de brainstormsessie

3. Bottlenecks in levenscyclus i.r.t. ver-thema's

De kruistabel vind ik niet erg duidelijk omdat een relatieschema ontbreekt. Veel van de processen grijpen in tijdens het larvale stadium van libellen. Ik heb “autonome ontwikkeling van de larven” geïnterpreteerd als een verzameling van bescherming, voedselaanbod en concurrentie. Het lijkt een uitdaging om met name op dit punt op 5 september de precieze aanknopingspunten vast te stellen.

• Speerwaterjuffer

De speerwaterjuffer verdwijnt wanneer het aanbod aan zachte waterplanten (fonteinkruiden, kleinste egelskop, drijvende waterweegbree) afneemt. Deze waterplanten zijn van belang voor de eiafzet. Deze structuren verdwijnen bij afname van de zuurgraad, afname watervolume en verdwijnen buffering door wegvallen van kwel.

De speerwaterjuffer verdwijnt wanneer oevervegetaties met opgaande, smalbladige planten verdwijnen. In dit ondiepe water tussen de planten leven de larven. In Nederland zijn dat vooral snavelzegge-gordels. In het Korenburgerveen ook een combinatie van snavelzegge en veenpluis. In de Ronde Vlaas waarschijnlijk ook in ondiepe rietvegetaties met ijle snavelzegge en veel fonteinkruiden. Deze vegetaties verdwijnen door ophoping van organisch slib, afname zuurgraad en afname watervolume/tijdelijk droogvallen van het biotoop.

Wanneer vennen alkaliseren, en een laagveen-achtig karakter krijgen verdwijnt de speerwaterjuffer ook. In deze vennen blijft de vegetatiestructuur die nodig is aanwezig. Waarom de speerwaterjuffer hier verdwijnt vind ik moeilijk te verklaren. We hebben in Nederland slechts één goed gedocumenteerd voorbeeld, het ven bij de brandtoren van Heeze. Daarnaast kan ook het ven op de golfbaan van Valkenswaard als voorbeeld dienen.

Het is waarschijnlijk dat ook verschuivingen in concurrentiedruk en predatiedruk een rol spelen. Hierover is niets bekend.

- **Koraaljuffer**

De koraaljuffer is een kenmerkende soort van zure, matig (min of meer van nature) verrijkte vennen. De oevervegetatie wordt gedomineerd door pitrus (storingsindicator!) en veenmos. De watervegetatie is vaak nauwelijks ontwikkeld en bestaat uit blaasjeskruid, spaarzame veenmossen. Met name veenmos is in Nederland van belang omdat de larven daarin leven. Veenmos verdwijnt in vennen die tegelijk verzuren en vermest raken. Hier verdwijnt de koraaljuffer door het afwezig zijn van het larvale habitat.

De imago's houden zich graag op in verticale structuren aan de waterkant zoals in pitrusvegetaties en zeggegordels. Deze vegetaties vormen vaak geen beperkende factor.

Tevens spelen bij de koraaljuffer ook veranderingen in het microklimaat waarschijnlijk een rol. Het is een zuidelijke soort die hier in Nederland aan de noordgrens van zijn areaal zit. Vooral van belang is dat het larvale habitat in de winter niet bevroert.

Wegvallen van kwel, afname veenmos en afname beschutting van het water kan leiden tot het sneller bevroren van vennen.

De koraaljuffer is gevoelig voor het droogvallen van de biotoop. Hierdoor sterven de larven (levenscyclus in Nederland 1-2 jarig) en verdwijnen de voor de larven belangrijke veenmosvegetaties.

- **Venwitsnuitlibel**

Komt voor op zure vennen, vaak geassocieerd met veenmosverlanding en beschutting. De venwitsnuitlibel gaat vrij snel achteruit in Nederland, de oorzaken zijn mij grotendeels onduidelijk.

Een belangrijke bottleneck lijkt het droogvallen van vennen te zijn, dit verdraagt de venwitsnuitlibel heel slecht. De larven zijn actieve jagers die weinig gebruik maken van beschermende structuren. Hierdoor zijn zij gevoelig voor predatie door vissen. Verzuring lijkt de soort dan ook positief te kunnen beïnvloeden (verdwijnen van vis).

In Nederland treedt verzuring vaak in combinatie met vermesting op, waardoor het moeilijk is hier meer grip op te krijgen. Of het verdwijnen van veenmosvegetaties door vermesting een rol speelt is een goed discussiepunt.

- **Watersnuffel**

De watersnuffel is bij hoge aantallen een storingsindicator (verzuring) op vennen. Een tweede aanwijzing voor verzuring is wanneer de libellenfauna wordt gedomineerd door watersnuffel, gewone pantserjuffer, viervlek en zwarte heidelibel.

De watersnuffel gaat vooruit bij een toename van de organische sliblaag op de bodem. Dit is het larvale habitat. Omdat larven van de watersnuffel geen kannibalisme vertonen kunnen zij hier in zeer grote dichtheden aanwezig zijn. Omdat in het zure water predatoren vaak schaars zijn of ontbreken overleeft een groot deel van deze larven. Dichtheden van de watersnuffel langs de waterkant kunnen dan zeer hoog zijn, tot honderden per 50 meter.

4. Bottlenecks in levenscyclus vs maatregelen

Libellen zijn relatief ongevoelig voor maatregelen die op het land (excl. de oever) worden uitgevoerd en geen effect hebben op de waterkwaliteit. Libellen zijn wat dat betreft flexibel en vinden elders in de omgeving wel ruimte voor de maturatie en de jacht. Het vrijstellen van beschutte vennen kan daarentegen wel een negatief effect hebben op bijvoorbeeld de venwitsnuitlibel en de koraaljuffer.

Zeer belangrijk is nauwkeurig onderzoek vooraf naar de libellenfauna. Als alleen algemene soorten aanwezig zijn, zie ik w.b. libellen geen bezwaar om op vennen grootschalige maatregelen te treffen. Als blijkt dat er bijzondere of kwetsbare soorten aanwezig zijn (Rode Lijstsoorten en koraaljuffer en noordse witsnuitlibel) zou wel de libellenfauna meegewogen moeten worden bij de uitvoering van herstelmaatregelen. Algemene richtlijnen voor libellen staan reeds in het richtlijnenprogramma.

Begrazing is in zeer extensieve vorm waarbij de oever en het water niet teveel worden betreden niet ongunstig. Vaak trekt het vee echter naar de vennen en vertrapt de oever en vermest het water. Op diverse plekken heeft dit tot verdwijnen van

karacteristieke libellensoorten geleid (tengere pantserjuffer, koraaljuffer, noordse witsnuitlibel, beekoeverlibel). Uitrasteren van vennen, zeker als bovenstaand probleem ontstaat is wenselijk.

De matrices m.b.t. de maatregelen zijn alleen ingevuld voor libellen als groep. Er is nog te weinig ervaring om de kruistabellen voor soorten apart in te vullen. We kunnen op 5 september wellicht wel tot een aanzet komen.

5. Onderzoek

Er is momenteel een groot gebrek aan experimenteel onderzoek naar de effecten van ver-thema's op het voedselaanbod van libellen in het larvale stadium. Het ligt voor de hand dat door verschuivingen in het voedselaanbod, en wellicht ook door verschuivingen in de vegetatiestructuur concurrentieverhoudingen veranderen. Over de interspecifieke larvale concurrentie bij libellenlarven is in de Nederlandse situatie vrijwel niets bekend. Dit is een tweede experimenteel onderzoek dat prioriteit heeft.

6. Storingsoorten die zijn verschenen o.i.v. ver-thema's

Bij verzuring is een fauna die wordt gedomineerd door watersnuffel, gewone pantserjuffer, zwarte heidelibel en viervlek (het "zure viertal") als storingsindicator worden opgevat. Met name hoge aantallen van de watersnuffel zijn een verzuringsindicator.

Wanneer vennen regelmatig droogvallen verschijnen zwervende pantserjuffer en geelvlakheidelibel. Ook de tangpantserjuffer lijkt te profiteren van het regelmatig droogvallen van pitrusvennen.

Lantaarntje en bloedrode heidelibel zijn op vennen vooruit gegaan als gevolg van verrijking en het ontstaan van voedselrijke verlandingsvegetaties.

7. Storingsoorten o.i.v. beheer

Geen bekend.

8. Aanvulling op richtlijnenprogramma

Bij kapwerkzaamheden t.b.v. het vrijstellen van oevers ook de gehele strooisellaag en A-horizont meenemen. Dit voorkomt inspoeling van nutriënten naar het ven.

9. Monitoring

Er wordt aangesloten op de methode in het kader van het Netwerk Ecologische Monitoring. Deze methode is reeds uitgetest en in het veld haalbaar bevonden. Monitoring met behulp van larvenbemonstering is praktisch nauwelijks uitvoerbaar, zeker als ook aandacht moeten worden geschonken aan zeldzame soorten.

5b: Kruistabel libellen

Ver-factoren:

	Ei	Larve				Adult
<i>a: Venwitsuitlibel, b: Speerwaterjuffer, c: Koraaljuffer</i>	Aanwezigheid voorkeurshabitat voor ei-afzet/nestbouw	Autonome ontwikkeling larven/juvenielen, vitaliteit	Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel	Dekking tegen biotische stress (verstoring, predatie)	Concurrentie	Dekking tegen biotische stress (verstoring, predatie)
Abiotiek						
Toename beschikbaarheid voedingsstoffen				?a,1c	?b,?c	
Toename anaërobe omstandigheden in waterlaag		?b				
Toename organische sliblagen op waterbodem		3b				
Afname helderheid waterlaag		3a	?b			
Afname zuurgraad	1b	?a,2b				
Afname buffercapaciteit	1b	2b				
Afname watervolume, grondwaterstandsverlaging	1b	2a,1b,2c				
Afname grondwater, toename regenwaterinvloed	1b	1b,2c				
Toename frequentie van droogvallen opp.wateren		1a,2b,1c				
Toename peilfluctuaties		2b				
Vegetatie						
Toename primaire productie, toename successie		2a				
Landschapsstructuur						
Afname mozaïekpatronen, randen, overgangen						3b

5c: Brainstorm libellen

5 september 2000

Aanwezig: Robert Ketelaar (RK; Vlinderstichting), Vincent Kalkman (VK; EIS), Peter Verbeek (PV; Natuurbalans), Tim van den Broek (TvdB; Natuurmonumenten), Hans Esselink (St. Bargerveen), Chris van Turnhout (CvT; St. Bargerveen), Suzanne Stuijtzand (SS; St. Bargerveen), Hein van Kleef (St. Bargerveen)

CvT en SS hebben in april van dit jaar een enquête opgesteld, waarin de problematiek rond ver-thema's (verzuring, vermesting en verdroging) en beheer voor heidefauna aan de orde werd gesteld. Deze enquête is door deskundigen voor negen diergroepen ingevuld, te weten: vogels, reptielen, amfibieën, zoogdieren, sprinkhanen, dagvlinders, loopkevers, libellen en watermacrofauna. In samenspraak met het DT-Fauna is besloten volgend op deze 'enquête ronde' per diergroep een brainstormsessie met verschillende deskundigen te houden, om zodoende nog dieper op de problematiek in te kunnen gaan. De enquête vormde de leidraad tijdens deze brainstorm. Robert Ketelaar heeft de enquête voor de libellen ingevuld. De belangrijkste vragen tijdens de brainstorm zijn welke bottlenecks er bestaan voor libellen in vennen in het heidelandschap in relatie tot ver-thema's en beheer. Tevens willen we weten welke kennislacunes er bestaan, en waar de prioriteiten liggen bij het opstellen van nieuw onderzoek. Onderstaand verslag vormt een aanvulling op de ingevulde enquête.

Ver-factoren: bottlenecks en lacunes

De discussie werd aan de hand van de enquête gevoerd. VK benadrukte dat de interpretatie van de bottlenecks aangegeven in de kruistabel lastig is. De meeste keuzes zijn gebaseerd op wat er bekend is aan negatieve effecten. Er is echter veel meer onbekend, waardoor veel relevante factoren mogelijk onbelicht blijven. Aan de andere kant heeft RK factoren/relaties die vermoedelijk bottlenecks kunnen vormen, aangegeven met een '?'. De deskundigen hebben aangegeven welke genoemde variabelen/aspecten uit de levenscyclus mogelijk zeer kwetsbaar zijn i.r.t. ver-thema's. Tevens is daarbij vermeld van welke onderwerpen nog weinig bekend is.

Eistadium: de aanwezigheid van voorkeurs habitat voor eiafzet wordt belangrijk geacht, en hiervan is redelijk wat bekend. Van de overige levenscyclusaspecten die genoemd zijn (zie kruistabel bij de enquête) is weinig bekend, maar deze zijn mogelijk zeer belangrijk. Deze factoren vallen eigenlijk onder de noemer 'voorkeur eiafzetplaats': deze plaats wordt juist gekozen omdat de condities daar optimaal zijn (voor 'dekking tegen stress', 'ontwikkeling eieren', 'thermo-, vocht- en osmoregulatie'). Het is niet duidelijk welk van deze factoren het meest belangrijk is. RK verwacht dat effecten op de fysiologie van ondergeschikt belang zijn. Er is een onderzoek gepubliceerd waaruit bleek dat pH-verlaging geen directe effecten op de overleving van eieren had. Aan de andere kant zijn er verder geen onderzoeken bekend, en kunnen effecten soortspecifiek zijn.

Larvaal stadium: onder de noemer 'autonome ontwikkeling larven' zijn ook meerdere variabelen te vatten, zoals bescherming, voedselaanbod en concurrentie (enquête RK). Over de ontwikkeling van larven in het algemeen is vrij veel bekend, maar niet over de individuele aspecten hiervan. 'Dekking tegen stress', 'concurrentie' en 'thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau' worden hierbij wel belangrijk geacht i.r.t. ver-thema's. Van laatstgenoemde is vrijwel niets bekend, van de eerste twee een beetje. Stress wordt bijvoorbeeld door anaërobie veroorzaakt (a.g.v. verzuring/eutrofiëring); larven zijn hier maar kort (een paar dagen) tegen bestand. Van pantserjuffers is bekend dat ze bij zuurstofgebrek elkaars lamellen wegeten. Een andere vorm van abiotische stress is het weer. Bij veranderingen in het systeem (bv. wegvallen van kwel, verdwijning veenmos) zullen vennen eerder bevroren. Sommige soorten, zoals de Koraaljuffer, kunnen hier niet tegen. Er is niets bekend over het aanbod, voedingswaarde en verteerbaarheid van voedsel, maar deze variabelen worden niet belangrijk geacht. Libellen zijn over het algemeen geen

voedselspecialisten. Aan de andere kant is het voor oogjagers een probleem hun prooien te vinden indien het water vertroebeld raakt door eutrofiëring. Glazenmakerlarven moeten tijdens de jacht zich snel kunnen voortbewegen. Woekering van Knolrus zou dit in de weg kunnen staan. Over het geheel genomen wordt geconcludeerd dat belangrijke kennislacunes liggen bij veranderingen in concurrentie en predatie, en effecten op fysiologisch niveau i.r.t. ver-factoren.

Adult stadium: in dit stadium worden minder problemen verwacht dan in de voorgaande stadia. Vaak ontstaan de problemen bij adulten pas nadat het biotoop voor de eieren en larven al ongeschikt is geworden. Voor adulten is het wel belangrijk dat er een rijke vegetatiestructuur bestaat om zich te kunnen oriënteren. Het maakt hierbij over het algemeen weinig uit of hier vergraste stukken bij zitten of niet. Structuurrijkheid is op verschillende schaalniveaus van belang. Vaak 'keuren' de libellen al van grote hoogte of een terrein geschikt is, om vervolgens wat lager een terrein nogmaals te beoordelen. Als een terrein dus voor een groot deel structuurarm is (ook bijv. door grootschalig beheer), zullen libellen hier niet landen om hun eieren af te zetten. Ook op kleinere schaal is variatie nodig. Een eenvormige pitrusgordel is bijvoorbeeld ongunstig voor de grotere libellen (oeverlibel) om op te zitten. Hoewel de meeste soorten weinig belang hechten aan welke plantensoorten er precies staan, zijn er sommige die wel specifieke eisen stellen, zoals onder de *Coenagrionidae* (zie onder 'Speerwaterjuffer').

Over het algemeen zullen bottlenecks voor libellen in heidevennen vooral optreden via de vegetatie. Verdwijning van het voorkeurs habitat leidt tot problemen voor zowel ei als larve, en in mindere mate voor adult. Verder zullen effecten van ver-factoren voor een belangrijk deel afhangen van de jaagstrategie van een soort. RK suggereert dat concurrentie waarschijnlijk een grotere rol speelt dan nu wordt gedacht. Zo wordt *Anax parthenope* weggeconcentreerd door *A. imperator*, en *Leucorrhinia dubia* door *L. rubicunda*.

Vissen vormen een groot probleem voor libellen. Als door toedoen van verzuring beschermende vegetatiestructuren wegvallen, zijn de libellen nog kwetsbaarder voor predatie (vooral voor efficiënte jagers als Zonnebaars en Snoek).

Veel libellen strooien hun eieren boven een ven uit. Deze zullen zich dan hechten aan een structuur waar ze tegenaan komen. Het is niet waarschijnlijk dat verstikking van eieren door slibvorming een rol speelt; veel succesrijke soorten hebben ook deze strategie van eieren afzetten.

De Kempense heidelibel is ook een strooier, maar veel eieren gaan verloren. In Duitsland is waargenomen dat alleen visvijvers die 's winters droogvallen een goed habitat vormt voor de ontwikkeling van eieren. Mogelijk moeten de eieren een keer bevroren voor ze zich verder kunnen ontwikkelen (PV).

- **Speerwaterjuffer**

De Speerwaterjuffer komt voor in zwakgebufferde vennen, die matig voedselrijk zijn, nooit droogvallen, en onder invloed van grondwater staan. Tevens is het essentieel dat er zachte waterplanten aanwezig zijn.

Uit de enquête blijkt dat de Speerwaterjuffer vooral problemen zal ondervinden bij het afzetten van de eieren, en tijdens het larvale stadium, beide door de verdwijning van een specifieke vegetatie van zachte waterplanten. In tegenstelling tot de meeste libellen is de eiafzetplaats voor de Speerwaterjuffer zeer specifiek (Drijvend Fonteinkruid, Duizendknoopfonteinkruid). Daarnaast heeft deze soort een sterke voorkeur voor een oevervegetatie met Snavelzegge of Veenpluis. Zonder deze plant kunnen de mannetjes niet baltsen, en deze plant behoort tot het habitat van de larven (waarschijnlijk t.b.v. de jachtefficiëntie). Voor het uitsluipen van de larven zijn verticale plantendelen essentieel, maar dit vormt geen bottleneck aangezien het uitsluipen niet gebonden is aan een bepaalde plantensoort.

Het lijkt er dus op dat effecten van ver-factoren op de Speerwaterjuffer grotendeels via de vegetatie doorwerken. Toch is in een ven bij Heeze na alkalinisatie waargenomen dat de juffer verdwenen is, terwijl de vereiste vegetatie(structuur)

(Fonteinkruiden, Snavelzegge) en grondwaterinvloeden nog aanwezig zijn. Welke factoren bij de verdwijning een hoofdrol hebben gespeeld, blijft onduidelijk.

Zoals gezegd grijpen ver-factoren op de Speerwaterjuffer aan via de vegetatie. Toegenomen concurrentie agv vermisting en verzuring kan echter ook een belangrijk probleem vormen voor de juffer. Door slibvorming floreert de Watersnuffel, waarmee de Speerwaterjuffer vervolgens om voedsel gaat concurreren. In verzuurde vennen zal de Speerwaterjuffer meer concurrentie ondervinden van de Azuurwaterjuffer. Over concurrentiemechanismen tussen soorten is vrijwel niets bekend.

- **Koraaljuffer**

De Koraaljuffer komt voor in in zure, matig voedselrijke vennen, die onder invloed staan van grondwater. Hij doet het in Brabant slechter dan in Drenthe. Vennen in Brabant staan onder invloed van grondwater, waardoor ze bij verdroging gevoeliger zijn voor verzuring.

Eén van de grootste knelpunten voor deze soort ontstaat als het ven waarin hij leeft bevroest. De kans op bevroering wordt indirect door ver-factoren of beheer vergroot: wegvallen van kwel, afname van veenmos en afname van beschutting leiden eerder tot bevroering van een ven. In het Fochteloërveen ontbreekt de Koraaljuffer. Omdat hier geen grondwaterinvloeden zijn, is de kans op bevroering van de vennen groter. Over het voorkeurs habitat van de Koraaljuffer voor de eiafzet is niets bekend.

- **Venwitsnuitlibel**

De Venwitsnuitlibel komt voor in niet gebufferde, zure (maar niet verzuurde) vennen zonder veenmosverlanding. Over de eiafzetplaats van de Venwitsnuitlibel is niet zoveel bekend. Waarschijnlijk ligt deze plaats in de buurt van veenmos.

De Venwitsnuitlibel is sterk afgenomen in Nederland. Hoewel deze soort indirect kan profiteren van verzuring (door verdwijning van vis), is deze soort wel verzuringsgevoelig, omdat het habitat zeer verzuringsgevoelig is. Zijn plaats in aangetaste vennen wordt overgenomen door de Noordse witsnuitlibel. Het is niet duidelijk waarom deze laatste het beter doet dan de Venwitsnuitlibel; beide soorten lijken sterk in levenswijze op elkaar. PV suggereert dat de Venwitsnuitlibel wel wat later vliegt.

Beheer (algemeen)

Het is moeilijk te zeggen welke maatregelen zouden moeten worden getroffen om specifieke soorten te behouden. Het is voor algemeen voorkomende libellen waarschijnlijk niet een probleem om een ven in zijn geheel aan te pakken. De meeste soorten zijn goede kolonisatoren. De deskundigen stellen echter voorop dat het beheer afhankelijk moet zijn van de uitgangssituatie. Onderzoek is vooraf noodzakelijk om te weten welke soorten zich nog bevinden in het ven. Er mag niet of slechts beperkt worden ingegrepen indien er bijzondere soorten voorkomen (regionaal zeldzame populaties of slechte verbreiders).

Zoals ook al in het RUHF (Bosman et al.) staat vermeld, is één van de problemen die kunnen ontstaan bij opschoning dat plekken voor de eiafzet worden verwijderd. Kappen van bomen kan een ven sterk verrijken indien de takken blijven liggen. (voedingsstoffen spoelen uit naar het ven)

Monitoring

De beste manier om te zien of de condities van een ven goed zijn voor een soort, is door larvehuidjes te monitoren. Dit is de enige manier om zeker te zijn dat de ontwikkeling tot adult succesvol is verlopen. Er kleven echter wel praktische nadelen aan deze methode: de pophuidjes zijn lastiger te vinden dan adulten en larven, en daarbij is determinatie ook lastiger.

Referentiegebieden

Het is lastig buitenlandse referentiegebieden aan te voeren, aangezien de Nederlandse vennen vrij uniek zijn. Het is wellicht beter historische gegevens erop na te slaan, hoewel deze slechts spaarzaam aanwezig zijn (RK). VK benadrukt dat soorten in andere landen, zoals de Speerwaterjuffer in Scandinavië, heel andere biotoepen stelt dan in Nederland. Wel zou de dichterbij gelegen Lüneburgerheide (Duitsland) als

referentie kunnen dienen (hier komt naast de Speerwaterjuffer de Dwergjuffer nog voor), of sommige vennen (welke?) in België (TvdB).

Toekomstig onderzoek

Onderzoek zal zich met name op het ei- en larvale stadium moeten richten, aangezien hier de meeste problemen worden verwacht.

Voor bijna alle bijzondere libellen geldt dat het onbekend is waaraan de abiotiek en vegetatie van een ven moet voldoen om te komen tot een succesvolle voortplanting. Onderzoek aan deze soorten (waaronder de genoemde modelsoorten) moet hierin inzicht verschaffen.

Om meer inzicht te verkrijgen in welke exacte factoren leiden tot de verdwijning van libellen, is het relevant om referentiegebieden in het buitenland te onderzoeken, waar nog soorten voorkomen die uit Nederland verdwenen zijn (Sierlijke witsnuitlibel, Oostelijke witsnuitlibel). Er wordt hierbij benadrukt dat het hierbij (in eerste instantie) niet gaat om het terugkrijgen van deze verdwenen soorten, maar meer om kennis op te doen over welke verschillen tussen de gebieden bestaan, waardoor bijzondere soorten zich in het ene gebied wel kunnen handhaven en in het andere niet. Wat zijn hierin de sturende processen?

Ook voor de Venwitsnuitlibel wordt voorgesteld een studie te doen naar vennen waar deze zich nog massaal bevinden en succesvol kunnen voortplanten. Waarin onderscheiden deze vennen zich van andere vennen, waar de soort verdwenen is? In welke vegetatie zitten de larven?

Over de jaagstrategie van libellen in het algemeen is wel iets bekend, maar over veranderingen in het voedselaanbod en de kwaliteit hiervan door toedoen van verfactoren is weinig bekend. (Het is overigens vrijwel zeker dat verschuiving in prooi-soorten weinig effect heeft op de libellen.)

Zoals hierboven al ter sprake is gekomen, is van veel specifieke aspecten binnen de levenscyclus niets bekend, terwijl het wel waarschijnlijk wordt geacht dat ze een bottleneck kunnen vormen. Zo wordt bijvoorbeeld concurrentie belangrijk geacht. Het is echter de vraag of en hoe deze en verscheidene andere aspecten onderzocht kunnen worden.

Tot slot

Er wordt wel gedacht dat de heterogeniteit zoals die vroeger voorkwam te danken was aan lichte verrijking door het wassen van schapen en zwemactiviteiten in vennen. PV merkt op dat waarschijnlijk niet deze activiteiten zozeer die verrijking (ureum) tot gevolg hadden, maar dat er extern bufferende stoffen werden aangevoerd bij het aanvullen van vennen (tbv deze activiteiten).

Bijlage 6 Watermacrofauna

6a-1: Enquête watermacrofauna

Bert Higler (Alterra)

1. Deze bottleneck analyse is uitgevoerd voor kokerjuffers in vennen. Zoals alle insectengroepen, waarvan de larven en/of adulten in voedselarme wateren voorkomen, bevat de groep der kokerjuffers soorten die zeer specifiek aan vennen gebonden zijn, soorten die er typisch thuishoren, maar ook in andere, geselecteerde watertypen of omstandigheden gevonden worden en ubiquisten die "overall" voorkomen, maar ook in zuurdere/voedselarme wateren kunnen leven.
2. De referentietoestand van verschillende typen vennen is beschreven in een concept rapport voor de beschrijving van het aquatische natuurdoeltype vennen (Arts, 2000), waarvan een verkorte versie ten grondslag ligt aan het OBN-boekje "Sleutelen aan vennen" van Arts en van Duinhoven. Bij eigen onderzoek is vooral de Gerritsfles als voorbeeld bestudeerd. De belangrijkste bottlenecks zijn verzuring, eutrofiëring en verdroging.
3. **Verzuring** beïnvloedt de fysiologische processen van de eieren en vooral de larven door achtereenvolgens de Calcium-regulatie, de Natrium-regulatie, het zuur-base evenwicht en uiteindelijk de ademhaling aan te tasten (Havas, 1981). Deze effecten treden ook op bij prooidieren van predator-kokerjuffers (zoals watervlooien). Bij sterke verzuring verandert de vegetatie-structuur en het afbraakpatroon van organisch materiaal. Bacteriën spelen hierbij een minder belangrijke rol dan bij hoge pH en schimmels nemen de taak over. De ruimtelijke structuur onder water wordt eenvoudiger, zodat voor minder soorten een niche overblijft; het water is glashelder, waardoor predatoren van kokerjuffers, die de lage(re) pH kunnen verdragen worden bevoordeeld.
Eutrofiëring die vaak samengaat met verzuring door natte depositie, veroorzaakt de ontwikkeling van bepaalde groenwieren, doet waterplanten sterker groeien, waaronder niet-typegebonden planten. Bij verdere verzuring sterven deze af en vormen een laag sapropelium op de bodem. Waterwantsen worden niet rechtstreeks door vermeting bedreigd, maar wel indirect door de beschreven veranderingen. De eieren kunnen onder het slib komen en daardoor verstikken, de soortensamenstelling kan door de toename van algenbloei en type-vreemde planten overgaan in die van vnl. ubiquisten, terwijl de type-eigen soorten verdwijnen door concurrentie.
Verdroging zorgt ervoor dat vennen gedeeltelijk of geheel droogvallen. Dat is voor waterinsecten, die hier niet aan zijn aangepast, uiteraard fataal. Door klimaatverandering zal er 's zomers minder neerslag vallen en zullen de temperaturen hoger zijn, waardoor droogvallen meer zal voorkomen. Bij volledige uitdroging gaan de eieren en larven verloren. Bij gedeeltelijke droogvalling kunnen eieren verloren gaan op de uitdrogende delen. Het kleinere volume water beperkt i.h.a. de levensruimte van aquatische dieren, en door verlies aan ruimtelijke diversiteit zal de hele levensgemeenschap armer worden.
4. Het eistadium wordt vooral beïnvloed door maatregelen, die de eieren doen verdrogen of waardoor de eieren worden verwijderd. Dit gebeurt bij droogleggen voorafgaand aan baggeren, bij verwijdering van slib- of strooisellaag (onder water) en bij plaggen onder water. Toevoer van mineralen kan de eieren bedekken, waardoor ze sterven.

De larven zijn afhankelijk van de osmotische relaties die bij lage pH een rol spelen. Veranderingen van de pH door toevoeging van mineralen hebben een direct fysiologisch effect, maar daarnaast verandert de hele levensgemeenschap van samenstelling. Deze indirecte gevolgen hebben onvoorspelbare effecten op de hoeveelheid en kwaliteit van voedsel, op de predator-prooi verhouding en de plantengroei. Verwijderen van bodemmateriaal en plaggen (voorzover onder water) verstoort en vermindert de leefruimte. Droogleggen veroorzaakt directe sterfte. Er is geen periode waarin er helemaal geen kokerjufferlarven aanwezig zijn. In juli en augustus is die kans het grootst, omdat veel soorten dan vliegen. De adulten zijn afhankelijk van de vegetatie waar ze schuilen en (sommige soorten) zich bij paringsvluchten oriënteren. Afhankelijk van de soort betreft het bomen, heesters of kruiden.

5. Het is niet precies bekend wat de gevolgen van bekalken/belemen zijn. Omdat er zowel directe als indirecte effecten zijn te verwachten, vergt dit een uitgebreid ecosysteemonderzoek.
6. Causaal lab.-onderzoek in wetenschappelijke publicatie.
 Havas, M., 1981. Physiological response of aquatic animals to low pH. pp. 49-65 in: Singer (ed.) Effects of acidic precipitation on benthos. Proc. Symp. Colgate University, Hamilton, NY, August 8 -9, 1980. N.A.B.S., 1981.
 Correlatief veldonderzoek in wetenschappelijke publicatie
 Higler, L.W.G., 1995. Lijst van kokerjuffers (Trichoptera) in Nederland met opmerkingen over uitgestorven en bedreigde soorten. Ent. Ber., Amst., 55: 149-156.
 Correlatief onderzoek in grijze literatuur
 Leentvaar, P. (ed.), 1979. Verslag van de hydrobiologische waarnemingen in de Gerritsfles en Kempesfles op 2 en 3 november 1977. RIN-rapport. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum..
 Broekmeyer, M.E.A., R.P.B. Foppen, L.W.G. Higler, F.J.J. Niewold, A.T.C. Bosveld, R.P.H. Snep, R.J.F. Bugter & C.C. Vos, 2000. Semi-kwantitatieve beoordeling van effecten van milieu op natuur. Natuurplanbureau-onderzoek, Werkdocument 2000/04.
7. Moeilijk te zeggen. De soortensamenstelling kan veranderen in het voordeel van ubiquisten en in het nadeel van de gevoeligste soorten. Dit komt vooral door eutrofiëring. Extreme verzuring doet alleen soorten verdwijnen. Verdroging is in elk geval dodelijk.
8. Onbekend en verder als 7.
9. Bij 4.2.1 kunnen ook enkele karakteristieke kokerjuffers genoemd worden, weliswaar niet met zulke prachtige Nederlandse namen. *Agrypnia obsoleta*, *Molanna albicans*, *Oligostomis reticulata* en (maar wellicht niet meer in Nederland voorkomend) *Molannodes tinctus* en *Holocentropus insignis*.
 4.2.3. Er zijn soorten die in september net eieren hebben gelegd en als adult al dood zijn. Pleksgewijze baggeren is sowieso de beste oplossing.
10. In bijlage 1 wordt de totale macrofauna genoemd. De larven van kokerjuffers worden dan automatisch meegenomen. Het is evenwel goed mogelijk adulten te vangen, met insectennet en/of lichtval. Ik prefereer adultvangsten, omdat er vaak meer informatie door naar voren komt en omdat de adulten met grotere zekerheid te determineren zijn. Het beste vliegweer is: vochtige warme avonden in mei-augustus.

6a-2: Enquête watermacrofauna

Henk Moller Pilot

Bottleneck analyse door Henk Moller Pillot uitgevoerd voor **benthische soorten**, die een rol spelen in **decompositie**
Diptera, diverse kokerjuffers, Oligochaeta, enz.

Toelichting op de tabellen

Abiotiek

- 1 Toename frequentie van droogvallen. Het probleem is, dat larven sterven door verdroging, vooral ook, als ze zich niet in een vochtige bodem kunnen terugtrekken. Sommige soorten doen dit nauwelijks, in andere gevallen maakt de aard van de bodem dit onmogelijk. Bovendien stagneert de ontwikkeling van in een dergelijke periode (de dieren bewegen niet meer enz.). Het gaat er niet alleen om, dat het vaker droogvalt, maar vooral ook op welk moment. Bv. indien het gemiddeld een paar weken eerder in het jaar valt of als het op een ongebruikelijk moment valt.
Over dit onderwerp bestaat veel literatuur; het is heel zeker een groot probleem. Aanvullend moet er op gewezen worden, dat de soorten in een ven een levenscyclus hebben, die aangepast is aan het moment, waarop de voedingswaarde het hoogst is; dit heeft een relatie met de momenten van droogvallen en weer nat worden, o.a. omdat de aëratie en weer nat worden bacteriën op gang brengt. Dit is een voorbeeld van pulse stability: zie Odum: Fundamentals of Ecology.
- 2 Toename/afname geschikt voedsel. Wat ik hierover gezegd heb is een werkhypothese, gesteund door allerlei literatuur en door mijn ervaringen met het toepassen hiervan de laatste tien jaar. Ik zal ook wat literatuur aangeven. Het staat kort beschreven in (1), pp.8-9. Het komt er op neer, dat er soorten zijn, die in hun levenscyclus, wijze van voedsel vergaren en verteren (incl. relatie met bacteriën) afgestemd zijn op geleidelijke afbraak, zoals die voorkomt in kalkarmere wateren, bij lage temperaturen en/of moeilijk afbreekbaar materiaal. Bij veel voedsel komen ze in moeilijkheden: ófwel omdat de voedingswaarde hiervan te snel verdwijnt, zie bv. literatuur als (2), zodat het slib voor hen snel waardeloos wordt of in de voor hen belangrijke perioden van het jaar geen voedingswaarde heeft, ofwel omdat ze er "ziek" van worden, zoals ook Struikhei niet tegen teveel stikstof kan. Andere soorten zijn er in al deze kenmerken op afgestemd, dat er (vaak korte tijd of op een bepaald moment in het jaar) veel voedsel beschikbaar is. Zij kunnen profiteren van het vele voedsel, zoals het Engels raaigras van de kunstmest. Zure stikstofrijke wateren zijn voor sommige soorten prima, voor andere niet, omdat de vele soorten juist in hun aanpassingen aan allerlei aspecten onderling verschillen. Dit is voor chironomiden weergegeven in de tabel in (1), pp.10-15.
Aanvullende literatuur kan zijn: (3): voeding van Gammarus, (4): bacterieactiviteit bij verschillende pH, (5): toevoeging van organisch voedsel, (6): experimentele verzuring leidde tot migratie, met als bijzonderheid, dat de meeste dieren niet weggingen de eerste dag, maar de tweede dag, hetgeen er op kán wijzen, dat niet de directe invloed van zuur water van belang is, maar de invloed hiervan op bv. de bacteriewerking. Verder is er een publicatie van Egglishaw (1968) over de positieve correlatie tussen calciumgehalte en decompositiesnelheid. Ik kan niet vinden, waar dit gepubliceerd is. Uiteraard is er vele malen meer onderzoek, maar dat heb ik niet zo maar bij de hand.
- 3 Veel soorten hebben als voorkeurs habitat een bodem van zand en/of grof organisch materiaal. Vermoedelijk is dit niet zo van belang bij ei-afzetting, maar wel voor de larven, die migratie-neiging krijgen (zonder resultaat, dus stress, want hun microhabitat is er niet meer) en eventueel hun specifieke voedsel niet meer kunnen vinden. Voor migratieneiging bij niet optimale situaties is veel indirecte literatuur; het is van alle diergroepen bekend.

- 4 Zie 2; dit is vaak oorzaak van 2 en 3; invloed van de pH zelf is waarschijnlijk van belang, maar naar mijn ervaring valt dit nogal mee. Het geeft echter ook weer migratieneiging en stress.

Vegetatie

1 en 2 als het om detritivoren gaat: zie onder abiotiek. Uiteraard geeft vermessing en verzuring versnelling resp. vertraging van afbraak en andere afbraakproducten op andere momenten.

Landschapsstructuur

- 1 vergelijkbaar met 3 onder abiotiek.
- 2 Idem.

Vrijstellen/plaggen oevers

Een complex van factoren voor **ei-afzetting** en het voortbestaan van de **larvenpopulatie**. Een deel van de soorten zet eieren af aan de oeverrand van wateren. Voor vennen is dit vrijwel het hele jaar wel voor bepaalde soorten het geval; november tot februari zijn in dit verband minder belangrijk, maar . Risicospreiding zoals in Bosman e.a. aanbevolen is het belangrijkste, omdat je ook in de winter je populatie kunt uitroeien. Bij **adult stadium** is de 1 gezet bij contact met populaties. In Nijmegen heb ik er al op gewezen, dat vrijwel altijd een deel van de populaties van een soort zich bevindt in (tenminste op dat moment) minder optimale wateren. Dan wordt er nog best wat volwassen, al is het weinig. In ieder ven is er wel eens iets mis en het ven met maximale productie van een soort is vaak niet het ven, waar deze soort altijd kan leven. Voor de praktijk betekent dit, dat de metapopulatie het hele landschap bewoont en dat de risicospreiding geldt voor het hele landschap, ook al is een deel van de hierin voorkomende wateren niet optimaal voor elke soort. Een metapopulatie moet zich kunnen herstellen vanuit het totale gebied (optimale en minder optimale plekken). Dit betekent, dat prioriteiten en de hoogte van de te maken kosten op de eerste plaats afhangen van de totale samenstelling van het landschap. Dus in een groot, geïsoleerd complex zeer waardevol ven als de Gerritsflesch zeer hoge prioriteit voor fasering binnen het ven, voor een gebied als de Bergvennen de kosten maken voor ruimtelijke en temporele spreiding tussen de vennen en bij een klein weinig gedifferentieerd en geïsoleerd vennetje geen extra kosten eisen, omdat de hier levende populaties van soorten ongetwijfeld bestaan dank zij contact en verspreiding van de aanwezige soorten over grote afstand, tenzij het tegendeel voor belangrijke soorten is aangetoond.

Baggeren

1 en 2 zie onder voorgaande. Uiteraard speelt hier voor de detritivoren ook nog de beschikbaarheid van voedsel, maar het principe is hetzelfde.

Hydrologische maatregelen

De meeste punten spreken voor zich. Een belangrijk aspect is, dat opzetten van water invloed heeft op de beschikbaarheid van habitats en op de zuurstof in de bodemlaag door extra afbraak en grotere diepte. Vooraf verwijderen van slib en/of plantengroei kan deze problemen aanzienlijk verminderen.

Mineraaltoevoegingen

Voor toevoegingen die de voedingsstoffen beïnvloeden zie abiotiek. Alle zaken die eerder aan de orde kwamen spelen een rol. Vooral dus ook risicospreiding tussen verschillende vennen.

Indien de afbraak sneller zal gaan is vooral verwijdering van een deel van de strooisellaag belangrijk.

Literatuur

- Moller Pillot, H.K.M. & R.F.M. Buskens, 1990. De larven der Nederlandse Chironomidae (Diptera). Deel C: Autoekologie en verspreiding. – St. EIS-Nederland, Leiden. 87 pp.
- Patience, R.L. e.a., 1983. Changes in chemical composition of a decomposing aquatic macrophyte, *Lemna paucicostata*. J. Chem. Ecology 9: 889-911.

- Willoughby, L.G. & D.W.Sutcliffe, 1976. Experiments on feeding and growth of the amphipod *Gammarus pulex* (L.) related to its distribution in the river Duddon. – *Freshwater Biology* 6: 577-586.
- Hildrew, A.G. e.a., 1984. Cellulolytic decomposition in stream of contrasting pH and its relationship with invertebrate community structure. *Freshwater Biology* 14: 323-328. Zie ev. ook *Freshw. Biol.* 16: 633-651 (1986).
- Rasmussen, J.B., 1985. Effects of density and microdetritus enrichment on the growth of Chironomidae larvae in a small pond. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 1418-1422.
- Hall, R.J. e.a., 1980. Experimental acidification of a stream in the Hubbard brook experimental forest, New Hampshire. – *Ecology* 6: 976-989.

6b-1: Kruistabellen watermacrofauna

Ver-factoren:

	Ei			Larve/juveniel						Adult		
<i>a: kokerjuffers; b: wantsen</i>	Aanwezigheid voorkeurshabitat voor ei-afzet/nestbouw	Autonome ontwikkeling eieren/embryo-genese	Thermovochten osmoregulatie	Dispersie/migratie naar ander voorkeurs-habitat	Autonome ontwikkeling larven/juvenielen vitaliteit	Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel	Dekking tegen biotische stress (verstoring, predatie)	Concurrentie	Thermovochten osmoregulatie/activiteitsniveau	Dispersie/migratie naar ander voorkeurshabitat	Autonome ontwikkeling adult/fysieke conditie, vitaliteit	Thermovochten osmoregulatie/activiteitsniveau
Abiotiek												
Toename anaërobe omstandigheden in waterlaag					4b							
Toename organische sliblagen op waterbodem	4b	3a				4a						
Afname helderheid waterlaag					2b						5b	
Afname zuurgraad			1a		1b				1a/1b			1b
Toename concentraties zware metalen									2b			4b
Toename sulfide		3b										
Afname watervolume, grondwaterstandsverlaging				3a								
Toename frequentie van droogvallen opp.wateren	2b	1b	2a		3b				2a	2b	3b	
Afname fluctuaties in microklimaat (temperatuur)											1a	
Vegetatie												
Toename tolerante flora; vergrassing								3a		1a		
Afname karakteristieke flora							2a					
Toename nitrofiële en zuurtolerante mossen											2b	
Toename algenbloei in water					1a/1b						1b	
Fauna												
Afname prooiaantallen					2a					1b		
Afname voedingswaarde prooidieren					1b							
Toename predatiedruk (relatief)		1a			1a/2b						?a	
Toename concurrentie (afname voedsel/nestplaats)										2b		
Landschapsstructuur												
Afname watervolume en oppervlak	1a			1a	2a					3b	1b	
Afname variatie in vegetatiestructuur; verruiging										1a		
Afname mozaïekpatronen, randen, overgangen											2b	

Herstelmaatregelen

	Ei	Larve/juveniel					Adult				
<i>a: kokerjuffers; b: wantsen</i>	Autonome ontwikkeling eieren/embryo-genese	Autonome ontwikkeling larven/juvenielen, vitaliteit	Aanbod/-bereikbaarheid plant-aardig voedsel	Dekking tegen biotische stress (verstoring, predatie)	Concurrentie	Thermovochten osmoregulatie/activiteitsniveau	Dispersie/migratie naar ander voorkeurshabitat	Autonome ontwikkeling adult/fysieke conditie, vitaliteit	Dekking tegen abiotische stress (weer)	Oriëntatie	Balsten voortplantingsgelegenheid
Branden											
tijdstip van uitvoeren							3a	4a	2a	5a	1a
Verwijderen opslag											
oppervlakte te behandelen deel							3a	4a	2a	5a	1a
Vrijstellen/plaggen oevers											
oppervlakte vrij te stellen deel	1a	1a									
omvang en vorm plagstroken								1a			
Baggeren											
drooglegging voorafgaand aan baggeren	1a/2b	1a/1b					1b				
tijdstip van drooglegging	1b	2b						1a			
tijdstip slibverwijdering	3b										
frequentie van baggeren	2a	2a									
Hydrologische maatregelen											
tijdstip van uitvoeren	1a	1a									
vooraf verwijderen van slib - of strooisellaag	2a	2a									
Kappen											
omvang en vorm kapvlaktes							2a	1a		3a	
Mineraaltoevoegingen											
tijdstip van uitvoeren			?a								
soort toevoeging	?a	1a	?a			3a					
vooraf verwijderen van strooisellaag	1a			2a							

6c: Brainstorm watermacrofauna

30 augustus 2000

Aanwezig: Bert Higler (BH; Alterra), Henk Moller Pilot (HMP), Hans Esselink (St. Bargerveen), Chris van Turnhout (CvT; St. Bargerveen), Suzanne Stuijzand (SS; St. Bargerveen), Hein van Kleef (St. Bargerveen), Gert Jan van Duinen (St. Bargerveen), Wilco Verberk (St. Bargerveen).

CvT en SS hebben in april van dit jaar een enquête opgesteld, waarin de problematiek rond ver-thema's (verzuring, vermesting en verdroging) en beheer voor heidefauna aan de orde werd gesteld. Deze enquête is door deskundigen voor negen diergroepen ingevuld, te weten: vogels, reptielen, amfibieën, zoogdieren, sprinkhanen, dagvlinders, loopkevers, libellen en watermacrofauna. In samenspraak met het DT-Fauna is besloten volgend op deze 'enquête ronde' per diergroep een brainstormsessie met verschillende deskundigen te houden, om zodoende nog dieper op de problematiek in te kunnen gaan. De enquête vormde een leidraad tijdens deze brainstorm. Voor de watermacrofauna heeft Bert Higler de enquête ingevuld.

Macrofaunagroepen die thuishoren in vennen zijn: wantsen, kokerjuffers, kevers, muggen en libellen. De enquête is door BH ingevuld voor waterwantsen en kokerjuffers. Kevers ondervinden vergelijkbare problemen van ver-factoren en beheer als wantsen (BH en HMP). HMP zal een bottleneck-analyse doen voor detritivoren* (waaronder muggen en sommige kokerjuffers vallen). De ver-problematiek voor libellen wordt in een aparte brainstorm behandeld.

De belangrijkste vragen tijdens de brainstorm zijn welke bottlenecks er bestaan voor watermacrofauna in vennen in relatie tot ver-thema's en beheer. Tevens willen we weten welke kennislacunes er bestaan, en waar de prioriteiten liggen bij het opstellen van nieuw onderzoek.

Tijdens de brainstorm is een selectie gemaakt van macrofaunagroepen om over te discussiëren, gebaseerd op verschillen in voedselgilden. BH heeft de enquête ingevuld voor predatore kokerjuffers en waterwantsen in het algemeen. De relaties die in de enquête en de bijbehorende kruistabellen zijn aangegeven, zijn vooral gebaseerd op wetenschappelijke publicaties. Hieruit blijkt onder meer dat effecten van verzuring ingrijpen op de fysiologie van zowel kokerjuffers als wantsen.

Door de fysieke kwetsbaarheid en de grote investering van energie zijn insecten tijdens vervellingen of net voor het uitvliegen het meest kwetsbaar tijdens de levenscyclus (larvaal stadium). Het eistadium is ook gevoelig omdat het zich niet verweren kan tegen beschimmelings. Voor kokerjuffers is in de eerste plaats de larvale fase het meest kwetsbaar, gevolgd door de eifase (BH). Voor de adulte fase worden ook wel problemen verwacht (bijv. afname in structuurvariatie verstoort de oriëntatie), maar deze worden minder belangrijk geacht. Effecten van veranderingen in microklimaat t.g.v. ver-factoren zijn waarschijnlijk ook minder belangrijk dan de invloed van het macroklimaat. Voor de meeste kokerjuffers zijn problemen voor eiafzet (t.g.v. dichtgroeien) niet te verwachten, aangezien deze hun eieren op vast substraat afzetten. Uit de enquête kwam naar voren dat verstikking van eieren door slibvorming een bottleneck vormt, maar er zijn ook veel soorten die hun eieren op stengels boven de sliblaag afzetten.

Het probleem bij het aanduiden van bottlenecks is dat nog weinig wetenschappelijk is vastgelegd. Factoren waarvan is bewezen dat ze negatieve effecten veroorzaken, zoals effecten van metalen op de fysiologie, zijn relatief makkelijk te onderzoeken. Er zijn echter factoren waarvan vermoed wordt dat ze een belangrijkere invloed hebben op het voorkomen van fauna, maar die niet onderzocht zijn. Dit komt omdat het vaak vrijwel ondoenlijk is deze relatie aan te tonen. Zo is de relatie tussen vegetatiestructuren en het voorkomen van predatoren moeilijk te onderzoeken. Toch

denken beide deskundigen dat over het algemeen de aantasting van structuren (verdwijning van mogelijkheden tot jachtactiviteit, eiafzet) waarschijnlijk de belangrijkste bedreiging vormt voor predatoren. Tevens heeft een afname van het voedselaanbod door toedoen van ver-factoren een belangrijke negatieve invloed op predatoren. Het is afhankelijk van de situatie welke factor de uiteindelijke bottleneck vormt.

HMP heeft ter voorbereiding van de brainstorm de kruistabel van BH aangevuld, met het oog op detritivoren (detrituseters, zoals muggen en oligochaeten). De belangrijkste bottlenecks die hij aangeeft zijn gebaseerd op expert judgement. Het functioneren van een organisme is met name afhankelijk van trofiegraad en pH. Volgens HMP is de voedselkwaliteit van het detritus zó slecht (juist t.g.v. eutrofiëring!) dat de detritivoren hier niets mee kunnen. Doordat de decompositiesnelheid is toegenomen (ondanks remmende effecten door verzuring neemt de activiteit van algen toe), kunnen alleen soorten overleven die hieraan zijn aangepast. Er zijn wel voedingsstoffen aanwezig in het detritus, maar deze zijn niet beschikbaar voor de meeste soorten. A.g.v. stikstofdepositie vindt een verschuiving van bacteriën naar schimmels plaats, waardoor het voedsel niet meer geschikt is voor veel soorten. Er vinden allerlei veranderingen plaats (ook bijv. in partikelgrootte) waardoor specialisten (met specifieke monddelen) zich niet meer kunnen handhaven. Volgens HMP heeft de verdwijning van soorten dan ook niet te maken met zuurstofgebrek of de aanwezigheid van sulfide of andere stoffen (metalen), zoals vaak wordt aangenomen. Veel soorten zijn relatief tolerant voor deze stoffen. Waarschijnlijk ondervinden detritivoren meer hinder van verstoring dan predatoren, omdat hoe hoger een soort in de voedselketen staat, hoe beter hij in staat is zich aan te passen aan veranderende omstandigheden (BH).

HMP geeft aan dat het voorkomen van de meeste soorten in vennen wordt bepaald door de aan- of afwezigheid van andere vennen in de nabijheid. De dieren vereisen een bepaalde mate van variatie aan biotopen die meestal niet in één ven te vinden is. Daarbij zijn vennen altijd onderhevig aan grote veranderingen, door het jaar heen, maar ook over de jaren heen. De situatie is zelden optimaal voor diersoorten, maar eens in de zoveel tijd treedt er een 'piek' op, waarvan de dieren kunnen profiteren. Alleen in heel grote vennen (bijv. de Gerritsfles) bestaat er genoeg variatie in ruimte en tijd voor een populatie om op lange termijn te kunnen overleven. Voor veel karakteristieke soorten is het essentieel vennen terug te brengen naar de pionierssituatie. Maatregelen in vennen dienen gefaseerd te worden in ruimte en tijd.

Het is lastig precies aan te geven welke macrofaunasoorten in vennen thuishoren. Er is wel veel onderzoek gedaan in de 50'er jaren, maar de gegevens zijn zo verspreid en moeilijk naar boven te halen dat er geen overzicht bestaat. Hierdoor is het nog niet mogelijk een precies referentiebeeld van de Nederlandse heidevennen te verkrijgen. De bestaande referentiebeelden zijn gebaseerd op recenter onderzoek in aangetaste situaties.

De deskundigen is gevraagd om ten aanzien van richtlijnen en monitoring aanvullingen en/of opmerkingen te plaatsen over het SMPF- en RUHF-rapport van Bosman et al (1999). HMP was erg enthousiast aangaande de stukken over watermacrofauna. Beide deskundigen geven aan dat augustus en september geen gunstige tijd is om maatregelen uit te voeren, omdat dan veel soorten dan net hun eieren hebben afgezet. Het is voor de watermacrofauna juist beter midden in de zomer maatregelen uit te voeren, omdat dan de meeste insecten vliegen. Maatregelen treffen na de eiafzet is desastreus. Omdat niet alle soorten synchroon lopen in het doorlopen van de stadia, zal toch altijd een deel van de groepen uitgeroeid worden door de uitvoering van beheersmaatregelen. Het is daarom uiteraard beter gefaseerd te beheren, zowel in de zomer als in de winter. (Dit is ook beter voor andere diergroepen, zoals amfibieën.) Voor vennen die droogvallen is de timing van beheer niet zo belangrijk: de soorten die in deze typen wateren voorkomen, zijn meestal goede kolonisatoren. Verder wordt door de deskundigen bevestigd dat droog baggeren inderdaad zeer slecht is. Echter, als de omstandigheden dwingen toch

droog te baggeren, is het noodzakelijk dat de soorten die behouden moeten worden ook aanwezig zijn in nabij gelegen vennen, anders gaan deze alsnog verloren.

Tenslotte wordt gevraagd naar kennislacunes.

- Er is vrij veel bekend over de ecologie van macrofauna in het algemeen, maar nog steeds is er veel onbekend over soortspecifieke eigenschappen. Door dit gebrek aan kennis is het eigenlijk ondoenlijk gefundeerde uitspraken te doen over effecten van ver-factoren en beheer.
- Zoals gezegd is ongeveer wel bekend welke soorten kenmerkend zijn voor vennen, maar dit is nooit opgeschreven. Omdat het naar bovenhalen van deze gegevens tijdrovend is, is het waarschijnlijk efficiënter in het buitenland te kijken om referentiebeelden vast te leggen.
- Er bestaan sterke aanwijzingen dat voedselkwaliteit de belangrijkste bottleneck voor detrituseters vormt, maar dit is niet zeker. Hier dient onderzoek naar te worden gedaan. Er zijn in dit kader al wel vrij veel publicaties over bacteriën en schimmels verschenen. Tevens is er een onderzoek met *Gammarus* i.r.t. voedselkwaliteit gepubliceerd (HMP).
- In de enquête wordt opgemerkt dat i.r.t. beheersmaatregelen nog weinig bekend is over effecten van bekalken. Ook over andere maatregelen is weinig bekend ten aanzien van effecten op soortspecifieke dispersie-/kolonisatiecapaciteiten.

Bijlage 7 Herpetofauna

7a: Enquête herpetofauna

Jeroen van Delft en Raymond Creemers (RAVON)

Adder

Inleiding

De Adder is een soort van vochtige en droge heideterreinen, hoogveen en open plekken in bos. De beste plekken zijn vaak in de nattere terreindelen te vinden. De soort wordt veelvuldig aangetroffen vlakbij vennen of in Pijpenstro-velden in vochtige terreindelen. In droge Struikhei komt de soort wel voor, maar in lagere dichtheden en dan nog veelal in de laagst gelegen terreindelen.

De effecten op de adder zijn voor het adulte en ei-stadium gelijk omdat het hier een eierlevendbarende soort betreft. Voor juveniele stadia wordt vermoed dat deze ongeveer even kwetsbaar zijn als adulten voor genoemde negatieve zaken.

1 Versnippering

Versnippering en het verdwijnen van leefgebied is waarschijnlijk de belangrijkste reden van achteruitgang. Voor een algemeen en weinig eisend reptiel als de Levendbarende hagedis is duidelijk aangetoond dat versnippering zeer ongunstig is (correlatief veldonderzoek: Van Delft & Kuenen, 1998). Verder redenerend mag dan worden aangenomen dat reptielen die meer eisen aan hun leefgebied stellen en in lagere dichtheden voorkomen als de Levendbarende hagedis, zeker ook last van versnippering ondervinden (best prof. judg. N.a.v. onderzoek aan “verwante” soorten). In kleine natuurgebieden komt de soort niet of nauwelijks voor (Lenders, 1992).

Wegen en bebouwing vormen voor de Adder een barrière. Zo zijn er een aantal verkeersslachtoffers bekend op wegen bij de Meinweg (Lenders, 1992) en het Fochteloërveen. Er zijn ons geen waarnemingen bekend uit bebouwd gebied. Dichte productiebossen, akker- en grasland vormen voor de Adder ook een barrière.

Dorenbosch & Van Hoof (correlatief veldonderzoek, in prep.) toonden aan dat in de zeer geïsoleerde adderpopulatie van de Meinweg meer afwijkingen voorkomen dan op de Veluwe en in het Haaksbergerveen.

2 Verdroging

Eén van de bottlenecks voor de Adder wordt gevormd door verdroging van leefgebieden. De soort komt in drogere terreinen in geringere dichtheden voor als in vochtigere gebieden. De Adder moet in droge terreinen hoogstwaarschijnlijk veel energie stoppen in de regulatie van de vocht- en temperatuurhuishouding (Coelen, 1992 blz. 306; Lenders, 1992; Dorenbosch & van Hoof, in prep.). Een droogteminnende soort als de Gladde slang heeft daar veel minder problemen mee.

3 Structuur

Afname van de vegetatiestructuur is voor alle reptielen nadelig. Eenvormige heide herbergt dan ook zeer lage dichtheden. Mozaïekpatronen en overgangen (bosranden, wat opslag op de heide) herbergen vrijwel altijd de hoogste dichtheden (veldonderzoek: Coelen, 1992 blz. 306; Lenders, 1992; Gruschwitz et al., 1993 blz. 311 tm. 357).

4 Vergrassing

De invloed van vergrassing is niet goed bekend, vermoed wordt dat de adder hier relatief weinig last van heeft. Goede vindplaatsen liggen niet zelden in vegetaties die nagenoeg volledig uit Pijpenstrootje bestaan (veldonderzoek: Lenders, 1992).

In het **beheer** vormen te grootschalige beheersmaatregelen en te intensieve begrazing de hoofdoorzaken voor achteruitgang.

Foutief beheer van de heide hoort voor alle reptielen tot de top-bedreigingen!

1 Plaggen, maaïen, chopperen en branden

Een te rigoureuze plag/maai/brandbeheer is desastreus voor de soort. Zeer rigoureuze verwijderen van opslag is hoogstwaarschijnlijk ook negatief. Doordat er onder de verwijderde opslag meestal nog een rijk gestructureerde vegetatie aanwezig is, is het niet zo erg als het volledig verwijderen van de vegetatie.

Belangrijk is slechts een beperkt deel van de oppervlakte van het leefgebied van de Adder te plaggen. Het verdient bovendien de voorkeur enkele kleine plekken te behandelen boven één groot stuk. Een grillige plagplek biedt meer verschillende gradiënten dan bijvoorbeeld een strak rechthoek. Grillig plaggen vormt echter slechts een extra verbetering, terwijl kleinschalig plaggen essentieel is. Het woord “plaggen” kan in de bovenstaande alinea zonder meer ook vervangen worden door “maaïen”, “chopperen” en “branden”. Bij branden speelt echter ook de tijd van het jaar een rol. Wanneer Adders actief zijn, lopen zij uiteraard een grotere kans last te ondervinden dan wanneer zij decimeters diep onder de grond zitten. Voor de Adder lijkt branden in november, december of januari dan ook het minst schadelijk (best prof. judg.).

2 Begrazing

Door te intensieve begrazing binnen rasters kunnen slangen binnen de rasters verdwijnen. Bij dichtheden van 1 GVE op 4-5 ha. jaarrond zie je al na 1 tot 2 jaar dat gesloten vegetaties geheel worden opengebroken, dat bulten Pijpestroo veranderen in afgekloven polletjes, dat hoge, oude Struikheiplanten uit elkaar getrapt raken en afbreken en dat bomen geheel worden “opgeschoren”. Alle dekking in de vorm van afhangende takken dichte vegetaties en een dikke ongestoorde strooisellaag verdwijnt zo uit het terrein. Dergelijke structuren leveren niet alleen dekking aan de Adder maar ook aan zijn prooi, vnl. muizen. Bovendien is vocht- en thermoregulatie in deze terreinen niet meer goed mogelijk. Een weinig eisen stellend reptiel als de Levendbarende hagedis verdwijnt zelfs nagenoeg volledig uit dergelijke terreindelen. Begrazing met een deskundige herder lijkt de meest ideale vorm van begrazingsbeheer. Jaarrondbegrazing binnen een raster zou met dichtheden van op zijn hoogst 1 GVE per 10 ha. maar over het algemeen met 1 op 15-20 ha. uitgevoerd moeten worden. Mogelijk is dan lokaal aanvullend handmatig beheer, zoals wat opslag verwijderen, noodzakelijk. In kleine terreinen (< 75 ha?) moet wellicht in het geheel niet binnen een raster begraasd worden.

Winterbegrazing verstoort en benadeelt de herpetofauna wellicht minder dan jaarrondbegrazing.

Het integraal begrazen van ook de al zeer structuurrijke delen moet zeker bij kwetsbare populaties worden vermeden. Dit soort plekken vormen, bij een onverhoopt te intensief uitgevoerd beheer, de laatste refugia binnen een terrein. Worden dit soort plekken ook te intensief mee begraasd, dan blijven er nauwelijks plaatsen over waar de soort zich in een redelijke dichtheid kan handhaven. In de Mariapeel bleken Levendbarende hagedissen vrijwel uitsluitend aanwezig te zijn in een smalle strook structuurrijke heide juist buiten het raster. Ditzelfde geldt voor de Levendbarende hagedis en Gladde slang op de Cartierheide (eigen waarn.). Voor de Adder zal de situatie niet anders zijn.

3 Vernatting

Plaatselijk hebben verkeerd getimede vernattingsmaatregelen (plotselinge peilopstuwing in de winter) geleid tot het nagenoeg of geheel verdwijnen van populaties door het onder water zetten van hibernacula. Dit heeft waarschijnlijk geleid tot het uitsterven van de laatste adderpopulatie in Groningen (de Appelbergen) (mond. Med. Wytse Scheepstra). Ook op de Meinweg is een hibernaculum in de

winter onder water gezet. Waarschijnlijk zijn er meer, niet gedocumenteerde gevallen. Water dient dus niet in de winter plotseling te worden opgezet. Kennis van de ligging van hibernacula is dan ook essentieel. Dit zijn plekken die tientallen jaren trouw door populaties gebruikt worden.

4 Verstoring

Plaatselijk kan ook verstoring door recreanten een rol spelen, het is echter geen echte bottle-neck.

Verstoring grijpt aan op de thermoregulatie. De meeste leefgebieden van Adders zijn voor mensen echter dermate ontoegankelijk dat de invloed hiervan mee zal vallen. In de Meinweg (een druk belopen en bereden gebied) worden tegenwoordig zelden Adders direct langs het pad gezien, hoewel de vegetatiestructuur daar soms zeer geschikt is en er vroeger wel degelijk dieren langs paden lagen (Coelen, 1992, blz. 306; Lenders, 1992; Gruschwitz et al., 1993 blz. 364). In een veel minder druk bezocht gebied als het Haaksbergerveen is dat (nog) wel het geval (eigen waarn., Jeroen). Vermoed wordt dat bij zeer frequente verstoring op een bepaalde zonplek, deze op den duur verlaten wordt.

Vraag 2

Als referentie voor een goed, redelijk intact heidelandschap voor de Adder in Nederland kunnen waarschijnlijk met name de grote Drentse heide- en hoogveenterreinen dienst doen evenals Nat. Park de Hoge Veluwe. De Drentse gebieden zijn vaak ook minder verdroogd als bijv. de Meinweg en delen van de Veluwe. Het Haaksbergerveen vormt ook een uitstekend leefgebied voor de Adder, maar de oppervlakte is wat gering.

Vraag 10

Monitoring van reptielen kan conform het voorstel plaatsvinden.

Vraag 9

Verwijderen opslag, kappen en dunnen zijn maatregelen die uiterst belangrijk voor de Adder kunnen zijn. Met name met de laatste 2 maatregelen (uitgevoerd in naalddhoutakkers) kan de oppervlakte geschikt leefgebied snel, eenvoudig en met een slagingskans van nagenoeg 100% worden uitgebreid. De Boswet is hier waarschijnlijk de belangrijkste bottleneck.

Vraag 7

Van de reptielen en amfibieën zijn de Kamsalamander en Knoflookpad lokaal waarschijnlijk toegenomen door de landbouwinvloed **voor de industrialisering**. Deze toename is door intensivering vrijwel overal weer teruggedraaid. De Kamsalamander hoort van nature trouwens ook al thuis in zwakgebufferde wateren, hoewel het zeker niet een heel karakteristieke heidesoort is. Het is meer een soort van beek- en rivierdalen.

De term storingssoort voor een ernstig bedreigde soort als de Knoflookpad vinden wij overigens gevaarlijk. Bovendien komt dit dier inmiddels vrijwel nergens meer op de heide voor maar in landbouwpercelen tegen heidegebieden aan.

Vraag 8

Voorbeelden van toegenomen amfibieën en reptielen van het heidelandschap dankzij het natuurbeheer kennen wij niet.

Overigens komen wij telkens tot de trieste constatering dat foutief uitgevoerd natuurbeheer tot de belangrijkste redenen van achteruitgang van soorten behoort.

Literatuur

Lenders, A.J.W., 1992. Adder. In: J.E.M. van der Coelen (red.). Verspreiding en ecologie van amfibieën en reptielen in Limburg. Natuurhistorisch Genootschap in Limburg, Stichting RAVON; Maastricht, Nijmegen.

- Van Delft, J.J.C.W. & F. Kuenen, 1998. Onderzoek naar de invloed van landschapsversnippering op populaties van de Levendbarende hagedis in oostelijk Noord-Brabant. Verslag Milieukunde, KUN.
- Coelen, J.E.M. van der (red.). Verspreiding en ecologie van amfibieën en reptielen in Limburg: 92-104. Natuurhistorisch Genootschap in Limburg, Stichting RAVON; Maastricht, Nijmegen.
- Gruschwitz, M., P.M. Kornacker, R. Podlousky, W. Völkl & M. Waitzmann, 1993. Verbreitung, Oekologie und Schutz der Schlangen Deutschlands und angrenzender Gebiete. Mertensiella, Supplement zu Salamandra.
- Dorenbosch & van Hoof, in prep.
- Verdere interessante literatuur:
- Lamberts, J. & J. Van der Rijst, 1986a. Een oecologische studie aan de Adder, *Vipera berus* nabij Ermelo. Privé-uitgave.
(Meerjarig onderzoek met o.a. enkele interessante kleinschalige, goede beheersmaatregelen en hun effect)
- Lamberts, J. & J. Van der Rijst, 1986b. Rapport ter bevordering van "Addervriendelijk" heidebeheer. Privé-uitgave.
- Zuiderwijk A. & G. Smit. De Nederlandse slangen in de jaren tachtig.
- Stumpel, 1985. Het beheer van reptielbiotopen. De Levende Natuur.
- Strijbosch, 1991. Naar een herpetologische landschapsinrichting. WARN-publicatie nr. 7.
- Creemers, 1996. Bedreigde en kwetsbare Reptielen en Amfibieën in Nederland. Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst.

Gladde slang

Inleiding

De Gladde slang is een soort van droge heideterreinen, de drogere delen van hoogvenen en ook wel open plekken in bos. In het nabije buitenland komt de soort ook in kalkgraslanden en in groeves en stapelmuurtjes voor. De effecten op de Gladde slang zijn voor het adulte en ei-stadium gelijk omdat het hier een eierlevendbarende soort betreft. Voor juveniele stadia wordt vermoed dat deze ongeveer even kwetsbaar zijn als volwassenen voor genoemde negatieve zaken.

1 Versnippering

Versnippering en verdwijnen van leefgebied is waarschijnlijk de belangrijkste reden van achteruitgang. Voor een algemeen en weinig eisend reptiel als de Levendbarende hagedis is duidelijk aangetoond dat versnippering zeer ongunstig is (correlatief veldonderzoek aan een "verwante" soort: Van Delft & Kuenen, 1998). Verder redenerend mag dan worden aangenomen dat reptielen die meer eisen aan hun leefgebied stellen en in lagere dichtheden voorkomen als de Levendbarende hagedis, zeker ook last van versnippering ondervinden (Best prof. judg.; Coelen, 1992 blz. 305; Lenders, 1992). Bovendien is het opvallend dat de Gladde slang nagenoeg uitsluitend in grote natuurgebieden voorkomt en niet in kleine gebieden. Wegen en bebouwing vormen voor de Gladde slang een barrière. Zo zijn van deze soort redelijk wat verkeersslachtoffers bekend ook van zwarte asfalt-fietspaden onder andere op de Cartierheide (5 dode in 1993). Dichte productiebossen en akker- en grasland vormen ook een grote belemmering voor dit reptiel (best prof. judg.; Coelen, 1992 blz. 305; Gruschwitz, 1993 blz. 39-114).

In de Peel is de populatie waarschijnlijk zo levenskrachtig en groot dat onder invloed van de hoge dichtheid migratie naar buiten het natuurgebied plaatsvindt. Hier wordt de soort jaarlijks in bermen in het cultuurland gevonden en zijn ook waarnemingen bekend uit tuinen en van het kerkhof van Griendtsveen of Helenaveen (Mond. Med. Peter Keijzers).

2 Structuur

Afname van de vegetatiestructuur is voor alle reptielen nadelig. Eenvormige heide herbergt dan ook zeer lage dichtheden. Mozaïekpatronen en overgangen (bosranden, wat opslag op de heide) herbergen vrijwel altijd de hoogste dichtheden. Toch komen

ook hoge dichtheden voor in dichte vegetaties van Pijpenstrootje en Bochtige smelev (Gruschwitz, 1993 blz. 39-114; Coelen, 1992 blz. 305; Lenders, 1992). Vervilte, oude Bochtige smelev-matten vormen in droge heideterreinen vaak een belangrijk leefgebied (eigen veldwaarnemingen Jeroen; Lenders, 1992).

In het **beheer** vormen te grootschalige beheersmaatregelen en te intensieve begrazing de hoofdoorzaken voor achteruitgang.

1 Plaggen, maaïen, chopperen en branden

Een te rigoureuze plag/maai/brandbeheer is desastreus voor de soort. Zeer rigoureuze verwijderen van opslag is hoogstwaarschijnlijk ook negatief. Doordat er onder de verwijderde opslag meestal nog een rijk gestructureerde vegetatie aanwezig is, is het niet zo erg als het volledig verwijderen van de vegetatie.

Belangrijk is slechts een beperkt deel van de oppervlakte van het leefgebied te plaggen. Het verdient bovendien de voorkeur enkele kleine plekken te behandelen boven één groot stuk. Een grillige plagplek biedt meer verschillende gradiënten dan bijvoorbeeld een strak rechthoek. Grillig plaggen vormt echter slechts een extra verbetering, terwijl kleinschalig plaggen de essentie is. Het woord "plaggen" kan in de bovenstaande alinea zonder meer ook vervangen worden door "maaïen", "chopperen" en "branden". Bij branden speelt echter ook de tijd van het jaar een rol. Wanneer Gladde slangen actief zijn, lopen zij uiteraard een grotere kans last te ondervinden dan wanneer zij decimeters diep onder de grond zitten. Voor de Gladde slang lijkt branden in november, december of januari dan ook het minst schadelijk (best prof. judg.).

2 Begrazing

Door te intensieve begrazing binnen rasters kunnen slangen binnen de rasters verdwijnen. Bij dichtheden van 1 GVE op 4-5 ha. jaarrond zie je al na 1 tot 2 jaar dat gesloten vegetaties geheel worden opengeboken, dat bulten Pijpenstroo veranderen in afgekloven polletjes, dat hoge, oude Struikheiplanten uit elkaar getrapt raken en afbreken en dat bomen geheel worden "opgeschoren". Alle dekking in de vorm van afhangende takken dichte vegetaties en een dikke ongestoorde strooisellaag verdwijnt zo uit het terrein. Dergelijke structuren leveren niet alleen dekking aan de Gladde slang maar ook aan zijn prooi, vnl. muizen en ook hagedissen. Bovendien is vocht- en thermoregulatie in deze terreinen niet meer goed mogelijk. Zelfs een weinig eisen stellend reptiel als de Levendbarende hagedis verdwijnt nagenoeg volledig uit dergelijke terreindelen. Begrazing met een deskundige herder lijkt de meest ideale vorm van begrazingsbeheer. Jaarrondbegrazing binnen een raster zou met dichtheden van op zijn hoogst 1 GVE per 10 ha. maar over het algemeen met 1 op 15-35 ha. uitgevoerd moeten worden. Mogelijk is dan lokaal aanvullend handmatig beheer, zoals wat opslag verwijderen, noodzakelijk. In kleine terreinen moet wellicht in het geheel niet binnen een raster begraaasd worden.

Het integraal begrazen van ook de al zeer structuurrijke delen moet zeker bij kwetsbare populaties worden vermeden. Dit soort plekken vormen, bij een onverhoopt te intensief uitgevoerd beheer, de laatste refugia binnen een terrein. Worden dit soort plekken ook te intensief mee begraaasd, dan blijven er nauwelijks plaatsen over waar de soort zich in een redelijke dichtheid kan handhaven. In de Mariapeel bleken Levendbarende hagedissen vrijwel uitsluitend aanwezig te zijn in een smalle strook structuurrijke heide juist buiten het raster (eigen veldwaarn. Jeroen). Ditzelfde geldt voor de Levendbarende hagedis en Gladde slang op de Cartierheide (mond. Med. Kees Marijnissen en Frans van Erve). Op een particulier landgoed in Zundert waar nog Gladde slangen voorkomen, waren ook al na 2 jaar begrazen de negatieve effecten duidelijk zichtbaar (eigen waarneming Jeroen 1999). Bij de aanwezigheid van dit op één na meest bedreigde reptiel van Nederland met het beheer met de uiterste zorg worden uitgevoerd en begeleid/geëvalueerd.

3 Vernatting

Water dient niet in de winter plotseling te worden opgezet (best prof. judg.). Hibernacula kunnen zo onder water komen te staan. Kennis van de ligging van

hibernacula is dan ook essentieel. Dit zijn plekken die tientallen jaren trouw door populaties gebruikt worden.

Vraag 2

De grote heideterreinen op de Veluwe m.n. de Nat. Parken Veluwezoom en Hoge Veluwe. Het Peelgebied en Fochteloerveen zijn plaatselijk zeer rijk aan Gladde slangen, maar kunnen moeilijk als intact worden aangemerkt.

Vraag 9

zie adder.

Literatuur

zie literatuur bij Adder.

Zandhagedis

Inleiding

De Zandhagedis is een soort van droge heideterreinen en ook wel open plekken in bos. Ecologisch gezien heeft de Zandhagedis veel overeenkomsten met de Gladde slang en ze komen dan ook vaak samen in een terrein voor. In deze tekst worden slechts zaken besproken waarin de Zandhagedis afwijkt van de Gladde slang. Belangrijkste redenen van achteruitgang van de Zandhagedis zijn versnippering en het op grote schaal verdwijnen van het voorkeursbiotoop direct gevolgd door achteruitgang van de structuur. De factoren worden in volgorde van belang behandeld.

1 Structuur

Afname van de vegetatiestructuur is voor alle reptielen nadelig. Eenvormige heide herbergt dan ook zeer lage dichtheden. Mozaïekpatronen en overgangen (bosranden, wat opslag op de heide, takkenhopen) herbergen vrijwel altijd de hoogste dichtheden. Vergrassing zorgt voor grotere home-ranges van de Zandhagedis en daaruit volgt dat de dichtheid afneemt.

2 Open zand

Open, niet-humeus zand dat niet wordt beschaduwd, is geschikt als eiafzetplek voor de Zandhagedis. Hoewel het leggen van eitjes uiteraard essentieel is voor de voortplanting, hebben wij het idee dat in de meeste terreinen voldoende open zand aanwezig is. Op veel terreinen zijn nog open stuifzandstukjes, tankbanen of graafplekken van konijnen aanwezig. Wij gaan er van uit dat de eiafzet dan ook niet snel de bottleneck vormt voor het voortbestaan van een populatie. Versnippering en verdwijnen van leefgebied en afname van de structuur door beheer of via atmosferische depositie is voor deze soort naar onze mening van groter belang. Waar de afwezigheid van voldoende open zand wel limiterend lijkt te zijn, dienen plekken aangelegd te worden.

Goede eiafzetplekken voldoen aan de volgende kenmerken:

- onbegroeid, niet-humeus zand
- geen beschaduwing door bomen
- liefst op een zuid-helling
- grootte 1-2 m² op een helling en 2-8 m² op vlak terrein

Er dienen 5-10 van zulke eiafzetplekken per hectare geschikt biotoop aanwezig te zijn (Bund, v.d., 1991).

Voor het beheer wordt verwezen naar de tekst bij de Gladde slang.

Literatuur

Bund, v.d., 1991. Herpetofauna in weg- en spoorwegbermen. WARN-publicatie nr. 7.
Glandt & Bischoff, 1988. Biologie und Schutz der Zauneidechse. Mertensiella, Supplement zu Salamandra.

Vinpootsalamander

In Noord-Brabant en op de zandgronden van Limburg stelt de Vinpootsalamander overeenkomstige eisen als de Heikikker. De soorten komen dan ook nogal eens samen voor in vennen. De Vinpoot is sterker gebonden aan een bosrijke omgeving dan de Heikikker. In tegenstelling tot de Heikikker bezet de Vinpoot vaker beschaduwde bospoelen en ook wel nieuw aangelegde poelen. Dergelijke poelen worden door de Heikikker zelden bezet of pas nadat ze oud zijn en eerder met de term “moeras” betiteld kunnen worden.

Aangezien Vinpoot en Heikikker ecologisch veel gemeen hebben, worden hier slechts de markante verschillen besproken.

Landbiotoop

Het grootste verschil tussen de Heikikker en Vinpootsalamander zit hem in het gebruik van het landschap. De Heikikker is buiten de voortplantingstijd tot op meer dan 1 kilometer van een voortplantingswater te vinden. De Vinpoot heeft een veel geringere actieradius (tot ca. 400 m., Marijnissen, 1992). Vaak wordt de soort direct op de venoever bv. in pollen Pijpenstro of Pitrus aangetroffen. Maatregelen direct rondom een ven zullen door de Heikikker dan ook makkelijker “ontweken” kunnen worden dan door de Vinpoot. Wanneer bv. rondom een ven een strook van 50 meter breed geplagd wordt, betekend dat voor een Vinpoot een flinke wandeling tot aan geschikt landbiotoop met alle risico's (predatie, uitdroging) van dien. De Heikikker zal dat stuk in korte tijd overbruggen. Belangrijker nog is dat een groot deel van de populatie zich in die eerste tientallen meters rond een ven kan ophouden en dus met het plagsel wordt verwijderd.

Rond wateren (met Vinpoten) dient dan ook nooit in één jaar de gehele oever in een brede strook aangepakt te worden. Altijd dienen de nodige ruige stukken (gagelstruweel, flinke pollen van russen of grassen) gespaard te blijven.

Als uiterste alternatief kan bij een ingrijpende opschoon-actie vervangend landbiotoop worden aangebracht in de vorm van hout- en takkenstapels afgedekt met blad en wat grond.

Baggeren

Bij met name (Vinpoot)salamanders moet ook rekening worden gehouden met massale overwintering in het water. Baggeren in de winter kan dan ook fataal worden voor het overgrote deel van een populatie. Zeker in geïsoleerde situaties dient men hier op te letten. Baggeren in het najaar heeft het voordeel dat de metamorfose heeft plaatsgevonden en alle dieren in de populatie dus ook op het land kunnen overleven. Wanneer het baggerdepot op geringe afstand van een water ligt, kunnen dan wellicht nog wat dieren terug trekken naar het water. Bovendien zijn ze in deze periode nog voldoende actief om een veilig heenkomen te zoeken. Bij lage temperaturen zullen ze daartoe niet of nauwelijks in staat zijn.

Er is relatief weinig onderzoek aan deze soort verricht. Lenders, 1989 noemt de positieve invloed van een lichte mate van menselijke beïnvloeding (lichte bemesting/buffering) op de biodiversiteit van vennen, in het bijzonder die van salamanders.

Vraag 2

De Meinweg en Hamert vormen geschikte referenties. Ook gebieden in Midden- en West-Brabant herbergen aanzienlijke populaties van deze soort. Bovendien ligt hier een ven (Leikeven?) waar herstelmaatregelen hebben plaatsgevonden. Enkele leden van RAVON Noord-Brabant zijn hier goed mee bekend. De eerste resultaten van inventarisaties wijzen op een positieve reactie van amfibieën op de maatregelen.

Vraag 10

Bij onderzoek van vennen en hoogveenwateren dient gebruik gemaakt te worden van een schepnet en evt. avond/nachtbezoeken met een zaklamp. Het ingraven van emmers en plaatsen van schermen kost enorm veel tijd en is als methode voor grote aantallen wateren daarom minder geschikt. Voordeel van die methode is wel dat een nauwkeuriger beeld van de aantallen verkregen wordt. Wanneer echter

gestandaardiseerd adulte dieren geteld worden op een oevertransect en larven met een gestandaardiseerd aantal scheppen, kunnen ook vergelijkbare resultaten worden verkregen. Ook kunnen op gestandaardiseerde wijze eiklomopen/-snoeren worden geteld. Bij 3-5 bezoeken van 20 tot 60 minuten aan een water wordt een zeer goed beeld van de soortensamenstelling en een behoorlijk beeld van de aantallen verkregen. Per water is men dus minimaal $3 \times 20 = 1$ uur en maximaal $5 \times 60 = 5$ uur per jaar kwijt. Het gebruik van valkuilen zal een veel grotere tijdsinvestering vergen.

Literatuur

Lenders, 1989. De invloed van verzuring en eutrofiëring in een ven op vier soorten watersalamanders. *De Levende Natuur* 90(3): 79-84.
Marijnissen, 1992. Vinpootsalamander. In: J.E.M. van der Coelen (red.). *Verspreiding en ecologie van amfibieën en reptielen in Limburg*. Natuurhistorisch Genootschap in Limburg, Stichting RAVON; Maastricht, Nijmegen.

Heikikker

De Heikikker komt voor in niet te zure vennen en hoogveenwateren. Ook in aangrenzende beekdalen en natte schraallanden die tot de heide- en hoogveen-systemen gerekend kunnen worden, kan de soort aanwezig zijn. Buiten deze leefgebieden in Hoog-Nederland komt de soort voor in laagveengebieden en kleine, oude landschapselementen in de poldergebieden van Laag-Nederland.

De onderstaande factoren zijn in afnemende volgorde van belangrijkheid weergegeven.

1 Versnippering

Studies van Alterra hebben aangetoond dat de Heikikker gevoelig is voor versnippering (correlatief veldonderzoek: Vos & Chardon, 1996; Vos, 1999).

2 Zuurgraad

Afname van de zuurgraad van het water is al lange tijd een bekende oorzaak van de sterfte van embryo's. Welk effect dit op populatieniveau heeft is niet bekend. Er zijn veel voorbeelden bekend van 100% beschimmeling van de eiklommen. Als dat meerdere jaren achter elkaar voorkomt, is het voorstelbaar dat een populatie in aantal afneemt of zelfs verdwijnt. Dit zal eerder gebeuren wanneer het om het enige voortplantingswater in een gebied gaat en er geen migratie van dieren uit andere gebieden mogelijk is (causaal labonderzoek: Leuven et al., 1986; veldonderzoek: Coelen, 1992 blz. 303; Foppen, 1992).

3 Verdroging

Door daling van de waterstand in voortplantingswateren kan, afhankelijk van de vorm van het voortplantingswater, de zone ondiep water afnemen. Dit is juist de plek waar Heikikkers bij voorkeur hun eitjes afzetten. Volledig droogvallen van het water is, als het gedurende meerdere jaren voorkomt, natuurlijk een extreem schadelijk effect van verdroging (Best prof. judg.; Coelen, 1992 blz. 303).

4 Predatiedruk

De predatiedruk in vennen en hoogveenwateren is met name in Zuidoost-Brabant en Limburg ten westen van de Maas onnatuurlijk hoog door de soms massale aanwezigheid van de Zonnebaars en met name de Amerikaanse hondsvij (eigen waarn. Raymond en Jeroen). De Heikikker komt echter samen met deze vissoorten voor.

Effecten van vis specifiek op Heikikker-populaties zijn niet beschreven. Op Nederlandse schaal is vispredatie van ondergeschikt belang, in specifieke gebieden in Zuidoost-Nederland is het dat mogelijk niet.

Onderzoek naar de effecten van de Amerikaanse hondsvij en Zonnebaars op amfibieën in Zuidoost-Nederland is gewenst.

Beheer

In een onderzoek van Strijbosch (1980) naar landbiotopen van amfibieën in de Hatertse Vennen bleek de Heikikker met name in zeer vochtige gras- en kruidenvegetaties voor te komen, die niet door bomen overschaduwd werden. Daarnaast wordt de soort ook veel in heidevegetaties en ook wel in bos aangetroffen. De Heikikker maakt van een groter oppervlak landbiotoop gebruik dan bijvoorbeeld de Vinpootsalamander, die vaak in vergelijkbare wateren voorkomt als de Heikikker. Buiten de voortplantingstijd kunnen Heikikkers in de heide en in bossen op relatief grote afstand van het voortplantingswater worden aangetroffen (tot enkele kilometers, eigen waarn. Raymond). Dit brengt met zich mee dat ook in het beheer op wat ruimere afstand van vennen, rekening met deze soort gehouden kan worden. In een klein onderzoekje van H. Strijbosch bleek de Heikikker evenals *Lacerta vivipara* en *L. Agilis* gevoelig voor overbegrazing van de heide. De aantallen waren er lager dan in onbegraasde heide.

Specifieke kennis over de invloed van beheer op landbiotopen van amfibieën is nauwelijks aanwezig. Voor de Heikikker lijken verzuring, verdroging en versnippering veruit de belangrijkste bedreigingen te zijn.

Overgangen tussen vegetatie(structuur)typen blijken van belang te zijn. Bij het beheer is fasering en het uitvoeren van maatregelen in niet te grote oppervlakten van belang. Een belangrijk punt bij het opschonen van vennen en venoevers is de buffercapaciteit. Door afvoer van de dikke laag slib verdwijnt deze namelijk soms volledig. Opschonen van vennen met Heikikker-populaties zonder dat de aanvoer van gebufferd water is gewaarborgd, dient dan ook niet te gebeuren.

Het uitbaggeren van een ven in één keer schatten wij niet als desastreus in voor de Heikikker (mits de buffercapaciteit gewaarborgd wordt!). Datzelfde geldt ons inziens voor de oever. Indien echter een bescheiden stuk bodem met vegetatie aan de zonnige kant van het ven gespaard kan worden, zou dat beter zijn. Hier kan dan in een enigszins bescherming biedende omgeving eiafzet plaatsvinden.

Grootschalig uitgevoerde beheersmaatregelen op de heide zoals plaggen en maaien en te intensieve begrazing worden door Jonkers (1995) als een bedreiging van het landbiotoop ingeschat.

Vraag 2

Met name de grotere Drentse heide- en hoogveengebieden vormen goede referentiegebieden voor de Heikikker. Brabantse, Limburgse, Overijsselse en Gelderse heideterreinen herbergen veelal kleinere en meer versnipperde populaties.

Vraag 10

Zie bij Vinpootsalamander.

Literatuur

- Jonkers, 1995. Herpetofauna en de heterogeniteit van heidevelden. IBN-rapport 188, Wageningen.
- Vos, C.C., 1999. A frog's-eye view of the landscape. Quantifying connectivity for fragmented amphibian populations. Proefschrift
- Vos, C.C. & J.P. Chardon, 1996. Effecten van wegen op het voorkomen van de Heikikker in Zuidwest-Drenthe. DWW-Rapport Project Versnippering, deel 26.
- Leuven, R.S.E.W., C. Den Hartog, M.M.C. Christiaans & W.H.C. Heijligers, 1986. Effects of water acidification on the distribution pattern and the reproductive succes of amphibians. *Experientia* 42: 495-503.
- Strijbosch, H., 1980. Habitat selection of amphibians during their terrestrial phase. *Brit. J. Herpetology* 6: 93-98.
- Foppen, 1992. Heikikker. In: J.E.M. van der Coelen (red.). Verspreiding en ecologie van amfibieën en reptielen in Limburg. Natuurhistorisch Genootschap in Limburg, Stichting RAVON; Maastricht, Nijmegen.
- Coelen, J.E.M. van der (red.). Verspreiding en ecologie van amfibieën en reptielen in Limburg: 92-104. Natuurhistorisch Genootschap in Limburg, Stichting RAVON; Maastricht, Nijmegen.

7b: Kruistabellen herpetofauna

Ver-factoren:

A: G: H: V: Z:	<i>Ei</i>		<i>Larve</i>				<i>Adult</i>				
	Aanwezigheid voorkeurshabitat voor ei-afzet/nest- bouw	Autonome ontwikkeling eieren/embryo- genese	Dispersie/migra- tie naar ander voorkeurs- habitat	Aanbod/ bereik- baarheid dierlijk voedsel	Thermovocht- en osmo- regulatie/ activiteits- niveau	Overig	Dispersie/migra- tie naar ander voorkeurs- habitat	Aanbod/ bereikbaar- heid dierlijk voedsel	Thermo-, vocht- en osmo- regulatie/ activiteits- niveau	Contact met andere individuen/ populaties	Seizoens- migratie
Abiotiek											
Afname zuurgraad		H,V									
Afname buffercapaciteit		H,V									
Afname watervolume, grondwaterstandsverlaging					A				A		
Afname fluctuaties in microklimaat (temperatuur)					A,Z,G				A,Z,G		
Vegetatie											
Toename primaire productie, toename successie		Z			Z				Z		
Toename tolerante flora; vergrassing				Z	Z			Z	Z		
Fauna											
Toename predatiedruk (relatief)						H,V					
Landschapsstructuur											
Afname oppervlakte open/kaal zand	Z										
Afname watervolume en oppervlak	H,V										
Afname variatie in vegetatiestructuur; verruiging					A,Z,G				A,Z,G		
Afname mozaïekpatronen, randen, overgangen					A,Z,G				A,Z,G		
Overig (WEGEN)			A,Z,G				A,G,H,V			A,Z,G,H,V	A,G

Herstelmaatregelen:

	Ei	Larve			Overig	Adult				
	Overig	Dekking tegen abiotische stress (weer)	Dekking tegen biotische stress (verstoring/predatie)	Thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau		Autonome ontwikkeling adult/ fysieke conditie, vitaliteit	Dekking tegen abiotische stress (weer)	Dekking tegen biotische stress (verstoring, predatie)	Thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau	Overig
A: Adder G: Gladde Slang H: Heikikker V: Vinpootsalamander Z: Zandhagedis										
Plaggen/chopperen										
oppervlakte te plaggen/chopperen deel		H,V	H,V	A,Z,G,H,V			H,V	H,V	A,Z,G,H,V	
omvang en vorm plagstroken		H,V	H,V	A,Z,G,H,V			H,V	H,V	A,Z,G,H,V	
situering plagstroken		V	V	V			V	V	V	
Maaïen										
oppervlakte te maaïen deel		H,V	H,V	A,Z,G,H,V			H,V	H,V	A,Z,G,H,V	
omvang en vorm maaïstroken		H,V	H,V	A,Z,G,H,V			H,V	H,V	A,Z,G,H,V	
situering maaïstroken		V	V	V			V	V	V	
Begrazen										
wijze van begrazen (herder of raster)		A,Z,G	A,Z,G	A,Z,G			A,Z,G	A,Z,G	A,Z,G	
soort grazer		Z	Z				Z	Z		
begrazingsintensiteit/dichtheid		A,G,H,V	A,G,H,V	A,Z,G,H,V			A,G,H,V	A,G,H,V	A,Z,G,H,V	
begrazingsperiode				A,Z,G					A,Z,G	
integraal begrazen van gevarieerde terreindelen		A,Z,G	A,Z,G	A,Z,G			A,Z,G	A,Z,G	A,Z,G	
Branden										
tijdstip van uitvoeren	Z				A,Z,G					A,Z,G
Vrijstellen/plaggen oevers										
oppervlakte vrij te stellen deel		V	V	V			V	V	V	
omvang en vorm plagstroken		V	V	V			V	V	V	
situering plagstroken		V	V	V			V	V	V	
Baggeren										
tijdstip slibverwijdering						V				
Hydrologische maatregelen										
tijdstip van uitvoeren					A,G					A,G

7c: Brainstorm herpetofauna

27 september 2000

Aanwezig: Henk Strijbosch (HS), Jeroen van Delft (JvD, RAVON), Raymond Creemers (RC, RAVON), Chris van Turnhout (CvT), Suzanne Stuijzand (SS), Hans Esselink (HE).

CvT en SS hebben in april van dit jaar een enquête opgesteld, waarin de problematiek rond ver-thema's (verzuring, vermessing en verdroging) en beheer voor heidefauna aan de orde werd gesteld. Deze enquête is door deskundigen voor negen diergroepen ingevuld, te weten: vogels, reptielen, amfibieën, zoogdieren, sprinkhanen, dagvlinders, loopkevers, libellen en watermacrofauna. In samenspraak met het DT-Fauna is besloten volgend op deze 'enquête ronde' per diergroep een brainstormsessie met verschillende deskundigen te houden, om zodoende nog dieper op de problematiek in te kunnen gaan. De enquête vormde een leidraad tijdens deze brainstorm. Jeroen van Delft en Raymond Creemers (RAVON) hebben de enquête voor de herpetofauna ingevuld.

De belangrijkste vragen tijdens de brainstorm zijn welke bottlenecks er bestaan voor reptielen en amfibieën in het heidelandschap in relatie tot ver-thema's en beheer. Tevens willen we weten welke kennislacunes er bestaan, en waar de prioriteiten liggen bij het opstellen van nieuw onderzoek. Het onderstaande vormt een aanvulling op de ingevulde enquête. De meeste uitspraken die zijn gedaan zijn gebaseerd op expert judgement, tenzij anders aangegeven.

Algemeen

- Ter aanvulling op de tekst in de enquête: de Adder komt vaak in de hoogste dichtheden voor op de overgangen van hoger gelegen, droge naar lager gelegen, natte heidedelen (JvD). Voor Adder en Gladde Slang geldt dat ze aan grote aaneengesloten heideterreinen gebonden zijn.
- In de enquête werd aangegeven dat juveniele stadia ongeveer even gevoelig zijn voor negatieve effecten ten gevolge van ver-factoren als adulte stadia. Dit is onjuist, juvenielen zijn gevoeliger. Ze hebben een grotere oppervlakte/inhoud-ratio, waardoor ze kwetsbaarder zijn voor bv. verdroging, en ze moeten nog energie steken in hun groei.
- In de enquête zijn de meest kritische soorten opgenomen. De Levendbarende Hagedis is minder kritisch dan bv. de Adder.

Bottlenecks, algemeen

- Versnippering van populaties (een ver-thema dat verder buiten beschouwing blijft in de Inhaalslag) is in Nederland voor alle bedreigde reptielen en amfibieën op het moment de belangrijkste bottleneck. Het verdwijnen van kleine heisnippers gaat ook nu nog in volle gang door. Zo bleken in Noord-Brabant meer dan 50% van de heisnippers die halverwege jaren '80 nog aanwezig waren, eind jaren negentig te zijn verdwenen door het uitblijven van beheer (verbost) (van Delft & Kuenen 1998).
- Daarnaast behoort een te intensief en grootschalig uitgevoerd heidebeheer (vooral begrazing en plaggen) voor alle reptielen tot de belangrijkste bedreigingen, belangrijker dan de effecten van verzuring, verdroging en vermessing.
- Kleine heideterreinen worden dus te weinig beheerd, grote heideterreinen worden juist 'over'beheerd.
- Daarnaast is verdroging voor een aantal soorten reptielen ook een belangrijk probleem. Dit geldt bijvoorbeeld voor de Levendbarende Hagedis. Hoewel versnippering ook voor deze relatief algemene soort de belangrijkste bedreiging vormt, speelt verdroging (daling grondwaterstand) een belangrijke rol in terreinen die worden overbegraasd. Overbegrazing leidt namelijk tot een lage dichte vegetatie en het verdwijnen van de strooisellaag en het microreliëf van de bodem. Hierdoor ondervinden de hagedissen problemen om voldoende beschutting te vinden (koele plekjes), waardoor ze uitdrogen. Dat kan in dit soort terreinen de 'genadeklap' betekenen. Labexperimenten hebben uitgewezen dat Levendbarende

Hagedissen niet met continu droge omstandigheden om kunnen gaan, ze verliezen dan teveel vocht (Strijbosch H. 1986. Niche segregation in sympatric *Lacerta agilis* and *L. vivipara*. In: Rocek Z. (ed.) Studies in herpetology). Dat geldt ook voor de Ringslang. De Gladde Slang heeft juist een lage verdampingssnelheid en is daardoor zeer goed aangepast aan droge omstandigheden. Dat geldt ook voor de Zandhagedis. De Adder neemt een tussenpositie in, maar is wel in staat de verdampingssnelheid snel aan veranderende omstandigheden aan te passen.

Binnen 7 uur kan dit verlaagd worden van het niveau van de Ringslang naar het niveau van de Gladde Slang (Mulder J. 1987. Pulmo-cutaan waterverlies bij de inheemse slangen. Studentenverslag nr. 275, Afd. Dieroecologie, KU Nijmegen).

Voor Levendbarende Hagedissen die in hogere (al dan niet vergraste), niet begraasde vegetaties voorkomen vormt verdroging veel minder een bedreiging; in opgaande vegetaties heerst immers een koeler en vochtiger microklimaat, waardoor verdrogingsproblemen geen belangrijke rol spelen.

- Ook voor alle amfibieën is verdroging een belangrijk probleem. Afname van het watervolume en -oppervlak leidt tot minder mogelijkheden om eieren af te zetten. Verdroging van het landbiotoop vormt voor amfibieën waarschijnlijk geen bottleneck. Ze zijn op het land namelijk 's nachts actief (foerageren) en dan heersen koelere en vochtiger omstandigheden.
- Belangrijke bottlenecks in relatie tot ver-factoren zijn in het landbiotoop niet te verwachten voor amfibieën. Mogelijk wel in relatie tot maatregelen, bv. intensieve begrazing vermindert dekkingsmogelijkheden.
- Vermesting van voortplantingswateren vormt naar verwachting geen belangrijke bottleneck voor amfibieën. Onder de huidige omstandigheden profiteren ze juist van bemesting van heidevennen; wateren die bemest worden door grote grazers zijn het best voor salamanders (in feite storingssoorten op de heide). In verzuurde venen is veresting eerder een probleem, maar die hebben zich dan al afgespeeld in de verzuringsfase.
- Het voedselaanbod is voor herpetofauna normaliter geen bottleneck. Ze hebben weinig voedsel nodig (Adder: 5-6 muizen per jaar), hebben een breed voedselspectrum en zijn goed aangepast aan tijdelijke voedseltekorten.
- Pijpenstrootje hoort van nature in heideterreinen thuis (althans in Zuid-Nederlandse heides, onderzoek J. de Smidt) en heeft in niet vergraste situaties ook een positieve invloed op het voorkomen van herpetofauna. Een hei waarin op kleine schaal 'gerotzooïd' wordt (kleine vuilstortjes, ruige bemeste plekjes, putjes) is het meest interessant voor reptielen. Daarom was het heidelandschap ten tijde van het verval van het oude potstalsysteem (begin 20^e eeuw) ook optimaal (HS).
- Voor het huidige heidebeheer kunnen we niet zonder meer terugvallen op de manier waarop dat vroeger werd gedaan. Heideterreinen zijn nu bijvoorbeeld te klein om plaats te bieden aan allerlei 'macrogradiënten'. Zo was er vroeger een begrazingsgradiënt rondom schapenkralen, die zichzelf in stand hield: veel begrazing dichtbij de kraal, nauwelijks begrazing verder weg en geen begrazing in de centrale delen van grote heideterreinen. Ieder organisme had zijn plek ergens op deze gradiënt (HS).
- Begrazing is primair een geschikte beheersmaatregel, maar wel voor de lange termijn en in grote gebieden, wat tegenwoordig moeilijk te realiseren is. In de eerste plaats omdat er geen uitwijkmogelijkheden voor dieren zijn, heideterreinen zijn te klein. In de tweede plaats omdat effecten van begrazing alleen op lange termijn positief effect zullen hebben. Deze tijd is er niet meer: met de huidige depositie groeit alles weer snel dicht. Met intensieve begrazing is het risico groot dat kleine restpopulaties weggevaagd zullen worden. Zeer extensieve begrazing biedt betere mogelijkheden. Begrazing met een herder is fundamenteel *anders* (lees beter) dan begrazing binnen een raster. Binnen een hek is er al vrij snel overbegrazing, een herder zoekt actief de rijkste plekken in een terrein op om zijn kudde te laten grazen. In van nature voedselarme ecosystemen is het gevaarlijk om grote grazers in te zetten: snel overbegrazing. Schapen voldoen beter. Begrazing werkt op biotoopniveau negatief, op landschapsniveau positief. Kortstondige begrazing met herder is positief, langdurige begrazing binnen hek is negatief. Conclusie: begrazing is een goede beheersmaatregel, maar moet in Nederland

(met eilandjes van natuur) met 'groene vingers' (oog voor detail) worden uitgevoerd (HS mond med.).

- Andere maatregelen zijn beter te sturen, zoals plaggen, opslag verwijderen en branden (wel kleinschalig uitvoeren). Voor elke maatregel geldt dat, mits kleinschalig/extensief uitgevoerd, ze ter plekke, op korte termijn destructief uitwerken op individueel niveau. Op de lange termijn zal echter op populatieniveau winst geboekt worden. Bijv. zwijnen: eten eieren op. Maar: voor de soort zijn ze wel gunstig, want open plekken worden behouden. Zelfde redenatie voor begrazing. Het gaat erom of de mogelijkheid bestaat om te herbevolken. De timing van beheer is minder van belang dan de schaal waarop beheerd wordt.

Bottlenecks, soortspecifiek

- **Adder**

Adders doen het veel beter in sterk vergraste heides dan in eenvormige Struikheivegetaties. Dit komt omdat in vergraste vegetaties meer structuur aanwezig is (bulten en pollens; betere vochtregulatie mogelijk) en ook meer prooien voorhanden zijn (Aardmuis, Veldmuis, spitsmuizen; beter voedselaanbod). Grote oppervlaktes homogene heide, als gevolg van plaggen, zijn voor Adders dan ook ongeschikt (maakt niet uit of er nu 1 of 10 jaar geleden geplagd is).

In de enquête staat dat branden het minst schadelijk is in de winter. Echter, niet alle Adders overwinteren diep in de grond, vaak ook oppervlakkig of in de vegetatie. Dan zijn ze juist extra kwetsbaar voor branden. Voor alle destructieve maatregelen geldt dat ze lokaal tot directe vernietiging van dieren leiden, maar dat voor de lange termijn mogelijkheden gecreëerd worden, mits de behandelde delen herbevolkt kunnen worden vanuit de omgeving. Dit varieert per soort, afhankelijk van dispersiecapaciteit. Die is voor Adder en Gladde Slang relatief laag, voor Levendbarende Hagedis en Ringslang relatief hoog. Veldwerk heeft uitgewezen dat 1% van een Levendbarende Hagedissen populatie sterk dispergerend is en enkele kilometers kan afleggen op zoek naar nieuwe gebieden (HS). Echter, deze individuen moeten wel geschikt habitat tegenkomen, anders zijn ze gedoemd te sterven.

- **Gladde Slang**

De Gladde Slang is in feite goed bestand tegen de effecten van verzuring, verdroging en vermessing. De soort bereikt hoge dichtheden in verdroogde hoogvenen en in vervulde oude Bochtige Smele-vegetaties in heides (JvD). In dit soort vegetaties is nog voldoende microreliëf aanwezig (zie Adder). De Gladde Slang reageert daarentegen sterk negatief op versnippering, ook binnen leefgebieden (moet grote terreinen hebben), en op overbegrazing en achterstallig beheer (verbossing, dichtgroeien open plekken). In begraasde terreinen zijn de Gladde Slangen vaak teruggedrongen tot de randen en tot de plekken waar de rasters staan.

Omdat slangen oud kunnen worden (tot 20 jaar) kan het lang duren voordat een populatie als gevolg van slecht beheer helemaal is verdwenen. Uitgestelde effecten spelen een belangrijke rol.

- **Zandhagedis**

Dit is het enige reptiel dat voor de ei-afzet gebonden is aan stukken open zand. Zandhagedissen komen alleen voor in droge heide, Levendbarende Hagedissen komen ook voor in natte heide of in bossen. Waar beide soorten ogenschijnlijk samen voorkomen, is sprake van habitatsegregatie op microschaal (zuidhellingen vs. noordhellingen, open vs. dichte vegetatie). De huidige verspreiding in Nederland wordt deels verklaard door het huidige biotoop, maar voor een belangrijk deel ook door de gebiedsspecifieke ontwikkelingsgeschiedenis (biotoop en beheer) en de huidige kolonisatiemogelijkheden.

Er is een tijdje gediscussieerd over wat de exacte bottleneck voor de Zandhagedis is: afname van de vegetatiestructuur (mogelijkheid tot thermoregulatie) of afname van de hoeveelheid open zand (ei-afzetmogelijkheden). In de terreinen die vooral

beïnvloed worden door de negatieve effecten van verzuring en vermessing (vermossing, vergrassing, veralging), is een afname van open zand waarschijnlijk de bottleneck. Zandhagedissen moeten dan vaak uitwijken naar zandpaden, waar de mortaliteit meer dan 33 keer groter is dan op andere stukjes open zand. Echter, in terreinen die sterk worden overbegraasd (en dat zijn er behoorlijk wat) is de vegetatiestructuur zo sterk genivelleerd, dat dit hier vaak de bottleneck vormt. Een gebrek aan vocht (verdroging) is in Nederland geen probleem in relatie tot de ontwikkeling van de eieren. Regen voorziet hierin, de eieren kunnen dit efficiënt opnemen en vasthouden. Mogelijk hebben eieren een bepaalde minimum-temperatuur nodig om zich te kunnen ontwikkelen. Als dat zo is, dan zal deze in ieder geval beneden de 10 graden Celcius liggen; onder deze temperatuur is geen onderzoek gedaan.

Het is behoorlijk goed bekend aan welke voorwaarden de ei-afzetplekken van Zandhagedissen moeten voldoen; zie de enquête (van de Bund 1991), enkele publicaties van Corbett en Strijbosch en Martens J.G.W. & Spaargaren J.J. 1988: Ei-mortaliteit, legselgrootte en nestplaatskeuze van de Zandhagedis *Lacerta agilis* L. Rapport 286, Werkgroep Dieroecologie, KU Nijmegen.

Open onbegroeid zand wordt geprefereerd (79% van de legfels); daarnaast worden ook eieren afgezet onder een dunne gedeeltelijke moslaag (18%) en onder vegetatie (2%). Onder zand is de legsel dichtheid echter twee keer zo hoog als onder mos, de ei-mortaliteit verschilt niet.

De gemiddelde oppervlakte van het open zand op ei-afzetplekken bedraagt 2,5-3 m², maar het benodigde oppervlak is mogelijk afhankelijk van de hellingshoek: 1-2 m² op een helling en 2-8 m² op vlak terrein.

Het open zand moet erg droog (vochtgehalte 2%, na regen 5%) en erg humusarm zijn (organische stofgehalte 1%).

De eieren worden afgezet binnen een afstand van 40 cm van de vegetatierand, bij voorkeur op een afstand van 20-40 cm. Deze afstand is niet afhankelijk van de oppervlakte open zand.

De gemiddelde hoogte van de randvegetatie is 30 cm. Deze bestaat vooral uit Struikhei. (80%), en daarnaast lage grassen of kruiden. Bomen en struiken komen niet in randvegetatie voor, er mag geen beschaduwing zijn. Op grotere afstand zijn soms wel struiken aanwezig.

90% van de ei-afzetplekken ligt op een helling. Hellingen van 5-10 graden kwamen het meeste voor. Er is een sterke voorkeur voor zuid en zuidwest georiënteerde hellingen. Er dienen 3-10 van zulke ei-afzetplekken per hectare geschikt biotoop aanwezig te zijn.

• Heikikker

Hoewel Heikikkers hun eieren normaliter in vennen afzetten, kunnen ze zich in natte jaren ook in ondiep water op oevers, in natte heide en zelfs op bospaden succesvol voortplanten. In dergelijke natte jaren exploderen de aantallen juveniele dieren; mogelijk is de populatie voor haar voortbestaan zelfs van deze pieken afhankelijk (RC). Er lijkt bovendien een ontwikkeling gaande dat Heikikkers zich steeds meer verplaatsen van vennen naar natte heide voor hun voortplanting. Hier spelen de directe negatieve effecten van verzuring op de ontwikkeling van de eieren veel minder. Mogelijk zijn de effecten van verdroging dan ook belangrijker dan die van verzuring.

Ook in veel sterk verzuurde vennen wordt succesvolle voortplanting waargenomen (HS). Het is echter onduidelijk of dit voldoende is om de populatie op peil te houden (onderzoek wordt op individueel niveau uitgevoerd, niet op populatieniveau). Wellicht zijn het 'sinks', van de Heikikker is bekend dat hij niet kieskeurig is ten aanzien van de kwaliteit van het biotoop bij het afzetten van de eieren (in tegenstelling tot bv. de Bruine Kikker).

Hoewel de negatieve effecten van verzuring op de ontwikkeling van de eieren in vele studies zijn aangetoond, is het onbekend of er ook effecten zijn op populatieniveau. De Heikikker is een r-strategie, legt veel eieren, waarvan sowieso een groot deel niet zal uitkomen, zonder dat dit effecten op de populatie hoeft te hebben.

De Kleine Groene Kikker *R. lessonae* is relatief zuurtolerant en koloniseert vele verzuurde vennen. De Bruine Kikker, en de meeste andere amfibieën zijn juist minder zuurtolerant dan de Heikikker.

Er wordt veel geschreven en gepraat over de vermeende effecten van vispredatie op amfibieën. Echter, er is nog nooit een onderzoek geweest naar de effecten op populatieniveau. In O-Brabant en NW-Limburg komen Hondsvissen voor. Deze zijn echter niet agressief en blijken vaak samen met amfibieën in hetzelfde ven voor te komen. Zonnebaarzen zijn in opmars, maar nog steeds zeldzaam. Ook Stekelbaarzen zijn mogelijke predatoren in sommige vennen. De verwachting is echter dat vispredatie een randverschijnsel is en dat het in de praktijk geen belangrijke bottleneck vormt.

Monitoring

In het SMPF (Bosman *et al.* 1999) wordt voorgesteld om het voortplantingssucces van enkele karakteristieke soorten amfibieën te meten met behulp van valemmeren en het plaatsen van schermen rondom het ven. Dit is echter geen effectieve methode. Het is enorm arbeidsintensief (zowel qua installatie als qua controle) en in grote vennen is het afschermen van het hele ven ook niet mogelijk. Dit zou voor een goede standaardisatie echter wel nodig zijn, omdat de hoofdtrekriching van juveniele amfibieën per jaar sterk kan verschillen. Een alternatief is gestandaardiseerd scheppen naar larven (zie enquête). Er moet echter nog wel een protocol komen om te waarborgen dat de werkwijze inderdaad gestandaardiseerd kan worden uitgevoerd (aantal scheppen, diepte, lengte, periode etc.).

Kennislacunes

De belangrijkste kennislacunes zijn sterk praktijk gericht. Er moet dringend onderzoek komen naar de effecten van herstelmaatregelen (vooral begrazing en plaggen) op de herpetofauna. Enerzijds om de vermeende desastreuze effecten van de wijze waarop het beheer nu vaak wordt uitgevoerd te onderbouwen, anderzijds om te achterhalen of zeer extensieve begrazing of kleinschalig plaggen wel gunstig voor herpetofauna kunnen uitpakken. Het zou goed zijn om een heideterrein te selecteren waar geëxperimenteerd kan worden met het uitvoeren van maatregelen op de manier waarop faunadeskundigen veronderstellen dat het gunstig is (demonstratieproject).

Bijlage 8 Broedvogels

8a: Enquête broedvogels

Arend van Dijk & Henk Sierdsema (SOVON)

Toelichting kruistabellen en argumentatie

Analyse is uitgevoerd voor bepaalde vertegenwoordigers uit AVIS-broedvogelgroepen.

In de meeste gevallen gaat het om correlatief vastgestelde verbanden. Na een bepaalde verandering in de landschapsstructuur geeft de populatie van een broedvogelsoort een verandering te zien. Vaak is dat meermalen en in verschillende terreinen vastgesteld. Niet altijd bekend is of deze populatie-verandering daarvan een direct of indirect gevolg is. Verandering van landschapsstructuur kan bijvoorbeeld verandering van prooi-soorten of prooiaantallen tot gevolg hebben. In de kruistabel is in dit geval uitsluitend verandering van landschapsstructuur aangegeven als bottleneck.

De meeste kennis en informatie over broedvogelsoorten is afkomstig uit onderzoeksterreinen in ZW-Drenthe en (ZO-)Veluwe. Het terreingebruik en de aantalsontwikkeling vormen de belangrijkste informatiebronnen. Gegevens over bijvoorbeeld nest- of uitkomstsucces zijn er nauwelijks.

Onderwerpen in de kolom linkerkolom (Abiotiek, Vegetatie etc.) van de kruistabellen zijn nog wel met enige zekerheid aan te wijzen, maar met onderwerpen in de horizontale kolommen (bijv. ei, juveniel, adult) is dat veel lastiger of door onbekendheid niet te doen. Effecten en bottlenecks beheersmaatregelen moeizaam. In het algemeen moeizame actie.

Effecten op broedvogels spelen zich soms op een ander (hoger) niveau af dan de aangegeven keuzes en territoria omspannen vaak (misschien wel juist) delen van het wel/niet behandelde terrein.

Hoe minder je weet, hoe meer de neiging bestaat er een complex van te maken.

Vrijwel alle conclusies zijn gebaseerd op professional judgement.

Vraag 1

Analyse is uitgevoerd voor bepaalde vertegenwoordigers uit AVIS-groepen. Analyse per AVIS-groep blijkt door grote verschillen tussen soorten (en/of niveau van onderwerpen) niet of beperkt werkbaar. Uit elke groep zijn soorten geselecteerd die niet zeer zeldzaam of zeer algemeen zijn. Verder zijn soorten uit moeras (vennen e.d.) buiten beschouwing gelaten.

Besproken vertegenwoordigers uit AVIS-groepen:

Tapuit-groep (Boomleeuwerik, Duinpieper, Tapuit).

Korhoen-groep (Korhoen, Patrijs, Grutto).

Wulp-groep (Kemphaan, Watersnip, Wulp, Tureluur, Veldleeuwerik, Graspieper, Gele Kwikstaart, Paapje).

Roodborsttapuit-groep (Roodborsttapuit, Grasmus, Grauwe Klauwier, Kneu).

Geelgors-groep (Nachtzwaluw, Draaihals, Boompieper, Klapekster, Geelgors).

Vraag 2

Een “Intact Nederlands heidelandschap” is voor avifauna nauwelijks aan te wijzen, onder andere door verschillen in geografie en ontwikkeling in ruimte en tijd. Wel kun je voor betreffende groep bijvoorbeeld het meest complete of numeriek rijkste gebied aanwijzen. Bijv. Korhoen: Sallandse heuvelrug, Duinpieper: Kootwijkerzand, Boomleeuwerik: Veluwe of Tapuit: Doldersummerveld.

Vraag 3

Belangrijke bottlenecks, zoals aangegeven in spreadsheet OBNfauna-heide.wb3. Kruistabel is voor alle soorten gebruikt. Daartoe zijn vakjes in de kruistabel als bij een schaakspel genummerd. De aanduiding in de kruistabel is per soort en bottleneck genoemd, tussen haken [...].

De categorie ‘Overig’ invullen heb je niet veel aan. “Afname openheid” en “afname beslotenheid” toegevoegd

Tapuit-groep

1. Afname van korte open zandige vegetatie vormt waarschijnlijk de belangrijkste bottleneck. In deze vegetatie wordt genesteld, worden jongen grootgebracht en wordt naar voedsel gezocht. Het gaat in feite om een complex van afname oppervlakte open/kaal zand, afname variatie in vegetatiestructuur en toename verruiging [40A (en JK en WX)]

Boomleeuwerik

1. Vergrassing, waardoor open zandige delen verdwijnen [26]
2. Verdwijnen van (solitaire) bomen [47]
3. Toename verbossing (mijdt dicht bos) [46]
Reageert positief op ontbossing, vooral van op voormalig stuif- of dekzand aangeplant bos.
4. Wintersterfte in strenge en koude winters (zoals in 1985-87) kan tijdelijke populatiedaling geven.

Duinpieper

1. Toename vegetatiedek [26, (28?), 40]
2. Beslotener worden landschap [46]
3. Hoge recreatiedruk leidt tot het verlaten van territoria [?]
4. Omvang stuifzand [40?, maar anders dan 2]

Tapuit

1. Toename van de vegetatiehoogte door vooral kruiden, grassen en struiken [20?, 26?+?]
2. Afname van konijnenholen, waarin vaak wordt genesteld, kan tot gebrek aan broedgelegenheid leiden. Dit is vooral laatste decennia het geval. Echter toen er nog veel konijnen waren was de stand van de Tapuit in sommige terreinen lang niet altijd hoog [iets in buurt van 38 (afname nestplaats, maar concurrentie niet noodzakelijk), 40?+?]
3. Gezien afname in geheel Nederland, ook in gebieden met ogenschijnlijk voldoende broedbiotoop (of uitbreiding daarvan), lijkt een algemene factor van invloed op aantalsontwikkeling, waarbij gedacht wordt aan veranderingen in het overwinteringsgebied (Afrika) [?]
4. Reageert positief op ontbossing, vooral van op voormalig stuif- of dekzand aangeplant bos.

Korhoen-groep

intensivering aangrenzend cultuurland

Korhoen

1. Afname van insectenfauna zowel op de heide als in naburige landbouwgebieden wordt algemeen als bottleneck gezien. Ouders met kuikens zoeken voedsel op heide en in het agrarisch gebied [34 en 35, J, (G?)]

2. Versnippering, vooral door ontginning en bebossing, heeft tot geïsoleerde langzaam uitstervende populaties geleid [38 (althans afname nesplaats, maar concurrentie niet noodzakelijk)]
3. Algemene intensivering in de landbouw (o.a. schaalvergroting, monocultuur, pesticiden) heeft agrarisch gebied ongeschikt gemaakt als voedselgebied (zie 1) [34, 35, J]

Patrijs

1. Afname van insectenfauna zowel op de heide als in naburige landbouwgebieden wordt algemeen als bottleneck gezien. Ouders met kuikens zoeken voedsel op heide en in het agrarisch gebied [34 en 35, J, (G?)]
2. Algemene intensivering in de landbouw (o.a. schaalvergroting, monocultuur, pesticiden) heeft agrarisch gebied ongeschikt gemaakt als voedselgebied [34, 35, J]
3. Wintersterfte in strenge en koude winters (zoals in 1963, 1985-87) kan tijdelijke populatiedaling geven.

Grutto

1. Algemene intensivering in de landbouw (o.a. schaalvergroting, monocultuur, pesticiden) heeft agrarisch gebied ongeschikt gemaakt als voedselgebied. Op heide (vaak in kolonies) nestelende Grutto's zoeken voedsel in naburige agrarische gebieden [34 en 35, J, (G?)].
2. Zure depositie kan in het algemeen geleid hebben tot afname van voedsel [?].
3. Vrij snel na de geboorte trekken pulli onder begeleiding van ouders van de heide naar graslanden aan de rand van de heide. Verruiging en vergrassing van heide vormen belangrijke obstakels voor pulli, waardoor sterfte van pulli optrad (door uitputting en vergrote kans op predatie) [34, 35, 37].
4. Mogelijk speelt verdroging van natte heide, waarin kolonies te vinden waren, een rol. Dit zou tot verhoogde predatie door grondpredatoren geleid hebben, waardoor kolonies uiteenvielen. Nestelen in kolonies vormt een verdediging tegen predatoren. Vergrassing door Pijpenstrootje (verdroging, vermessing) belemmert het uitzicht van wakende ouders (nest, pulli) [41, 26, 37].

Wulp-groep

Geen gelijkwaardige bottlenecks voor gehele groep.

Kemphaan

- 1 Algemene intensivering in de landbouw (o.a. schaalvergroting, monocultuur, pesticiden) heeft agrarisch gebied ongeschikt gemaakt als voedselgebied. Op heide (vaak in clusters) nestelende Kemphanen zoeken voedsel in naburige agrarische gebieden [34 en 35, J, (G?)]
- 2 Zure depositie kan in het algemeen geleid hebben tot afname van voedsel [?]
- 3 Mogelijk speelt verdroging van natte heide, waarin vestigingen/clusters te vinden waren, een rol. Dit zou tot verhoogde predatie door grondpredatoren geleid hebben [41, 37]

Watersnip

- 1 Door verdroging (of in droge jaren tijdelijk) afwezig of afname [41].
- 2 Zure depositie kan in het algemeen geleid hebben tot afname van voedsel [?]
Reageert positief op vernatting.

Wulp

- 1 Toegenomen predatie vooral door de toegenomen predatoren (vos, roofvogels en kraaiachtigen) lijkt belangrijkste bottleneck op de heide (zie 2) [37]
- 2 Broedvogels op de heide pendelen voor voedsel naar omliggende graslanden. De Wulpen-broedpopulatie op deze graslanden gedragen zich territoriaal tegen pendelaars, die daardoor verderop moeten en langer weg zijn. De langdurige afwezigheid van een pendelende partner gaat ten koste van de bewaking van nest of jongen op de heide, waardoor de kans op predatie toeneemt. Toename van de Wulpenpopulatie op (intensief!) agrarisch grasland heeft dit effect dus versterkt, maar dat geldt tevens voor de vershraling van de om de heide

liggende graslanden, die ze minder geschikt maakt als voedselgebied. Het aantal alarmerende Wulpen-ouderparen op de heide (die geacht worden jongen te hebben) is in de afgelopen dertig jaar sterk teruggelopen (en in het agrarisch gebied daarentegen vrijwel gelijk gebleven) (van Dijk 1997) [38]

- 3 Zure depositie zou in het algemeen geleid hebben tot afname van voedsel. Wintersterfte in strenge en koude winters (zoals in 1963, 1985-87) kan tijdelijke populatiedaling geven.

Tureluur

- 1 Door verdroging (of in droge jaren tijdelijk) afwezig of afname [41]
- 2 Afname van open kortgrazige vegetatie en van slikrandjes voor voedsel, vaak door vergrassing en verruiging [?, 26, 43]
Reageert positief op vernatting en runderbegrazing

Veldleeuwerik

- 1 Afname van korte open vegetatie vormt waarschijnlijk belangrijkste bottleneck. In deze vegetatie wordt genesteld, worden jongen grootgebracht en wordt naar voedsel gezocht [26, 43]
- 2 Toename van de vegetatiedichtheid (inclusief verstruiking en verbossing), waardoor open delen verdwijnen en variatie in vegetatiestructuur afneemt [43, 46]
Reageert positief op begrazing.
Reageert positief op ontbossing in gebieden aansluitend aan open heide.
Reageert nauwelijks negatief op vernatting. De verspreiding 'schuift' wat op naar minder natte of droge delen, maar er geen sprake van teruglopende populatie.
Wintersterfte in strenge en koude winters (zoals in 1985-87) kan tijdelijke populatiedaling geven.

Graspieper

- 1 Afname van korte open vegetatie vormt waarschijnlijk belangrijkste bottleneck. In deze vegetatie wordt genesteld, worden jongen grootgebracht en wordt naar voedsel gezocht [26, 43]
- 2 Toename van de vegetatiedichtheid (inclusief verstruiking en verbossing), waardoor open delen verdwijnen en variatie in vegetatiestructuur afneemt [43, 46]
- 3 Door verdroging (of in droge jaren tijdelijk) afwezig of afname [41]
Reageert positief op vernatting en begrazing.
Wintersterfte in strenge en koude winters (zoals in 1985-87) kan tijdelijke populatiedaling geven.

Gele Kwikstaart

- 1 Door verdroging (of in droge jaren tijdelijk) afwezig of afname [41]
- 2 Afname van kale (slikkerige/venige) bodem voor voedsel, vaak door vergrassing en verruiging [26, 43, ?]
Reageert positief op vernatting

Paapje

- 1 Afname door verdwijnen van overgangen en randen. Paapjes zitten graag op overgangen van hoog-laag, droog-nat, heide-grasland, voedselarm-(matig)voedselrijk [44, ?]
- 2 Afname variatie in vegetatiestructuur (micro/meso) door vergrassing, verruiging en verschraling. Dit geldt ook voor de aangrenzende graslanden [43]
- 3 Door verdroging afwezig of afname [41]
- 4 Mogelijk is er effect op broedpopulatie door droogte in Afrikaanse wintergebieden met relatief hoog populatieniveau na regenrijke winter(s) en laag niveau na regenarme [?]
Reageert positief op vernatting.

Roodborsttapuit-groep

Verdwijnen van uitzichtpunten en/of struwelen.

Roodborsttapuit

- 1 Afname variatie in vegetatiestructuur (micro/meso) door vergrassing, verruiging en verschraling [43]
- 2 Verdwijnen van uitzichtspunten, zowel door het verdwijnen van de punten ((dode) boom, struik, tak, hek) als door het verdwijnen van uitzicht (opslag, verbossing), vormt bottleneck. Struweel en opslag zijn van belang als nestplaats, zangpost en uitkijkpunt [46, 47, E"]
- 3 De oorzaken van de algemene populatietoename in de jaren tachtig-negentig zijn onbekend [?]
Reageert positief op kappen van dichte opslag en bos.
Wintersterfte in strenge en koude winters (zoals 1985-87) kan tijdelijke populatiedaling geven.

Grasmus

- 1 Afname van struwelen en opslag (o.a. braam) vormt belangrijkste bottleneck. Struweel en opslag zijn van belang als nestplaats, zangpost en uitkijkpunt [47, E"]
Reageert negatief op begrazing
Broedpopulatie is in grote lijnen positief gecorreleerd met droogte in Afrikaanse wintergebieden. Hoog populatieniveau na regenrijke winter(s) (jaren tachtig-negentig) en laag niveau na regenarme (jaren zeventig).

Grauwe Klauwier

- 1 Beschikbaarheid van grote insecten als prooi gedurende het hele broedseizoen [34, 35]
- 2 Afname van struwelen en opslag van struiken, bramen e.d. door opener worden [47]
Reageert negatief op verbossing.

Kneu

- 1 Afname van struwelen en opslag vormt belangrijkste bottleneck. Struweel en opslag zijn van belang als nestplaats, zangpost en uitkijkpunt 47, E"]
- 2 Afname van zaaddragende ruigtekruiden en grassen gedurende alle tijden van het jaar [?, iets in de buurt van 32]
- 3 Veranderingen in overwinteringsgebied in Zuid- en ZW-Europa. Door intensivering van en verandering in gebruik zouden overlevingskansen in agrarische gebieden tijdens de trek en overwintering zijn afgenomen [?]
Wintersterfte in strenge en koude winters (zoals 1985-87) kan tijdelijke populatiedaling geven.

Geelgors-groep

Verdwijnen van schrale, open vegetatie.
Aanwezigheid bomen en/of boomgroepen.

Nachtzwaluw

- 1 Afname van nachtvinders [34,35]
- 2 Toename van verstoring door recreatie en wegen (zie ook 3) [?]
- 3 Dichtgroeien van open zandige vegetatie. In deze vegetatie wordt genesteld, worden jongen grootgebracht en wordt naar voedsel gezocht. Het gaat in feite om een complex van afname oppervlakte open/kaal zand, afname variatie in vegetatiestructuur en toename vergrassing, verruiging en verstruiking.
Zandwegen bieden vaak open zandige vegetatie [40, 43, 26]
Reageert positief op ontbossing, vooral van op voormalig stuif- of dekzand aangeplant bos.

Draaihal

- 1 Afname (grond)insecten, vooral mieren [34, 35]
- 2 Afname van nestgelegenheid. Nestelt in oude (spechten-) holten, in het bijzonder in berken en soms in nestkasten [?, iets in de buurt van 38 (afname nestplaats, maar concurrentie niet noodzakelijk)]
Mogelijk spelen klimaatveranderingen en toestand in overwinteringsgebied (Afrika) een rol

Boompieper

- 1 Verdwijnen van (solitaire) bomen [47]
- 2 Afname door dichter en hoger worden van vegetatie door volledige verstruiking en/of verbossing (mijdt dicht bos) [46]
Reageert positief op ontbossing

Klapekster

- 1 Afname van grote insecten, reptielen, muizen, amfibieën e.d. [35, 35]
- 2 Verdwijnen van solitaire bomen of boomgroepen [47]

Geelgors

- 1 Verdwijnen van (solitaire) bomen [47].
- 2 Verdwijnen van open (zandige) bodem. Open zandige bodem is belangrijk voor voedsel (zaden e.d.) en om te baden. Zandwegen bieden vaak open zandige bodem [40]
- 3 Door inkrimping van het areaal in oostelijke richting zijn, in het bijzonder in Noord-Brabant en Utrecht, ogenschijnlijk als broedgebied geschikte heideterreinen niet meer bewoond. Inkrimping treedt op sinds de jaren zestig [?]
- 4 Door intensivering van en verandering in gebruik zouden overlevingskansen in agrarische gebieden tijdens de trek en overwintering zijn afgenomen. Dit lijkt vooral samen te hangen met het minder voorkomen van stoppel en ruigtekruiden en grassen met zaden in Nederland (standvogel) [?, iets in de buurt van 32] Wintersterfte in strenge en koude winters (zoals 1985-87) kan tijdelijke populatiedaling geven.

Vraag 4

Kruistabel is voor alle soorten gebruikt. Daartoe zijn vakjes in de kruistabel als bij een schaakspel genummerd. De aanduiding in de kruistabel is per soort en bottleneck genoemd, tussen haken [...].

Aan de categorie 'Overig' (zonder nadere aanduiding) heb je niet veel. Toegevoegd als 'Overig' zijn: "Afname openheid" en "Afname beslotenheid"

Algemene opmerkingen

Invullen van rubrieken is lastig omdat territoria van veel vogels (juist?) ook niet behandelde terreingedeelten omvatten.

Plaggen/chopperen, maaïen, branden

Voor broedvogels is de (vegetatie-)structuur vaak de bepalende factor. Plaggen, maaïen of branden levert voor broedvogels op de korte termijn een open met korte vegetatie bedekt terrein op. Het verschil tussen deze maatregelen maakt niet zo gek veel uit (op de korte termijn dus). Verschillen in terrein (hoog-laag, nat-droog, open-besloten, zand-veen etc.) blijken meer bepalend voor de vogelstand en -ontwikkeling. Er is wel verschil in de tijd (effect plaggen duurt het langst).

Recent geplagde, gemaaide, gebrande delen bieden voor enkele soorten nestgelegenheid (vooral Kievit en Kleine Plevier). Voedselzoeken gebeurt er door de meeste soorten van vraag 3. Na enkele jaren broeden er soorten van korte (open) vegetatie (Graspieper, Veldleeuwerik, Wulp) en vervolgens tevens die van lage struikvegetatie (o.a. Kneu). Met opslag van struiken en bomen vestigen zich o.a. Boompieper, Geelgors, Roodborsttapuit.

De geplagde/gemaaide/gebrande vegetatie is relatief structuurarm.

Plaggen/maaïen/branden gebeurt vrijwel altijd in (relatief) open, grotendeels boomloos terrein. Branden vindt soms (per ongeluk) in besloten terrein plaats. De effecten voor broedvogels zijn dan (op de korte duur) meestal negatief. Het terrein is niet open genoeg voor soorten van het open veld (er staan nog dode bomen, of gebrande opslag loopt weer uit) en bosvogels hebben er aanvankelijk nauwelijks iets te zoeken.

Na ongeveer 10 jaar begint de geplagde vegetatie (qua structuur) weer op uitgangssituatie te lijken, maar met minder organisch materiaal. Voor maaïen/branden is dat ongeveer na 5 jaren.

Vindt in combinatie met plaggen, maaïen of branden begrazing plaats (vooral ervaring met jaarrond-schapen begrazing in combinatie met seizoensbegrazing

runderen en jaarrondbegrazing pony's en runderen), dan blijft de bewerkte vegetatie langduriger (of blijvend) in de korte (open) fase. Bovendien is de vegetatie dan structuurrijker (horizontaal, verticaal, leeftijd).

Vindt in combinatie met plaggen, maaien of branden vernatting plaats (en tevens jaarrond-schapen begrazing in combinatie met seizoensbegrazing runderen), dan blijft de geplagde vegetatie langduriger (of blijvend) in de korte (open) fase of vrijwel onbegroeid (deels modderig/vertrapping vee).

Tijdstip: Buiten broedseizoen, grofweg september t/m februari

Oppervlakte, omvang, oppervlakte en vorm, situering, expositie, plag/maai-machines, wijze van plaggen, maaien, branden en afwerken, aanwezigheid plag/maaiseldepot, fasering, weersomstandigheden branden: In het algemeen geldt dat een structuurrijke vegetatie gunstig is voor broedvogels. Dit kan bewerkstelligd worden door kleine stukken te plaggen/maaien/branden (< 1 ha), bij voorkeur in afwisselend terrein (hoog-laag, nat-droog, zand-veen etc.) en met grillige vorm. Enigszins

'slordig/rommelig' werken heeft voorkeur boven netjes werken. Broedvogelterritoria omspannen vaak delen van het wel/niet behandelde terrein.

In vrijwel 100% vergraste 'viltige' heide (*Molinia*, *Deschampsia*, *Juncus effusus*) op heideterreinen > 50 ha maakt het voor broedvogels in grote lijnen niet uit hoeveel je in een keer grote stukken plagt en in welke vorm; alles is beter dan het was. Dit is vooral zo in verdroogde (vroeger vochtig-natte) vergraste heide.

Begrazen

Wijze van begrazen, soort grazer, intensiteit/dichtheid: Begrazing leidt meestal tot (relatief) intensief begraasde/belopen favoriete terreindelen en (relatief) extensieve niet favoriete of ongeschikte terreindelen. Bij rasterbegrazing wordt dit grotendeels door het vee bepaald, bij herderbegrazing kan de herder hierin sturen. Met schaapskudde standaard (flinke) overbegrazing bij de schaapskooi. Op afwisselend nat-droog, hoog-laag, kort-ruig, open-besloten, zand-veen etc. terrein kiezen schapen in grote lijnen meestal voor droge, vaak hoge enigszins besloten delen met korte vegetatie, terwijl koeien meer de vochtige, lage, voornamelijk open delen met korte vegetatie kiezen. Schapen begrazen zelden natte (*Molinia*)vegetaties, terwijl koeien dat wel doen. Koeien bewerkstelligen veel meer voor broedvogels van belang zijnde structuurverrijking dan schapen. In combinatie met plaggen, maaien en verwijderen opslag is dit in nog grotere mate het geval.

Een hoge intensiteit/dichtheid aan vee leidt in het algemeen tot vergrote kans op vertrapping van nesten. Door pas in juli (intensief) te begrazen, of in een eerder stadium extensief kan dit grotendeels worden vermeden. Vertrapping kan ook worden beperkt door gefaseerde inscharing. Een hoge intensiteit/dichtheid kan op den duur (5-10 jaar) voor de meeste broedvogels negatieve structuurverarming tot gevolg hebben. Het meest sterk treedt dit op bij vogels van struwelen, struiken en opslag, het minst bij soorten van open terrein met korte, deels open (zandige) vegetatie. Jarenlang overbegraasde, inmiddels vrijwel kale Struikhei-vegetatie gaf een enorme toename van vooral de Tapuit en Veldleeuwerik, en op de Veluwe, Boomleeuwerik te zien.

Periode, Oppervlakte begrazing en integraal begrazen van gevarieerd terrein:

Extensieve begrazing jaarrond (koeien, schapen), liefst in groot gevarieerd gebied met wel/niet favoriete plekken. Intensieve begrazing zoveel mogelijk buiten het broedseizoen, grofweg in juli t/m februari, zo mogelijk sturen met (tijdelijke) rasters.

Verwijderen opslag, kappen en dunnen

Dunnen is beschouwd als gedeeltelijke verwijdering van opslag en kap.

Opslagverwijdering en kappen geeft verlies van habitat voor soorten van bos en besloten terrein, maar winst voor soorten van open terrein. De grootste winst wordt geboekt in terrein aansluitend op open terrein.

Op de te behandelen oppervlakte, fasering en frequentie reageert de ene vogelsoort positief en de andere negatief. Broedvogelterritoria omspannen vaak delen van het wel/niet behandelde terrein. Op het terugdringen van de bosrand en/of het /maken van een gekartelde bosrand reageren met name soorten van de Geelgorsgroep (Nachtzwaluw, Geelgors, Boompieper) goed. Het kappen van bos leidt in de meeste

gevallen tot een sterke toename van soorten van de Roodborsttapuit-groep (Roodborsttapuit, Kneu) positief.

Tijdstip: Buiten broedseizoen, grofweg september t/m februari.

Vrijstellen/plaggen oevers en (deels) baggeren

Deze maatregel leidt tot verlies aan nestgelegenheid en dekking (en voedsel?) voor veel water- en moerasvogelsoorten. Na enkele jaren vindt vaak weer moerasgroei van grassen, zeggen, russen e.d. en hervestiging van vogelsoorten plaats.

Tijdstip: Buiten broedseizoen, grofweg september t/m februari.

Hydrologische maatregelen

Plotselinge, schoksgewijze vernatting (buiten het broedseizoen) heeft voor broedvogels nauwelijks nadelen, eerder voordelen. Vernatte/half verzopen struwelen en bos bieden vaak nestgelegenheid en dekking voor veel water- en moerasvogelsoorten. Voor broedvogels biedt het voordeel aanwezige (ooit) gegraven laagten, sloten en kanalen (gedeeltelijk) open te houden en niet te dempen.

Tijdstip: Buiten broedseizoen, grofweg september t/m februari.

Omvorming

Wat is dat, behalve bovengenoemde? Cultuurland naar heide?

Alle soorten

- 1 Voor alle soorten vormt tijdstip van uitvoering in de ei- en juveniele-stadia de grootste bottleneck [1A, 1H, 12A, 12H, 31A, 31H, 39A, 39H, 88A, 88H, 95A, 95H]

Tapuit-groep (Boomleeuwerik, Duinpieper, Tapuit)

- 2 [25A, 25H]
- 3 [..D, ..O, ..B', ..E'?, ..I']

Korhoen-groep (Korhoen, Patrijs, Grutto)

- 2

Wulp-groep (Kemphaan, Watersnip, Wulp, Tureluur, Veldleeuwerik, Gele Kwikstaart, Graspieper, Paapje)

- 2

Graspieper, Gele Kwikstaart, Paapje

- 3 [68A]

Roodborsttapuit-groep (Roodborsttapuit, Grasmus, Grauwe Klauwier, Kneu)

[40..,

Roodborsttapuit

- 3 [43.., gunstig)

Geelgors-groep (Nachtswaluw, Draaihals, Boompieper, Klapekster, Geelgors)

- 2 [

Vraag 10

Monitoringopzet

Metten van voornamelijk zeldzame/schaarse soorten heeft als nadeel dat ze in sommige terreinen nauwelijks voorkomen, waarbij tevens toeval een rol kan spelen. Vrij zinloos is in dit verband monitoring van Kemphaan, Klapekster, Korhoen, Patrijs, Velduil en Kuifleeuwerik. Met toevoeging van bijv. Grasmus (begrazing, opslag) en Gekraagde Roodstaart (kappen, dunnen) kan inzicht in effecten worden vergroot.

8.b Kruistabel broedvogels

Groepnaam	Nederlandse naam	Bottle-neck 1	Bottle-neck 2
Tapuit	Boomleeuwerik	afname korte open (zandige) vegetatie	toename vergrassing
Tapuit	Duinpieper	afname korte open zandige vegetatie	toename vegetatiedek
Tapuit	Tapuit	afname korte open zandige vegetatie	toename vegetatiehoogte
Korhoen	Korhoen	afname insectenfauna (juveniel)	versnippering
Korhoen	Patrijs	afname insectenfauna (juveniel)	intensivering landbouw
Korhoen	Grutto	intensivering landbouw	afname voedsel zure regen(?)
Wulp	Kemphaan	intensivering landbouw	afname voedsel zure regen(?)
Wulp	Watersnip	verdroging	afname voedsel zure regen (?)
Wulp	Wulp	predatie	toegenomen gedwongen pendel
Wulp	Tureluur	verdroging	afname open veg. en slikrandjes voor voedsel
Wulp	Veldleeuwerik	afname korte open vegetatie	toename vegetatiedichtheid en verbossing
Wulp	Graspieper	afname korte open vegetatie	toename vegetatiedichtheid en verbossing
Wulp	Gele Kwikstaart	verdroging	afname kale (slikkige) bodem
Wulp	Paapje	afname overgangen en randen	afname variatie vegetatiestructuur micro/meso
Roodborst-tapuit	Roodborsttapuit	afname variatie vegetatiestructuur micro/meso	verdwijnen uitzichtspunten
Roodborst-tapuit	Grasmus	afname struwelen	
Roodborst-tapuit	Grauwe Klauwier	beschikbaarheid grote insecten broedseizoen	afname opslag, braam
Roodborst-tapuit	Kneu	afname struwelen, opslag	afname zaaddragende ruigtekruiden
Geelgors	Nachtzwaluw	afname nachtvlinders	toename verstoring (recreatie, wegen)
Geelgors	Draaihal	afname grondinsecten	afname nestgelegenheid (met name berken)
Geelgors	Boompieper	verdwijnen bomen	dichter en hoger worden vegetatie
Geelgors	Klapekster	afname grote insecten, herpetof., muizen	verdwijnen bomen
Geelgors	Geelgors	verdwijnen bomen	verdwijnen open (zandige) bodem

Groepnaam	Nederlandse naam	Bottle-neck 3	Bottle-neck 4	Bottle-neck 5	negatief	positief
Tapuit	Boomleeuwerik	verdwijnen (solitaire) bomen	toename verbossing			ontbossing
Tapuit	Duinpieper	beslotener worden landschap	recreatie	omvang stuifzand		
Tapuit	Tapuit	afname konijnenholen	overwinterings-gebied(?)			ontbossing
Korhoen	Korhoen	intensivering landbouw				
Korhoen	Patrijs					
Korhoen	Grutto	afn. bereikbh pulli agr. gebied tgv vergrassing?	toen. predatie agv verdroging (?), afn. uitzicht agv vergrass			
Wulp	Kemphaan	afn. bereikbh pulli agr. gebied tgv vergrassing?	toen. predatie agv verdroging (?), afn. uitzicht agv vergrass			
Wulp	Watersnip					vernatting
Wulp	Wulp	afname voedsel zure regen (?)				
Wulp	Tureluur					vernatting, begrazing
Wulp	Veldleeuwerik					begrazing, ontbossing
Wulp	Graspieper	verdroging				vernatting
Wulp	Gele Kwikstaart					vernatting
Wulp	Paapje	verdroging				vernatting
Roodborst-tapuit	Roodborsttapuit	alg. toename door onbekende oorzaak				kappen
Roodborst-tapuit	Grasmus				begrazing	
Roodborst-tapuit	Grauwe Klauwier				verbossing	
Roodborst-tapuit	Kneu	overwinteringsgebied				
Geelgors	Nachtzwaluw	dichtgroei open bodem				ontbossing
Geelgors	Draaihals					
Geelgors	Boompieper					ontbossing
Geelgors	Klapekster					
Geelgors	Geelgors	inkrimping areaal	overwintert agr. gebied (stoppel / ruigtekruiden met zaden)			

8c: Brainstorm broedvogels

13 september 2000

Aanwezig: Arend van Dijk (AvD, SOVON Vogelonderzoek Nederland), Henk Sierdsema (HS, SOVON), Freek Niewold (FN, Alterra), Hans Esselink (HE), Chris van Turnhout (CvT), Suzanne Stuijzand (SS).

CvT en SS hebben in april van dit jaar een enquête opgesteld, waarin de problematiek rond ver-thema's (verzuring, vermesting en verdroging) en beheer voor heidefauna aan de orde werd gesteld. Deze enquête is door deskundigen voor negen diergroepen ingevuld, te weten: vogels, reptielen, amfibieën, zoogdieren, sprinkhanen, dagvlinders, loopkevers, libellen en watermacrofauna. In samenspraak met het DT-Fauna is besloten volgend op deze 'enquête ronde' per diergroep een brainstormsessie met verschillende deskundigen te houden, om zodoende nog dieper op de problematiek in te kunnen gaan. De enquête vormde een leidraad tijdens deze brainstormen. Arend van Dijk en Henk Sierdsema hebben de enquête voor de vogels ingevuld.

De belangrijkste vragen tijdens de brainstorm zijn welke bottlenecks er bestaan voor vogels in het heidelandschap in relatie tot ver-thema's en beheer. Tevens willen we weten welke kennislacunes er bestaan, en waar de prioriteiten liggen bij het opstellen van nieuw onderzoek. Het onderstaande vormt een aanvulling op de ingevulde enquêtes. De meeste uitspraken die zijn gedaan zijn gebaseerd op expert judgement.

Bottlenecks, soortspecifiek

Tijdens de brainstorm is een selectie gemaakt van vogelsoorten om over te discussiëren, waarbij getracht is de meest karakteristieke vertegenwoordigers van de verschillende ecologische vogelgroepen aan bod te laten komen.

Opvallend is dat voor (heide)vogelsoorten waaraan relatief veel onderzoek is gedaan, als bottleneck altijd de voedselsituatie wordt aangegeven (zie enquête). Voor andere soorten worden meer indirecte factoren aangegeven (bv. veranderingen in de vegetatie), maar deze slaan mogelijk ook terug op de voedselsituatie (CvT).

- **Tapuit**

Veldwerk in de duinen heeft aangetoond dat predatie van legsels door Vossen daar behoorlijk hoog is (FN). Het is echter onduidelijk of de predatie zo hoog is dat de Tapuitenpopulatie niet op peil kan worden gehouden.

De aanwezigheid van Konijnen is voor Tapuiten erg belangrijk. Konijnen houden de vegetatie kort en zorgen voor stukjes met open zand, waar gevoerd wordt. Tapuiten hebben een grote oppervlakte met een open vegetatiestructuur nodig om te kunnen jagen (rennen). Daarnaast graven Konijnen holen, die Tapuiten als nestplaats gebruiken (van secundair belang). Hierdoor zijn de legsels ook redelijk bestand tegen vertrapping door vee en lijkt begrazing gunstig voor de soort. Bovendien vormen Konijnen een belangrijke voedselbron voor Vossen. Bij afwezigheid van Konijnen moeten ze overschakelen op o.a. vogellegsels.

Tapuiten in Drenthe bereikten eind jaren tachtig hun populatiepiek. Dit moment viel samen met een periode van overbegrazing door schapen. Op het moment is er sprake van een aantalsafname, terwijl de meeste terreinen ogenschijnlijk niet veranderd zijn (AvD).

- **Boomleeuwerik**

Terwijl de Tapuit relatief grote oppervlakten met korte open vegetatie nodig heeft, neemt de Boomleeuwerik genoegen met kleinere plekken open zand om te foerageren (ook zandpaden etc.). Dit is een mogelijke verklaring voor het feit dat de populatie Tapuiten in Nederland afneemt, terwijl de populatie Boomleeuweriken juist toeneemt (HS). Behalve ongewervelden heeft de Boomleeuwerik ook zaden in het

dieet. Het vermoeden bestaat dat Boomleeuweriken tegenwoordig geen derde broedsel meer hebben, terwijl dat in de jaren tachtig nog wel het geval was. Dit staat echter haaks op de waargenomen populatiegroei.

- **Korhoen**

Van oorsprong lag het optimale habitat van de Korhoen in de beekdalen, in hooilanden en in andere extensief gebruikte agrarische terreinen, maar niet op de heide. De heide is dus in feite suboptimaal, en dat moeten we ons realiseren als we het over referentiebeelden hebben. Korhoenders gingen pas later ook de heide gebruiken, toen het agrarisch gebruik geïntensiveerd werd. Ze pendelden toen op en neer: broeden en rusten deden ze op de heide (minder verstoring), foerageren in het agrarisch gebied. Nog later bleven de Korhoenders ook foerageren op de heide, waar ze profiteerden van plekken die net waren gebrand. Iets vergelijkbaars zien we op het moment bij de Veldleeuwerik: deze verplaatst zich meer en meer van het agrarisch gebied naar de heide.

Korhoenders ondervinden problemen in een sterk vergraste heide, omdat daarin veel minder rupsen als voedsel voor de jongen aanwezig zijn. Opvallend is dat het broedsucces van jaar op jaar sterke fluctuaties vertoont, en dat deze fluctuaties in Nederland en op de Luneburger Heide in Duitsland parallel verlopen. Mogelijk ligt hier het gelijktijdig optreden van bepaalde insectenplagen (bijvoorbeeld *Atomeria*-rupsen, een Spanner-soort) onder invloed van klimaatsinvloeden aan ten grondslag (FN). Een kleinschalig mozaïek van verschillende heidevegetaties levert voor Korhoenders waarschijnlijk de beste voedselsituatie, omdat de verschillende ongewervelden die hierin voorkomen allemaal een aparte aantalspiek hebben. Vaak rusten de adulte en jonge vogels onder laaghangende takken van bomen op de hei. Bij begrazing worden bomen door het vee opgeschoren, waardoor de dekkingsmogelijkheden voor de Korhoenders wegvallen.

- **Wulp**

Net zoals de Korhoen is ook de Wulp nooit een heidevogel *pur sang* geweest. Ze hebben altijd gependeld van de heide (broeden) naar het omliggende cultuurland (beekdalen, vochtige graslanden), waar de adulten hun voedsel vergaren. Ook de families met jongen trokken van de rand van de heide naar het aangrenzende agrarisch gebied om op te groeien. De jongen die midden op de hei ter wereld kwamen, konden vroeger echter ook groot worden op de heide zelf, waar ze voldoende voedsel wisten te vergaren (hoewel de dieren aan de rand meer jongen groot brachten dan die in het centrum van de hei). Dat lukt tegenwoordig niet meer, enkele heideterreinen uitgezonderd, Sallandse Heuvelrug en Regte Heide, wat dus mogelijk geschikte referentiegebieden zijn. De aanwezigheid van Vossen speelt hier doorheen: op de Regte Heide komen deze niet voor, in Salland relatief weinig. Het gaat slecht met de Wulp op de heide, en juist goed met de populatie in het intensief agrarisch gebied. In Drenthe is het percentage alarmerende paren (maat voor broedsucces) op de hei teruggelopen van 80% in 1970 naar minder dan 10% nu. Voor de Grutto geldt een vergelijkbaar verhaal als voor de Wulp, met dien verstande dat deze soort inmiddels van de Nederlandse heides verdwenen is.

- **Veldleeuwerik**

De Veldleeuwerik neemt de laatste jaren in aantal toe op de heide. Veldleeuweriken hebben een korte vegetatie nodig, maar zijn verder weinig kritisch. Vergraste heide is bijvoorbeeld geen probleem, mits dit door grazers relatief kort wordt gehouden. Ook jonge heide op plagstroken voldoet. Veldwerk heeft aangetoond dat op de randen van plagstroken relatief veel territoria aanwezig zijn (FN). De toename van de Veldleeuwerik op de heide kan waarschijnlijk worden geïnterpreteerd als een reactie op de uitgevoerde beheersmaatregelen (intensieve begrazing, grootschalig plaggen). De Veldleeuwerik is op de hei dan ook min of meer een storingssoort. De soort reageert in principe negatief op vermesting: heides gedomineerd door hoge Pijpenstrootjevegetaties worden gemeden.

Bottlenecks, kalkgebrek

Kalkgebrek wordt in de enquête voor geen van de soorten als bottleneck genoemd, terwijl uit het onderzoek aan bosvogels van J. Graveland wel de veronderstelling wordt afgeleid dat dit ook voor heidevogels een belangrijk probleem kan opleveren. Onderzoek in de Deense duinen heeft aangetoond dat dieren strategieën hebben ontwikkeld om om te kunnen gaan met natuurlijke kalkarmoede (vertraagde groei van jongen, vertraagde eileg etc.). Zoiets zou bijvoorbeeld ook voor Duinpiepers kunnen opgaan, die voorkomen in van nature kalkarme stuifzanden. Het is dus nodig om onderscheid te maken in van nature zure systemen en verzuurde systemen. Slakken komen van nature niet op de heide voor en zijn daar dus ook nooit een kalkbron voor vogels geweest. Pissebedden komen wel voor op de heide, mits de heide heterogeen is met rommelhoekjes (vaak zitten ze onder planken) en opslag. Het blijft echter onduidelijk of kalkproblemen als gevolg van verzuring voor heidevogels een rol spelen. Het feit dat bijvoorbeeld Veldleeuweriken op de hei zo sterk in aantal toenemen, suggereert dat het wel meevalt met die kalkproblemen (FN).

Beheer

- Onderzoek op de Veluwe lijkt uit te wijzen dat plekken die gebrand zijn een rijker insectenleven herbergen dan plekken die geplagd zijn (maatregel op zelfde moment uitgevoerd) (FN).
- Voor Korhoenders mogen plag- of brandstroken maximaal 10 m breed zijn, anders worden ze door de families niet meer overgestoken (FN).
- Herstelbegrazing alleen gefaseerd uitvoeren, door telkens kleine stukjes hei uit te rasteren en na elkaar te laten begrazen. Dit zou ook voor fauna voordelig kunnen uitpakken, maar dit is niet zeker (HE).
- In voedselarme terreinen zoals heides moet het vee geleid worden door een herder om over- en onderbegrazing te voorkomen.
- Schapen pakken pollen Pijpenstrootje niet aan, in tegenstelling tot runderen.

In principe zijn alle maatregelen positief voor vogels, mits kleinschalig uitgevoerd.

Algemene opmerkingen

- FN, in een naschrift over de invloed van de Vos op broedvogels: “het gaat daarbij vooral om de meer recente achteruitgang van grondbroeders in heiden en andere natuurterreinen (duinen), dus correlatief. Het komt mij voor, ook na discussies over duingebieden, dat voor de grotere grondbroeders een relatie met de komst van de vos aanwezig is. Het gaat daarbij vooral om eenden, hoenders en steltlopers. Voor de kleinere bodembroeders ligt dit kennelijk anders en zijn er ook geen eenduidige correlaties over achteruitgang. Hoe precies een en ander functioneert is nog onduidelijk, maar ik denk dat er geen relatie bestaat, in dit verband, met terreinomstandigheden of er moeten toch weer interacties tussen deze relaties liggen.”
- Het is belangrijk om naast de aantallen territoria van vogels, ook het reproductiesucces in ogenschouw te nemen, zeker bij de evaluatie van herstelmaatregelen. Voor mobiele en langlevende soorten kunnen ‘sinksituaties’ namelijk een belangrijke rol spelen (bv. Zwarte Stern in Bargerveen).
- Onderzoek heeft aangetoond dat geëxtensiveerd grasland (4 jaar uit productie) een zeer arme bodemfauna heeft. Emelten en Regenwormen zijn nauwelijks aanwezig, wat een slechte voedselsituatie voor veel vogelsoorten oplevert (FN).

Kennislacunes

Uit het feit dat het meeste van de bovenstaande informatie is gebaseerd op expert judgement, kunnen we afleiden dat er nog veel kennislacunes bestaan op het gebied van vogels, ver-thematiek en beheer. Vooral met betrekking tot de achterliggende werkingsmechanismen is erg weinig bekend. Prioritaire vragen zijn:

- Wat is het effect van verzuring, vermesting en verdroging op het ongewervelde voedsel van karakteristieke heidevogels (kwantificeren voedselprobleem)?
- Hebben heidevogels te kampen met kalkgebrek en in hoeverre is dit aan verzuring te wijten?

- Wat is het reproductiesucces van enkele soorten karakteristieke heidevogels? Hebben we te maken met 'sinksituaties'?
- Wat is het effect van maaien, plaggen en branden op de ongewervelde fauna als voedsel voor vogels, in relatie tot de tijd die na uitvoering van de maatregel verstreken is en in relatie tot de schaal waarop deze maatregelen worden uitgevoerd? Is kleinschalig werken inderdaad zinvol?
- Wat is het effect van een relatief intensieve herstelbegrazing, opeenvolgend uitgevoerd in kleine stukjes uitgerasterde hei, op de fauna?
- Wat is de relatie tussen uitgevoerde beheersmaatregelen en de ligging van de territoria van vogelsoorten op enkele Drentse heidevelden? Arend van Dijk heeft zowel de plaats als het tijdstip waarop maatregelen in de loop van de tijd zijn uitgevoerd goed vastgelegd (vrij uniek!). Deze gegevens kunnen gecorreleerd worden met de resultaten van meerjarige territoriumkarteringen in dezelfde gebieden.
- Worden de speciaal voor Korhoenders aangelegde kapvlaktes op de Sallandse Heuvelrug ook daadwerkelijk door hen gebruikt, en zo ja, wanneer en op welke wijze?

Bijlage 9 Zoogdieren

9a: Enquête zoogdieren

Rob van Apeldoorn (Alterra)

- niet digitaal beschikbaar -

9b: Brainstorm zoogdieren

19 september 2000

Aanwezig: Geert Groot Bruinderink (GG, Alterra), Siem Broekhuizen (SB), Dennis Wansink (DW, VZZ), Marijn Nijssen (MN, Stichting Bargerveen), Chris van Turnhout (CvT), Suzanne Stuijzand (SS).

CvT en SS hebben in april van dit jaar een enquête opgesteld, waarin de problematiek rond ver-thema's (verzuring, vermessing en verdroging) en beheer voor heidefauna aan de orde werd gesteld. Deze enquête is door deskundigen voor negen diergroepen ingevuld, te weten: vogels, reptielen, amfibieën, zoogdieren, sprinkhanen, dagvlinders, loopkevers, libellen en watermacrofauna. In samenspraak met het DT-Fauna is besloten volgend op deze 'enquête ronde' per diergroep een brainstormsessie met verschillende deskundigen te houden, om zodoende nog dieper op de problematiek in te kunnen gaan. De enquête vormde een leidraad tijdens deze brainstorm. Rob van Apeldoorn (Alterra) heeft de enquête voor de zoogdieren ingevuld.

De belangrijkste vragen tijdens de brainstorm zijn welke bottlenecks er bestaan voor zoogdieren in het heidelandschap in relatie tot ver-thema's en beheer. Tevens willen we weten welke kennislacunes er bestaan, en waar de prioriteiten liggen bij het opstellen van nieuw onderzoek. Het onderstaande vormt een aanvulling op de ingevulde enquête. De meeste uitspraken die zijn gedaan zijn gebaseerd op expert judgement. Er is maar één publicatie beschikbaar die specifiek ingaat op de zoogdieren van heideterreinen, een rapport van Quist & Smaal (Zoogdieren van het Dwingelderveld).

Karakteristieke soorten

Vastgesteld wordt dat er geen zoogdieren in ons land aanwezig zijn die karakteristiek voor het heidelandschap genoemd kunnen worden. Er komen op de heide wel zoogdieren voor, maar die benutten ook andere landschappen. In aanvulling op de soortenselectie in de enquête, heeft SB een lijst opgesteld waarin de habitatvoorkeur van de Nederlandse zoogdieren op de heide wordt aangegeven. Hierbij wordt onderscheid gemaakt in zure heidevennen, zwak gebufferde wateren, natte heide en droge heide. Voor elke soort wordt aangegeven of deze in de betreffende biotopen voorkomt of dat het slechts om marginaal habitat gaat. Op basis van deze lijst zijn de volgende zoogdieren het meest relevant voor het heidelandschap: Gewone Bosspitsmuis, Tweekleurige Bosspitsmuis, Dwergspitsmuis, Vos, Ree, Muskusrat (?), Bosmuis, Haas, Konijn en Wild Zwijn.

De Noordse Woelmuis komt voor in vochtige duinheide op Texel, waar de soort tot voor kort geen concurrentie met de Aardmuis ondervond. Op de hogere zandgronden zijn echter nooit Noordse Woelmuizen aanwezig geweest, en de soort kan dus geen heidesoort genoemd worden.

Ruige Dwergvleermuis, Gewone Baardvleermuis en Brandt's Vleermuis foerageren wel boven vennen, maar zijn vooral afhankelijk van bossen.

Bottlenecks, soortspecifiek

• Konijn

Het Konijn zit vooral op de droge heide, vooral in zoomvegetaties en overgangen naar bossen. Daarnaast zit de soort ook op bulten in natte heide. Centraal gelegen, open heidedelen zijn voor Konijnen minder geschikt. Konijnen zijn gebonden aan korte vegetaties, in eerste instantie omdat ze alleen korte vegetaties kunnen begrazen (en deze zo ook kort houden), maar daarnaast moeten ze ook over de vegetatie heen kunnen kijken voor hun uitzicht. Konijnen eten bij voorkeur (korte) grassen, omdat deze beter verteerbaar zijn. Vooral in de nawinter worden echter nieuwe uitlopers van heideplanten (vooral Struikhei) geprefereerd (SB).

De achteruitgang van Konijnen in Nederland is in eerste instantie terug te voeren op de introductie van virusziekten als myxomatose en VHS (althans, dat wordt algemeen

aangenomen; in Nederland wordt hiernaar echter geen onderzoek gedaan), maar waarschijnlijk deels ook op de effecten van vermessing (verruiging maakt vegetaties ongeschikt om te foerageren). Onderzoek hiernaar ontbreekt echter. Beide factoren versterken elkaar waarschijnlijk ook. Virusziekten (myxomatose voor het eerst in de jaren vijftig in Nederland, VHS voor het eerst in 1990/91 in de duinen) zorgen voor een sterke populatie-afname (ook gezonde dieren leggen het loodje), de vegetatiesuccessie gaat ondertussen voort en versneld zelfs als gevolg van vermessing, en het terrein wordt ongeschikt om te begrazen, ook al weten de Konijnen van de klap te herstellen. Het is overigens onbekend of de stand zich na een virusepidemie helemaal weet te herstellen.

Daarnaast is de predatiedruk op Konijnen de afgelopen decennia toegenomen, als gevolg van de opmars van de Vos vanaf de jaren zestig, niet alleen in de duinen, maar ook in binnenlandse heideterreinen. De Vos wordt echter niet beschouwd als belangrijkste oorzaak van de achteruitgang van Konijnen, maar hij kan lokaal wel een grote invloed hebben op populaties die het moeilijk hebben. Ondanks de sterke achteruitgang (in de Amsterdamse Waterleidingduinen is de populatie in zeven jaar tijd bijvoorbeeld met 70% afgenomen) wordt nog steeds op Konijnen gejaagd. Konijnen hebben een belangrijke functionele rol in heideterreinen. Behalve het tegengaan van successie door hun continue begrazing, resulteren hun graaf- en woelactiviteiten in plekken met veel microreliëf en open zand. Dit schept ideale leefomstandigheden voor andere thermofiele dieren. Door hun gewoel en geschijt wordt daarnaast pleksgewijs kalkrijk en voedselrijk materiaal aan de oppervlakte gebracht, waar typische plantensoorten van rijkere, zwakgebufferde bodems van kunnen profiteren. Tenslotte spelen Konijnen een belangrijke rol bij het stimuleren van water- en winderosie in droge duinen en stuifzanden (CvT).

- **Gewone Bosspitsmuis / Tweekleurige Bosspitsmuis**

Deze worden pas sinds kort als twee aparte soorten beschouwd, in de literatuur worden ze over het algemeen in één adem met elkaar genoemd. De biotoopvoorkeur van beide soorten is grotendeels onbekend, zeker op de heide. De Gewone Bosspitsmuis houdt waarschijnlijk meer van natte omstandigheden, de Tweekleurige meer van droge omstandigheden. Beide soorten lijken gebonden aan overgangen naar bos. De Tweekleurige is in heideterreinen mogelijk vooral aanwezig op structuurrijke kraaiheivegetaties op noordhellingen. Effecten van ver-thema's zijn met de huidige kennis nauwelijks te kwalificeren. De Bosspitsmuis is als predator gevoelig voor zware metalen. Verzuring heeft waarschijnlijk een negatief effect door de afname van prooien. Vergrassing vormt mogelijk een belemmering tijdens het jagen. Mogelijk vormen veranderingen in de strooisellaag een probleem voor de muis.

- **Dwergspitsmuis**

De Dwergspitsmuis houdt van natte omstandigheden, en krijgt bij verdroging en vermessing naar verwachting concurrentie van de Bosspitsmuis. De soort kan zich minder goed staande houden in vergraste terreinen dan de Tweekleurige Bosspitsmuis, want hij moet langer foerageren (dieetverschil: eet meer spinnetjes).

- **Vos**

Vossen kwamen vroeger vooral voor in grote, natte gebieden (Peel, Fochteloërveen). Het ging hier ook om een apart type Vos voor, de 'Brandvos', met een karakteristieke donkere vacht. Het graven van een burcht is niet noodzakelijk, soms werpen Vossen hun jongen gewoon op een stuk droge grond (bv. in Groninger akkers). Vossen eten vooral muizen, in het voorjaar ook jonge Konijnen. Daarnaast worden aas, bessen en ongewervelden gegeten.

Vossen zijn de laatste decennia in heel Nederland sterk toegenomen. Ze hebben tegenwoordig waarschijnlijk een hogere winteroverleving, doordat ze ook alternatieve voedselbronnen als vuilnis weten te exploiteren. Er lijkt geen duidelijke relatie met ver-thema's (betere dekkingsmogelijkheden door verruiging?). Ook in heideterreinen zijn Vossen toegenomen, terwijl veel van hun potentiële prooidieren daar juist afgenomen zijn (Korhoen, Haas, Konijn, Wulp). Waarschijnlijk halen Vossen hun voedsel dus buiten de heide, in bossen en bebouwing. De heide wordt waarschijnlijk alleen gebruikt om te rusten en jongen te werpen, vanwege de relatief

lage verstoring daar. Voor Wild Zwijn gaat hetzelfde verhaal op (SB). Deze soort is grotendeels afhankelijk van beukennootjes en eikels voor de voedselvoorziening.

- **Grote herbivoren**

Ree, Edelhert en Damhert eten vooral in de nawinter van jonge scheuten van Struikhei. Ree eet ook beukennootjes, Edelhert niet (beide eten wel eikels). Van nature eten Edelherten ook veel Grove Dennennaalden. Tegenwoordig echter veel minder, ze zijn overgeschakeld op Bochtige Smele, wat beter verteerbaar is, en op Blauwe Bosbes, wat sterk is toegenomen (GG). Vergrassing is in principe positief voor Edelhert en Damhert.

Edelherten trappen de mosbedekking in vermoste heidevegetaties weliswaar open, maar er zijn geen aanwijzingen dat ze de vermossing ook tegen kunnen houden (GG).

Bottleneck, kalkgebrek en zware metalen

Voor grote herbivoren zou kalkgebrek als gevolg van verzuring een probleem kunnen zijn in het heidelandschap. Hierover bestaat echter geen duidelijkheid. Onderzoek lijkt uit te wijzen dat grote herbivoren op de Veluwe van nature al een negatieve Ca-, P- en Na-balans hebben (geldt wel voor Edelhert, maar niet voor Ree). Althans, dit wijzen theoretische berekeningen uit, in de praktijk zijn er echter geen effecten op de gezondheid van de dieren waarneembaar. Mogelijk worden de effecten pas op de langere termijn zichtbaar. Verzuring zou de situatie dusdanig kunnen verslechteren, dat kalkgebrek wel een bottleneck gaat worden (GG).

Edelherten aten vroeger veel korstmossen. Van korstmossen is bekend dat ze relatief hoge concentraties mineralen bevatten. Vanuit Artis werden vroeger vrachtwagens vol korstmossen verzameld op heides en stuifzanden, om aan de dieren te voeren (GG). Mogelijk dat toen korstmosvegetaties ook in de mineralenbehoefte van o.a. Edelherten voorzagen (CvT). Korstmosvegetaties zijn tegenwoordig nauwelijks meer aanwezig als gevolg van luchtverontreiniging. Aanvullend onderzoek hiernaar is zinvol.

Het is niet ondenkbaar dat accumulatie van Cd, Pb en Zn in het heidelandschap een probleem is voor grote zoogdieren. Heidestruiken accumuleren relatief veel Cd en Pb. In de levers van Wilde Zwijnen en Edelherten zijn hoge concentraties van deze elementen aangetroffen (GG). Effecten op de reproductie zijn echter niet onderzocht. Wel zijn effecten van zware metalen aangetoond op de reproductie muizenpopulaties in de Biesbosch. Ook zijn meermaals effecten van zware metalen op spitsmuizen beschreven. Spitsmuizen zijn gevoelig omdat ze predator zijn van spinnen en andere ongewervelden (DW).

Beheer

- Omdat er geen karakteristieke zoogdiersoorten van de heide zijn, is het ook niet zinvol om bij het uitvoeren van herstelmaatregelen expliciet rekening met zoogdieren te houden. Zoogdieren maken op zo'n grote schaal van het landschap gebruik, dat een relatie met maatregelen ter plekke ook nauwelijks te duiden is ('als het ze niet bevalt, zijn ze weg'). Er zijn geen richtlijnen ten aanzien van uitvoeringsaspecten van maatregelen te verzinnen die specifiek voor zoogdieren gelden. In het algemeen zal opgaan dat hoe kleinschaliger en mozaïekachtiger maatregelen worden uitgevoerd, hoe beter dit voor zoogdieren is.
- In principe zouden Edelherten ingezet kunnen worden als begrazer op de heide, bijvoorbeeld in plaats van Schapen. Probleem is dat je voor het bestrijden van vergrassing zulke hoge aantallen nodig hebt, dat natuurlijke verjonging in het aangrenzende bos niet meer zal optreden (GG).

Algemeen

- Bochtige Smele is een geschikte voedselplant voor de meeste zoogdieren (runderen, Konijnen). Edelherten zijn hier zelfs voor een belangrijk deel van afhankelijk. Paard en Wild Zwijn kunnen niet met Bochtige Smele uit de voeten (geen herkauwers). Bochtige Smele is ook het hele jaar door een geschikte voedselplant, Pijpenstrootje alleen in mei/juni (daarbuiten is het vezelgehalte te hoog) (GG). Afgelopen jaren is naast gras ook Blauwe Bosbes toegenomen. Dit is voor Edel- en Damhert beter verteerbaar dan hei en dennennaalden.

- Ook de Haas neemt in aantal af als gevolg van een virusziekte (European Brown Hare Syndrome).

Kennislacunes

Er is maar heel weinig bekend over zoogdieren van het heidelandschap. Aanvullend onderzoek moet zich echter met name richten op soorten die een belangrijke functionele rol vervullen, zoals Konijnen en grote herbivoren. Prioritaire vragen zijn:

- Welke vegetaties worden door Konijnen (en andere herbivoren) in welke periode van het jaar begraasd en wat is het effect van hun aanwezigheid en gedrag op de vegetatiesuccessie, het aanbod van open zand, de aanwezigheid van microreliëf en het voorkomen van thermofiele ongewervelden in het terrein?
- Wat is de invloed van vermesting, verzuring en verdroging op het voorkomen van Konijnen in het Nederlandse heidelandschap? Het maken van een historische aantalsreconstructie van Konijnen in Nederlandse heideterreinen zou een logische eerste stap zijn.
- Hoe afhankelijk zijn Konijnen en andere herbivoren van heideplanten als voedselbron? In welke periode van het jaar worden heideplanten gegeten? Hoe verandert de voedselkwaliteit in de loop van het jaar en als gevolg van ver-
thema's?
- In hoeverre spelen kalkgebrek en accumulatie van zware metalen voor zoogdieren die in het heidelandschap voorkomen?
- Wat is het belang van korstmosvegetaties voor de mineralenvoorziening van herbivoren? Referentieonderzoek kan plaatsvinden in het relatief onaangetaste duingebied van Halsthalm in Denemarken, waar zowel roodwild als uitgebreide korstmosvegetaties aanwezig zijn (MN).
- Welke soorten muizen komen in wat voor dichtheden voor in het heidelandschap, en wat is hun exacte habitatvoorkeur? Wat is de afhankelijkheid van opgaande vegetaties en overgangen naar bos? Komt de Waterspitsmuis ook langs vennen voor?