

ontwikkeling+beheer natuurkwaliteit

o+bn

Kennisnetwerk OBN

Versterking van connectiviteit
voor soorten van
hellingschraallanden



Versterking van connectiviteit voor soorten van hellingschraallanden



© 2018 VBNE, Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren

Rapport nr. 2018/OBN224-HE
Driebergen, 2018

Deze publicatie is tot stand gekomen met een financiële bijdrage van BIJ12 en het Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit.

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

Deze uitgave kan schriftelijk of per e-mail worden besteld bij de VBNE onder vermelding van code 2018/OBN224-HE en het aantal exemplaren.

Wijze van citeren: Wallis de Vries, M., M. Nijssen & W. Ozinga (2018). Versterking van connectiviteit voor soorten van hellingschraallanden. OBN-224-HE. VBNE, Driebergen.

Oplage	50 exemplaren
Samenstelling	Michiel F. Wallis de Vries , De Vlinderstichting Marijn E. Nijssen, Stichting Bargerveen Wim A. Ozinga, Wageningen Environmental Research (WUR)
Foto's	van de auteurs, tenzij anders vermeld
Foto voorkant	Boven: Uitzicht op de Wrakelberg. Linksonder: Veldparelmoervlinder. Middenonder: Zoemertje. Rechtsonder: Aarddistel
Druk	KNNV Uitgeverij/KNNV Publishing
Productie	Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren (VBNE) Adres : Princenhof Park 7, 3972 NG Driebergen Telefoon : 0343-745250 E-mail : info@vbne.nl

Voorwoord

Het doel van het Kennisnetwerk Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit (OBN) is het ontwikkelen, verspreiden en benutten van kennis voor terreinbeheerders over natuurherstel, Natura 2000, PAS, leefgebiedenbenadering en ontwikkeling van nieuwe natuur.

In het kader van Natura 2000 worden in Europees perspectief zeldzame soorten en vegetatietypen in Nederland beschermd. In dit rapport staan centraal de habitattypen kalkgraslanden (H6210), heischrale graslanden (H6230) en pionierbegroeiingen op rotsbodem (H6110). Deze zijn in het vervolg aangeduid als hellingschraallanden.

Het Limburgse Heuvelland vormt bij uitstek een regio waar habitatversnippering de biodiversiteit bedreigt, maar waar tegelijk grote kansen liggen om dit knelpunt aan te pakken door versterking van de connectiviteit tussen natuurgebieden. Behoud en herstel van de uitzonderlijk hoge biodiversiteit van hellingschraallanden worden nu sterk belemmerd door de grote mate van versnippering van het landschap.

De thans gebrekkige connectiviteit tussen de verschillende reservaten met hellingschraallanden heeft enerzijds zeker te maken met de weerbaarheid van de beheerpraktijk, maar ook met een gebrek aan kennis die is toegesneden op die praktijk. De kennislacune betreft vooral het inzicht in de soortspecifieke knelpunten die de dispersie langs bestaande lijnvormige elementen beperken. Beter inzicht in het relatieve belang van verschillende soorteigenschappen – in interactie met de omgevingsfactoren – voor het bereiken van een succesvolle dispersie is daarom van groot belang om tot een daadwerkelijke verbetering te komen van de connectiviteit tussen de leefgebieden van kenmerkende soorten.

In breder perspectief heeft dit onderzoek een raamwerk opgeleverd voor het beoordelen van knelpunten en kansen ter vergroting van de connectiviteit tussen leefgebieden voor soorten met beperkte dispersie. Dit kan ook in andere landschapstypen met andere kenmerkende soorten worden toegepast.

Ik wens u veel leesplezier

Teo Wams

Voorzitter van de OBN Adviescommissie

Inhoudsopgave

Samenvatting	6
Summary	11
1 Inleiding	17
1.1 Achtergrond en probleemstelling	17
1.2 Onderzoeksvragen en aanpak	18
1.3 Onderzoeksteam	19
1.4 Leeswijzer	20
2 Dispersie en connectiviteit	21
2.1 Conceptueel kader	21
2.2 Leefgebieden op landschapsschaal	22
2.3 Dispersie	22
2.4 Randvoorwaarden voor connectiviteit	24
3 Analyse van dispersie-eigenschappen	26
3.1 Dispersie-eigenschappen van soorten	26
3.2 Analyse vaatplanten	32
3.3 Analyse Dagvlinders	37
3.4 Sprinkhanen en krekels	40
3.5 Mieren	42
3.6 Amfibieën	44
4 Selectie van aandachtsoorten	45
4.1 Algemeen	45
4.2 Vaatplanten	46
4.3 Dagvlinders	48
4.4 Sprinkhanen en krekels	50
4.5 Mieren	50
4.6 Amfibieën	51

5	Knelpunten en kansen	52
5.1	Beoordelingskader	52
5.2	Knelpunten	53
5.3	Kansen	56
5.4	Prioritaire landschappen	60
6	Voorbeeldgebied Kunderberg-Gulperberg	64
6.1	Situatieschets	64
6.2	Aandachtsoorten	65
6.3	Knelpunten en kansen	66
6.4	Verbinden in de praktijk	68
7	Implementatie	72
7.1	Discussie	72
7.2	Aanbevelingen voor uitvoering	73
8	Literatuur	76

Samenvatting

Het Limburgse Heuvelland vormt bij uitstek een regio waar habitatversnippering de biodiversiteit bedreigt, maar waar tegelijk grote kansen liggen om dit knelpunt aan te pakken door versterking van de connectiviteit tussen natuurgebieden. Hier komen drie Europees beschermde en prioritaire habitattypen van Natura 2000 voor: kalkgraslanden (H6210), heischrale graslanden (H6230) en pionierbegroeiingen op rotsbodempl (H6110). Deze zijn in het vervolg aangeduid als hellingschraallanden. Behoud en herstel van de uitzonderlijk hoge biodiversiteit van hellingschraallanden worden nu sterk belemmerd door de grote mate van versnippering van het landschap.

De thans gebrekkige connectiviteit tussen de verschillende reservaten met hellingschraallanden heeft enerzijds zeker te maken met de weerbarstigheid van de beheerpraktijk, maar ook met een gebrek aan kennis die is toegesneden op die praktijk. De kennislacune betreft vooral het inzicht in de soortspecifieke knelpunten die de dispersie langs bestaande lijnvormige elementen beperken. Beter inzicht in het relatieve belang van verschillende soorteigenschappen – in interactie met de omgevingsfactoren – voor het bereiken van een succesvolle dispersie is daarom van groot belang om tot een daadwerkelijke verbetering te komen van de connectiviteit tussen de leefgebieden van kenmerkende soorten.

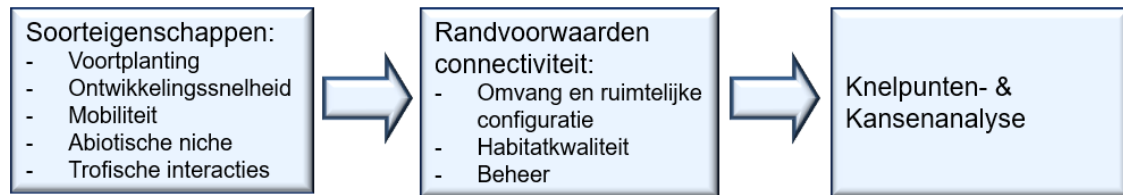
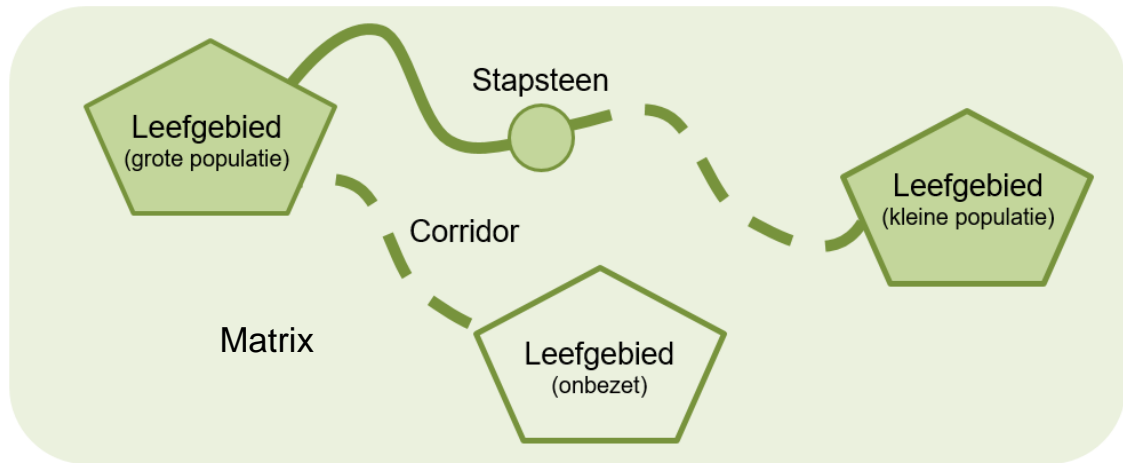
De bovengeschetste problematiek is vertaald in twee hoofdvragen die in dit rapport worden behandeld:

1. Voor welke kenmerkende soorten planten en dieren is het van cruciaal belang om de effectiviteit van dispersie via onder meer droge lijnvormige elementen in het Heuvelland te verbeteren voor het behoud en herstel van de soortengemeenschappen van hellingschraallanden?
2. Welke maatregelen (zowel kwalitatief als kwantitatief) zijn vereist om knelpunten voor een effectieve dispersie van kenmerkende soorten tussen versnipperde habitats van hellingschraallanden op te heffen?

Een raamwerk voor connectiviteit

Om de eerste vraag te beantwoorden is in Hoofdstuk 2 een overkoepelend raamwerk opgesteld waarin de effectiviteit van dispersie wordt geschetst in relatie tot de connectiviteit in het landschap en de eigenschappen van de soorten, waaronder hun dispersiecapaciteit. Hierin wordt het leefgebied opgevat als een verzameling habitatplekken (patches) met een zekere oppervlakte en onderlinge afstand. Geschikte habitatplekken kunnen een grote of kleine populatie van een soort herbergen of kunnen om allerlei redenen (tijdelijk) onbezet zijn. Dispersie tussen habitatplekken kan langs verschillende routes plaatsvinden: via kleinere stapstenen, via corridors (c.q. lijnvormige elementen van goede dan wel onvoldoende kwaliteit; resp. doorgetrokken en gebroken lijn in de figuur) en eventueel via het tussenliggende gebied (de 'matrix'). Deze matrix bestaat uit het omringende landschap waarin de voorwaarden voor geschikt habitat niet of hooguit gedeeltelijk aanwezig zijn.

De kaders onder de figuur geven aan dat de effectiviteit van dispersie tussen soorten verschilt in afhankelijkheid van specifieke eigenschappen en de aanwezige randvoorwaarden in het landschap (zie Hoofdstuk 3). Deze bepalen samen welke knelpunten en kansen er aanwezig zijn voor een effectieve dispersie, waarin een soort duurzame populaties kan opbouwen en handhaven.



Conceptueel kader voor de beoordeling van de effectiviteit van dispersie op landschapsschaal

Selectie van aandachtsoorten

Voor de concrete analyse is in Hoofdstuk 4 vanuit een overzicht van de kenmerkende soorten planten en dieren voor de drie habitattypen van de hellingschraallanden – kalkgraslanden (H6210), heischrale graslanden (H6230) en Pionierbegroeiingen op rotsbodem (H6110) – bepaald in welke mate deze van droge lijnvormige elementen afhankelijk zijn voor dispersie. De soorten waarvoor dit in hoge mate geldt en waarvoor de populaties kunnen worden verbonden zijn als aandachtsoorten geselecteerd.

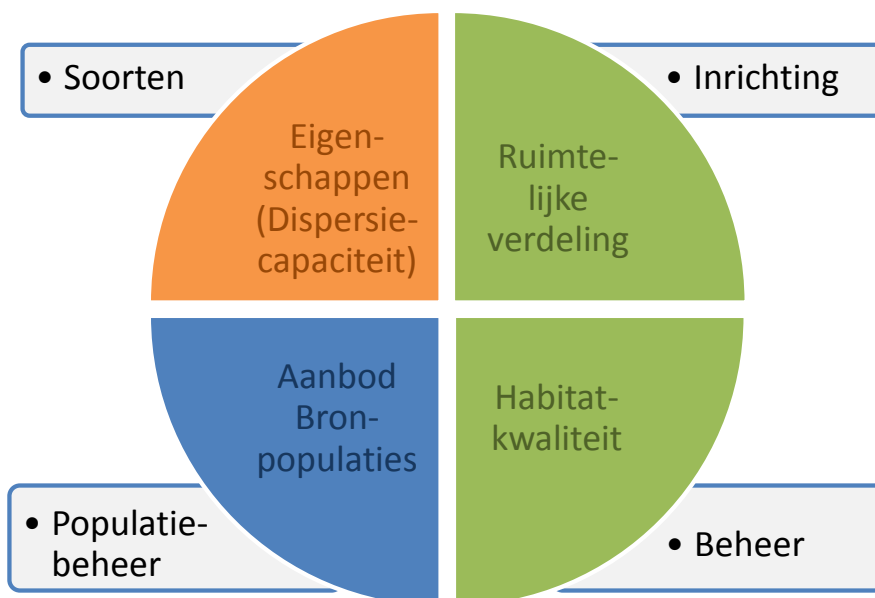
Uit de grotere groep van 138 kenmerkende soorten (73 soorten vaatplanten, 23 soorten dagvlinders, 15 soorten sprinkhanen en krekels en 27 soorten mieren) is op deze manier een kleine groep van in totaal 17 aandachtsoorten geselecteerd (Bijlagen 1-4): acht soorten vaatplanten, drie soorten dagvlinders, drie soorten sprinkhanen en drie soorten mieren. Twee soorten amfibieën, Geelbuikvuurpad en Vroedmeesterpad, zijn ook in de analyse betrokken, niet zo zeer als kenmerkende soorten voor hellingschraallanden, maar als Europees beschermde soorten die sterk afhankelijk zijn van een goede connectiviteit in het Heuvelland.

Geselecteerde aandachtsoorten voor hellingschraallanden. Aanvullend zijn drie voor bloembezoekende insecten belangrijke nectarplanten meegenomen: Beemdtkroon, Grote centaurie en Wilde marjolein.

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam
Dagvlinders	
Bruin blauwtje	<i>Aricia agestis</i>
Bruin dikkopje	<i>Erynnis tages</i>
Veldparelmoervlinder	<i>Melitaea cinxia</i>
Mieren	
Bruine Zaadmier	<i>Tetramorium impurum</i>
Mergeldraaigatje	<i>Tapinoma erraticum</i>
Mergelmier	<i>Lasius alienus</i>
Sprinkhanen	
Kalkdoortje	<i>Tetrix tenuicornis</i>
Zoemertje	<i>Stenobothrus lineatus</i>
Zwart wekkertje	<i>Omocestus rufipes</i>
Vaatplanten	
Aarddistel	<i>Cirsium acaule</i>
Aardkastanje	<i>Bunium bulbocastanum</i>
Betonie	<i>Stachys officinalis</i>
Driedistel	<i>Carlina vulgaris</i>
Duifkruid	<i>Scabiosa columbaria</i>
Kalkwalstro	<i>Galium pumilum</i>
Voorjaarsganzerik	<i>Potentilla verna</i>
Wondklaver	<i>Anthyllis vulneraria</i>

Van knelpunten naar kansen

Voor een antwoord op de tweede vraag (welke maatregelen?) is in Hoofdstuk 5 kennis over de habitatcondities en ruimtelijke samenhang gekoppeld aan mogelijke maatregelen om die condities te bevorderen, gegeven het voorkomen van de aandachtsoorten in het Heuvelland. Dit levert een beeld op van knelpunten en kansen. Onderstaande figuur illustreert het duurzaam voortbestaan van soorten in een gefragmenteerd landschap als een resultante van vier factoren: 1) eigenschappen van de soorten zelf, 2) het voorkomen van populaties in het gebied, 3) de kwaliteit van het leefgebied en 4) de ruimtelijke verdeling van leefgebieden in het omringende landschap (de matrix). Vanuit het perspectief van natuurbescherming zijn de soorten en hun eigenschappen een gegeven, maar er kan wél actief worden gestuurd op het gebied van populatiebeheer, inrichting van het landschap en beheer van leefgebied en verbindende elementen. Door actieve inrichting kan een ongunstige ruimtelijke verdeling van leefgebieden worden aangepakt: de kern van versterking van connectiviteit, maar een kern die moet worden gezien in samenhang met de andere facetten. Door beheer kan gebrekkige habitatkwaliteit worden verbeterd in zowel actuele als potentiële habitats. Ook al zijn de eigenschappen van de soorten een gegeven, kennis ervan is wel essentieel bij het inschatten van de kansen en knelpunten. Populatiebeheer, ten slotte, is aan de orde wanneer het aantal of de omvang van populaties in het gebied te klein is, dan wel dat soorten zijn verdwenen, of hun genetische variatie dusdanig is afgenomen dat zich inteeltverschijnselen voordoen.



Beoordelingskader van knelpunten en kansen voor vergroting van connectiviteit van leefgebieden voor soorten in een gefragmenteerd landschap.

Bij de knelpunten moet onderscheid worden gemaakt naar habitatkwaliteit en ruimtelijke configuratie. De kalkhellingen vormen van nature brede lijnvormige elementen in het landschap en het is van belang om deze breedte goed te benutten. De effectiviteit van dispersie wordt in smallere elementen sterk verminderd door randinvloeden van de omgeving. Daarom is het nodig om de aanduiding 'lijnvormig' breder te zien dan gebruikelijk: een breedte van minimaal 5 à 10 meter lijkt noodzakelijk voor een effectieve dispersie over afstanden van honderden meters van de soorten met geringe dispersiecapaciteit.

Voor de kansen voor uitvoering onderscheiden we 10 maatregelen op het gebied van inrichting, terreinbeheer en populatiebeheer (zie § 5.3):

- terreinbeheer in de brongebieden:
 - verbetering van habitatkwaliteit
 - uitbreiding van oppervlakte

- vergroting van connectiviteit tussen gebieden, met in afnemende volgorde van effectiviteit:
 - uitbreiding van aantal habitats
 - creëren van corridors
 - versterking van dispersievectoren, met name zaadverspreiding door rondtrekkende schaapskuddes
 - creëren van stapstenen
 - creëren van sturende elementen voor de geleiding van dispersie
 - verbetering van de kwaliteit van het tussenliggende agrarische landschap (de matrix)
- gericht beheer van soorten en populaties
 - benutten en versterken van relictpopulaties
 - herintroductie of bijplaatsing

Bij de analyse van het voorkomen van de aandachtsoorten is met het oog op bestuivende insecten ook de verspreiding van drie belangrijke en kenmerkende nectarplanten van kalkhellingen – Beemdkroon (*Knautia arvensis*), Grote centaurie (*Centaurea scabiosa*) en Wilde marjolein (*Origanum vulgare*) – in kaart gebracht. Dit heeft geresulteerd in vier prioritaire landschappen voor de kenmerkende soorten van hellingschraallanden (zie Figuur 5.1):

- Sint Pietersberg s.l., dat zich grensoverschrijdend uitstrekt tot in Wallonië
- Bemelen-Riesenberg (Savelsbos)
- Geuldal
- Eys-Wrakelberg-Kunderberg

In elk van deze landschappen komen tussen 11 en 16 aandachtsoorten voor. Ook buiten deze prioritaire landschappen zijn hellingschraallanden met kenmerkende soorten te vinden, maar voor de aandachtsoorten zijn die thans niet van grote betekenis.

Prioritaire landschappen

Voor één van de vier landschappen, het gebied tussen Kunderberg en Eys, met aansluiting op de Gulperberg, heeft bij wijze van 'case study' in Hoofdstuk 6 een verdere vertaling plaatsgevonden naar uitvoering. In dit gebied ligt een Natura 2000-beleidsopgave ter verbetering van de ruimtelijke samenhang voor flora en fauna.

Voor 18 locaties in dit landschap zijn elkaar versterkende maatregelen voorgesteld om dispersie van aandachtsoorten mogelijk te maken (Figuur 6.3; Tabel 6.1). Deze zijn besproken in een workshop met betrokkenen vanuit beleid en beheer van zowel natuur als agrarisch gebied. Vier van de bovengenoemde typen maatregelen staan daarbij centraal: 1) uitbreiding van leefgebied in aansluiting op bestaand leefgebied, 2) ontwikkeling van nieuw leefgebied op kalkhellingen, 3) creëren van corridors en 4) verbetering van de kwaliteit van de matrix in het agrarische landschap. Uitbreiding en ontwikkeling van leefgebied moeten als noodzakelijke pijlers worden gezien voor de versterking van de connectiviteit, bredere corridors vormen samen met nieuw leefgebied de belangrijke componenten om tot een effectieve dispersie te komen, maar verbetering van de smallere elementen in de matrix is vooral ondersteunend. Voor het bereiken van een effectieve connectiviteit zijn binnen maar ook buiten Natura 2000-gebied maatregelen vereist, deels binnen de Goudgroene begrenzing, maar ook daarbuiten, waar o.m. Natuurrijk Limburg zich wil inzetten voor verbetering van de kwaliteit van lijnvormige elementen.

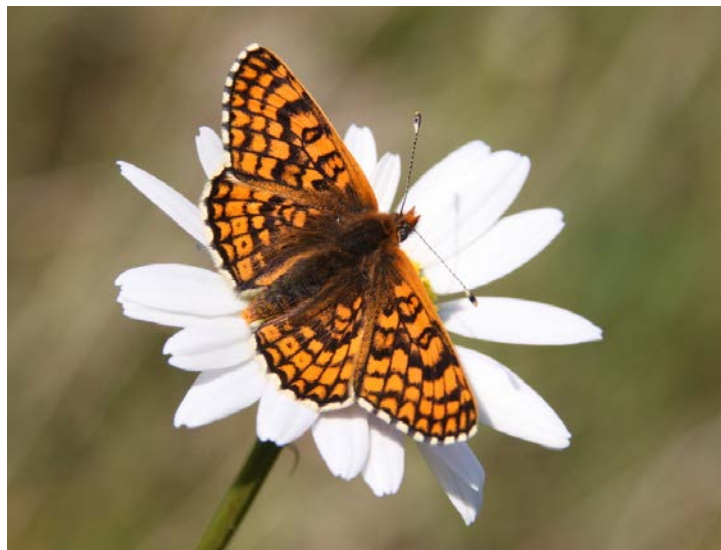
Op korte termijn is een vergelijkbare uitwerking nodig voor de andere drie prioritaire landschappen in het Heuvelland. Daarbij is het belangrijk om na te gaan of behalve de aandachtsoorten ook de grotere groep van overige kenmerkende soorten met dispersielimitaties van de voorgestelde maatregelen profiteert.

Conclusie

In breder perspectief heeft het onderzoek een raamwerk opgeleverd voor het beoordelen van knelpunten en kansen ter vergroting van de connectiviteit tussen leefgebieden voor soorten met beperkte dispersie. Dit kan ook in andere landschapstypen met andere kenmerkende soorten worden toegepast. Wij signaleren dat nader onderzoek naar genetische aspecten van connectiviteit zinvol kan zijn om beter inzicht te verkrijgen in de levensvatbaarheid van gefragmenteerde populaties ten aanzien van risico's op genetische verarming, inteelt, en verlies van aanpassingsvermogen.

Het versterken van de connectiviteit voor soorten van hellingschraallanden biedt door de invloed op het landschap ook voor de samenleving in verschillende opzichten een belangrijke meerwaarde: bevordering van een prettige leefomgeving, stimulering van toerisme en recreatie, versterking van ecosysteemdiensten als erosiebestrijding en bestuiving door herstel van bloemrijke bermen en graften. In breder verband kan aansluiting worden gezocht bij de Nationale Bijenstrategie. Ook deze richt zich op de schaal van het landschap.

Gezien de schaal van de opgave en de betekenis voor de samenleving is het belangrijk om de bevindingen van dit rapport op te nemen in het bredere kader van de omgevingsvisies op provinciaal niveau (PIO – Platteland in Ontwikkeling) en gemeentelijk niveau (bijv. Groenvisie Maastricht). Daarbij is het cruciaal dat de provincie zich als verantwoordelijke voor het natuurbeleid verzekert van een breed draagvlak onder de diverse betrokkenen van beleid, inrichting en beheer. Het gaat immers om acties die niet alleen binnen de bestaande natuurgebieden gerealiseerd kunnen worden.



De Veldparelmoervlinder: een van de aandachtsoorten voor versterking van connectiviteit van hellingschraallanden.

Summary – Strengthening connectivity for species of unimproved downland

The calcareous hill district in the south of the province of Limburg constitutes an eminent example of a region where habitat fragmentation threatens biodiversity, but where, at the same time, there is considerable opportunity to address this constraint by strengthening connectivity between nature reserves. Three priority habitat types, protected under the European Natura 2000 network, occur in the area: calcareous grasslands (H6210), species-rich mat-grass swards (H6230) and pioneer communities on rocky soil (H6110). In the following, these will be denoted as unimproved downland. Preservation and recovery of the exceptionally high biodiversity of unimproved downland now are strongly hampered by the large extent of fragmentation of the landscape.

The currently deficient connectivity between the different reserves with unimproved downland is in part certainly due to the unruliness of management practice, but also with insufficient knowledge concerning practical implementation. This knowledge gap especially relates to the insight on species specific bottlenecks constraining dispersal along existing linear elements. Therefore, better insight into the relative importance of different species traits – in interaction with environmental conditions – for achieving a successful dispersal is highly important in order to arrive at an actual improvement of the connectivity between the habitat areas of characteristic species.

The problems outlined above have been translated into two main questions being addressed in this report:

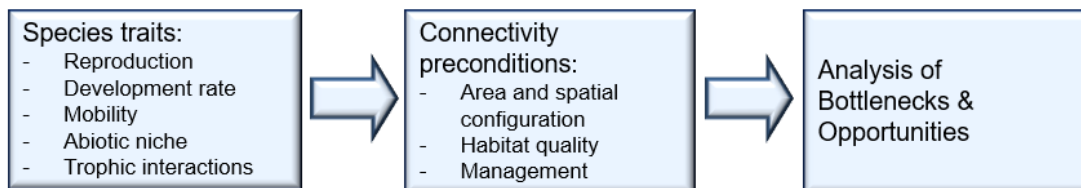
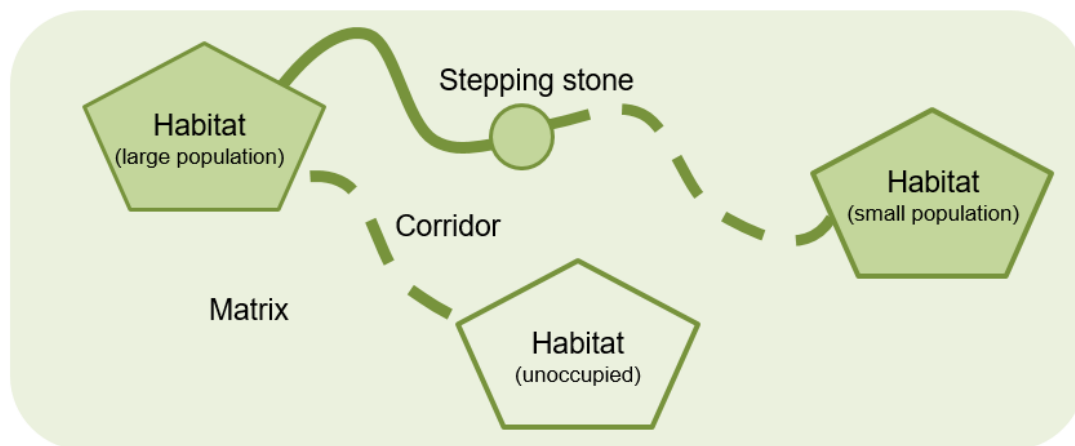
1. For which characteristic plant and animals species is it crucially important to improve the effectiveness of dispersal along, amongst others, dry lineal elements in the calcareous district for the preservation and recovery of species communities of unimproved downland?
2. Which measures (qualitative as well as quantitative) are required to resolve the bottlenecks for an effective dispersal of characteristic species between fragmented habitats of unimproved downland?

A framework for connectivity

To answer the first question an overall framework was established in Chapter 2, in which the effectiveness of dispersal is outlined in relation to landscape connectivity and the traits of species, including dispersal capacity.

In this framework, the habitat is seen as a set of habitat patches with a certain area and mutual distance. Suitable habitats may harbour a large or small population of a species or may be (temporarily) unoccupied for various reasons. Dispersal between habitat patches may occur along different routes: via smaller stepping stones, via corridors (i.e. linear elements of good or insufficient quality; solid and broken lines, respectively, in the figure) and potentially via the intermediate area (the matrix). This matrix consists of the surrounding landscape where the conditions for suitable habitat are not or at most partly met.

The frames below the figure indicate that the effectiveness of dispersal differs between species, depending on specific traits and the existing preconditions in the landscape (see Chapter 3). Together, these determine which bottlenecks and opportunities exist for an effective dispersal, allowing a species to build up and maintain sustainable populations.



Conceptual framework for the assessment of the effectiveness of dispersal at landscape scale

Selection of priority species

The actual analysis in Chapter 4 started with an overview of characteristic species of plants and animals for the three habitat types of unimproved downland– calcareous grasslands (H6210), species-rich mat-grass swards (H6230) and pioneer communities on rocky soil (H6110) – and then determined to what extent these depend on dry lineal elements for dispersal. The species for which this applies to a great extent and whose populations can be connected have been selected as priority species.

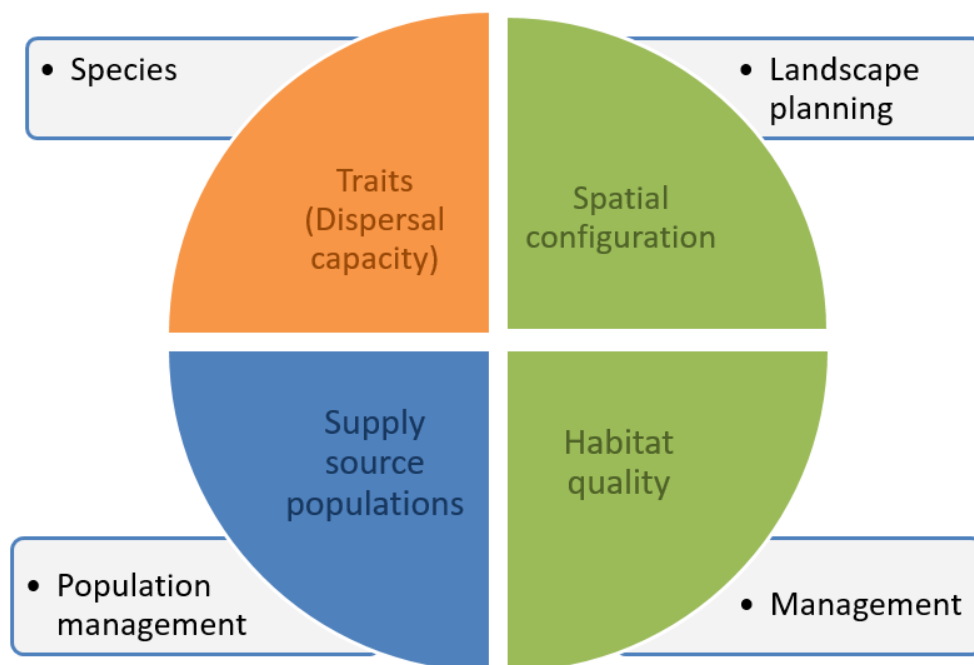
Thus, from the larger group of 138 characteristic species (73 species of vascular plants, 23 species of butterflies, 15 species of grasshoppers and crickets, and 27 species of ants), a small group of totalling 17 priority species was selected (Appendices 1-4): eight vascular plants species, three butterfly species, three grasshopper species and three ant species. Two amphibian species, *Bombina variegata* and *Alytes obstetricans*, have also been included in the analysis, not so much as characteristic species of unimproved downland, but as protected species in Europe that strongly depend of a good connectivity in the calcareous hill district.

Selected priority species of unimproved downland. Three complementary species were including as important nectar plants for flower-visiting insects: Centaurea scabiosa, Knautia arvensis and Origanum vulgare.

Species group	Scientific name
Butterflies	<i>Aricia agestis</i>
	<i>Erynnis tages</i>
	<i>Melitaea cinxia</i>
Ants	<i>Tetramorium impurum</i>
	<i>Tapinoma erraticum</i>
	<i>Lasius alienus</i>
Grasshoppers	<i>Tetrix tenuicornis</i>
	<i>Stenobothrus lineatus</i>
	<i>Omocestus rufipes</i>
Vascular plants	<i>Cirsium acaule</i>
	<i>Bunium bulbocastanum</i>
	<i>Stachys officinalis</i>
	<i>Carlina vulgaris</i>
	<i>Scabiosa columbaria</i>
	<i>Galium pumilum</i>
	<i>Potentilla verna</i>
<i>Anthyllis vulneraria</i>	

From bottlenecks to opportunities

For an answer to the second question (which measures?), Chapter 5 links the knowledge on habitat conditions and spatial cohesion to possible measures to improve those conditions, given the occurrence of priority species in the calcareous hill district. This yields a perspective on bottlenecks and opportunities. The figure below illustrates the sustainable existence of species in a fragmented landscape as the outcome of four factors: 1) traits of the species themselves, 2) the occurrence of populations in the area, 3) the quality of the habitat and 4) the spatial configuration of habitats in the surrounding landscape matrix. From the perspective of nature conservation, the species and their traits present a given fact, but action can be taken in the field of population management, landscape planning and the management of habitats and connecting elements. Through active landscape planning, an unfavourable spatial configuration of habitats can be dealt with: the core of strengthening connectivity, but a core that needs to be viewed together with other aspects. Through management, deficient habitat quality can be improved in actual as well as potential habitats. Although species traits are a given fact, knowledge about them is essential in assessing the opportunities and bottlenecks. Finally, population management is of concern when the number or size of populations in an area is too small or, alternatively, species may have been lost, or their genetic variation may have been reduced to such an extent that symptoms of inbreeding become apparent.



Evaluation framework of bottlenecks and opportunities to increase habitat connectivity for species in a fragmented landscape.

With respect to bottlenecks, a distinction needs to be made according to habitat quality and spatial configuration. By nature, calcareous hillsides constitute broad linear elements in the landscape and it is important to make good use of this width. The effectiveness of dispersal along narrower elements is strongly reduced by edge effects from the surrounding area. Therefore, it is imperative to understand the connotation 'linear' in a broader sense than usual: a width of at least 5 to 10 m appears a prerequisite for effective dispersal over distances of hundreds of meters for species with poor dispersal capacity.

Concerning the opportunities we distinguish 10 measures in the field of landscape planning, habitat management and population management (see § 5.3):

- Habitat management in source sties
 - Improvement of habitat quality
 - Enlargement of area
- Increase of connectivity between areas through, in order of decreasing effectiveness:

- raising the number of habitats
- creating corridors
- strengthening dispersal vectors, especially seed dispersal by roaming herds of sheep
- creating stepping stones
- creating conductive elements to direct dispersal
- improving the quality of the intermediate landscape matrix
- Active management of species and populations
 - capitalising on and strengthening remnant populations
 - re-introduction or supplementation

Priority landscapes

With regard to pollinating insects, we included the distribution of three important and characteristic nectar plants of calcareous hillsides in the analysis of the occurrence of priority species: *Centaurea scabiosa*, *Knautia arvensis* and *Origanum vulgare*. This resulted in four priority landscapes for characteristic species of unimproved downland (see Figure 5.1):

- Sint Pietersberg s.l., which extends across the border to Wallonia
- Bemelen-Riesenberg (Savelsbos)
- Geuldal
- Eys-Wrakelberg-Kunderberg

In each of these landscapes, between 10 en 16 priority species are present. Beyond these priority landscapes, unimproved downland with characteristic species may also be found, but these are not of great importance to the priority species.

For one of the four landscapes, the area between Kunderberg and Eys, with the connection to the Gulperberg, a case study was elaborated in Chapter 6 for a further step towards implementation. In this area there is a Natura 2000 policy commitment to improve the spatial cohesions with regard to flora and fauna.

For 18 sites in this landscape, mutually reinforcing measures have been proposed to allow the dispersal of priority species (Figure 6.3; Table 6.1). These have been discussed during a workshop with stakeholders from policy and the management of nature reserves as well as farmland. Four of the above-mentioned measures are at the heart of the proposal: 1) enlargement of habitat in connection to existing habitat, 2) development of new habitat on calcareous hillsides, 3) creation of corridors and 4) improvement of the quality of the matrix in the surrounding farmland. Enlargement and development of habitat should be considered as necessary pillars for the strengthening of connectivity, broader corridors together with new habitat constitute the important components to achieve an effective dispersal, but improvement of the narrower elements in the matrix is mainly supportive. To reach an effective connectivity, measures are required both within and outside Natura 2000 areas, partly within the national nature network, but also beyond, where amongst there the rural network 'Natuurrijk Limburg' is committed to improve the quality of linear elements.

At the short term, a comparable elaboration is needed for the other three priority landscapes in the calcareous hill district. It will be important to evaluate whether, in addition to the priority species, the larger group of other characteristic species with dispersal limitations benefits from the proposed measures.

Conclusion

In a broader perspective, this study has produced a framework to assess the bottlenecks and opportunities to increase connectivity between habitats for species with limited dispersal. This can also be applied in other landscape types with different characteristic species. We point out that further research on genetic aspects of connectivity should be useful to gain better insight in the viability of fragmented populations with regard to risks of genetic impoverishment, inbreeding and loss of adaptive capacity.

The strengthening of connectivity for species of unimproved downland offers multiple important added benefits to society through its impact on the landscape: promoting an agreeable living environment, stimulating tourism and recreation, reinforcement of ecosystem services, such as containment of erosion and pollination through the restoration of flower-rich road verges and traditional scarps. In an broader context, the implementation may link up with the National Bee Strategy, which also targets the landscape scale.

In view of the scale of the undertaking and its significance to society, it is important to integrate the findings of this report into the broader framework of environmental planning at the level of the province (rural development) and municipalities. In doing so, it is crucial that the province, being responsible for nature policy, ensures a broad support under the various stakeholders in policy, planning and practical management. After all, the implementation requires actions stretching beyond the borders of nature reserves alone.



One of the priority plant species, the Kidney vetch (Anthyllis vulneraria), is also the hostplant of the rare Small blue butterfly (Cupido minimus).

Dankwoord

Voor het theoretische kader over dispersie van soorten (§ 4.1) is dankbaar gebruik gemaakt van een eerdere synthese door Toos van Noordwijk. Voor de analyses werden de verspreidingsgegevens van de NDFF benut, waarvoor wij erkentelijk zijn voor de medewerking van Floron en EIS Kenniscentrum Insecten. De berekeningen van het aandeel zwervende individuen van dagvlinders en sprinkhanen buiten habitats met populaties werden uitgevoerd door Chris van Swaay van De Vlinderstichting.

Voor de uitwerking van het voorbeeldgebied Kunderberg–Gulperberg hebben wij dankbaar geprofiteerd van de discussie met de deelnemers van een werkbijeenkomst waarbij diverse locaties in het gebied werden bezocht. Deze werkbijeenkomst werd bijgewoond door Freek van Westreenen (Staatsbosbeheer), Jan Boeren (provincie Limburg), Harry Suilen (Elisabeth Strouven Fonds), Johan Bezemer (ZLSM), Guido Hambeukers (Limburgs Landschap), Leo Kramer (gemeente Gulpen-Wittem), René Cleef (gemeente Voerendaal), Michel Schurer (gemeente Voerendaal) en Harm Kossen (Natuurrijk Limburg).

Tenslotte willen we Freek van Westreenen (Staatsbosbeheer) en Joop Schaminée (Wageningen Environmental Research) bedanken voor het delen van hun kennis en veldervaring tijdens een gezamenlijk veldbezoek.

1 Inleiding

1.1 Achtergrond en probleemstelling

Habitatversnippering is een van de belangrijkste drijfveren voor de realisatie van het Nationaal Natuurnetwerk (voorheen Ecologische Hoofdstructuur) en vormt nog steeds een belangrijk knelpunt voor het duurzaam voortbestaan van bedreigde soorten (Reijnen *et al.*, 2010). Op landschapsniveau heeft habitatversnippering een sterk negatief effect op de mogelijkheden voor de uitwisseling van individuen tussen populaties in verschillende gebieden via dispersie. De mate van voorkomen van een soort in een bepaald gebied is afhankelijk van de dynamische balans tussen koloniaties en het lokaal verdwijnen uit geschikte leefgebieden. Deze balans wordt beïnvloed door eigenschappen van de soort, maar ook door de ruimtelijke samenhang tussen de leefgebieden in het landschap, dat wil zeggen de oppervlakte van de leefgebieden en de connectiviteit hiertussen. Door de uitwisseling van individuen tussen lokale populaties ontstaat een netwerk van populaties, een zogenaamde 'metapopulatie'. De metapopulatietheorie laat zien dat bij een geringe ruimtelijke samenhang de kans op lokaal uitsterven van een deelpopulatie toeneemt (geïsoleerde populaties zijn kwetsbaarder) terwijl de kans op herkolonisatie van onbezette leefgebieden afneemt (een geringere connectiviteit tussen leefgebieden leidt tot een afname van de effectiviteit van dispersie). Het netto effect hiervan is dat een deel van de karakteristieke soorten planten en dieren geleidelijk verdwijnen uit geïsoleerde en gefragmenteerde gebieden. Inmiddels zijn er vele veldstudies verschenen die een negatief effect van habitatversnippering op de lokale soortendiversiteit laten zien, zowel bij planten als bij dieren (Hanski, 1998; Ovaskainen & Hanski, 2003; Hanski *et al.*, 2017). De grote mate van versnippering van leefgebieden wordt in diverse studies beschouwd als één van de grootste bedreigingen voor het behoud en herstel van biodiversiteit (Rosenzweig, 2005; Rybicki & Hanski, 2013; Hanski, 2015).

Het Limburgse Heuvelland vormt bij uitstek een regio waar het probleem van habitatversnippering speelt. Vooral behoud en herstel van de uitzonderlijk hoge biodiversiteit van hellingschraallanden en kalkrotsen worden er sterk belemmerd door de grote mate van versnippering van het landschap. Hier komen drie Europees beschermde en prioritaire habitattypen voor: kalkgraslanden (H6210), heischrale graslanden (H6230) en pionierbegroeiingen op rotsbodem (H6110). Voor alle drie typen – in het vervolg aangeduid onder de noemer hellingschraallanden – gelden de Natura2000-doelstellingen verbetering van de kwaliteit en uitbreiding van de oppervlakte van het habitatype. De kwaliteitsverbetering wordt mede belemmerd door de ruimtelijke versnippering van de resterende populaties van kenmerkende soorten. Niet alleen staan deze daardoor bloot aan invloeden vanuit de omgeving door intensief landgebruik – zoals vermessing en gewasbeschermingsmiddelen – vanuit de omgeving, maar ook wordt de uitwisseling tussen gescheiden populaties van kenmerkende soorten belemmerd, evenals de (her)kolonisatie van verlaten of nieuw herstelde locaties (Inberg & Bakker, 2000; Smits *et al.*, 2009; Mabelis & Verboom, 2009; Van Noordwijk *et al.*, 2013).

Voor een duurzaam behoud van de kenmerkende biodiversiteit van hellingschraallanden is, bij de huidige versnippering van de leefgebieden, verbetering van de connectiviteit tussen gebieden essentieel. Lijnvormige elementen, zoals bermen en graften, kunnen hierin een belangrijke functie vervullen. In OBN-verband is daarom op basis van verkennend onderzoek gepleit voor meer aandacht voor herstel van de kwaliteit van zowel grazige als houtige lijnvormige elementen in het Heuvelland (Wallis de Vries *et al.*, 2009; Wallis de Vries, 2010). Tijdens een symposium bij de Provincie Limburg is deze boodschap in 2010 ook breed gecommuniceerd. Toch heeft dit zeven jaar later nog nauwelijks geleid tot concrete

kwaliteitsverbetering van lijnvormige elementen in de praktijk. In het onderzoek naar mergelgroeves is de aanbeveling voor herstel van verbindingzones langs lijnvormige elementen wederom opgenomen (Nijssen *et al.*, 2016). In het kader van het Programma Aanpak Stikstof (PAS) is de effectiviteit van lijnvormige elementen als verbindingzone bovendien ook als kennislacune benoemd in zowel de Herstelstrategie voor het Heuvellandschap als in de gebiedsanalyses voor de Natura 2000-gebieden Bemelerberg & Schiepersberg en Geuldal. Dit was voldoende reden om dit onderwerp opnieuw op de agenda voor beheergericht onderzoek te zetten.

De aanwezigheid van goed ontwikkelde lijnvormige elementen als verbindingzones voor kenmerkende soorten tussen de resterende hellingschraallanden is vooralsnog onvoldoende. Dit heeft enerzijds zeker te maken met de weerbarstigheid van de beheerpraktijk, waarbij de invloed van aangrenzend landgebruik vaak groot is en bestekken voor bermbeheer doorgaans weinig rekening houden met biodiversiteit. Maar anderzijds ligt daar ook een onvoldoende concretisering van de prioriteiten voor het herstel van de kwaliteit van lijnvormige elementen aan ten grondslag. Deze is niet alleen het gevolg van de omvang van de opgave – die ook geldt voor de opgaande elementen met struiken en bomen – maar ook van een gebrek aan kennis.

De kennislacune betreft vooral het inzicht in de soortspecifieke knelpunten die de dispersie langs lijnvormige elementen beperken. Daarbij zijn er diverse factoren die effectieve dispersie voor de verschillende kenmerkende soorten in het Heuvellandschap bepalen. Uit een 'functional connectivity model' voor vier verschillende diersoorten in het Zuid-Limburgse landschap (Van Noordwijk *et al.*, 2014) blijken dat – in volgorde van afnemend belang – de volgende factoren te zijn: dispersiecapaciteit van de soort, grootte van en afstand tussen leefgebieden en de kwaliteit van het te overbruggen gebied (landschapsstructuur) en levenskenmerken van de soort (ontwikkelingssnelheid, leeftijd voor reproductie, mortaliteit, etc.). Daarnaast spelen de grootte en dichtheid van de bronpopulaties een belangrijke rol en kunnen transportvectoren zoals schaapskuddes en maaimachines het overbruggen van ongunstig gebied vergemakkelijken. Dit laatste geldt in sterke mate voor vaatplanten die voor het transport van hun zaden over grotere afstanden afhankelijk zijn van externe dispersievectoren (Ozinga *et al.*, 2009). De complexiteit van dit samenspel van factoren in relatie tot de beheerpraktijk is tot op heden onvoldoende uiteen gerafeld. Daardoor is het ook niet goed mogelijk gebleken om prioriteiten te stellen ten aanzien van aandachtsoorten, maatregelen en locaties. Beter inzicht in het relatieve belang van verschillende soorteigenschappen – in interactie met de omgevingsfactoren – voor het bereiken van een succesvolle dispersie is daarom van groot belang om tot een daadwerkelijke verbetering te komen van de effectiviteit van lijnvormige elementen als verbindingen tussen de leefgebieden van kenmerkende soorten van hellingschraallanden en rotsmilieus.

1.2 Onderzoeksvragen en aanpak

De bovengeschetste problematiek is vertaald in de volgende onderzoeksvragen die in dit rapport worden behandeld:

1. Voor welke kenmerkende soorten planten en dieren is het van cruciaal belang om de effectiviteit van dispersie via onder meer droge lijnvormige elementen in het Heuvelland te verbeteren voor het behoud en herstel van de soortengemeenschappen van hellingschraallanden?

1.1 Voor welke kenmerkende soorten van hellingschraallanden valt te verwachten dat ze relatief afhankelijk zijn van dispersie via lijnvormige elementen voor robuuste, toekomstbestendige metapopulaties, gezien hun voorkomen en specifieke eigenschappen?

1.2 Welke randvoorwaarden stellen deze soorten aan de landschappelijke kwaliteit en structuur voor een effectieve dispersie?

2. Welke maatregelen (zowel kwalitatief als kwantitatief) zijn vereist om knelpunten voor een effectieve dispersie van kenmerkende soorten tussen versnipperde habitats van hellingschraallanden op te heffen?

Om de eerste vraag te beantwoorden is allereerst een theoretisch kader opgesteld waarin de effectiviteit van dispersie wordt geschetst in relatie tot de connectiviteit in het landschap en de dispersiecapaciteit van de soorten. Vanuit een overzicht van de kenmerkende soorten planten en dieren voor de drie habitattypen van de hellingschraallanden – kalkgraslanden (H6210), heischrale graslanden (H6230) en Pionierbegroeiingen op rotsbodem (H6110) – is vervolgens bepaald in welke mate deze van droge lijnvormige elementen afhankelijk zijn voor dispersie. De soorten waarvoor dit in hoge mate geldt zijn geselecteerd als aandachtsoorten, waarvoor nader is bepaald welke condities nodig zijn om tot een functionele ruimtelijke samenhang te komen. De aandachtsoorten zijn met name gekozen uit de vaatplanten voor de flora en insecten (dagvlinders, sprinkhanen en krekels, mieren) voor de fauna. Twee soorten amfibieën, Geelbuikvuurpad en Vroedmeesterpad, zijn ook in de analyse betrokken, niet zo zeer als kenmerkende soorten voor hellingschraallanden, maar als Europees beschermde soorten die sterk afhankelijk zijn van een goede connectiviteit in het Heuvelland.

Voor antwoord op de tweede vraag is kennis over de habitatcondities en ruimtelijke samenhang gekoppeld aan mogelijke maatregelen om die condities te bevorderen, gegeven het voorkomen van de aandachtsoorten in het Heuvelland. Maatregelen zijn uitgewerkt voor soorten die een geringe dispersiecapaciteit kennen, maar wel met verschillende (kleine) populaties voorkomen in het heuvellandschap en waarvan verwacht wordt dat deze zonder verbindende maatregelen zullen verdwijnen. Dit levert een beeld op van knelpunten en kansen. Deze zijn concreet uitgewerkt in een 'case study' voor het gebied rond Wrakelberg en Kunderberg, waarvoor een Natura 2000-beleidsopgave ligt ter verbetering van de ruimtelijke samenhang voor flora en fauna.

Uiteindelijk worden de opgedane inzichten besproken in het kader van verdere implementatie.

1.3 Onderzoeksteam

Dit project is uitgevoerd door De Vlinderstichting in samenwerking met Wageningen Environmental Research (WUR) en Stichting Bargerveen. De uitvoering is begeleid door het OBN-Deskundigenteam Heuvelland.

De Vlinderstichting verzorgde de projectleiding en voerde de analyse van specifieke dispersielimitaties bij dagvlinders uit, evenals de kwantitatieve bepaling van dispersie bij dagvlinders en sprinkhanen op basis van verspreidingsgegevens. Wageningen Environmental Research voerde de analyse van specifieke dispersielimitaties bij vaatplanten uit. Stichting Bargerveen bracht de kennis in over systeemgericht natuurherstel en verzorgde de analyse van specifieke dispersielimitaties bij sprinkhanen, mieren en twee relevante soorten amfibieën.

Voor de inbreng vanuit de beheerpraktijk is vanuit de natuurgebieden de medewerking van de terreinbeherende organisaties Staatsbosbeheer, Natuurmonumenten en Stichting Het Limburgs Landschap verkregen. Vanuit de inrichting en het beheer van lijnvormige elementen en het omringende landschap rond bestaande natuur zijn de contacten met ecologen bij gemeenten en provincie dankbaar benut.

1.4 Leeswijzer

In Hoofdstuk 2 wordt het theoretisch kader over dispersie van soorten in relatie tot de connectiviteit in het landschap uiteen gezet. Vanuit het perspectief van de kenmerkende soorten voor de hellingschraallanden in het Heuvelland wordt in Hoofdstuk 3 een analyse van de dispersie van soorten in relatie tot specifieke eigenschappen gepresenteerd. Deze leidt in Hoofdstuk 4 tot een selectie van concrete aandachtsoorten waarvoor een verbeterde connectiviteit van groot belang is voor een duurzaam voortbestaan. Hoofdstuk 5 schetst de knelpunten en kansen voor deze aandachtsoorten voor het Heuvelland als geheel. Nadere uitwerking daarvan vindt in Hoofdstuk 6 plaats in het voorbeeldgebied tussen Kunderberg en Gulperberg. De bevindingen worden bijeen gebracht en bediscussieerd in Hoofdstuk 7, dat afsluit met aanbevelingen voor verdere implementatie.

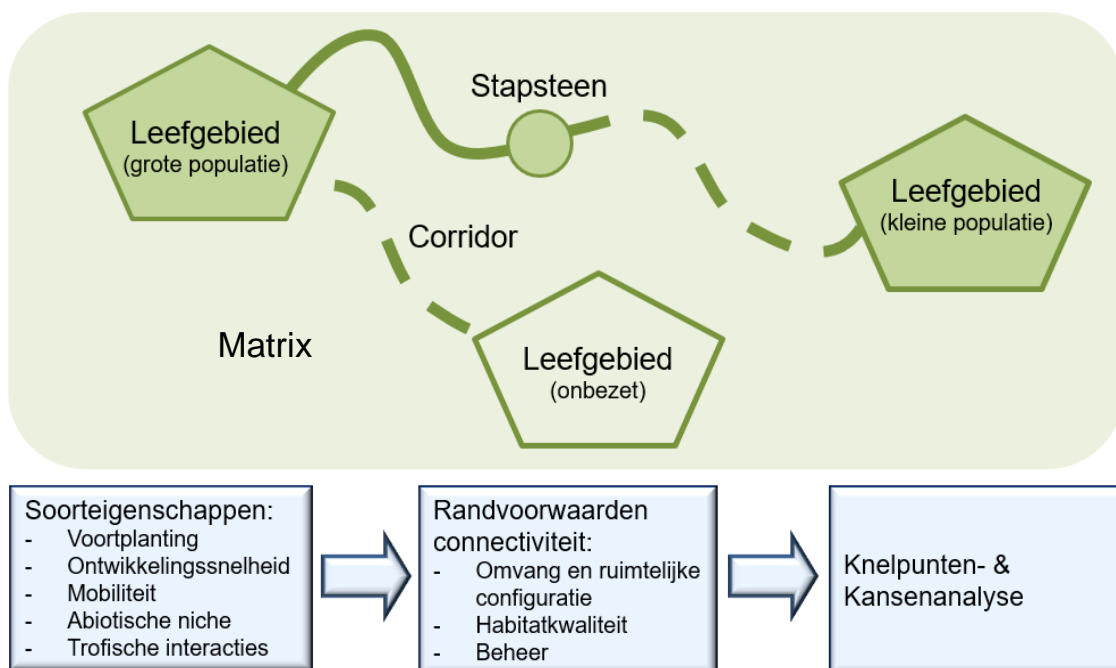


*Locaties met ondiepe kalk, zoals deze helling tegenover de Gulperberg (de kalk is zichtbaar op het pad), kunnen met aangepast beheer goed worden omgevormd tot soortenrijk kalkgrasland. In de aangrenzende berm werd de Aarddistel (*Cirsium acaule*; inzet) gevonden, een soort met sterke dispersielimitatie, waarvoor versterking van de connectiviteit tussen hellingschraallanden essentieel is.*

2 Dispersie en connectiviteit

2.1 Conceptueel kader

Voor het in beeld krijgen van het belang van lijnvormige elementen tijdens de dispersie van afzonderlijke soorten is een overkoepelend raamwerk nodig waarin de verbanden inzichtelijk gemaakt kunnen worden (Figuur 2.1; naar o.m. Hanski, 1999; Dover & Settele, 2009). Voor soorten waarvan de leefgebieden verspreid over het landschap voorkomen, zoals het geval is voor kenmerkende soorten van hellingschraallanden, kan dit leefgebied worden opgevat als een verzameling habitatplekken (patches) met een zekere oppervlakte en onderlinge afstand. Geschikte habitatplekken kunnen een grote of kleine populatie van een soort herbergen of kunnen om allerlei redenen (tijdelijk) onbezet zijn. Dispersie tussen habitatplekken kan langs verschillende routes plaatsvinden: via kleinere stapstenen, via corridors (c.q. lijnvormige elementen van goede dan wel onvoldoende kwaliteit; resp. doorgetrokken en gebroken lijn in de figuur) en eventueel via het tussenliggende gebied (de 'matrix'). Deze matrix bestaat uit het omringende landschap waarin de voorwaarden voor geschikt habitat niet of hooguit gedeeltelijk aanwezig zijn. De onderstaande kaders geven aan dat de effectiviteit van dispersie tussen soorten verschilt in afhankelijkheid van specifieke eigenschappen en de aanwezige randvoorwaarden in het landschap. Deze bepalen samen welke knelpunten en kansen er aanwezig zijn voor een effectieve dispersie, waarin een soort duurzame populaties kan opbouwen en handhaven. In de volgende paragrafen wordt dit raamwerk nader toegelicht.



Figuur 2.1: Conceptueel kader voor de beoordeling van de effectiviteit van dispersie op landschapsschaal (toelichting in de tekst).

Conceptual framework to evaluate the effectiveness of dispersal at a landscape scale. Dispersal is visualised as a movement between habitat patches across a more or less inhospitable landscape matrix with stepping stones and corridors of adequate [solid line] or insufficient quality [broken line] as connecting elements. Dispersal success is determined by species traits and preconditions for connectivity, resulting in a balance of limitations and opportunities.

2.2 Leefgebieden op landschapsschaal

Sinds de ontwikkeling van de eilandtheorie tot een algemene theorie voor metapopulaties is het voorkomen van tal van soorten met succes beschreven als een min of meer samenhangend netwerk van lokale populaties (zie o.m. Hanski, 1999; Dover & Settele, 2009). Deze lokale populaties maken gebruik van leefgebieden (habitats) die worden gedefinieerd als clusters van ruimtelijk afgebakende plekken (patches of habitatplekken) waarin aan de randvoorwaarden voor overleving en voortplanting wordt voldaan. Dit concept veronderstelt een scheiding tussen habitat en matrix. De matrix is daarin het gebied waarin een soort zich niet kan voortplanten of langdurig overleven. In de praktijk kan dat met name voor dieren genuanceerder liggen, omdat de matrix bijvoorbeeld wel een deel van de bestaansbronnen (nectarplanten voor vlinders en bijen) of hulpbronnen (beschutting en overwinteringsplekken voor bijvoorbeeld amfibieën) kan bieden (zie Dennis *et al.*, 2006). In de matrix kunnen bovendien plekken liggen die de connectiviteit tussen lokale populaties bevorderen (stapstenen en corridors); deze worden in § 2.4 behandeld.

Zowel het landschap als de populaties zijn dynamisch. Habitatplekken kunnen door inrichting en beheer verdwijnen, nieuw verschijnen of van kwaliteit veranderen, waardoor de draagkracht voor lokale populaties verandert.

Elke lokale populatie kan dus in de tijd variëren van groot tot klein tot onbezet (een geschikte habitatplek zonder lokale populatie). Door toeval (stochasticiteit van demografie of omgeving) kunnen lokale populaties uitsterven, maar in een duurzame metapopulatie wordt dit na verloop van tijd gecompenseerd door herkolonisatie vanuit naburige bezette populaties, mits aan de randvoorwaarden voor connectiviteit wordt voldaan. Bij kwetsbare populaties van bedreigde soorten zijn vaak zowel aantal, omvang en kwaliteit van de habitats beperkt. In het uiterste geval is het populatienetwerk gereduceerd tot één lokale populatie die geen verbinding meer heeft met andere populaties, maar onder gunstige omstandigheden wel voor herkolonisatie van naburige habitats kan zorgen. Een andere mogelijkheid is dat er één centrale kernpopulatie aanwezig is, met een geheel eigen dynamiek, maar dat zich in de periferie daarvan kleine satellietpopulaties bevinden die elke een grote kans op uitsterven hebben en waarvan het voortbestaan grotendeels wordt bepaald door de koloniaties vanuit de kernpopulatie.

2.3 Dispersie

Individuele van dier- en plantensoorten kunnen zich verplaatsen van een gebied naar een ander gebied. Dieren vaak - maar zeker niet altijd - actief en gericht, planten veelal passief als zaad met behulp van water, wind, dieren en mensen. De verplaatsing van één individu van een plant of een dier tussen ontstaan (geboorte/zaadrijping) en sterven wordt dispersie genoemd (Nathan *et al.*, 2008). De term dispersie is dus gekoppeld aan het individu: de dispersie van alle individuen in een populatie tezamen bepaalt de verspreiding van de soort in het landschap.

Voor het behoud van duurzame populaties moeten voldoende individuen kunnen dispergeren tussen gebieden of (deel)populaties, zodat er genetische uitwisseling optreedt en geschikte habitats gekoloniseerd worden. Hierbij is het belangrijk dat dispersie niet als een simpele, vaststaande factor wordt gezien, waarbij telkens een deel van de individuen uit een populatie korte afstanden aflegt en enkele individuen grotere afstanden. Dispersie verloopt via verschillende onafhankelijke stappen, waarbij onder meer beheermaatregelen en landschapsinrichting op elke stap invloed uitoefenen.

Of er dispersie optreedt is grotendeels afhankelijk van de condities op de plek van vertrek en de mogelijkheid om naar een nieuwe plek te verplaatsen. Voor diverse soorten is het zogenaamde Allee-effect beschreven (genoemd naar W.C. Allee; zie bijv. Kuussaari *et al.*,

1998), waarbij de kans om te vertrekken zowel bij lage als bij hoge dichtheden groot is: bij lage dichtheden omdat de kans om soortgenoten te ontmoeten beneden een kritische waarde kan zakken en bij hoge dichtheden omdat de verstoring van grote aantallen soortgenoten emigratie bevordert. Dit betekent dat populatiegrootte en reproductiesucces van de bronpopulatie in grote mate bepalen hoeveel dispersie er optreedt. De grootte en kwaliteit van het brongebied hebben daarmee vaak minstens zoveel invloed op de mate van (her)kolonisatie en uitwisseling genetisch materiaal als de kwaliteit van de verbindingszone tussen brongebied en doelgebied.

De afstand waarover een individu disperseert is mede afhankelijk van soortspecifieke eigenschappen. Voor planten gaat het o.a. om het gewicht en de morfologie van de vruchten (zie § 3.1.3), en bij dieren gaat het o.a. om grootte, loop- en vliegvermogen en gedrag (zie § 3.1.4). Bij dieren hangt de dispersieafstand daarnaast af van de keuzes die het individu maakt onder invloed van de condities in het te overbruggen gebied. Of er na dispersie ook vestiging en reproductie optreedt, is afhankelijk van de condities van het nieuw bereikte gebied. In de meeste gevallen zal slechts een deel van de individuen van een populatie dispersie vertonen en een ander geschikt habitat bereiken.

Grofweg kunnen vier typen van dispersie worden onderscheiden (o.a. Ozinga *et al.*, 2004, Van Dyck & Baguette, 2005):

1. passieve dispersie via abiotische transportvectoren (m.n. via wind en water)
2. passieve dispersie via gedrag-gestuurde semi-gerichte dispersievectoren (verplaatsing via diersoorten die zelf actieve dispersie kennen)
3. actieve semi-gerichte dispersie (als 'bijproduct' van reguliere verplaatsingen bij het zoeken naar voedsel, partners of voortplantingslocatie)
4. actieve gerichte dispersie (doelgerichte verplaatsing naar andere gebieden)

Soorten die zelf weinig mobiel zijn, zoals vaatplanten en diverse kleine diersoorten kunnen gebruik maken van passieve dispersie via externe transportvectoren. Het nadeel hiervan is dat de individuen zelf geen invloed hebben op de richting van dispersie. Soorten die gebruik maken van abiotische transportvectoren door wind of water (1) hebben een kleinere kans om op een geschikte locatie te belanden dan soorten die met andere diersoorten (vooral zoogdieren of vogels, maar ook schoeisel, kleding en maaimachines van mensen!) meeliften (2) die zich wel (semi-)gericht actief verplaatsen. Dispersie via zoogdieren betreft vooral plantenzaden, maar ook insecten kunnen meeliften. Zo kunnen schapen een rol spelen bij de dispersie van de fauna, met name sprinkhanen, maar soms ook spinnen, slakken, kevers en zelfs hagedissen. Op kalkgraslanden vonden Fischer *et al.* (1996) 13 soorten sprinkhanen die met een gemiddelde verblijftijd op een schap van 14 minuten over afstanden van honderden meters verspreid kunnen worden, waaronder Bruine sprinkhaan, Heide- en Duin-sabelsprinkhaan, Krasser, Ratelaar, Wekkertje, Wrattenbijter en Zoemertje.

Individen van diersoorten met actieve semi-gerichte dispersie (3) die een laag verspreidingsvermogen hebben (klein, kruipen of lopen) zullen zich alleen over kleine afstanden verplaatsen. Individen van diersoorten met een goed verspreidingsvermogen (bijv. grote dieren, dieren met vliegvermogen) kunnen dispersie over grotere afstanden vertonen, maar moeten hiervoor wel een beweegreden hebben. Vanuit een stabiele populatie in een gebied met een constante habitatkwaliteit zullen weinig individuen vertrekken. De belangrijkste beweegreden is een gebrek aan voedsel of voortplantingsgelegenheid, wat kan ontstaan door een (tijdelijke) achteruitgang van de kwaliteit van een leefgebied of door een hoge populatiedichtheid als gevolg van zeer succesvolle voortplanting. Bij sommige soorten (o.a. sprinkhanen en loopkevers) kan een generatie ontstaan met een beter verspreidingsvermogen dan eerdere generaties, bijvoorbeeld door het ontwikkelen van functionele (grotere) vleugels en/of vliegsperen. Soorten met actieve gerichte dispersie (4) hebben de fysieke mogelijkheid om afstanden af te leggen én de gedragseigenschap om actief op zoek te gaan naar geschikt leefgebied, omdat dit verspreid in het landschap ligt en/of van nature slechts tijdelijk geschikt is.

Bij dieren kan ook detectie van geschikt leefgebied van afstand een succesvolle kolonisatie bevorderen. Bij dagvlinders zijn gerichte vluchten op afstanden van 100-150 m vastgesteld (Conradt *et al.*, 2000; Merckx & Van Dyck, 2007; Öckinger & Van Dyck, 2012) en ook voor

sprinkhanen zijn gerichte verplaatsingen vanuit de matrix naar geschikt leefgebied vastgesteld (Hein *et al.*, 2005), maar er is nog weinig onderzoek aan dit aspect gedaan. Wel wijst het erop dat verplaatsingen in de matrix minder willekeurig zijn dan eerder wel werd gedacht. Bij insecten speelt daarbij ook de concentratie van feromonen – en daarmee ook de windrichting – een rol (Guichard *et al.*, 2010). Ook de oriëntatie op elementen in de matrix, zoals bermen, karresporen, houtwallen en andere lijnvormige elementen (mede via de invloed op windsterkte en richting) kunnen de verplaatsing van dieren door het landschap richting geven (Dover & Settele, 2009).

2.4 Randvoorwaarden voor connectiviteit

Bij dispersie tussen twee geschikte leefgebieden (habitats) moet het tussenliggende landschap worden doorkruist. De mate van verbinding tussen habitats, ofwel de functionele connectiviteit van het landschap voor een soort, wordt bepaald door de combinatie van geschiktheid van het landschap buiten het leefgebied van lokale populaties (de structurele connectiviteit) en de eisen en eigenschappen van de betreffende soort (Taylor *et al.*, 1993). De functionele connectiviteit van een landschap verschilt dus tussen soorten, maar voor soorten die eenzelfde type habitat bewonen zal de functionele connectiviteit eerder overeen komen dan voor soorten die geheel andere habitats bewonen.

De mate waarin het landschap gebruikt kan worden voor dispersie (de 'doorlaatbaarheid' van het landschap) hangt sterk af van de structuur en samenstelling ervan. Door variatie in de geschiktheid van structuren als verbindende elementen, wordt de meest effectieve verbinding tussen twee leefgebieden voor minder mobiele soorten zelden gevormd door de kortste afstand, maar volgt deze eerder de route van de minste weerstand tegen verplaatsing.

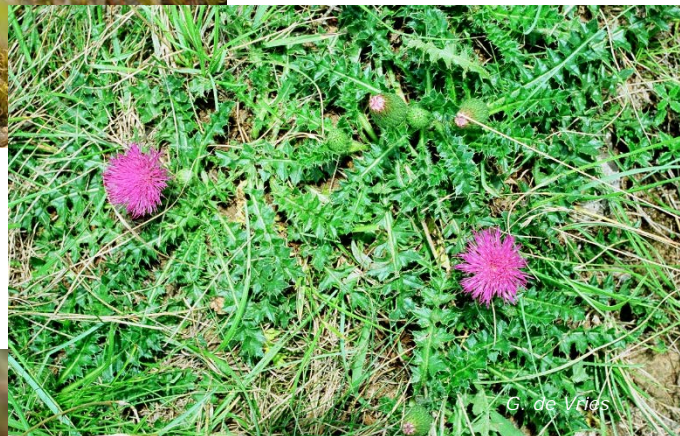
Het door dispergerende soorten te doorkruisen landschap bestaat uit de matrix, waarin zich voorts ook corridors of stapstenen, maar ook barrières kunnen bevinden. De matrix is in § 2.2 al aangeduid als het gebied waarin soorten zich wel kunnen verplaatsen, maar door onvoldoende bestaansbronnen en/of ongeschikte condities niet vestigen of reproduceren. Hoe goed deze matrix te doorkruisen is verschilt uiteraard per soort, maar hangt met name af van de fysieke of microklimatologische weerstand van de matrix en de aan- of afwezigheid van geschikte voedingsbronnen en schuilmogelijkheden. Zoals in § 2.3 is aangegeven kunnen lijnvormige elementen richting geven aan de verplaatsing van dieren, zelfs wanneer ze niet geschikt zijn als foerageer- of voortplantingsgebied. Voor dieren kan de aanwezigheid van een deel van de benodigde habitatkenmerken – alleen voedselbronnen of alleen beschutting – al voldoende zijn om de dispersie via lijnvormige elementen te bevorderen (Dover & Settele, 2009).

Corridors zijn lijnvormige elementen die in principe wel geschikt zijn als leefgebied en daardoor ook effectiever om de connectiviteit te verhogen. De grote randlengte ten opzichte van de oppervlakte betekent wel een beperking van de geschiktheid: enerzijds vanwege de grote invloed van de omgeving op de kwaliteit van de corridor (bijvoorbeeld door toevoer van mest en gewasbeschermingsmiddelen vanuit aangrenzend gebied) en anderzijds omdat de kans groot is dat mobiele soorten zo'n langgerekt smal element snel verlaten. Uiteraard geldt dat hoe breder de corridor, hoe meer deze als vlakvormig habitat kan worden opgevat. Waar een corridor een aaneengesloten verbinding vormt tussen leefgebieden, daar bieden stapstenen kleine plekken met leefgebied, die als discontinue verbindingen tussen grotere leefgebieden kunnen fungeren. Bij dergelijke discontinuïteit staat of valt de connectiviteit met het vermogen van de soort om de matrix tussen leefgebieden te overbruggen.

Structuren in het landschap kunnen behalve als verbinding ook een barrière vormen voor dispergerende soorten. Deze kunnen bestaan uit wegen en wateren, maar voor graslandsoorten ook uit stukken bos en grootschalige akkers of monotone graslanden. Voor vliegende dieren als vlinders zijn deze barrières niet absoluut, maar zeker wel van betekenis.

Weliswaar lijkt directe sterfte ook op drukke wegen geen factor van grote betekenis, maar de harde grens ervan doet een groot deel van vooral de individuen van minder mobiele soorten 'terugkaatsen' naar het geschikte(re) gebied waar ze vandaan komen (Dover & Settele, 2009).

Tot slot kan connectiviteit in het landschap ook zorgen voor onwenselijke effecten voor sommige soorten. Dit doet zich voor wanneer verbindende structuren ook worden gebruikt door concurrerende, al of niet invasieve, soorten, pathogenen en parasieten of roofdieren.



Drie van de aandachtsoorten voor hellingschraallanden (van boven naar beneden): Zoemertje, Aarddistel en Bruin dikkopje.

3 Analyse van dispersie-eigenschappen

3.1 Dispersie-eigenschappen van soorten

3.1.1 Algemeen

De effectiviteit van dispersie van soorten in een landschap is een samenspel van de karakteristiek van het landschap (zoals omschreven in Hoofdstuk 2) en de eigenschappen van de soort. Dit zijn vooral kenmerken die volgen uit de morfologie, fysiologie en levenscyclus van de soort ('life history traits'), maar ook genetische aspecten zijn van belang (Vergeer & Ouborg, 2011; Koelewijn & Kuiters, 2011). De genetische aspecten vallen buiten het kader van dit onderzoek, maar zullen kort worden besproken in § 5.2.

Om tot een gemeenschappelijke noemer voor dispersielimitaties voor verschillende soortgroepen planten en dieren te komen, is een functionele benadering voor het typeren van eigenschappen gevolgd (Ozinga *et al.*, 2009; Van Noordwijk, 2014; Stevens *et al.*, 2013; Violle *et al.*, 2014; Wallis de Vries, 2014). Hierbij worden eigenschappen ten aanzien van mobiliteit, groeisnelheid, overleving, levensduur en voortplanting, maar ook abiotische niche en trofische relaties, zoals plant-insect relaties, geplaatst in het kader van hun bijdrage aan een effectieve verspreiding.

Het belang van een goede mobiliteit voor dispersie is evident. Een succesvolle vestiging, hoge overleving en voortplantingscapaciteit zijn zowel van belang voor het bepalen van het aantal dispergerende individuen als voor de opbouw van tijdelijk populaties in corridors en stapstenen die kunnen bijdragen aan verdere dispersie.

3.1.2 Verschillen tussen planten en dieren

Tussen planten en dieren is er grote overeenkomst ten aanzien van de basale principes en voorwaarden voor effectieve dispersie, maar zijn er uiteraard grote verschillen in eigenschappen en levenscyclus. Drie daarvan kunnen worden benadrukt:

- Planten zijn voor het transport van hun zaden over grotere afstanden afhankelijke van externe vectoren. Het gaat dan om dispersievectoren als wind, water, zoogdieren (inwendig via mest of uitwendig via de vacht of hoeven), vogels en tal van insecten waaronder mieren. Deze dispersievectoren vormen gezamenlijk in het landschap een mobiele '*dispersie-infrastructuur*' voor zaden (Ozinga *et al.*, 2009). In hellinggraslanden kunnen vooral rondtrekkende schaapskuddes een belangrijk dispersievector vormen (Hillegers, 1993; Fischer *et al.*, 1996; Poschlod & Bonn, 1998; Wessels *et al.*, 2008; Ozinga *et al.*, 2009; Kuiters & Huiskes, 2010) en in veel mindere mate maaimachines (Bakker & De Vries, 1988; Strykstra *et al.*, 1997) en verkeer (Hodkinson & Thompson, 1997; Zwaenepoel *et al.*, 2006; Auffret & Cousins, 2013). Een belangrijke implicatie hiervan is dat de dispersieafstand niet alleen afhankelijk is van eigenschappen van de soort zelf, maar ook van de beschikbaarheid van dispersievectoren in het landschap (zie § 3.1.3);
- Veel plantensoorten kunnen tijdens ongunstige omstandigheden enige tijd in de bodem overleven via langlevende zaden waardoor ze een zaadbank opbouwen. Vooral bij soorten met een langlevende zaadbank (>5 jaar) kan dit enige buffering bieden tegen de negatieve effecten van habitatversnippering (zie § 3.1.3);
- Sommige soorten planten zich niet alleen geslachtelijk voort maar ook (of soms vrijwel uitsluitend) via vegetatieve reproductie. Individuele planten of klonen kunnen een hoge levensduur bereiken. Net als bij soorten met een langlevende zaadbank kan deze eigenschap bijdragen aan de overleving van ongunstige periodes en daarmee enige buffering bieden tegen de negatieve effecten van habitatversnippering.

De pure dispersiecapaciteit van veel planten is dus vaak laag ten opzichte van veel dieren, maar daar staat tegenover dat hun levensduur als volwassen plant of als zaad veelal langer is dan van insecten en andere kleine dieren. Ook is de benodigde ruimte voor opbouw van een lokale populatie voor planten relatief klein. Daardoor kunnen planten ondanks een beperkt vermogen tot verspreiding via corridors en stapstenen onder gunstige condities toch een effectieve connectiviteit op landschapsschaal bereiken. Voor insecten kan juist een effectieve connectiviteit worden bereikt door hun veelal grotere dispersievermogen, ondanks grotere beperkingen dan bij planten ten aanzien van benodigde oppervlakte voor de opbouw van een lokale populatie.

Hieronder worden voor vaatplanten en drie groepen insecten de eigenschappen die dispersie bepalen nader geanalyseerd.

3.1.3 Dispersie-eigenschappen voor plantensoorten

De mate waarin plantensoorten in een versnipperd landschap geschikte habitatplekken kunnen bereiken is afhankelijk van twee groepen eigenschappen:

- 1) de dispersiecapaciteit (de mate waarin een soort aanpassingen heeft voor het transport van zaden over grotere afstanden),
- 2) de overleving en overbrugging van ongunstige omstandigheden via:
 - a. de levensduur van de zaadbank (de mate waarin zaden in de bodem hun kiemkracht behouden), en
 - b. de levensduur van de volwassen plant (bovengrondse overleving).

Voor deze eigenschappen geldt dat een hoge score de plantensoort minder gevoelig maakt voor de negatieve effecten van habitatversnippering. Omgekeerd geldt dat soorten die op deze drie kenmerken laag scoren, veel geschikte habitatplekken onbezet laten (Ozinga *et al.* 2005). Het aantal zaden (per plant per jaar) zit verdisconteerd in de inschatting van de dispersiecapaciteit. Soorten met kleine / lichte zaden hebben doorgaans een hogere capaciteit voor dispersie via wind, vacht en mest. Daarnaast is er een negatieve relatie (trade-off) tussen het aantal zaden en het gemiddelde gewicht van de zaden (per plant/jaar). Dit draagt verder bij aan de hogere dispersiecapaciteit van soorten met veel lichte zaden.

Daarnaast zijn nog twee aspecten van belang die betrekking hebben op de omgeving van de soort. Het is van belang om te weten in hoeverre de zaadzetting afhankelijk is van processen die gevoelig zijn voor een klein oppervlak. Voor soorten die voor een goede zaadzetting afhankelijk zijn van kruisbestuiving door insecten, geldt vaak dat kleine populaties extra kwetsbaar zijn. Dergelijke soorten hebben behoefte aan bredere verbindingzones. Tenslotte hangt de effectief geschikte oppervlakte van een landschapselement voor een bepaalde soort af van de kieskeurigheid ten aanzien van standplaatscondities (hun bandbreedte). Genoemde eigenschappen en aspecten zijn samengevat in Tabel 3.1.

Tabel 3.1. *Samenvatting van de relevantie van de gebruikte planteigenschappen voor het inschatten van dispersielimitaties.*

Summary of relevant plant traits and aspects used to estimate dispersal limitations.

Eigenschap	Relevantie
Dispersiecapaciteit	Ruimtelijke schaal waarop lijnvormige elementen relevant kunnen zijn voor effectieve dispersie (de dispersie-afstand is mede bepaald door de zaadproductie per plant maar ook sterk context-afhankelijk; incidenteel kunnen veel grotere afstanden overbrugd worden)
Overleving en overbrugging ongunstige omstandigheden - zaadbank - vegetatieve reproductie	Temporele schaal waarop een populatie stand houdt en ongunstige omstandigheden kan overbruggen via 'dispersie in de tijd' (o.a. relevant bij herstel recent verdwenen populaties)
Tolerantie voor klein oppervlak - mate van kruisbestuiving - bestuiving door insecten	Mate waarin een lokale populatie in een kleine stapsteen nog levensvatbaar is op langere termijn (afhankelijkheid van bestuivende insecten)
Bandbreedte habitatkwaliteit	Mate van ecologische kieskeurigheid (sturing via optimaliseren beheer)

Selectie en classificatie van planteneigenschappen

Voor vaatplanten is informatie over soorteigenschappen (traits) met name afkomstig uit de LEDA trait database voor Noordwest-Europese planten (Kleyer *et al.*, 2008; Ozinga *et al.*, 2009) met enkele aanvullingen uit de wereldwijde Try trait database (Kattge *et al.*, 2011) en uit de literatuur. Voor veel zeldzame soorten is de informatie over hun eigenschappen incompleet. Om de tabel met eigenschappen voor de kenmerkende soorten toch zoveel mogelijk te vullen is gebruik gemaakt van een vrij globale indeling (Tabel 3.2).

Tabel 3.2. *Klasse-indeling voor de beschouwde eigenschappen voor vaatplanten. De trouwgraad geeft aan in welke mate een soort exclusief is voor een bepaalde plantengemeenschap.*

Classification of examined traits for vascular plants: dispersal distance, survival of unfavourable conditions, tolerance of small areas and habitat niche breadth.

<i>Dispersiecapaciteit (indicatieve afstand)</i>	
1: Zeer gering	<10 m
2: Gering	<100 m
3: Matig	100-500 m
4: Vrij hoog	>500 m
<i>Overbrugging ongunstige omstandigheden (via zaadbank of vegetatief)</i>	
1: Zeer gering	bovengrondse levensduur <5 jaar, zonder zaadvoorraad (<1 jaar)
2: Gering	bovengrondse levensduur <5 jaar, met zaadvoorraad of klonale verjonging
3: Matig	bovengrondse levensduur >5 jaar, zonder zaadvoorraad of klonale verjonging
4: Vrij hoog	bovengrondse levensduur >5 jaar; met zaadvoorraad of klonale verjonging
<i>Tolerantie voor klein oppervlak</i>	
1: Gering	Vrijwel uitsluitend kruisbestuiving EN bestoven door insecten
2: Matig	Zowel kruis- als zelfbestuiving
3: Vrij hoog	Vrijwel uitsluitend zelfbestuiving
<i>Bandbreedte habitatkwaliteit</i>	
1: zeer smal	Trouwgraad >50 (voor 3 habitat typen gezamenlijk)
2: smal	Trouwgraad < 50 en niche volume klein
3: vrij smal	Trouwgraad < 50 en niche volume vrij klein

Classificatie van dispersiecapaciteit

De dispersiecapaciteit van vaatplanten is mede afhankelijk van de hoeveelheid en morfologie van de zaden of vruchten die een plant produceert en van de karakteristieken van het landschap. In dit rapport wordt gemakshalve vaak gesproken over zaden, maar in feite gaat het om diasporen, dat wil zeggen alle plantdelen die na transport kunnen leiden tot een nieuw individu. Voor het transport van zaden over grotere afstanden zijn planten afhankelijk van externe transportmiddelen. Het gaat dan om dispersievectoren als wind, water, zoogdieren (inwendig via mest of uitwendig via de vacht of hoeven), vogels en tal van ongewervelden waaronder mieren en regenwormen. Voor vaatplanten wordt als drempelwaarde voor lange-afstandsdispersie (LDD: Long Distance Dispersal) vaak een minimale afstand van 100 meter aangehouden (Cain *et al.*, 2000; Ozinga *et al.*, 2004). In vergelijking met dieren is de dispersie-afstand van planten echter zeer lastig te kwantificeren. Dit hangt samen met het feit dat bij veel soorten het overgrote deel van de zaden (vaak >>99%) op korte afstand (<100m) van de ouderplant eindigt (Van Dorp, 1996; Bullock & Clarke, 2000; Soons & Ozinga, 2005; Nathan *et al.*, 2008). Deze korte-afstandsdispersie is nuttig voor het in stand houden van de lokale populatie, maar voor de kolonisatie van andere gebieden gaat het met name om de minieme fractie aan zaden die over grotere afstanden getransporteerd wordt. Deze fractie wordt aangeduid als de 'staart

van de dispersie-curve'. In de praktijk wordt vaak geprobeerd om een inschatting te maken van de afstand van deze staart op basis van een drempelwaarde, bijvoorbeeld het 99- of 99.9-percentiel. Dat wil zeggen de afstand die 1% of 0.1% van de zaden in de staart aflegt (Soons & Ozinga, 2005; Nathan, 2005). Het aandeel van de zaden dat over grotere afstanden getransporteerd wordt (de lengte en dikte van de staart) is echter sterk afhankelijk van zeldzame toevalsprocessen en is daardoor extreem moeilijk te meten of te voorspellen via modellen (Higgins *et al.*, 2003). De kans dat geschikte omstandigheden optreden voor transport over grotere afstanden is bovendien sterk afhankelijk van allerlei lokale omgevingsfactoren waaronder de beschikbaarheid en het gedrag van dispersievectoren, weerscondities en vegetatiestructuur. De resultaten van experimenten, bijvoorbeeld via windtunnels (Van Dorp, 1996; Skarpaas *et al.*, 2006; Soons & Bullock, 2008), zijn hierdoor niet rechtstreeks te vertalen naar realistische veldsituaties.

De gerealiseerde dispersieafstand van een bepaalde populatie is dus sterk contextafhankelijk en het is daardoor niet goed mogelijk om een absoluut getal te geven voor de dispersieafstand van plantensoorten. Wel is het zo dat allerlei eigenschappen van zaden of vruchten een globale indicatie geven voor de potentie voor lange-afstandstransport via specifieke dispersievectoren, zoals het bezit van weerhaken voor aanhechting in de vacht van dieren of geveerde haren voor dispersie via de wind. Daarnaast zijn voor de classificatie van de dispersiecapaciteit van plantensoorten in de LEDA trait-database indicatoren gebruikt op basis van gestandaardiseerde metingen (Kleyer *et al.*, 2008; Ozinga, 2008). Zo geeft de 'terminale valsnelheid' van zaden een maat voor de capaciteit voor dispersie via wind. Hiermee wordt de constante snelheid bedoeld die een vallend zaad bereikt na een korte periode van versnelling. Een lage terminale valsnelheid draagt bij aan een hogere dispersiecapaciteit, maar dit is ook afhankelijk van het mechanisme waarmee zaden loskomen van de moederplant en de hoogte van de plant.

Tabel 3.3. *Relatie tussen aanpassingen aan dispersievectoren en een globale indicatie van de dispersiecapaciteit. *In gebieden met grote schraalgraslanden die integraal begraaasd worden kunnen de dispersie-afstanden veel groter zijn. **Geen aanpassingen voor langeafstand dispersie (LDD = Long Distance Dispersal) via wind, water, vogels of grote zoogdieren.*

*Relation between adaptations to dispersal vectors and a rough indication of dispersal capacity. *Dispersal distances may be considerably where low-productive grasslands occur in large-scale grazing systems. **No adaptations for long distance dispersal via wind, water, birds or large mammals.*

Aanpassing aan dispersie-vector	Indicatie dispersie-capaciteit (relatief)
Wind	Matig (100-500 m) tot vrij hoog (>500 m)
Vogels	Vrij hoog (>500 m)
Grote zoogdieren (mest, vacht)	Gering tot Matig (100-500 m)*
Water	Zeer gering (<10 m); in lagere delen van het landschap veel hoger (>500 m, maar hier niet van toepassing)
Geen LDD**	Zeer gering (<10 m, afhankelijk van zaadgewicht)

Andere indicatorparameters zijn het drijfvermogen van zaden en het hechtvermogen in vachten in een schudmachine. Dergelijke experimentele informatie is echter voor veel zeldzamere soorten niet beschikbaar. Hoewel veel soorten aanpassingen hebben voor transport via een bepaalde dispersievector, blijkt dat veel soorten in potentie door meerdere dispersie-vectoren getransporteerd kunnen worden (Ozinga *et al.*, 2004; Nathan *et al.*, 2008). Naast de bovengenoemde natuurlijke dispersievectoren, kan de mens optreden als dispersievector via kleding (bijvoorbeeld laarzen en broekspijpen), landbouwwerk- en voertuigen (zoals maai- en oogstmachines, karren, wagens), het binnenhalen van hooi en de oogst van gewas en het verplaatsen van grond en zaden van gewassen (Bakker & De Vries, 1988; Hodkinson & Thompson, 1997; Strykstra *et al.*, 1997; Auffret & Cousins, 2013).

Kwantitatieve gegevens over deze manier van zaadverbreiding zijn echter schaars. Om schijnnaauwkeurigheid te voorkomen werken we in dit rapport met een ruwe klasse-indeling, die inzicht geeft in de *relatieve* dispersiecapaciteit. De in Tabel 3.3 genoemde afstanden zijn slechts bedoeld als een indicatie van de orde-grootte waarover zaadtransport plaats kan vinden. Onder specifieke, maar zeldzame omstandigheden kunnen deze afstanden veel groter zijn (soms vele tientallen kilometers).

Classificatie van levensduur van de zaden in de bodem

Veel plantensoorten kunnen ongunstige perioden als zaad in de bodem overleven en kunnen hierdoor bij lokaal uitsterven plekken weer snel (her-)koloniseren door te kiemen vanuit de zaadbank. De levensduur van zaden in de bodem kan worden gemeten door middel van begravingsexperimenten, maar het uitvoeren van zulke experimenten vergt veel tijd per soort. Voor een inschatting van het zaadbanktype kan ook de verdeling van kiemkrachtige zaden over de diepte in de bodem van een optimale groeiplek gebruikt worden. Dit geeft echter geen uitsluitel over de absolute overlevingsduur van zaden in de bodem. In deze rapportage maken we gebruik van een indeling van de levensduur van zaden in drie klassen zoals die ook gebruikt wordt in de LEDA trait-database (Tabel 3.4; Bekker *et al.*, 1997; Thompson *et al.*, 1997; Kleyer *et al.*, 2008). Net als bij de dispersiecapaciteit geldt ook hier dat onder specifieke omstandigheden de levensduur van de zaden in de bodem soms (veel) groter is.

Tabel 3.4. *Classificatie van de levensduur van zaden in de bodem (zaadbanktype).*

Classification of seed longevity in the soil (seedbank type).

Levensduur zaadbank	
Zeer kortlevend	Zeer kortlevende zaden ('transient', < 1 jaar overlevend, vaak grotere zaden, zonder mechanisme voor langdurige kiemrust)
Kortlevend	Kortlevende zaden (1–5 jaar overlevend)
Langlevend	Langlevende zaden (≥ 5 jaar overlevend)

Classificatie van de bandbreedte van de abiotische niche

Een analyse van de abiotische randvoorwaarden van de kenmerkende soorten valt buiten het kader van dit project. Wel hebben we een globale indicatie opgenomen voor de bandbreedte van de abiotische niche: een smalle bandbreedte beperkt de mogelijkheden voor voortplanting in corridors of stapstenen. Deze bandbreedte is ingeschat met behulp van Ellenberg indicatiewaarden. Voor alle plots zijn hiervoor de gemiddelde Ellenberg indicatiewaarden berekend en per soort is vervolgens de standaard deviatie bepaald voor de plots waarin de soort voorkomt, zie Ozinga *et al.* (2013) voor details. Hierbij moet in het achterhoofd gehouden worden dat voor zeldzame soorten het aantal opnamen vaak te gering is voor een nauwkeurige inschatting van de bandbreedte.

3.1.4 Dispersie-eigenschappen voor diersoorten

Voor het beoordelen van dispersiecapaciteit van diersoorten gelden op hoofdlijnen dezelfde factoren en bottlenecks als voor planten (zie 3.1.2). Het verbinden van gebieden door middel van lijnvormige elementen zal minder bijdragen aan succesvolle uitwisseling wanneer er (1) te weinig individuen met reproductiecapaciteit dispersie vertonen, (2) de bronpopulaties op grote afstand liggen of (3) de kwaliteit van het doelhabitat laag is waardoor individuen die daar terecht komen zich niet kunnen vestigen. Er zijn echter twee belangrijke verschillen tussen dier- en plantensoorten in relatie tot dispersie. Ten eerste kunnen veel dieren zich actief en gericht verplaatsen waardoor ze bewust nieuwe, geschikte habitats kunnen opzoeken en binnen deze habitats de meest kansrijke plekken om te vestigen. Hierdoor is voor succesvolle vestiging een lager aantal dispergerende individuen nodig dan bij plantensoorten, die zich voornamelijk passief verplaatsen en waarvan individuen eerder in ongeschikt terrein terecht komen. Gemiddeld hebben diersoorten een grotere kans om habitats succesvol te (her)koloniseren of genetisch materiaal uit te wisselen tussen

populaties dan plantensoorten. Ten tweede kennen de meeste diersoorten een korte generatiecyclus (vaak maximaal een jaar of minder, een minderheid van de diersoorten leeft meerdere jaren) en kennen vaak geen levensstadium waarin ze gedurende lange tijd ongunstige condities kunnen overleven, zoals zaad, knollen en rozetten bij planten. Gemiddeld genomen kennen diersoorten dan ook een veel dynamischer populatieverloop dan plantensoorten, waarbij populaties een grotere kans hebben op lokaal verdwijnen als gevolg van tijdelijk ongunstige condities, maar verlaten habitats ook sneller weer kunnen koloniseren. Hierbij kunnen gunstige weercondities, zoals warme jaren, tot een hogere kolonisatie leiden (Cormont *et al.*, 2011).

Selectie en classificatie van diereigenschappen

Voor diersoorten is er nog geen algemene database waarin soorteigenschappen (traits) van verschillende soortgroepen op een gestandaardiseerde manier zijn opgenomen. Van veel soorten zijn bovendien de eigenschappen niet of slechts gedeeltelijk bekend en kunnen deze verschillen binnen hun areaal. Zo vliegen veel dagvlindersoorten in Zuid-Europa in meerdere generaties per jaar, terwijl dezelfde soort in gematigde tot koele streken alleen sporadisch meerdere generaties of obligaats één generatie per jaar kent. Voor de eigenschappen van diersoorten is daarom zoveel mogelijk gebruik gemaakt van bronnen die de situatie in Noordwest-Europa beschrijven.

Tabel 3.5. *Samenvatting van de relevantie van de gebruikte soorteigenschappen van dieren voor het inschatten van dispersielimitaties.*

Summary of relevant animal traits and aspects used to estimate dispersal limitations.

Dispersiecapaciteit	Ruimtelijke schaal waarop individuen zich met een redelijke kans kunnen verplaatsen
Tolerantie voor klein oppervlak?	Mate waarin een lokale populatie in kleine stapsteen meerdere generaties levensvatbaar is
Snelheid van populatie-opbouw	Snelheid waarmee nieuwe bronpopulatie kan worden gevormd in nieuw habitat of stapsteen door hoge reproductie, korte generatietijd en hoge potentiële populatiedichtheid
Beperking in habitatkwaliteit	Essentiële voedselbronnen en elementen in habitat voor overleving en/of reproductie. Specifieke voedselbronnen als imago of als larve (o.m. nectar- en waardplanten). Vegetatiestructuur en topografie (helling en expositie) waardoor het microklimaat (temperatuur- en vochtregime) in het leefgebied worden bepaald.

Voor de dispersiecapaciteit is op basis van de literatuur op een rij gezet wat de (gemiddelde en maximale) afstand is die binnen één generatie kan worden overbrugd (range) en de snelheid waarmee dit kan plaatsvinden. Daarbij is ook informatie over de ingeschatte mobiliteit en waarnemingen van extreme verspreidingsafstanden meegenomen. Voor dagvlinders en voor sprinkhanen & krekels is de dispersiecapaciteit nader gekwantificeerd aan de hand van de verhouding tussen het aantal hectare-hokken met waarnemingen binnen bestaande populaties en het aantal hokken met incidentele zwervers daarbuiten. Populaties zijn daarbij onderscheiden als polygonen van hectare-hokken met minimaal 10 waarnemingen binnen een buffer van 500 m rond elke waarneming, dus een onderlinge afstand van maximaal 1 kilometer (zie Van der Zee *et al.*, 2017). Voor deze analyse zijn verspreidingsgegevens uit de NDFF benut (periode 1990-2017). De gekozen afstand van 500 m is afgestemd op vlindersoorten met een beperkte dispersiecapaciteit (zie § 3.3.1) en dus niet zonder meer van toepassing op soorten met grotere of juist zeer geringe dispersiecapaciteit (zoals voor niet-vliegende sprinkhanen). Dit is echter geen echt bezwaar, omdat de berekening wel de gewenste relatieve maat van het aandeel waarnemingen buiten populaties oplevert om vergelijkingen tussen soorten mogelijk te maken.

3.2 Analyse vaatplanten

Deze paragraaf geeft een beknopt overzicht van de eigenschappen van 73 kenmerkende plantensoorten van hellingschraallanden en kalkrotsen (Tabel 3.6) in relatie tot de randvoorwaarden die ze stellen aan de landschappelijke kwaliteit en structuur voor een effectieve dispersie. De selectie van kenmerkende soorten is toegelicht in § 4.2 en de afzonderlijke soorten zijn opgenomen in Bijlage 1.

3.2.1 Dispersiecapaciteit

Een groot deel (66%) van de kenmerkende soorten van hellingschraallanden en kalkrotsen heeft een (zeer) geringe dispersiecapaciteit (Tabel 3.6). Lijnvormige elementen zullen voor veel soorten dus niet fungeren als effectieve verbindingzone waarmee nieuwe gebieden binnen één generatie gekoloniseerd kunnen worden. Voor de meeste soorten zullen lijnvormige elementen eerder fungeren als stapstenen waarmee de afstand geleidelijk overbrugd wordt, dat wil zeggen in meerdere generaties. Dit betekent dat de planten zich in de stapstenen moeten kunnen vestigen en voorplanten, hetgeen relatief hoge eisen stelt aan de habitatkwaliteit (zie § 3.2.5).

Tabel 3.6. Frequentieverdeling van 73 kenmerkende plantensoorten voor helling-schraallanden over gebruikte soorteigenschappen voor het inschatten van dispersielimitaties. Frequency distribution of the number of 73 characteristic plant species for unimproved downland hillsides over the traits used to estimate dispersal limitations.

Classificatie	Dispersie-capaciteit	Overbrugging ongunstige perioden	Tolerantie voor klein oppervlak	Bandbreedte Habitatkwaliteit
1: Zeer gering	9	12	44	37
2: Gering	39	16	19	32
3: Matig	14	35	10	4
4: Vrij hoog	11	10		

Diverse kenmerkende soorten kunnen zich verspreiden via de vacht en/of mest van grote grazers, maar de capaciteit hiervoor verschilt tussen de soorten. Kenmerkende soorten met een hogere capaciteit voor transport via de vacht (ingedeeld bij de groep met een matige dispersiecapaciteit) zijn: Grote centaurie (*Centaurea scabiosa*), Kranssalie (*Salvia verticillata*), Grote tijm (*Thymus pulegioides*), Geelhartje (*Linum catharticum*), Gevinde kortsteel (*Brachypodium pinnatum*), Bergdravik (*Bromopsis erectus*), Beemdhaaver (*Avenula pratensis*) en Breed fakkelgras (*Koeleria pyramidata*). Ook voor veel soorten met een iets minder groot hechtvermogen kan vacht van grote grazers een belangrijke dispersievector zijn, waaronder Kalkwalstro (*Galium pumilum*), Duifkruid (*Scabiosa columbaria*) en Betonie (*Stachys officinalis*). Omdat de dispersieafstand van het grootste deel van de zaden van deze soorten meestal gering is, zijn deze soorten ingedeeld bij de groep met een geringe dispersiecapaciteit. Met name de wol van schapen kan bijdragen aan het transport van veel soorten, inclusief soorten met gladde zaden zonder speciale aanpassingen (Fischer *et al.*, 1996; Poschod *et al.*, 1998; Couvreur *et al.*, 2004; Mouissie *et al.*, 2005a; Wessels *et al.*, 2008). De kans dat rijpe zaden aangehecht raken in de vacht van langslopende grazers is echter gering zodat het aandeel zaden dat zich verplaatst over langere afstanden (>100m) vaak uiterst klein is. Dat wil zeggen dat de 'staart van de dispersiecurve' lang maar dun is (zie § 3.1.3). Deze beperking geldt met name in landschappen waar de beschikbaarheid van dispersie-vectoren sterk is afgenomen (zie § 5.2.2).

Bij dispersie via mest overleeft slechts een (zeer) beperkt aandeel van de zaden van kenmerkende soorten de maag-darm-passage (Welch, 1985; Mouissie *et al.*, 2005b; Cosyns *et al.*, 2006; Eichberg *et al.*, 2007; Kuiters & Huisjes, 2010), zodat in praktijk vooral algemeen voorkomende soorten zich via mest effectief verspreiden. In kleine, soortenarme hellingschraallanden zijn grazers daardoor minder efficiënt voor de dispersie van

kenmerkende soorten (Plue & Cousins, 2018). Over dispersie via de hoeven van grazers zijn voor de meeste soorten geen kwantitatieve gegevens beschikbaar, maar waarschijnlijk is deze manier van zaadtransport in droge graslanden minder belangrijk. Vaak gaat het vooral om soorten met kleine zaden die een langlevende zaadbank vormen waaronder diverse tredplanten en pioniersoorten. Een breed scala aan graslandsoorten kan waarschijnlijk ook verspreid worden door mensen via kleding, schoeisel en machines (Clifford, 1956; Bakker & De Vries, 1988; Hodgkinson & Thompson, 1997; Strykstra *et al.*, 1997; Auffret & Cousins, 2013). Dit geldt voor veel soorten die via grote grazers getransporteerd kunnen worden, maar ook voor diverse soorten die zich vrijwel niet via grote grazers verspreiden zoals Harige en Kleine ratelaar (*Rhinanthus alectorolophus* en *R. minor*). Bij een experiment met Kleine ratelaar waarbij op basis van grondige metingen dispersiecurves werden gekwantificeerd werd een maximale dispersieafstand via maaimachines vastgesteld van 19 meter (Bullock *et al.*, 2003). Dit is een relatief beperkte afstand, maar doordat de soort eenjarig is, kan ze in de loop van de jaren via geleidelijke stappen toch flinke afstanden overbruggen. Daarnaast kunnen de afstanden flink toenemen indien de maaimachines zich tussen twee maai beurten in naar een ander gebied verplaatsen. Ratelaars zijn dus bij uitstek soorten die geschikte plekken in bermten kunnen benutten als stapstenen. Voor veel kenmerkende soorten geldt hierbij als belangrijke randvoorwaarde dat maaimachines alleen effectief zijn indien gemaaid wordt zodra de zaden voldoende gerijpt zijn (Bullock *et al.*, 2003; Auffret & Cousins, 2013; Blazek & Leps, 2015).

Bij de soorten met een geringe dispersiecapaciteit zitten opvallend veel soorten die regelmatig over korte afstanden door mieren verspreid worden, waaronder Kalkwalstro (*Galium pumilum*), Duifkruid (*Scabiosa columbaria*), Aarddistel (*Cirsium acaule*) en Voorjaarsganzerik (*Potentilla verna*), Kleine steentijm (*Satureja acinos*) en Beemdkroon (*Knautia arvensis*). Factoren die bijdragen aan de effectieve dispersie van mieren (zie § 3.5) zijn daarmee ook van belang voor de lokale regeneratie van deze planten.

De daadwerkelijk dispersieafstand in een bepaald gebied is sterk contextafhankelijk en wordt mede bepaald door de beschikbaarheid en het gedrag van dispersie-vectoren zoals wind (mate turbulentie) en grote herbivoren (dichtheid en terreingebruik). In het Heuvelland vormt de door het wegvallen van rondtrekkende schaapskuddes sterk verarmde 'dispersie-infrastructuur' een belangrijk knelpunt voor de effectiviteit van lijnvormige elementen voor de dispersie van kenmerkende planten van hellinggraslanden (zie Hoofdstuk 5).

Bij de interpretatie van de dispersiecapaciteit van soorten moet in het achterhoofd gehouden worden dat er binnen soorten aanzienlijke verschillen kunnen zijn tussen populaties. Eén van de factoren die hierbij een rol kan spelen is habitatfragmentatie. Bij sommige soorten kan dit leiden tot een snelle evolutie van populaties met een geringere dispersiecapaciteit (Cody & Overton, 1996; Cheptou *et al.*, 2017). De mate waarin dit ook speelt bij kenmerkende soorten voor hellinggraslanden en kalkrotsen is echter onbekend (zie Hoofdstuk 5).

3.2.2 Overbrugging ongunstige perioden

Veel plantensoorten kunnen tijdens ongunstige omstandigheden enige tijd in de bodem overleven via langlevende zaden waardoor ze een zaadbank opbouwen. Vooral bij soorten met een langlevende zaadbank (>5 jaar) kan dit enige buffering bieden tegen de negatieve effecten van habitatversnippering (Ozinga *et al.*, 2009). De zaadbank in hellingsschraallanden kan zeer soortenrijk zijn (Schenkeveld & Verkaar, 1984; Willems, 2001; Kalamees & Zobel, 2002; Karlik & Poschod, 2014), maar voor alle 73 kenmerkende soorten is de levensduur van zaden in de zaadbank beperkt, dat wil zeggen maximaal vijf jaar en voor de meeste minder dan één jaar.

Hierbij kunnen ruwweg twee groepen onderscheiden worden. In de eerste plaats een grote groep van 55 soorten waarvan de zaden slechts gedurende hoogstens een jaar kiemkrachtig zijn. Hierbij zitten soorten als Wondklaver (*Anthyllis vulneraria*), Driedistel (*Carlina vulgaris*), Aarddistel (*Cirsium acaule*), Kalkwalstro (*Galium pumilum*), Duifkruid (*Scabiosa columbaria*) en Betonie (*Stachys officinalis*), maar ook diverse grassen zoals Bevertjes (*Briza media*),

Bergdravik (*Bromopsis erecta*), Beemd haver (*Helictotrichon pratense*) en Breed fakkelgras (*Koeleria pyramidata*).

De tweede groep bestaat uit soorten waarbij er gedurende het hele jaar een zaadvoorraad aanwezig is en waarvan de zaden tussen de één en vijf jaar in de bodem overleven. Dit betreft een iets kleinere groep met soorten als Geelhartje (*Linum catharticum*), Wilde marjolein (*Origanum vulgare*), Voorjaarsganzerik (*Potentilla verna*), Harige ratelaar (*Rhinanthus alectorolophus*) en Blaassilene (*Silene vulgaris*). Daarnaast bevat de zaadbank van veel kalgraslanden levensvatbare zaden van soorten die hun optimum hebben in akkers en ruderaal habitats (Thompson & Grime, 1983; Van Tooren, 1988; Thompson *et al.*, 1998; Karlik & Poschlod, 2014), maar deze soorten staan niet opgenomen in de lijst met kenmerkende soorten.

Sommige soorten planten zich niet alleen geslachtelijk voort maar ook (of soms vrijwel uitsluitend) via vegetatieve reproductie. Uit de analyse van een groot aantal permanente kwadraten blijkt dat soorten die zich kunnen uitbreiden via klonale (vegetatieve) groei gemiddeld veel langer overleven in proefvlakken, met name als de klonale verbindingen met de ouderplant een langere levensduur hebben (Ozinga *et al.*, 2007). Net als bij soorten met een langlevende zaadbank kan deze eigenschap bijdragen aan de overleving van ongunstige periodes en daarmee enige buffering bieden tegen de negatieve effecten van habitatversnippering. Zo kunnen populaties van Aarddistel (*Cirsium acaule*) ongunstige omstandigheden nog geruime tijd overleven door vegetatieve reproductie via wortelstokken. Een ander voorbeeld is Aardkastanje (*Bunium bulbocastanum*) die zich in verruigde bermten lang kan handhaven en zich dankzij wortelknollen na bodemverstoring snel kan uitbreiden (Weeda 1985-1994).

Tenslotte kunnen ook individuele planten lang leven. Een groot deel van de soorten (62%) heeft een levensduur van meer dan vijf jaar en slechts 8% is éénjarig. Van vier eenjarigen – de zeer zeldzame Tengere veldmuur (*Minuartia hybrida*), de verdwenen Kruismuur (*Moenchia erecta*), Stijf hardgras (*Catapodium rigidum*) en de halfparasiet Kleine ratelaar (*Rhinanthus minor*) zijn ook de zaden erg kortlevend.

Over het hele scala van mogelijkheden van overbrugging van ongunstige omstandigheden (als plant of zaad) heeft minder dan de helft (38%) van de kenmerkende plantensoorten van hellingschraallanden een (zeer) gering vermogen om ongunstige omstandigheden te overbruggen.

3.2.3 Tolerantie voor een klein oppervlak

In vergelijking met dieren hebben planten voor hun groei slechts een beperkt oppervlak nodig. Voor soorten die voor de productie van voldoende kiemkrachtige zaden afhankelijk zijn van kruisbestuiving door insecten, geldt echter dat kleine populaties vaak extra kwetsbaar zijn. Op basis van informatie uit de LEDA- en TRY-database hebben we soorten ingedeeld naar de mate waarin ze afhankelijk zijn van kruisbestuiving en de mate waarin ze voor bestuiving afhankelijk zijn van insecten. Het blijkt dat een groot deel afhankelijk is van kruisbestuiving door insecten. Slechts 14% kan grotendeels voortplanten via zelfbestuiving, maar 86% is geheel of grotendeels aangewezen op kruisbestuiving door insecten. Deze soorten hebben vaak behoefte aan bredere verbindingzones omdat ook de bestuivers er voldoende moeten voorkomen.

In kleine populaties verloopt de bestuiving vaak minder efficiënt. Hierbij speelt niet alleen de hoeveelheid aan bloembezoeken een rol, maar ook de kwaliteit van de door insecten overgebrachte stuifmeel. Een geringe zuiverheid van de op de stempels gedeponeerde pollenlading, dat wil zeggen weinig soorteigen stuifmeel, kan succesvolle bestuiving belemmeren en leiden tot een verminderde zaadzetting. Dit is bijvoorbeeld aangetoond voor Duifkruid (*Scabiosa columbaria*) waarbij in populaties met een lagere dichtheid aan bloeiende planten de zuiverheid van de pollenlading een stuk geringer was (Ozinga & Bakker, 1995).

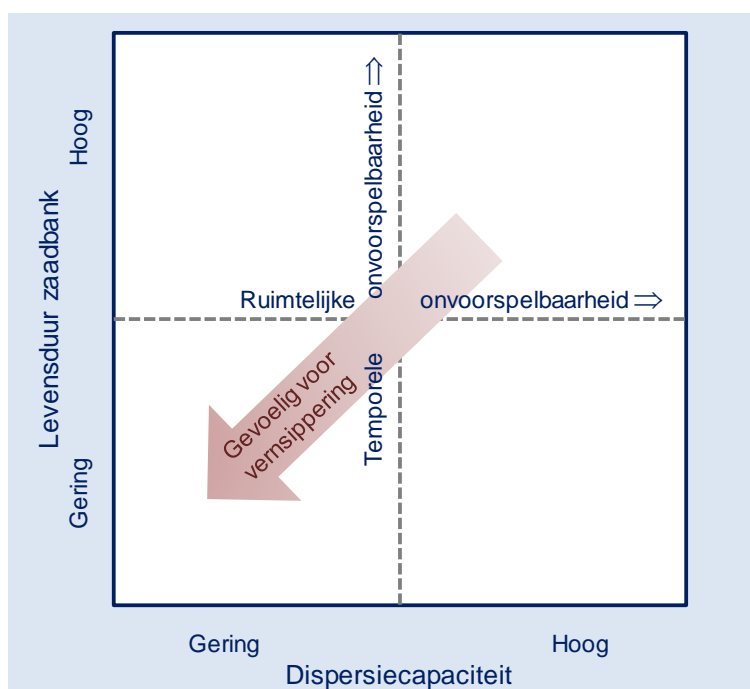
3.2.4 Bandbreedte abiotische niche

Voor veel kenmerkende soorten van hellingsschraallanden en kalkrotsen geldt dat ze afhankelijk zijn van laagproductieve grazige vegetaties op een kalkrijke bodem met een geringe beschikbaarheid aan nutriënten (Weeda *et al.*, 2000-2005). Er zijn echter subtiele verschillen tussen de soorten in de optimale milieucondities en de bandbreedte aan milieucondities waaronder ze kunnen overleven. Een analyse van de abiotische randvoorwaarden van de kenmerkende soorten valt buiten het kader van dit project. Voor nadere informatie hierover wordt verwezen naar onder andere Weeda *et al.* (2000-2005); Bobbink & Willems (2001); Smits *et al.* (2009a, 2009b); Nijssen *et al.* (2016a, 2016b) en het informatiesysteem SynBioSys (Schaminée *et al.*, 2007; Hennekens *et al.*, 2010; Bongers *et al.*, 2013). Wel geeft Bijlage 1 een globale indicatie van de bandbreedte van de abiotische niche. Hoe smaller de bandbreedte, hoe gevoeliger de soort over het algemeen is voor de habitatkwaliteit in lijnvormige elementen.

Voor veel soorten geldt dat de bandbreedte van de abiotische niche vooral in de kiemingsfase smal is. Er wordt daarom wel onderscheid gemaakt tussen de habitat-niche van volwassen planten en de niche die nodig is voor kieming en vestiging, de regeneratie-niche (Grubb, 1977). Voor veel plantensoorten geldt dat de bandbreedte van de abiotische condities in de kiemingsfase het smalst is, zodat de regeneratie niche vaak de beperkende factor vormt voor de habitatkwaliteit. Een voorbeeld is Beemdkroon (*Knautia arvensis*). In vergelijking met het verwante Duifkruid (*Scabiosa columbaria*) kan deze soort in iets ruigere graslanden en bermen met langhalmige grassen overleven, maar voor kieming is de soort afhankelijk van minder ruige delen met open plekje. Een ander voorbeeld is de Aarddistel (*Cirsium acaule*) die voor zaadkieming hoge temperaturen nodig heeft (Pigott 1968) en in Nederland daardoor voor kieming afhankelijk is van open zonnige plekken in de vegetatie. In het Engels worden geschikte plekken voor kieming en vestiging aangeduid als 'safe sites'. Zaadkieming is een complex proces en voor veel plantensoorten is de kennis over de kiemingscondities nog onvolledig. Wel is het duidelijk dat veel kenmerkende soorten van hellinggraslanden een open plek nodig hebben waar de bedekking van vaatplanten en strooisel tijdelijk is verminderd en/of waar de bodem wat verstoord is (Grubb, 1977; Verkaar *et al.*, 1983; Van Tooren, 1988; Pons, 1991; Kalamees & Zobel, 2002; Gallagher, 2014). In de volgende paragraaf worden de dispersie-eigenschappen van kenmerkende soorten beschouwd in relatie tot de ruimtelijke en temporele beschikbaarheid van kiemingsmogelijkheden.

Figuur 3.1. Schematisch overzicht van de relatie tussen de capaciteit voor dispersie in ruimte en/of tijd en het ruimtelijke en temporele voorkomen van safe sites voor kieming en vestiging (naar Ozinga, 2008).

Schematic overview of the relation between dispersal capacity in space and/or time and the spatial and temporal occurrence of safe sites for germination and establishment (after Ozinga, 2008).



3.2.5 Dispersie in ruimte en tijd in relatie tot kiemingsmogelijkheden

Lijnvormige elementen kunnen alleen succesvol functioneren als stapstenen wanneer dispersie leidt tot kieming en vestiging. Doordat plantensoorten verschillen in het optimale kiemingsmilieu zijn er grote verschillen tussen soorten in het ruimtelijke en temporele patroon waarin safe sites beschikbaar komen in het landschap. Vaak gaat het hierbij om een zeer kleine 'window of opportunity' en het is voor de plant de uitdaging om precies op het juiste moment op de juiste plek te arriveren. Er wordt verondersteld dat tijdens de evolutie de dispersie-eigenschappen van soorten zijn afgestemd op de voorspelbaarheid van het optreden van kiemingsmogelijkheden. Het gaat hierbij om de ruimtelijke schaal en afstand waarop kiemingsmogelijkheden zich voordoen, maar ook om de frequentie hiervan (Grime, 2001; Strykstra *et al.*, 2002; Levin *et al.*, 2003). Dit kan schematisch weergegeven worden met behulp van twee assen (Figuur 3.1).

Kalkrotsen bieden door de zeer open vegetatiestructuur veel open plekken en de geschiktheid hiervan voor kieming wordt vooral bepaald door het reliëf en het microklimaat (Tüxen, 1975). Schrale hellinggraslanden hebben een minder open vegetatiestructuur, maar hier ontstaan regelmatig seizoensgebonden open plekken onder invloed van droogte of vorst. Zulke regelmatig optredende open plekken zijn ideaal voor soorten met een (zeer) geringe dispersiecapaciteit en een zeer kortlevende zaadbank (1 jaar). Kieming van zaden met een kortlevende zaadbank (1-5 jaar) treedt vooral op als er enige bodemverstoring plaatsvindt waarbij diepere bodemlagen naar boven komen, bijvoorbeeld onder invloed van begrazing, wroeten door wilde zwijnen of mierennesten (King, 1977; Kalamees & Zobel, 2002; King, 2007). Voor de volgende generatie spelen mieren vervolgens een rol bij het transport van zaden over korte afstanden en, waarschijnlijk minstens even belangrijk, bij het ondiep begraven van de zaden. Hierdoor neemt het risico op zaadpredatie sterk af. Zeldzame soorten die kunnen profiteren van graafactiviteiten van mieren zijn onder andere Kalkwalstro (*Galium pumilum*), Duifkruid (*Scabiosa columbaria*), Kruiptijm (*Thymus praecox*) en Geel zonneroosje (*Helianthemum nummularium*).

Veel kenmerkende soorten van schrale hellinggraslanden en kalkrotsen worden gekenmerkt door een combinatie van een geringe dispersiecapaciteit en zaden die een zeer kortlevende of een kortlevende zaadbank vormen (<1 jaar, resp. 1-5 jaar). In figuur 3.1 bezetten deze soorten de hoek linksonder. In gebieden met een hoge ruimtelijke en temporele beschikbaarheid van geschikte kiemingsplekken is dit een efficiënte strategie, waarbij incidenteel transport van zaden over grotere afstanden al voldoende kan zijn om een metapopulatie in stand te houden (Bolker & Pacala, 1999). In de sterk versnipperde Nederlandse landschappen is de ruimtelijke beschikbaarheid van safe sites voor veel plantensoorten sterk afgenomen zodat deze strategie niet meer effectief is (Ozinga *et al.*, 2005; Ozinga *et al.*, 2009; Plue & Cousins, 2018).

Naast de ruimtelijke isolatie, vormt in veel gebieden ook de temporele isolatie een knelpunt doordat de frequentie waarmee safe sites beschikbaar komen is afgenomen. Dit hangt samen met de toename van de biomassa-productie in veel graslanden en bermen onder invloed van vermessing, klimaatverandering, het wegvallen van kleinschalige bodemdynamiek of veranderingen in het beheer. Veel soorten die in open plekken kiemen reageren op prikkels uit het milieu die indicatief zijn voor kleine verstoringen zoals een veranderingen van de kwaliteit van het licht (verhouding rood/ver-rood) of een toename van de hoeveelheid licht, de nitraatbeschikbaarheid of de dagelijkse temperatuurschommelingen (Grime *et al.*, 1981; Thompson & Grime, 1983; Pons, 1991; Baskin & Baskin, 1998). Bij een hoge biomassa van de vegetatie zijn deze prikkels veel minder sterk en zelfs een kleine toename van de biomassa kan in kalkgraslanden al leiden tot een sterke afname van de mate van kieming van kenmerkende plantensoorten (Hutchings & Booth, 1996). Naast de frequentie waarmee open plekken beschikbaar komen is voor veel soorten ook het seizoen van belang. Sommige soorten kiemen vooral in het voorjaar, zoals Aardkastanje, Driedistel, Kalkwalstro en Voorjaarsganzerik of in het voorjaar en de zomer zoals Betonie en Duifkruid. Andere soorten kiemen vooral in het najaar zoals Aarddistel, Wondklaver, Bevertjes,

Beemd haver en Breed fakkelgras. Daarnaast is er een groep die minder kritisch is ten aanzien van het seizoen waaronder Wilde marjolein.

3.3 Analyse Dagvlinders

Zoals in § 3.1.4 uiteen is gezet, zijn de eigenschappen beschouwd om vast te stellen hoe gevoelig de soorten zijn voor dispersielimitaties tussen de kerngebieden in het Heuvelland. Voor de dagvlinders zijn 23 soorten geselecteerd. Dit zijn de kenmerkende soorten voor hellingschraallanden, zoals opgesteld door Smits *et al.* (2009), aangevuld met wijder verbreide graslandsoorten die ook veelal op hellingschraallanden voorkomen (Nijssen *et al.*, 2016a). De soorteigenschappen zijn verkregen uit Bink (1992), Stevens *et al.* (2013) en Wallis de Vries (2014).

3.3.1 Dispersiecapaciteit

De dispersiecapaciteit van vlinders is naar verhouding goed bekend vanwege uitgebreid onderzoek en de grote waarnemingsintensiteit. Toch is het in de praktijk erg lastig te voorspellen hoe ver een individu van een soort zich zal verspreiden. Uit merk-terugvangst onderzoek wordt duidelijk dat de frequentieverdeling van de dispersie-afstand exponentieel is, met veel individuen die in de buurt blijven van hun leefgebied van oorsprong en weinig vlinders die grote afstanden afleggen. In Hoofdstuk 3 is al uiteen gezet dat factoren als populatiegrootte, eigenschappen van de matrix buiten het leefgebied en weersomstandigheden hierin in belangrijke mate bepalend zijn.

De dispersiecapaciteit is in dit onderzoek ingeschat op basis van vijf soorten informatie:

- a) Mobiliteit als zwerfvermogen ('vagrancy') ofwel de waarschijnlijkheid dat een individu van soort op kleinere of grotere afstand buiten zijn leefgebied wordt waargenomen. Bink (1992) heeft daarvoor een inschatting gemaakt en deze zijn geactualiseerd door Essens *et al.* (2017).
- b) Merk-terugvangst onderzoek, dat een gemiddelde en maximale dispersie-afstand per generatie oplevert. Dergelijk onderzoek is echter maar voor een beperkt aantal soorten uitgevoerd (Tabel 3.7) en ook is gebleken dat dit de dispersiecapaciteit doorgaans onderschat omdat dispersie buiten het noodzakelijkerwijs beperkte studiegebied onbekend blijft. Wel liggen de waargenomen dispersieafstanden in lijn met de ingeschatte mobiliteit, met bijvoorbeeld korte afstanden voor het weinig mobiele Bruin dikkopje, Dwergblauwtje en Hooibeestje en langere afstanden voor de mobielere soorten Bruin zandoogje en Dambordje. De Veldparelmoervlinder komt uit het onderzoek als mobieler naar voren dan de ingeschatte mobiliteit doet vermoeden.
- c) Incidentele waarnemingen van individuen op grote afstand van de dichtstbijzijnde populatie. Deze geven enige indicatie van de verplaatsingen waartoe soorten in staat zijn. Uit de verspreidingsgegevens van de NDFF kunnen bijvoorbeeld de volgende maximale afstanden worden vermeld voor de hier behandelde soorten: Bruin dikkopje (4 km), Dwergblauwtje (8 km), Veldparelmoervlinder (12 km), Dambordje (16 km), Grote parelmoervlinder (70 km) en Koninginnenpage (150 km). Deze laten behoorlijke variatie tussen soorten zien die significant correleert met de ingeschatte mobiliteit. Diverse van de als redelijk mobiel bekend staande soorten (Argusvlinder, Bruin zandoogje, Icarusblauwtje en Kleine vuurvlinder) zijn ook wel op lichtscheppen op zee waargenomen (Williams *et al.*, 1942).
- d) Het aandeel zwervers in verspreidingswaarnemingen: op basis van gedetailleerde verspreidingsgegevens uit de NDFF is het aandeel hectare-hokken met waarnemingen binnen en buiten populaties van elke soort bepaald (Tabel 3.7; toelichting op methode in § 3.1.4). Drie soorten (Bruin zandoogje, Icarusblauwtje en Kleine vuurvlinder) waren te algemeen om populaties en zwervers goed te kunnen onderscheiden en voor geelsprietdikkopje zorgde een combinatie van onvoldoende waarnemingen van verdwenen populaties en verwarring met het gelijkende zwartsprietdikkopje vermoedelijk voor zoveel ruis in de data dat het aandeel zwervers onrealistisch hoog werd geschat.

Voor de overige 12 soorten was er een sterke correlatie tussen het aandeel zwervers en de mobiliteitsscore (Figuur 3.2; $r = +0,70$; $p < 0,0001$).

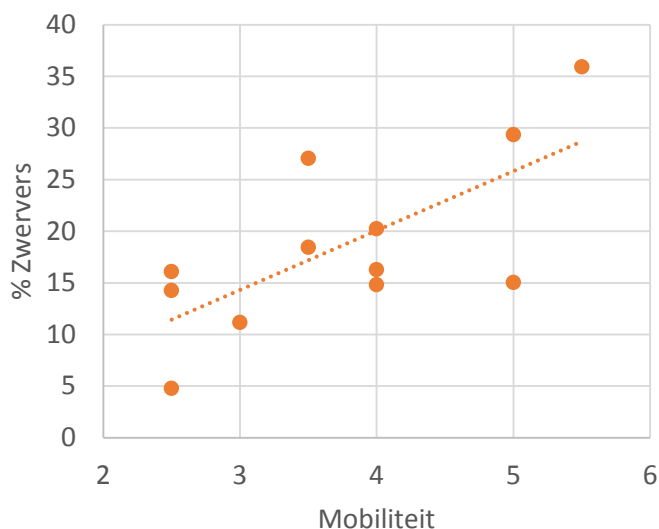
- e) Genetische differentiatie tussen populaties kan inzicht bieden in de dispersiecapaciteit, maar dergelijke gegevens zijn nog amper beschikbaar. Louy *et al.* (2007) stelden wel vast dat de genetische differentiatie tussen populaties in de regio Eifel-Saarland en aangrenzend Luxemburg en Frankrijk toenam van laag bij Dwergdikkopje, intermediair bij Geelsprietdikkopje naar hoog bij Zwartsprietdikkopje. Dit komt overeen met eerdere inschattingen van de relatieve dispersiecapaciteit van deze soorten.

Tabel 3.7. Dispersiecapaciteit van 18 soorten dagvlinders op basis van inschatting van mobiliteit (zwerfvermogen, score 1-8), het berekende aandeel zwervers (locaties met waarnemingen buiten bekende populaties, met het aantal hectarehokken waarop deze berekening is uitgevoerd) en waargenomen afstanden in merk-terugvangst onderzoek. *Waarde voor gemarkeerde soorten is onbetrouwbaar (zie tekst).

*Dispersal capacity of 18 butterfly species based on estimated mobility (vagrancy score 1-8) and the calculated proportion of vagrants (locations with records outside known populations, with the number of hectare cells used for this calculation) and observed dispersal distances in mark-release-recapture studies. *Value for marked species is unreliable.*

Soort	Wetenschappelijke naam	Mobiliteit	%Zwervers	N ha-hokken	Gemiddelde (maximale) afstand (m)
Aardbeivlinder	<i>Pyrgus malvae</i>	2,5	4,8	1484	
Argusvlinder	<i>Lasiommata megera</i>	4	20,3	23987	
Bruin blauwtje	<i>Aricia agestis</i>	3,5	27,1	10348	
Bruin dikkopje	<i>Erynnis tages</i>	2,5	14,3	182	90 (660) ^{1,6}
Bruin zandogje	<i>Maniola jurtina</i>	4	6,5*	76315	320 (2100) ²
Dambordje	<i>Melanargia galathea</i>	4			275 (2586) ³
Dwergblauwtje	<i>Cupido minimus</i>	1,5			<100 (760) ^{3,4}
Geelsprietdikkopje	<i>Thymelicus sylvestris</i>	3	36,7*	3399	
Grote parelmoervlinder	<i>Argynnis aglaja</i>	4	14,8	930	
Hooibeestje	<i>Coenonympha pamphilus</i>	3	11,2	43678	80 (2100) ⁵
Icarusblauwtje	<i>Polyommatus icarus</i>	4	12,3*	48107	228 (1457) ⁶
Kaasjeskruidikkopje	<i>Carcharodus alceae</i>	5	29,4	126	
Klaverblauwtje	<i>Polyommatus semiargus</i>	4	16,3	172	
Kleine parelmoervlinder	<i>Issoria lathonia</i>	5	15,1	7105	
Kleine vuurvinder	<i>Lycaena phlaeas</i>	4	11,9*	50778	
Koninginnenpage	<i>Papilio machaon</i>	5,5	35,9	8210	
Veldparelmoervlinder	<i>Melitaea cinxia</i>	2,5	16,1	180	505 (1700) ⁷
Zwartsprietdikkopje	<i>Thymelicus lineola</i>	3,5	18,5	32395	

¹Gutiérrez *et al.* (1999); ²Schneider *et al.* (2003); ³Baguette *et al.* (2000); ⁴Bnzenhöfer *et al.* (2008); ⁵Ockinger & Smith (2007); ⁶Gutiérrez *et al.* (2001); ⁷Wahlberg *et al.* (2002)



Figuur 3.2. Verband tussen het aandeel zwervers en de ingeschatte mobiliteit bij 12 soorten dagvlinders in Nederland ($r = +0,70$; $p < 0,0001$).

Stevens *et al.* (2010) concludeerden in een uitgebreide review dat de inschatting van de mobiliteit een goede maat biedt voor diverse aspecten van dispersiecapaciteit. Dit wordt bevestigd door het gevonden verband tussen het aandeel zwerfende vlinders en de ingeschatte mobiliteit (Figuur 3.2). In Bijlage 2 is deze informatie per soort vertaald in een ruwe inschatting van de dispersieafstand per generatie in vijf klassen. Dit kan worden vertaald in de volgende categorieën van dispersielimitatie (grote limitatie bij kleine dispersieafstand):

- Zeer groot: 100-500 m
- Groot: 500-1000 m
- Gemiddeld: 1000-2500 m
- Gering: 2500-5000 m
- Geen: >5000 m

Voor 7 soorten (30%) is de dispersielimitatie met een afstand van minder dan 1 km per generatie als groot beschouwd. Deze afstand is veel groter dan de dispersieafstanden bij planten, maar omdat het bij vlinders doorgaans om een veel kleiner aantal individuen gaat, is de kans op daadwerkelijke uitwisseling of kolonisatie dan alsnog gering.

3.3.2 Tolerantie voor klein oppervlak?

Voor succesvolle voortplanting hebben dagvlinders in principe maar een oppervlakte van enkele vierkante meters nodig om de cyclus van ei tot vlinder door te maken. Ook kleine oppervlakken kunnen dus als leefgebied worden beschouwd en als stapstenen bijdragen aan dispersie. Veel zal dit echter niet zijn. Het klassieke metapopulatie-onderzoek aan de Veldparelmoervlinder (Hanski *et al.*, 1994) geeft aan dat oppervlakten <1500 m² beduidend gevoeliger zijn voor uitsterven op korte termijn. Dit zou bij wijze van vuistregel als een minimum voor een lokale populatie beschouwd kunnen worden.

Voor de meest mobiele soorten als Koninginnenpage, Kleine en Grote parelmoervlinder zullen kleine oppervlakten van zeer geringe waarde zijn, omdat deze soorten zich zo vaak verplaatsen dat de kans groot is dat ze een kleine plek verlaten voordat ze zich er hebben voortgeplant.

3.3.3 Snelheid van populatie-opbouw

De snelheid van populatie-opbouw is afgeleid uit het aantal generaties per jaar en het aantal eitjes dat een vrouwtje kan leggen. Vijftien soorten (65%) produceert slechts één generatie per jaar (en drie daarvan in gunstige jaren een partiële tweede generatie). Voor deze soorten verloopt de populatieopbouw dus relatief traag ten opzichte van soorten met meerdere generaties. Tot op zekere hoogte kan dit worden gecompenseerd door een hoge eiproductie, zoals bij het Bruin zandoogje (die de eitjes verspreid legt) en de Veldparelmoervlinder (die de eitjes in één tot enkele groepjes legt). Kleine parelmoervlinder

en Koninginnenpage hebben naast verschillende generaties per jaar ook een hoge voortplantingscapaciteit. De traagste populatieopbouw vinden we bij Aardbeivlinder en Tweekleurig hooibeestje, die een enkele generatie per jaar koppelen aan een geringe eiproductie.

3.3.4 Beperking in habitatkwaliteit

De beperking van de habitatkwaliteit voor geschikt leefgebied is beoordeeld op basis van vegetatiestructuur, indicatie van stikstofaanbod en de afhankelijkheid van specifieke en tevens zeldzame waardplanten.

Slechts vier soorten hebben min of meer zeldzame waardplanten. Dit zijn alle vier soorten die in het Heuvelland afwezig zijn, al lijkt het Dwergblauwtje zich opnieuw te gaan vestigen: Bleek blauwtje (waardplant Paardenhoefklaver *Hippocrepis comosa*), Dwergblauwtje (Wondklaver), Kalkgraslanddikkopje (Kleine pimperl) en Tijmblauwtje (Tijm-soorten). Het Bleek blauwtje is hierdoor mogelijk nooit een standvlinder geweest.

Een groot aandeel van de soorten (61%) is gebonden aan stikstofarme milieus, vermoedelijk vooral vanwege de behoefte aan het warme microklimaat in de lage, open vegetatiestructuur van weinig productieve milieus (Wallis de Vries & Van Swaay, 2006). Behalve Aardbeivlinder en Koninginnenpage overwinteren alle beschouwde soorten als ei of rups en zijn daarmee afhankelijk van een warm microklimaat voor de larvale ontwikkeling in het voorjaar.

De combinatie van de drie aspecten van habitatkwaliteit geeft aan dat deze in (zeer) grote mate beperkend is voor de vier bovengenoemde soorten en voor de Grote parelmoervlinder, die op hellingschraallanden afhankelijk is van Ruig viooltje (*Viola hirta*) en op heischrale delen Hondsviooltje (*V. canina*).

3.4 Sprinkhanen en krekels

Voor sprinkhanen en krekels is er een selectie gemaakt van 15 soorten. Het betreft soorten die momenteel voorkomen op kalkhellingen in Zuid-Limburg (Kleukers & Van Hoof 2003, Van Noordwijk *et al.* 2012) en karakteristiek zijn voor hellingschraallanden en/of gebonden zijn aan grazige, al dan niet kruidenrijke vegetaties. Voor de analyse van de eigenschappen van sprinkhanen is gebruik gemaakt van Kleukers *et al.* (1997), Ingrisich & Köhler (1998), Reinhardt *et al.* (2005) en Bakker *et al.* (2015).

3.4.1 Dispersiecapaciteit

De dispersiecapaciteit is in dit onderzoek ingeschat op basis van twee soorten informatie:

- a) Mobiliteit als zwerfvermogen ('vagrancy'), ofwel de waarschijnlijkheid dat een individu van soort op kleinere of grotere afstand buiten zijn leefgebied wordt waargenomen. Hiervoor zijn gegevens over vliegvermogen gebruikt uit Ingrisich & Köhler (1998) en over het gebruik van dit vliegvermogen volgens Kleukers *et al.* (1997) en Bakker *et al.* (2015). De inschatting van dispersiecapaciteit is vervolgens gecontroleerd met de inschatting van Reinhardt *et al.* (2005) voor deze soorten voor de Duitse situatie.
- b) Voor sprinkhanen en krekels is de mobiliteit net als voor de dagvlinders ook geanalyseerd op basis van het aandeel locaties met zwervers buiten bekende populaties. Dit is voor deze groep extra belangrijk omdat er minder onderzoek aan dispersie over sprinkhanen beschikbaar is. Tabel 3.8 geeft aan dat de dispersiecapaciteit relatief gering is (<12% locaties met zwervers) voor Veldkrekkel, Duinsabelsprinkhaan, Zoemertje, Zwart wekkertje en Rosse sprinkhaan (in volgorde van toenemend aandeel zwervers), wat overeen stemt met de verwachting voor deze doorgaans lokaal voorkomende soorten. Van de Sikkelsprinkhaan is bekend dat dit een mobiele soort is, die zich snel uitbreidt, zodat het hoge aandeel zwervers ook overeenstemt met de verwachting.

Voor drie soorten lijkt de methode geen goed indicatie van de dispersiecapaciteit op te leveren. Voor de twee doorntjes lijkt de schatting onrealistisch hoog omdat de kans dat deze weinig opvallende soorten buiten hun leefgebied worden waargenomen gering is.

Voor de Grote groene sabelsprinkhaan geldt juist het omgekeerde omdat deze soort, net

als bijvoorbeeld het Bruin zandoogje bij de dagvlinders, zo algemeen is dat het onderscheid tussen populaties en zwervende individuen lastig te maken is.

Tabel 3.8. Dispersiecapaciteit van 15 soorten sprinkhanen en krekels op basis van het berekende aandeel zwervers (locaties met waarnemingen buiten bekende populaties, met het aantal hectarehokken waarop deze berekening is uitgevoerd). *Waarde voor gemarkeerde soorten lijkt onbetrouwbaar (zie tekst).

*Dispersal capacity of 15 grasshopper and cricket species based on estimated mobility (vagrancy score 1-8) and the calculated proportion of vagrants (locations with records outside known populations, with the number of hectare cells used for this calculation) and observed dispersal distances in mark-release-recapture studies. *Value for marked species seems unreliable.*

Soortnaam	Wetenschappelijke naam	%Zwervers	N ha-hokken
Bruine sprinkhaan	<i>Chorthippus brunneus</i>	21,0	27773
Duinsabelsprinkhaan	<i>Platycleis albopunctata</i>	3,4	2358
Gewoon doorntje	<i>Tetrix undulata</i>	47,6*	4038
Gouden sprinkhaan	<i>Chrysochraon dispar</i>	12,5	3769
Grote Groene sabelsprinkhaan	<i>Tettigonia viridissima</i>	15,9*	34840
Kalkdoorntje	<i>Tetrix tenuicornis</i>	30,6*	301
Krasser	<i>Chorthippus parallelus</i>	11,8	29164
Locomotiefje	<i>Chorthippus apricarius</i>	15,0	127
Ratelaar	<i>Chorthippus biguttulus</i>	18,4	24352
Rosse sprinkhaan	<i>Gomphocerippus rufus</i>	11,1	18
Schavertje	<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	12,3	2544
Sikkelsprinkhaan	<i>Phaneroptera falcata</i>	39,5	3403
Veldkrekkel	<i>Gryllus campestris</i>	2,2	5050
Zoemertje	<i>Stenobothrus lineatus</i>	7,8	2284
Zwart wekkertje	<i>Omocestus rufipes</i>	10,3	4609

Net als voor de dagvlinders is voor de verschillende soorten sprinkhanen deze informatie vertaald in een ruwe inschatting van de dispersielimitatie op basis van de geschatte afstand per generatie die kan worden afgelegd (Bijlage 3) voor de volgende categorieën:

- Zeer groot: 100-500 m
- Groot: 500-1000 m
- Gemiddeld: 1000-2500 m
- Gering: 2500-5000 m
- Geen: >5000 m

Voor 8 soorten (53%) is de dispersielimitatie met een afstand van minder dan 1 km per generatie als groot beschouwd. Deze afstand is veel groter dan de dispersieafstanden bij planten, maar omdat het bij sprinkhanen en krekels doorgaans om een veel kleiner aantal individuen gaat, is de kans op daadwerkelijke uitwisseling of kolonisatie dan alsnog gering.

3.4.2 Tolerantie voor klein oppervlak?

Sprinkhanen hebben als individu slechts een klein oppervlak nodig om zich succesvol voort te planten (eiazet, groei en ontwikkeling van nimfen tot adult), maar de verwachting is dat dit benodigde oppervlak wel groter is dan voor dagvlinders. Sprinkhanen zijn in het nimfenstadium immers mobieler dan vlinders in het rupsenstadium en hebben veelal ruimte nodig voor hun warmtehuishouding. Afmetingen voor minimale oppervlaktes worden in de literatuur niet genoemd. De verwachting is dat oppervlaktes van enkele tientallen tot enkele honderden vierkante meters voor veldsprinkhanen voldoen als tijdelijke stapsteen, maar deze zullen geen duurzame (deel)populatie handhaven. Voor grotere en/of deels carnivore soorten (Veldkrekkel, Duinsabelsprinkhanen) zullen de stapstenen groter moeten zijn dan voor kleine herbivore soorten. Dit blijkt ook uit onderzoek van Mabelis & Verboom (2009) die aantoonde dat karakteristieke soorten vrijwel alleen in grote terreinen voorkomen, met uitzondering van het kleine Kalkdoorntje dat in vrijwel alle terreinen is aangetroffen.

3.4.3 Snelheid van populatie-opbouw

Alle veldsprinkhanen en krekels kennen één generatie per jaar. De snelheid van populatieopbouw wordt daarom voor het belangrijkste deel gebaseerd op het aantal eieren dat een vrouwtje kan leggen. Reinhardt *et al.* (2005) hebben een indeling gemaakt op basis van het aantal ovarioelen ('eikamers' in de ovaria). Dit aantal varieert van 6 tot 10 bij kleine veldsprinkhanen, 12 tot 30 bij iets grotere veldsprinkhanen en doornsprinkhanen en 40 tot 80 bij sabelsprinkhanen en krekels. Afgaande op deze getallen wordt verwacht dat soorten als Locomotiefje, Zoemertje, Schavertje en Zwart wekkertje slechts zeer langzaam een populatie op kunnen bouwen. Bruine sprinkhaan, Ratelaar en Gouden sprinkhaan alsook Kalkdoorntje en Gewoon doorntje kunnen anderhalf tot drie keer zoveel eieren leggen en bouwen waarschijnlijk sneller een populatie op. Hierbij moet wel opgemerkt worden dat doornsprinkhanen soms een tweejarige ontwikkeling kennen, waardoor de populatieopbouw iets trager kan verlopen. De Veldkrekkel kan veel eieren leggen en heeft een eenjarige ontwikkeling. Sabelsprinkhanen kunnen zelfs nog meer eieren leggen, maar omdat de ei-ontwikkeling bij sabelsprinkhanen veelal 2 tot zelfs 7 jaar duurt zal de populatieopbouw niet evenredig sneller gaan met het aantal gelegde eieren.

3.3.4 Beperking in habitatkwaliteit

De beperking van de habitatkwaliteit voor geschikt leefgebied is beoordeeld op basis van vegetatiestructuur en een indicatie van het stikstofaanbod. De meeste soorten leven in een vrij lage, open grasvegetatie met een gemiddelde tot lage beschikbaarheid van stikstof. Eiafzet vindt vaak plaats op kleine stukken open bodem, voor de meest thermofiele soorten met zoninstraling, zoals bij mierennesten. De Gouden sprinkhaan heeft als speciale eis dat er open holle stengels aanwezig zijn om eieren in af te zetten

3.5 Mieren

Voor de mieren is een selectie gemaakt van 27 soorten die voorkomen op kalkhellingen en andere halfopen tot zeer open habitats in Zuid-Limburg. Voor de eigenschappen is gebruik gemaakt van Peeters *et al.* (2004), Van Noordwijk (2014) en Boer *et al.* (2018).

3.5.1 Dispersiecapaciteit

De dispersiecapaciteit van mieren is gebaseerd op de analyse van eigenschappen die Van Noordwijk (2014) heeft gemaakt en de inschattingen die door Boer *et al.* (2018) zijn gemaakt over de actieradius van koninginnen ('geslachtsdieren'). Een populatie brengt jaarlijks een aantal koninginnen en een grote groep mannetjes voort. De koninginnen worden bevrucht door de mannetjes en kunnen dan een nieuw nest gaan starten. De mate van dispersie is vooral afhankelijk van de manier waarop de koningin een nieuw nest start. Dit kan plaatsvinden door één of meerdere koninginnen na een bruidsvlucht of door 'nest splitting', waarbij een koningin lopend met een deel van de werksters zich afsplitst en een zelfstandig nest begint. Hoewel er veel onderzoek naar mieren is uitgevoerd, is er vrijwel niets bekend over de afstanden die de bevruchte koninginnen vliegend kunnen afleggen. Voor de meeste soorten wordt aangenomen dat koninginnen meer dan 1 kilometer kunnen afleggen (Boer *et al.*, 2018), maar in de praktijk is dit waarschijnlijk veelal minder dan 2 á 3 kilometer. Bij 'nest splitting' is deze afstand veel kleiner dan 500 meter. Aangezien de verspreiding van vliegende koninginnen niet gericht is, zal slechts een beperkt aantal individuen op een geschikte plek terecht komen. Dit geldt met name voor parasitaire soorten die kolonies van gastheer- of slaafmieren nodig hebben om een nieuw nest te starten. Koninginnen die zich met een groep werksters afsplitsen leggen een veel kleinere afstand af, maar zullen in de meeste gevallen wel een nieuw nest starten.

Ook voor de mieren is de ecologische informatie vertaald in een ruwe inschatting van de dispersielimitatie per generatie (Bijlage 4) in de volgende categorieën:

- Zeer groot: 100-500 m

- Groot: 500-1000 m
- Gemiddeld: 1000-2500 m

Omdat de kans op een succesvolle vestiging op meer dan 3 kilometer afstand voor alle soorten klein is, zijn de categorieën 'gering' (2500-5000 m) en 'geen' (>5000 m) niet toegewezen. Dat er vestigingen op meer dan 3 kilometer plaatsvinden is niet onmogelijk, maar zal vrijwel alleen plaatsvinden bij soorten die grote nesten hebben (en dus veel koninginnen produceren) en eurytoop zijn in habitatkeuze.

3.5.2 Tolerantie voor klein oppervlak?

Een lokale populatie (kolonie) van mieren bestaat meestal uit één nest, soms uit meerdere nesten, die dan vaak via nestsplitsing zijn ontstaan. Indien het habitat niet wordt verstoord en niet ongeschikt raakt door successie kan een mierennest jaren of zelfs decennia overleven. Mieren hebben veelal weinig ruimte nodig. Soorten met bodemnesten komen in het geheel niet aan de oppervlakte, of kennen een zeer klein foerageergebied van 1 tot 10 meter rondom het nest. Slechts enkele soorten met bodemnesten, zoals de Wegmier en Mergelmier foerageren tot 25 meter van het nest. Deze soorten kunnen op oppervlaktes van enkele honderden vierkante meters overleven. Soorten met grote kolonies in bovengrondse koepelnesten (geslacht *Formica*) hebben een groter foerageergebied van veelal 10 a 25, tot zelfs 100 meter van het nest. Mabelis & Verboom (2009) toonden al aan dat de Rode renmier (*Formica rufibarbis*) meer voorkomt in terreinen met een groot oppervlak dan in terreinen met een klein oppervlak. Zeker wanneer het parasitaire *Formica*-soorten betreft die afhankelijk zijn van andere miersoorten, zoals Bloedrode roofmier en Zwartrugbosmier, zal een klein oppervlak onvoldoende leefruimte bieden en bedraagt het minimum oppervlak tenminste een halve hectare.

Een nest kan lang overleven op een klein oppervlak, maar om succesvol voort te planten moeten mannetjes en koninginnen van verschillende nesten elkaar tijdens een bruidsvlucht treffen voor uitwisseling van genetisch materiaal. Hiervoor zijn meerdere nesten nodig van dezelfde mierensoort binnen een beperkt gebied. Hoe groot dit gebied is waarbinnen uitwisseling optreedt is nergens beschreven, maar zal overeenkomen met de afstand tot kolonisatie: hooguit enkele honderden meters tot twee a drie kilometer. Zonder deze uitwisseling kan een nest wel lang overleven, maar zal geen bijdrage leveren aan het duurzaam voortbestaan van de soort in een regio.

3.5.3 Snelheid van populatie-opbouw

Alle mierensoorten hebben tenminste één jaar de tijd nodig om een nest op te bouwen en tot de productie van geslachtsdieren (mannetjes en koninginnen) te komen. Van de 27 onderzochte mierensoorten heeft 7% (2 soorten) een zeer klein nest met maximaal 100 werksters en 30% (8 soorten) een nest met maximaal 1000 werksters. De Woekermier produceert geen eigen werksters maar parasiteert volledig op andere mierensoorten. Ongeveer 40% van de onderzochte soorten zal derhalve binnen 1 à 2 jaar een nieuwe generatie koninginnen kunnen produceren. De andere 59% (16 soorten) kent nesten van meer dan 1000 (tot wel 100.000) werksters en hebben minstens twee, maar waarschijnlijk drie of meer jaar nodig om een nieuwe generatie koninginnen te produceren.

3.5.4 Beperking in habitatkwaliteit

Voor de meeste soorten is de beperking van habitatkwaliteit ingeschat als 'gemiddeld', voor enkele zeer eurytope soorten (die ook op vochtigere en meer begroeide plekken voorkomen) als 'gering'. Vrijwel alle mierensoorten die thuishoren in het kalklandschap zijn sterk warmtebehoevend en droogteresistent (veelal aangeduid als thermofiel en xerofiel). De habitatkwaliteit wordt voornamelijk bepaald door een lage, open vegetatiestructuur. Dit is het sterkst het geval bij de karakteristieke Zwartbandslankmier die in stenige habitats leeft met zeer weinig begroeiing, zoals kalkkrotten. Verruiging als gevolg van hoge stikstofdepositie en/of het staken van gebruik of beheer (maaien, begrazen) van graslanden is een serieuze bedreiging voor mierensoorten. Daarnaast is stabiliteit (het afwezig zijn van sterke verstoring) een belangrijke kwaliteitseis, aangezien nesten meerdere jaren moeten kunnen ontwikkelen.

Een belangrijke kwaliteitsfactor voor parasitaire soorten is het voorkomen van gezonde populaties van slaaf- of gastheersoorten. Dit geldt ook voor de Diefmier die niet parasiteert op andere soorten, maar voor de voedselvoorziening wel afhankelijk is van broed en voedsel van andere miersoorten. Van de onderzochte soorten is 26% (7 soorten) parasitair, maar daarvan heeft alleen de Steppemier schaarse gastheren: de Mergelmier en de in Zuid-Limburg zeer zeldzame Buntgrasmier.

3.6 Amfibieën

Voor de Geelbuikvuurpad (*Bombina variegata*) en de Vroedmeesterpad (*Alytes obstetricans*) zijn eerder al eigenschappen met betrekking tot dispersie samengevat in Nijssen *et al.* (2016b), voornamelijk gebaseerd op Crombaghs & Bosman (2006). Daarnaast is gebruik gemaakt van de overzichten in Bankert *et al.* (2006) en Creemers & Van Delft (2009).

3.6.1 Dispersiecapaciteit

De dispersiecapaciteit voor beide soorten karakteristieke amfibieën is beperkt: Voor de Geelbuikvuurpad is de maximale dispersieafstand 300 meter voor adulten en 400 meter voor subadulte dieren, maar meestal veel minder. Juvenielen kunnen zich tijdens lange regenperiodes 800-1200 meter verplaatsen, maar dit betreft een passieve dispersie. Voor Vroedmeesterpad is de dispersieafstand van volwassen dieren gemiddeld 100 meter, met maxima tot 500 meter. Zeer zelden is een dispersie van 1 à 2 km vastgesteld, wanneer de matrix goed te doorkruisen is. Het is hiermee onwaarschijnlijk dat geschikte locaties die verder dan 1000 meter liggen worden gekoloniseerd door deze soorten. De dispersielimitatie wordt dan ook ingeschat op 'zeer groot' (Bijlage 5), in tegenstelling tot de gewone pad waar afstanden van 1 tot meer dan 3,5 kilometer zijn geregistreerd (Smith & Green, 2005).

3.6.2 Tolerantie voor klein oppervlak?

Zowel Geelbuikvuurpad als Vroedmeesterpad kunnen zich voortplanten en (tijdelijk) handhaven op kleine oppervlaktes van enkele tientallen tot honderden vierkante meter, mits de condities van zowel voortplantingswater als van landhabitat op deze locaties geschikt zijn (zie § 3.6.4).

3.6.3 Snelheid van populatie-opbouw

In vergelijking met de gewone pad (2000-6000 eieren) leggen zowel Geelbuikvuurpad (130) als Vroedmeesterpad (20-100) veel minder eieren. Als gevolg van de sterke broedzorg van Vroedmeesterpad is zowel het uitkomstpercentage als de overleving aanzienlijk groter dan bij de andere twee soorten, waardoor het lage aantal eieren enigszins wordt gecompenseerd. Individuen van de Vroedmeesterpad zijn pas na 3 jaar geslachtsrijp, van Geelbuikvuurpad na 2 of 3 jaar. De snelheid van populatieopbouw is derhalve traag.

3.6.4 Beperking in habitatkwaliteit

De Geelbuikvuurpad heeft vrijwel het gehele voortplantingsseizoen ondiep water nodig. Tijdelijke, snel opwarmende wateren worden geprefereerd. Als landhabitat mag er een vrij dichte zode zijn, zolang de zon maar voldoende toegang heeft tot de bodem om voor een warm microklimaat te zorgen. De Vroedmeesterpad is veel minder aan water gebonden (maar een deel van het seizoen moet er wel ondiep water aanwezig zijn) en is gevoelig voor het dichtgroeien van de vegetatie: een warme, droge open bodem en vorstvrije hopen of spleten zijn noodzakelijk voor overleving.

4 Selectie van aandachtsoorten

4.1 Algemeen

4.1.1 Kenmerkende soorten

De selectie van kenmerkende soorten van hellingschraallanden, zoals opgenomen in Bijlagen 1 t/m 4, is gebaseerd op 1) relevantie voor natuurbescherming, 2) binding aan hellingschraallanden, 3) aanwezige kennis over soorteigenschappen en 4) variatie in soorteigenschappen, waarbij voor een beter inzicht zowel soorten met een gering als met een groot dispersievermogen zijn opgenomen.

Als vertrekpunt diende de lijst van 'typische soorten' voor de drie Natura2000-habitattypen van hellingschraallanden (H6110, H6210 en H6230). Deze omvat 37 soorten vaatplanten, 6 dagvlinders, 1 krekkel en 1 vogel. Vogels zijn hier buiten beschouwing gelaten omdat deze dusdanig mobiel zijn dat hun afhankelijkheid van lijnvormige elementen voor dispersie gering is. Naast vaatplanten, dagvlinders en de veldkrekkel, is gekozen voor sprinkhanen (net als dagvlinders relevant in SNL-monitoring) en mieren en amfibieën (m.n. de beleidsrelevante, beschermde soorten Geelbuikvuurpad [H1193] en Vroedmeesterpad [HR4]) als de soortgroepen waarvoor lijnvormige elementen van potentieel groot belang zijn. De muurhagedis is in het Heuvelland oorspronkelijk niet buiten Maastricht bekend (wel is de muurhagedis op verschillende plekken uitgezet, wat het beeld van dispersiecapaciteit vertroebelt) en wordt hier achterwege gelaten. Voor zowel vaatplanten als dagvlinders, sprinkhanen, mieren als amfibieën zijn dispersielimitaties in het Heuvelland eerder aannemelijk gemaakt (Smits *et al.*, 2009; Van Noordwijk *et al.*, 2013, Nijssen *et al.* 2016a).

Voor vaatplanten, dagvlinders, sprinkhanen & krekels, en mieren is de selectie van de bovengenoemde lijst van typische soorten uitgebreid met andere kenmerkende of veel in hellingschraallanden voorkomende soorten, zoals genoemd in Wallis de Vries *et al.*, (2009) en Smits *et al.* (2009). Voor een voldoende variatie in eigenschappen is het met het oog op de vergelijkende analyse belangrijk om naast de gekende specialisten ook enkele soorten op te nemen met een wijdere verbreiding of grotere mobiliteit.

4.1.2 Aandachtsoorten

Voor een verdere analyse van knelpunten en kansen is ter wille van de haalbaarheid en de doelmatigheid ingezoomd op een beperkte set kenmerkende soorten: de aandachtsoorten. Het belangrijkste criterium waar deze soorten in het kader van dit onderzoek aan dienen te voldoen is dat zij voor een duurzaam voortbestaan in belangrijke mate gelimiteerd worden door de huidige connectiviteit in het Heuvelland en tevens dat er kansen liggen om dispersie via (de lijnvormige verbindingen van) kalkhellingen te verwezenlijken.

De selectiecriteria zijn samengevat in Tabel 4.1. Soorten die afvallen zijn allereerst soorten die geen bronpopulaties in het Heuvelland (of op korte afstand in aangrenzend België of Duitsland) meer hebben, omdat connectiviteit daarvoor niet de eerste beperking is. Ook soorten waarvan slechts één populatie aanwezig is zijn uitgesloten, vanuit de redenering dat ten eerste de nadruk op deze soorten een onvoldoende dekking van de kansrijke locaties in het Heuvelland biedt en ten tweede dat de prioriteit voor deze soorten in eerste instantie gelegen kan zijn in het verbeteren van de condities voor deze populatie, zodat deze als bronpopulatie kan gaan fungeren. Wij zijn er ons van bewust dat dit laatste argument onjuist kan zijn en dat juist een onvoldoende connectiviteit deze soorten tot één populatie beperkt. Daarom hebben we ons ervan vergewist dat de uiteindelijke selectie een goede dekking van de hellingschraallanden in het Heuvelland biedt, zodat ook de soorten met zeer beperkte verspreiding in het werkgebied kunnen meeliften.

Een volgend criterium voor uitsluiting is dat soorten de lijnvormige elementen niet nodig hebben omdat ze dusdanig mobiel zijn dat ze voor hun dispersie niet essentieel zijn. De functie van lijnvormige elementen kan echter ook afwezig zijn wanneer ze niet geschikt te maken zijn om de connectiviteit te verbeteren. Dit geldt met name voor soorten van kalkrotsen, waarvoor de voorwaarden voor van stapstenen en corridors met leefgebied maar op weinig locaties te realiseren zijn (Nijssen *et al.*, 2016b). Aan de gunstige kant van het spectrum, tot slot, zijn er soorten waarvoor verbetering van de connectiviteit geen prioriteit heeft omdat de bestaande infrastructuur reeds voldoende mogelijkheden voor dispersie biedt.

Aan het eind van de selectieprocedure blijven dus de soorten over die a) kenmerkend zijn voor hellingschraallanden, b) waarvan er minimaal twee populaties in het Heuvelland aanwezig zijn, c) waarvoor dispersie een belangrijke beperking vormt voor een duurzaam voortbestaan en d) waarvoor er vanuit ecologisch perspectief gezien reële mogelijkheden zijn om verbindingen via kalkhellingen tot stand te brengen.

De geselecteerde aandachtsoorten zijn dus soorten waarvoor de verbetering van connectiviteit het meest urgent is, maar verwacht mag worden dat ook andere kenmerkende soorten van een betere connectiviteit zullen profiteren.

Tabel 4.1. Criteria voor de selectie van aandachtsoorten voor verbetering van de connectiviteit in het Heuvelland via lijnvormige elementen in relatie tot de functie ervan en mogelijke acties voor inrichting en beheer. *Vetgedrukt is het criterium waaraan de aandachtsoorten voldoen.*

Selection criteria for priority species to improve the connectivity of calcareous hillsides via linear elements in relation to their function and possible actions for conservation. Bold print indicates the criterion met by focal species: linear elements are of sufficient size for the species and habitat quality is inadequate but can be improved.

Criterion	Functie lijnvormige elementen	Acties
1. Grote dispersiecapaciteit en/of lijnvormige elementen te klein voor verblijf en vestiging	Niet essentieel voor verbinding, wel mogelijk onderdeel van leefgebied	Geen hoge prioriteit
2. Dispersiecapaciteit beperkt door onvoldoende connectiviteit:		
a. Onvoldoende oppervlakte voor lokale populatie	Geleiding tijdens dispersie	Optimaliseren beheer
b. Voldoende oppervlakte en habitatkwaliteit weinig beperkend	Actuele verbinding (corridor of stapsteen)	Optimaliseren beheer
c. Voldoende oppervlakte en habitatkwaliteit onvoldoende maar wel te verbeteren	Potentiële verbinding (corridor of stapsteen)	Inrichting + beheer lijnvormige elementen
d. Habitatverbetering niet realistisch	Niet relevant op korte termijn	Uitbreiding bestaande populaties
e. Geen bronpopulaties aanwezig	Niet relevant op korte termijn	Herintroductie voor kansrijke soorten

4.2 Vaatplanten

Voor de selectie van vaatplanten die kenmerkend zijn voor open, droge kalkrijke hellingen is gebruik gemaakt van de Landelijke Vegetatiedatabank (Schaminée *et al.* 2012). Op basis van een grote selectie van vegetatieopnames is een synoptische tabel gemaakt met daarin de trouwgraad van soorten voor de drie Natura 2000 habitattypen: Kalkgraslanden (H6210), Heischrale graslanden (H6230) en Pionierbegroeiingen op rotsbodem (H6110). In Bijlage 1 staat per soort informatie opgenomen over de trouwgraad voor deze drie Natura 2000 habitattypen. De trouwgraad geeft informatie over de mate van binding van een soort aan verschillende habitattypen ten opzichte van het totaal. Soorten met een hoge trouwgraad

kunnen daarmee beschouwd worden als karakteristiek voor het betreffende habitatype. Over het algemeen zijn deze soorten kieskeurig ten aanzien van de abiotische milieucondities en in lijnvormige elementen zal in veel gevallen de habitatkwaliteit een beperkende factor zijn.

De lijst met kenmerkende soorten omvat ook vrijwel alle soorten die in het kader van de habitatrichtlijn zijn aangewezen als 'typische soort'. In de meeste gevallen hebben deze soorten een hoge trouwgraad voor één of meerdere van de geselecteerde habitatypes. Het Natura 2000 habitatype 'Heischrale graslanden' (H6230) is echter breed omgrensd en enkele typische soorten die niet karakteristiek zijn voor droge hellingschraallanden zijn buiten beschouwing gelaten. Het gaat om: Heidezegge (*Carex ericetorum*), Heidekartelblad (*Pedicularis sylvatica*), Welriekende nachtorchis (*Platanthera bifolia*) en Liggende vleugeltjesbloem (*Polygala serpyllifolia*). De groslijst omvat wel enkele soorten met een optimum in kalkrijke zomen, zoals de Boslathyrus (*Lathyrus sylvestris*). Deze soorten kunnen waarschijnlijk meeliften met de maatregelen voor de aandachtsoorten, met name in brede verbindingzones met voldoende structuurvariatie. Vanuit de groslijst met 73 kenmerkende soorten voor hellinggraslanden en kalkrotsen zijn in verschillende stappen aandachtsoorten geselecteerd voor een nadere analyse van knelpunten en kansen.

In de eerste plaats zijn 49 soorten geselecteerd die op basis van hun eigenschappen een (zeer) geringe capaciteit voor dispersie in ruimte en tijd vertonen. Voor deze soorten is de afstand tussen resterende populaties vaak veel te groot om te kunnen overbruggen via zaaddispersie. Voor de (her)kolonisatie van nieuwe gebieden zijn deze soorten relatief sterk afhankelijk van lijnvormige elementen. Ook voor veel niet geselecteerde soorten met een iets hogere dispersiecapaciteit is de mate van zaaddispersie waarschijnlijk beperkend, maar het is de verwachting dat deze soorten grotendeels kunnen meeliften met maatregelen gericht op de aandachtsoorten. Dit geldt bijvoorbeeld voor Grote centaurie (*Centaurea scabiosa*), Geelhartje (*Linum catharticum*), Breed fakkelgras (*Koeleria pyramidata*), Bergdravik (*Bromopsis erecta*) en Beemdhaaver (*Helictotrichon pratense*).

Doordat het transport van zaden over grotere afstanden een zeldzaam fenomeen is, kan de kolonisatie van geschikte habitatplekken worden beschouwd als een loterij waarbij de kansen mede afhankelijk zijn van de hoeveelheid effectieve zaadbronnen in de omgeving. Voor soorten die zeldzaam zijn in een bepaalde regio zijn de kansen in de loterij dus bijzonder gering. Het omgekeerde geldt ook: als de zaadtoevoer maar groot genoeg is, dan kunnen sommige soorten zich prima vestigen in habitatplekken met een marginale kwaliteit.

In een tweede stap zijn daarom de recente verspreidingsgegevens gebruikt voor de selectie van soorten die vrij zeldzaam zijn op basis van het aantal ha-hokken vanaf 2000, maar waarbij nog wel voldoende bronpopulaties aanwezig zijn. Voor 17 soorten die minder zeldzaam zijn geldt dat ze vaak al gebruik maken van lijnvormige elementen. Aan de andere kant van het spectrum geldt voor 15 (zeer) zeldzame of zelfs verdwenen soorten dat er te weinig bronpopulaties zijn voor een effectief gebruik van lijnvormige elementen als verbindingzones. Daaronder zijn vijf soorten die vrijwel beperkt zijn tot kalkrotsen, een leefgebied waarvoor verbindingen via lijnvormige elementen op kalkhellingen ook moeilijk te realiseren zijn: Berggamander (*Teucrium montanum*), Stijf hardgras (*Catapodium rigidum*; ook wel gevonden in urbane omgeving), Tengere veldmuur (*Minuartia hybrida*), Kruismuur (*Moenchia erecta*) en Kleine steentijm (*Clinopodium acinos*). Voor deze soorten heeft herintroductie dan wel versterking van bestaande populaties waarschijnlijk een hogere prioriteit.

Bij de overgebleven soorten is voorts de nadruk gelegd op de soorten met een zwaartepunt in het voorkomen op de hellingschraallanden. Acht soorten met een zwaartepunt in onder meer zomen en rivierdalen vielen daardoor af: Wilde herfsttijloos (*Colchicum autumnale*), Kruisbladwalstro (*Cruciata laevipes*), Boslathyrus (*Lathyrus sylvestris*), Wit vetkruid (*Sedum album*), Bochtige klaver (*Trifolium medium*), Fijne ooievaarsbek (*Geranium columbinum*), Wilde weit (*Melampyrum arvense*) en Wild kattenkruid (*Nepeta cataria*).

Van de resterende soorten is om praktische redenen nog één soort afgevalen, de Kuifvleugeltjesbloem (*Polygala comosa*), omdat deze aan het eind van de bloei gemakkelijk verward kan worden met de algemenere Gewone vleugeltjesbloem (*P. vulgaris*) en daardoor minder bruikbaar is als aandachtsoort.

Uiteindelijk bestaat de selectie van aandachtsoorten uit acht vrij zeldzame soorten (Tabel 4.2), waarvoor lijnvormige elementen op kalkhellingen een potentieel belangrijke bijdrage kunnen leveren om de connectiviteit tussen leefgebieden te vergroten. Bij de beoordeling van knelpunten en kansen zijn hun dispersievector(en) en de periode waarin dispersie en kieming plaatsvindt van groot belang. Aarddistel, Duifkruid en Kalkwalstro gelden tevens als typische soorten voor het habitatype H6210. Betonie is een belangrijke exponent van de heischrale hellingen en een typische soort voor het habitatype H6230. Aardkastanje is een soort die ook voorkomt in iets ruigere bermen en randen van braakliggende akkers. Voor Duifkruid is ook het risico van inteelt in kleine populaties goed onderzocht (Angeloni *et al.*, 2014). Wondklaver, tenslotte, is ook belangrijk als waardplant voor het Dwergblauwtje.

Tabel 4.2. Aandachtsoorten van vaatplanten voor vergroting van connectiviteit tussen hellingschraallanden, met belangrijke dispersievector(en) en periode van dispersie en kieming. *Priority species of vascular plants for increasing connectivity of unimproved downland, with important dispersal vectors and periods of dispersal and germination.*

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	Belangrijkste dispersievector(en)	Dispersieperiode	Periode van kieming
Aarddistel	<i>Cirsium acaule</i>	Mieren, wind (kort)	aug-maart	Herfst
Aardkastanje	<i>Bunium bulbocastanum</i>	wind (kort)	juli-aug	Vroege voorjaar
Betonie	<i>Stachys officinalis</i>	vacht, wind (kort)	juli-okt	Voorjaar-zomer
Driedistel	<i>Carlina vulgaris</i>	mieren, wind (kort)	aug-maart	Voorjaar
Duifkruid	<i>Scabiosa columbaria</i>	vacht, mieren	aug-nov	Voorjaar-zomer
Kalkwalstro	<i>Galium pumilum</i>	vacht, mieren	juni-okt	Voorjaar
Voorjaarsganzerik	<i>Potentilla verna</i>	mest, mieren	mei-aug	Voorjaar
Wondklaver	<i>Anthyllis vulneraria</i>	mest, wind (kort)	juni-okt	Herfst-voorjaar

Vanuit het belang van bloembezoekende insecten is voorts ook het voorkomen van drie kenmerkende en belangrijke nectarplanten van hellingschraallanden voor bloembezoekende insecten meegenomen:

- Beemdkroon (*Knautia arvensis*)
- Grote centaurie (*Centaurea scabiosa*)
- Wilde marjolein (*Origanum vulgare*)

Beemdkroon is tevens een cruciale drachtplant voor de zeldzame en bedreigde Knautiabij (*Andrena hattorfiana*).

4.3 Dagvlinders

Voor dagvlinders zijn de kansen voor een effectieve vergroting van de connectiviteit tussen leefgebieden op de kalkhellingen via lijnvormige elementen vooral beschouwd vanuit de functionaliteit hiervan (zie Tabel 4.1). Deze kan voortkomen uit verschillende combinaties van soorteigenschappen, zoals uiteen gezet in § 3.3. De 23 hier beschouwde soorten van hellingschraallanden (Bijlage 2) zijn in te delen naar zes verschillende functionaliteiten.

Allereerst is er een groep van zeven soorten waarvoor de bestaande ruimtelijke infrastructuur in verschillende mate reeds functioneert. Weliswaar is de functionaliteit verre van optimaal en vatbaar voor verbetering, maar ten opzicht van de aandachtsoorten moet deze groep als 'meeliftsoorten' worden gezien. Het gaat om Argusvlinder, Bruin zandogje, Geelsprietdikkopje, Icarusblauwtje, Klaverblauwtje, Kleine vuurvlinder en

Zwartsrietdikkopje. Het gaat om soorten met een geringe tot gemiddelde dispersielimitatie en op het Klaverblauwtje na diverse tot talrijke lokale populaties, welke veelal ruimtelijk niet duidelijk af te grenzen zijn. De beperking van de habitatkwaliteit is voor deze soorten relatief gering. Weliswaar heeft het Klaverblauwtje tussen 1974 en het begin van deze eeuw geen vaste populaties meer in Nederland gehad, maar het voorkomen van de soort breidt zich gestaag uit, dankzij een recente uitbreiding van bloemrijk grasland op diverse plaatsen in Zuid-Limburg en aangrenzend Vlaanderen.

Voor een groepje van drie soorten – Kaasjeskruidkoppje, Kleine parelmoervlinder en Koninginnenpage – is de lijnvormige infrastructuur niet essentieel. Wanneer de habitatkwaliteit er geschikt is, kan deze als onderdeel van het leefgebied zeker van waarde zijn, maar door hun grote mobiliteit functioneren de populaties van deze soorten op een dusdanig grote ruimtelijke schaal, dat landschappelijke elementen op zich niet van doorslaggevende betekenis zijn voor hun voorkomen. Wel kunnen deze soorten uiteraard profiteren van een goed beheer.

Zeven andere van de soorten hebben geen actuele populaties in het Heuvelland, zodat spontane kolonisatie en duurzame vestiging onwaarschijnlijk is. Voor drie soorten lijkt de opbouw van duurzame populaties sowieso niet waarschijnlijk. Het Bleek blauwtje is mobiel genoeg om af en toe te worden waargenomen, maar aangezien de waardplant Paardenhoefklaver (*Hippocrepis comosa*) nagenoeg ontbreekt en voor zover bekend ook vroeger niet wijder verbreid op de kalkhellingen in het Heuvelland voorkwam, lijkt een duurzame vestiging uitgesloten. Ook de Grote parelmoervlinder wordt incidenteel wel in het Heuvelland gezien en heeft zich bij Eys tussen 2009 en 2014 ook enige jaren voortgeplant. Deze soort kan echter op kleinere plekken niet stand houden en dus alleen terugkeren wanneer leefgebied op grotere schaal wordt hersteld. In een eu-regionaal perspectief is dat een mogelijkheid, maar vooralsnog is dit niet waarschijnlijk. Het Kalkgraslanddikkopje is daarentegen juist heel weinig mobiel en met een schaarse waardplant, Kleine pimpernel (*Sanguisorba minor*), in combinatie met een sterke binding een laag-productieve open vegetatiestructuur, zijn de kansen voor deze soort in het Heuvelland eveneens gering. Voor vier andere soorten zonder actuele populaties in en rond het Heuvelland is er beter uitzicht op duurzame populaties, wanneer ze zouden worden geherintroduceerd. Dit betreft Aardbeivlinder, Dwergdikkopje, Tijmblauwtje en Tweekleurig hooibeestje. Deze soorten hebben wel een grote dispersielimitatie, maar hun beperkingen ten aanzien van habitatkwaliteit zijn niet dusdanig groot dat duurzame populaties uitgesloten zijn na verbetering van de connectiviteit tussen hellingschraallanden.

De resterende groep van zes soorten kan het meeste profiteren van verbetering van de connectiviteit tussen hellingschraallanden. Alle zes komen ze verspreid met enkele populaties in het Heuvelland of de directe omgeving ervan voor en kunnen de randvoorwaarden voor habitatkwaliteit ook in corridors en stapstenen worden gerealiseerd. Deze soorten zijn Bruin blauwtje, Bruin dikkopje, Dambordje, Dwergblauwtje, Hooibeestje en Veldparelmoervlinder. Het Dwergblauwtje vormt daarin een twijfelgeval omdat het ten eerste nog moet blijken of de actuele vindplaatsen wel als lokale populaties beschouwd kunnen worden en ten tweede omdat de waardplant Wondklaver (*Anthyllis vulneraria*) in het Heuvelland alleen lokaal voorkomt. Het Dambordje is mobieler, maar heeft zich ook nog niet echt gevestigd, al zijn er sinds 2013 wel jaarlijks meldingen van verschillende locaties. Het hooibeestje is in het Heuvelland weliswaar schaars, maar elders in Limburg en Nederland redelijk algemeen en verdient uit oogpunt van ecologie in principe wel, maar vanuit oogpunt van bescherming dus geen speciale aandacht.

Uiteindelijk zijn er uit deze selectieprocedure drie soorten tevoorschijn gekomen als aandachtsoorten voor de verbetering van de connectiviteit tussen hellingschraallanden:

- Bruin blauwtje
- Bruin dikkopje
- Veldparelmoervlinder

Bruin dikkopje en Veldparelmoervlinder zijn landelijk ernstig bedreigd, Bruin blauwtje heeft de status gevoelig. Bruin blauwtje en Veldparelmoervlinder zijn weliswaar geen soorten met een grote dispersielimitatie, maar door hun beperkte voorkomen in het Heuvelland zijn het wel soorten die sterk zouden kunnen profiteren van een verbeterde connectiviteit.

4.4 Sprinkhanen en krekels

In Nederland komen 46 soorten inheemse sprinkhanen en krekels (Orthoptera) voor, waarvan 15 soorten leven op open en halfopen habitats in van Zuid-Limburg (Bijlage 3). Van deze 15 soorten zijn er een aantal zeer algemeen tot vrij algemeen voorkomend in allerlei typen grazige habitats en/of struwelen (Bruine sprinkhaan, Ratelaar, Krasser) of in schralere, meer vochtige vegetaties (Gewoon doorntje). Voor deze soorten vormen de huidige lijnvormige elementen vaak al een geschikt leefgebied of is de afstand tussen geschikte voortplantingsplekken eenvoudig te overbruggen. Een aantal soorten van ruigere gras- en kruidenvegetaties zijn zeer mobiel en kennen nauwelijks problemen met dispersie (Sikkelsprinkhaan, Grote groene sabelsprinkhaan en Gouden sprinkhaan). Van de overige 9 soorten is het Locomotiefje hoogstwaarschijnlijk verdwenen (laatste waarnemingen in 2004) en zijn er 3 met slechts één populatie in Zuid Limburg. De Rosse sprinkhaan is in Nederland beperkt tot Zuid-Limburg, maar leeft daar enkel in vrij ruige begroeiing langs de spoorlijn bij Schin op Geul. De ruige bermen van de spoorlijn functioneren in beperkte mate als lijnvormig element waarlangs de soort over een afstand van enkele honderden meters dispersie vertoont. De Duinsabelsprinkhaan is enkele jaren geleden voor het eerst gemeld in Zuid-Limburg op de Kunderberg en heeft hier een populatie opgebouwd. Het is onbekend hoe de soort hier is gekomen, want de dichtstbijzijnde populatie bevindt zich op de kalkgraslanden in de Duitse Eiffel. Het Schavertje en de Veldkrekkel komen enkel op de Bemelerberg voor en kennen net als de Duinsabelsprinkhaan slechts één populatie in het kalklandschap van Zuid-Limburg.

Uiteindelijk zijn er uit deze selectieprocedure drie soorten tevoorschijn gekomen als aandachtsoorten voor de verbetering van de connectiviteit tussen hellingschraallanden:

- Kalkdoorntje
- Zoemertje
- Zwart wekkertje (voorheen Negertje)

Van deze soorten is het Kalkdoorntje het wijdst verspreid met populaties op de meeste grotere kalkgraslanden en mergelgroeves. Het Zoemertje is recent alleen bekend van de Kunderberg en de Wrakelberg. Het Zwart wekkertje kent een grote populatie op de Bemelerberg en wordt af en toe in de ruime omgeving daarvan aangetroffen: voor deze soort lijkt een verbetering van de connectiviteit tussen de Bemelerberg en de dichtstbijzijnde groeves en hellingschraallanden mogelijkheden te bieden voor uitbreiding.

4.5 Mieren

Van de 68 soorten inheemse mieren (Boer *et al.*, 2018) komen er 27 soorten voor op (half)open tot zeer open habitats in de kalkhabitats van Zuid-Limburg. Van deze soorten komen er 12 met veel of tenminste diverse populaties voor in een vrij breed scala aan grazige vegetaties. Het betreft o.a. algemene soorten als Wegmier, Gewone steekmier, Moerassteekmier, Zwarte zaadmier, Oprolmier en Grauwzwarte renmier. Voor deze groep van soorten kunnen lijnvormige elementen dienen als (onderdeel van) het leefgebied, maar deze zijn niet essentieel voor het duurzaam voortbestaan van de soorten. Daarnaast zijn er 5 soorten die met diverse populaties in schralere graslanden voorkomen: Veldmier, Wintermier, Buntgrasmier, Breedschubmier en Duinsteekmier. Deze soorten zijn weliswaar

niet erg algemeen, maar dit wordt waarschijnlijk meer veroorzaakt door het beperkte oppervlak aan geschikt habitat dan door een limitatie in dispersie. De verwachting is dat deze soorten sterk zullen profiteren van goed ingerichte lijnvormige elementen, maar hiervoor niet als soort geselecteerd hoeven te worden. Van de overgebleven 10 soorten is er één soort waarschijnlijk verdwenen in Zuid-Limburg (Zwartrugbosmier) en is er van twee soorten slechts één populatie bekend (Steppemier en Woekermier). Voor deze soorten heeft het verbeteren van het habitat op de vindplaatsen prioriteit boven het versterken van de connectiviteit tussen gebieden. De Steppemier is bovendien afhankelijk van de schaarse gastheersoorten Buntgrasmier en Mergelmier: het verbeteren van de habitat van deze soorten zal ook de Steppemier ten goede kunnen komen. De Zwartbandslankmier is ernstig gelimiteerd in haar dispersie, maar de geschikte habitat bestaat voornamelijk uit schaars begroeide kalkkrotten, een type dat in lijnvormige elementen niet is te verwezenlijken. Voor de Bloedrode roofmier wordt verwacht dat deze een behoorlijke groot oppervlak (met slaafmiersoorten) nodig heeft om zich succesvol te vestigen, evenals voor de Diefmier die voor haar voedsel afhankelijk is van het voorkomen van andere miersoorten waarvan ze broed en voedsel kunnen roven.

Uiteindelijk zijn er uit deze selectieprocedure drie soorten tevoorschijn gekomen als aandachtsoorten voor de verbetering van de connectiviteit tussen hellingschraallanden:

- Mergelmier
- Mergeldraaigatje
- Bruine Zaadmier

Voor Mergelmier en Bruine Zaadmier wordt de minste limitatie verwacht in dispersie, maar deze soorten zijn wel zeer karakteristiek voor schrale graslanden in Zuid-Limburg. Verwacht wordt dat deze soorten snel gebruik kunnen maken van nieuwe verbindingen om onbezette terreinen te kunnen koloniseren. Het Mergeldraaigatje kent een grote tot zeer grote limitatie in dispersie.

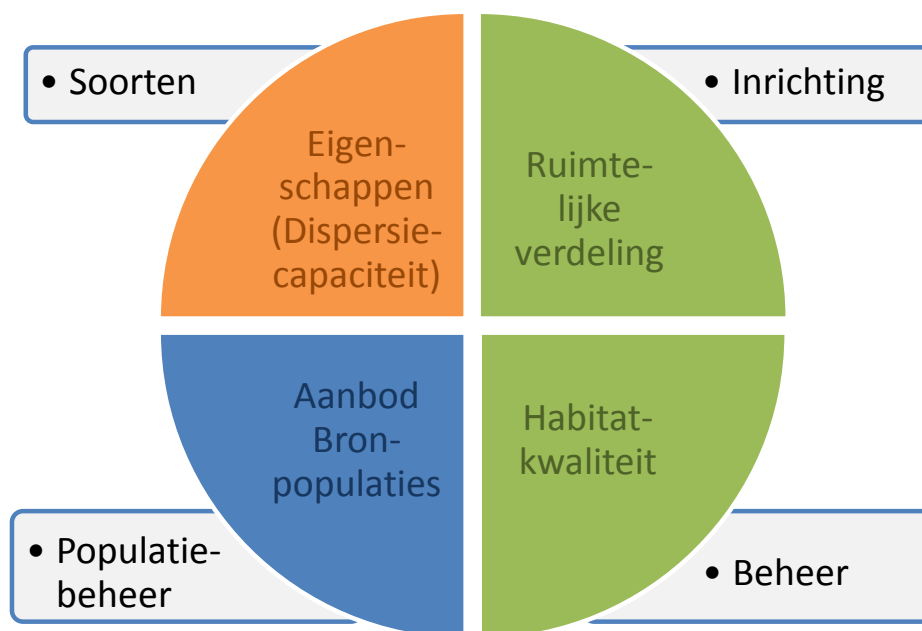
4.6 Amfibieën

In Zuid-Limburg komen naast de Gewone pad twee amfibieën voor die vanwege hun beschermingsstatus en hun voorkomen met een zwaartepunt in het Heuvelland in dit rapport mede zijn beschouwd: Geelbuikvuurpad (Habitatrichtlijn Bijlage 2 & 4) en Vroedmeesterpad (Habitatrichtlijn Bijlage 4). Beide zijn sterk gelimiteerd in hun dispersie. Ze kunnen ongeschikt terrein weliswaar doorkruisen, maar binnen maximaal 500 meter van een populatie moet er een geschikte voortplantingsplek zijn om functionele dispersie binnen het landschap te krijgen. Om deze reden zijn beide soorten reeds veelvuldig actief uitgezet en verplaatst. Dit heeft wel tot gevolg dat ze minder geschikt zijn als gidssoorten om knelpunten en kansen voor dispersie in kaart te brengen. Omdat beide soorten bovendien niet zo zeer kenmerkend zijn voor hellingschraallanden, zijn ze niet als aandachtsoorten meegenomen. Wel is nagegaan of belangrijke populaties van beide soorten bij de selectie van prioritaire landschappen in Hoofdstuk 5 worden gedekt.

5 Knelpunten en kansen

5.1 Beoordelingskader

Het duurzaam voortbestaan van soorten in een gefragmenteerd landschap kan worden beschouwd als een resultante van vier factoren (Figuur 5.1): 1) eigenschappen van de soorten zelf, 2) het voorkomen van populaties in het gebied, 3) de kwaliteit van het leefgebied en 4) de ruimtelijke verdeling van leefgebieden in het omringende landschap (de matrix). Vanuit het perspectief van natuurbescherming zijn de soorten en hun eigenschappen een gegeven, maar er kan wél actief worden gestuurd op het gebied van populatiebeheer, inrichting van het landschap en beheer van leefgebied en verbindende elementen. Door actieve inrichting kan een ongunstige ruimtelijke verdeling van leefgebieden worden aangepakt: de kern van versterking van connectiviteit, maar een kern die moet worden gezien in samenhang met de andere facetten. Door beheer kan gebrekkige habitatkwaliteit worden verbeterd in zowel actuele als potentiële habitats. Ook al zijn de eigenschappen van de soorten een gegeven, kennis ervan is wel essentieel bij het inschatten van de kansen en knelpunten. Populatiebeheer, ten slotte, is aan de orde wanneer het aanbod van populaties te klein is, dan wel dat soorten zijn verdwenen, of hun genetische basis dusdanig smal is geworden dat zich inteeltverschijnselen voordoen.



Figuur 5.1. Beoordelingskader van knelpunten en kansen voor vergroting van connectiviteit van leefgebieden voor soorten in een gefragmenteerd landschap.

Evaluation framework for limitations and opportunities to increase habitat connectivity for species in a fragmented landscapes. The elements of the framework consist of species and their populations and the availability of suitable habitat in terms of area, spatial arrangement and quality. Actions can be taken in terms of the management of populations, landscape configuration and habitat improvement.

5.2 Knelpunten

5.2.1 Soorten en populaties

Een uitsterfschuld door uitgesteld uitsterven

Diverse studies wijzen er op dat versnippering een sluipend proces is waarvan de effecten vaak lang na-ijlen. Voor diverse plantensoorten is vastgesteld dat lokale populaties in versnipperde landschappen zich nog vele tientallen jaren kunnen handhaven voor ze verdwijnen (Tilman *et al.*, 1997; Hanski & Ovaskainen, 2002; Helm *et al.*, 2006; Kuussaari *et al.* 2009; Bommarco *et al.*, 2014). Dit vertragingseffect bij het lokaal uitsterven geldt vooral voor langlevende plantensoorten. In sterk versnipperde habitattypen, zoals de hellinggraslanden in Zuid-Limburg, komen hierdoor tegenwoordig waarschijnlijk nog veel relictpopulaties voor die op de langere termijn niet meer levensvatbaar zijn. Ook sommige lijnvormige elementen kunnen relictpopulaties van zeldzame soorten herbergen (Schaminée & Willems, 2007; Hunter *et al.*, 2017). Voor deze relictpopulaties is er sprake van een uitgesteld uitsterven, in het Engels worden dergelijke populaties wel aangeduid als 'living dead' (Hanski & Ovaskainen, 2002). Dit vertragingseffect resulteert in een geleidelijk teruglopen van het soortenaantal, aangeduid als 'uitsterfschuld' (Tilman *et al.*, 1994). De snelheid waarmee het 'overschot aan soorten' afneemt kan uitgedrukt worden als de halfwaardetijd waarbij de helft van de uitsterfschuld is afgelost. Dit vertragingseffect is lastig aan te tonen, maar er zijn aanwijzingen dat dit proces van vertraagd uitsterven voor plantensoorten van schrale graslanden vele tientallen jaren tot meer dan een eeuw in beslag kan nemen (Helm *et al.*, 2006; Ozinga *et al.*, 2009; Halley *et al.*, 2016). Ook voor dagvlinders op kalkgraslanden zijn hier sterke aanwijzingen voor (Sang *et al.*, 2010). Uit een recente meta-analyse van vijf soortgroepen, waaronder planten en ongewervelden, blijkt dat er voor zowel planten als ongewervelden een duidelijke relatie is tussen de halfwaardetijd en het habitatoppervlak (Halley *et al.*, 2016). De huidige verspreidingspatronen worden dus waarschijnlijk deels bepaald door een na-ijleffect van het vroegere landgebruik. Het perspectief voor de overleving van dergelijke 'langzame soorten' kan hierdoor, zeker bij planten, te rooskleurig ingeschat worden.

Van de in Hoofdstuk 4 beschouwde kenmerkende soorten in het Heuvelland zijn er verschillende soorten vaatplanten, dagvlinders en sprinkhanen die ofwel verdwenen zijn ofwel dusdanig zeldzaam dat het de vraag is in hoeverre duurzaam herstel nog mogelijk is. Voor de nog aanwezige zeldzame soorten is het dan van belang om ook inzicht in de genetische structuur te verkrijgen.

Genetische variatie

Door toenemende isolatie en afnemende populatiegrootte komt ook de genetische variatie onder druk te staan (Van der Zee *et al.*, 2017). Op lange termijn bepaalt deze het aanpassingsvermogen aan nieuwe omstandigheden. Op korte termijn hoeft de levensvatbaarheid van genetisch verarmde populaties niet altijd een knelpunt te zijn; zeker wanneer soorten goed aangepast zijn aan lokale omstandigheden en schadelijke recessieve eigenschappen zijn uitgeselecteerd. Voor dagvlinders is bijvoorbeeld bij het Dwergdikkopje de isolatie in de Eifel en omstreken dusdanig dat er nauwelijks meer uitwisseling tussen populaties optreedt en afzonderlijke populaties een lagere genetische diversiteit hebben (Louy *et al.*, 2007), maar in hoeverre dit een knelpunt vormt, is niet goed bekend. Voor planten is vaker vastgesteld dat in kleine populaties zodanige inteelt optreedt, dat de vruchtbaarheid vermindert. Dit is ook bij Duifkruid vastgesteld (Angeloni *et al.*, 2014).

Bij sommige plantensoorten kan habitatfragmentatie leiden tot een snelle evolutie van populaties met een geringere dispersiecapaciteit (Cody & Overton 1996; Cheptou *et al.*, 2017). In gebieden waar de connectiviteit weer vergroot wordt zijn dergelijke populaties minder goed in staat om hiervan te profiteren. De mate waarin dit speelt bij kenmerkende soorten van hellinggraslanden en kalkkrotten is echter onbekend.

Bij dagvlinders zijn ook effecten van isolatie op de dispersiecapaciteit vastgesteld. Klassiek is het voorbeeld van de afnemende vliegcapaciteit bij de uiteindelijk door habitatverlies uit het Wicken Fen verdwenen populatie van een Britse ondersoort van de Koninginnenpage (Dempster *et al.*, 1976). Tot een zekere kritische waarden kan versnippering echter ook leiden tot selectie voor een hogere dispersiecapaciteit (Nowicki *et al.*, 2014). Zo werd op Engelse kalkgraslanden na herstel van habitatkwaliteit de succesvolste herkolonisatie gevonden bij Kommaavlinders (*Hesperia comma*) met een groter vliegvermogen (relatieve thorax-massa) (Hill *et al.*, 1999). Genetisch onderzoek bij de Veldparelmoervlinder in Finland heeft laten zien dat vlinders met het *pgi*-gen een groter vliegvermogen hebben vanwege een grotere metabolische activiteit. Dit leidt ook tot een sterker kolonisatievermogen, wat bijdraagt aan de duurzaamheid van metapopulaties op landschapsschaal (Hanski *et al.*, 2017). Dergelijke verbanden benadrukken het belang van genetische verschillen tussen populaties in relatie tot versnippering.

5.2.2 Habitatkwaliteit

Zowel bij vaatplanten als bij dagvlinders, sprinkhanen & krekels en bij mieren komt het belang van de open vegetatiestructuur van laag-productieve milieus naar voren als een cruciale factor voor de meeste aandachtsoorten. Bij de planten gaat het in het bijzonder om geschikte plekken voor kieming en vestiging (zie § 3.2.5). Voor veel kenmerkende plantensoorten is de frequentie waarmee geschikte kiemingsplekken beschikbaar komen waarschijnlijk sterk afgenomen. Dit hangt samen met de toename van de biomassa-productie in veel graslanden en bermen onder invloed van vermessing, klimaatverandering, het wegvallen van kleinschalige bodemdynamiek of veranderingen in het beheer. Veel soorten die in open plekken kiemen reageren op prikkels uit het milieu die indicatief zijn voor kleine verstoringen zoals een veranderingen van de kwaliteit van het licht (verhouding rood/ver-rood) of een toename van de hoeveelheid licht, de nitraatbeschikbaarheid of de dagelijkse temperatuurschommelingen (Grime *et al.*, 1981; Thompson & Grime, 1983; Pons, 1991; Baskin & Baskin, 1998). Bij een hoge biomassa van de vegetatie zijn deze prikkels veel minder sterk en kan zelfs een kleine toename van de biomassa in kalkgraslanden al leiden tot een sterke afname van de mate van kieming van kenmerkende plantensoorten (Hutchings & Booth, 1996). Op kleine schaal zijn mieren daarbij vaak van belang voor de dispersie van zaden (zie § 3.2.1 en Tabel 4.2). Bij de insecten speelt de afhankelijkheid van specifieke waardplanten van kalkgraslanden bij de dagvlinders, maar voor zowel dagvlinders als mieren en sprinkhanen is vooral de behoefte aan een warm microklimaat doorslaggevend voor hun afhankelijkheid van een open, korte vegetatie (Wallis de Vries & Van Swaay, 2006; van Noordwijk *et al.*, 2012). De aanwezigheid van deze open, lage vegetatie wordt vooral in kleinere leefgebieden bedreigd door stikstofdepositie, inspoeling en inwaaien van mest vanuit aangrenzende agrarische percelen en ook door verruiging met ruigtkruiden of Bosrank en opslag van struiken en bomen door het uitblijven van beheer. Vooral veel graften zijn de afgelopen decennia dichtgegroeid en worden veelal ook als houtwallen beheerd, terwijl ze van oudsher een open, grazig karakter hadden.

5.2.3 Ruimtelijke configuratie

Versnippering van habitats

Habitats met een grote oppervlakte herbergen grotere, robuustere populaties van soorten en geven een grotere kans op een duurzaam voortbestaan van deze populaties (o.a. Schaffer 1981, Hanski 1999). Wanneer habitats versnipperd raken en (daardoor) kleiner in oppervlakte worden, neemt de kwetsbaarheid van een populatie toe. Ook neemt de kwetsbaarheid van het leefgebied toe door de grotere randeffecten, waardoor negatieve invloeden vanuit de omgeving de habitatkwaliteit kunnen doen afnemen. De minimale grootte van een habitat voor een duurzame populatie verschilt per soort. Hoewel grote populaties minder snel verdwijnen als gevolg van populatiedynamiek en

genetische stochasticiteit, kan een grote populatie alsnog verdwijnen door (tijdelijke) ongunstige weer- of omgevingscondities. Op een regionale landschapsschaal is het daarom van belang dat er verspreid meerdere populaties van een soort aanwezig zijn, waarbij de habitats groot genoeg zijn om deze populatie in ieder geval gedurende meerdere generaties te herbergen. Hoe meer afzonderlijke populaties op overbrugbare afstand van elkaar, en hoe beter de kwaliteit (structurele connectiviteit) van de tussenliggende matrix, hoe groter de kans dat een soort duurzaam in een regio voorkomt.

Een functionele verbinding van habitats is voor alle soorten planten en dieren gunstig om duurzame populaties in stand te houden. De noodzaak voor functionele verbinding wordt echter steeds sterker wanneer habitats door versnippering kleiner worden en geïsoleerd komen te liggen, zeker wanneer de kwaliteit van deze habitats verandert door klimaatverandering, stikstofdepositie of wijzigingen in gebruik of beheer. In de praktijk gaat het verkleinen en verslechteren van habitats vrijwel altijd gepaard met een afname in connectiviteit, omdat de matrix steeds groter wordt ten opzichte van de habitats en de matrix door intensief landgebruik vaak een slechtere structurele connectiviteit heeft. Het overgrote deel van de voor hellingschraallanden kenmerkende soorten heeft zwaar onder versnippering te lijden omdat hun dispersiecapaciteit gering is (zie Hoofdstuk 4).

Slechte kwaliteit van de matrix

Bij ongunstige condities in de matrix vindt er veel sterfte plaats van individuen en zal er weinig tot geen succesvolle dispersie tussen habitats plaatsvinden. Hetzelfde geldt als het oppervlak van de matrix zeer groot is in verhouding tot de habitats en veel individuen sterven voordat een geschikte habitat is gevonden. De geschiktheid van de matrix kan laag zijn als gevolg van verschillende omstandigheden: een gebrek aan functionele corridors of stapstenen voor uitwisseling tussen leefgebieden, een gebrek aan dispersie-geleidende structuren voor soorten waarvoor deze de dispersie bevorderen of een te grote belemmerende werking van barrières. Dispersie-geleidende structuren bieden geen geschikt leefgebied, maar wel een deel van de benodigde condities (beschutting, dekking, schuilgelegenheid) of bestaansbronnen (nectar of andere voedselbronnen) om effectieve dispersie mogelijk te maken. Ze bieden in de regel dus weinig mogelijkheden voor soorten met een geringe dispersiecapaciteit.

Barrières zijn delen van het landschap tussen twee habitats die onmogelijk te doorkruisen zijn. Voor veel aan de grond gebonden soorten zijn wegen en waterpartijen echte barrières, maar voor soorten van hellingschraallanden zal bos een barrière vormen (en juist het omgekeerde voor bossoorten).

Risico's van verbindingen

Zoals aangegeven in § 2.4 zijn er ook risico's verbonden aan het creëren van verbindingen tussen habitats of populaties door middel van corridors of het verbeteren van de connectiviteit in de matrix. Op het moment dat populaties ver uit elkaar liggen treedt er veel sterfte op van individuen die het brongebied verlaten en is de kans op succesvolle dispersie naar een ander gebied klein. De kans op sterfte wordt groter naarmate de invloed van het ongunstige deel van de matrix op het connectieve deel van de matrix toeneemt. Lijnvormige elementen zijn wat dat betreft kwetsbaar omdat deze een klein oppervlak hebben in relatie tot de randlengte waar negatieve randeffecten kunnen optreden. De kans op het aankomen in een volgend geschikt leefgebied kan dus uiterst laag zijn. Het bevorderen van dispersie wanneer de kans op succesvolle vestiging en voortplanting elders minimaal is, kan dus betekenen dat een populatie geleidelijk doodbloedt (Boughton, 2000). Dit risico is groter wanneer dispergerende individuen worden aangetrokken door incomplete habitats (Battin, 2004), met bijvoorbeeld een hoog aanbod van voedselplanten maar geen waardmieren bij mierenblauwtjes (Timus *et al.*, 2017) of eiafzet op voedselplanten die voor de ervan afhankelijke insecten op ongunstige groeiplaatsen staan (Severns, 2011).

Het verbeteren van de connectiviteit tussen gebieden hoeft bovendien niet alleen effectief te zijn voor de karakteristieke doelsoorten, maar vaak ook voor andere soorten die van nature makkelijker dispergeren. Hieronder vallen tegenwoordig ook steeds meer invasieve exoten. Bij het verbinden van habitats van minder goede kwaliteit bestaat de kans dat juist

algemene, concurrentiekrachtige soorten de gebieden in grotere aantallen bereiken en concurreren met de doelsoorten. Er zijn echter geen voorbeelden waarbij dit voor verbindingen langs kalkhellingen een groot probleem lijkt te vormen.

5.3 Kansen

In het huidige versnipperde landschap is het van groot belang om verbindingen tussen populaties en tussen geschikte habitats te versterken. Hoewel er flink wat discussie is in hoeverre lijnvormige verbindingen ook effectief zijn voor het bevorderen van de uitwisseling tussen leefgebieden (Öckinger & Smith, 2008; Hodgson *et al.*, 2009), bestaat er voldoende evidentie van de effectiviteit ervan, mits aan de soortspecifieke randvoorwaarden voor dispersie en habitatkwaliteit wordt voldaan (Dover & Settele, 2009; Doerr *et al.*, 2011). De discussie is uitgemond in de consensus dat de focus van natuurbescherming in brede zin weliswaar moet liggen op het herstellen van grote leefgebieden van hoge kwaliteit, maar dat het vergroten van de connectiviteit in gefragmenteerde landschappen wel degelijk een belangrijke – en in het geval van het Heuvelland noodzakelijke – aanvulling is (Hodgson *et al.*, 2011).

Uitgaande van de geschetste knelpunten in de voorgaande paragraaf zijn er hieronder 10 typen maatregelen opgesteld waaruit een strategie voor vergroting van connectiviteit moet worden samengesteld. Welke maatregelen daadwerkelijk meegenomen worden in de strategie hangt af van de specifieke onderdelen die missen in het landschap en de specifieke soort(en) waarvoor de verbindingen versterkt moeten worden. Combinaties van verschillende maatregelen zullen leiden tot een vergroting van de effectiviteit van elke individuele maatregel. De maatregelen voor beheer en inrichting zijn samengevat in Tabel 5.1, acties voor individuele soorten en populaties zijn besproken in § 5.3.3.

5.3.1 Terreinbeheer

1) *Verbetering habitatkwaliteit*

Verbetering van habitatkwaliteit bij bestaande populaties (en eventueel bij nog onbezette geschikte habitats) verandert niets aan de mate van verbinding, maar kan door versterking van de bronpopulatie wel bijdragen aan de effectiviteit van dispersie. Uit verschillende studies blijkt dat dit de meest succesvolle maatregel is om robuuste ecologische netwerken te realiseren (o.a. Lawton *et al.*, 2010; Hodgson 2009 & 2011). De maatregel is vooral effectief voor de minst mobiele soorten (die nauwelijks aan dispersie toekomen), en dan met name op locaties waar de kwaliteit sterk verbeterd kan worden en de kans op verdwijnen van de soort zonder ingrijpen groot is. Een goed voorbeeld uit Zuid-Limburg betreft de vondst van Mergelmier op de Sint-Pietersberg. Deze karakteristieke soort was bekend van het Belgische deel van de Sint-Pietersberg, maar werd zowel tijdens onderzoek in de jaren '80 (samengevat in Mabelis & Verboom, 2009) als in het begin van deze eeuw (Smits *et al.*, 2009a) nooit in het Nederlandse deel aangetroffen. In 2014 werd op exact dezelfde locaties (Popelmondedal) onderzoek uitgevoerd, nadat daar boom en struikopslag was verwijderd en enkele jaren intensief was gemaaid en begraasd. De Mergelmier bleek er toen in lage aantallen, maar verspreid over de helling van het Popelmondedal voor te komen (Nijssen *et al.* 2016a).

2) *Uitbreiding habitat*

Uitbreiding van het oppervlak van het huidige habitat vergroot de populatie en maakt deze daarmee lokaal robuuster (o.a. Lawton *et al.* 2010, Hodgson 2009). Bovendien zal er uit een grotere populatie eerder dispersie plaatsvinden van individuen naar andere habitats. Deze maatregel is vooral effectief voor grote soorten die bijna per definitie in een lagere dichtheid voorkomen en dus veelal kleinere lokale populaties kennen dan kleine soorten. Deze maatregel is het meest effectief in kleine terreinen waar schaalvergroting een relatief grote impact heeft, maar kan uiteraard in grote terreinen tot duurzamere populatie leiden.

Beide hierboven geschetste maatregelen hebben prioriteit voor soorten met weinig en/of kleine populaties. Voor soorten die dusdanig zeldzaam zijn dat er geen reële kans is op verbinding met andere populaties is het op korte termijn zelfs de enige optie. Bij de vaatplanten kunnen hier met nadruk de zeldzame soorten van kalkkrotzen worden genoemd, waarvoor het realiseren van effectieve verbindingen problematisch, zo niet onhaalbaar is. Bij dagvlinders betreft dit het Dwergblauwtje (Sint Pietersberg, Curfsgroeve en Groeve Blom), bij mieren de Woekermier (exacte locatie onbekend: enkel twee zwervende koninginnen gevonden bij Gronsveld) en bij sprinkhanen gaat het hier om Veldkrekkel (Bemelerberg), Duinsabelsprinkhaan (Kunderberg) en Schavertje (Bemelerberg, mogelijk al verdwenen).

Tabel 5.1. *Overzicht van de maatregelen voor vergroting van de connectiviteit tussen populaties van soorten van hellingschraallanden in verschillende delen van het landschap met aanduiding van hun functie en de wijze van uitvoering. De nummers verwijzen naar de besproken maatregelen in de tekst.*

Overview of the measures to increase connectivity between populations of species from unimproved downland in different parts of the landscape with their function and type of implementation. Numbers refer to the measures discussed in the text.

Maatregelen	Landschapselement	Functie	Uitvoering
Verbetering matrix incl. sturende elementen (7,8)	Akkerranden	Geleiding dispersie	Natuurinclusieve landbouw
	Heggen en houtwallen	Geleiding dispersie	Beheer landschapselementen
	Smalle bermen (<5 m)	Geleiding dispersie	Gefaseerd bermbeheer
Creëren van corridors (4)	Brede bermen (>5 m)	Corridor	Gefaseerd bermbeheer
	Graften	Corridor	Herstel hellingschraallanden
	Talud spoorlijn	Corridor	Herstel hellingschraallanden
Versterking van dispersievectoren (5)	Diverse	Dispersie plantenzaden	Gescheperde schaapskudde
Creëren van stapstenen & nieuwe habitats (3,6)	Nieuwe kalkhellingen	Stapsteen / Habitat	Ontwikkeling hellingschraallanden
Verbetering van leefgebied (1,2)	Bestaande kalkhellingen	Leefgebied (lokale populatie)	Optimaliseren van beheer en uitbreiding habitat

5.3.2 Vergroting connectiviteit

Voor de vergroting van de connectiviteit is een reeks maatregelen mogelijk. Deze kunnen variëren van het geleiden van de dispersie langs elementen waarin de voorwaarden voor vestiging en voortplanting ontbreken, via het creëren van corridors en stapstenen met kleine stukjes habitat, tot het realiseren van nieuwe complete habitats, wat ook uitbreiding van bestaande habitats kan inhouden (Tabel 5.1).

3) *Uitbreiding aantal habitats*

In plaats van de uitbreiding van bezet habitat kan er ook voor worden gekozen om in de omgeving meerdere nieuwe habitats te herstellen of te creëren. Hoewel de benodigde oppervlakte verschilt tussen soorten, kan als vuistregel een minimale oppervlakte van 1 ha worden aangehouden, ook om een buffer tegen omgevingsinvloeden te verkrijgen. Deze maatregel is het meest effectief voor soorten die redelijk mobiel zijn (en dus niet effectief voor weinig mobiele soorten) en dan met name op plekken waar er slechts één populatie voorkomt op een kwetsbare plek. De maatregel is enkel zinvol wanneer de nieuwe habitats op overbrugbare afstand liggen van de bronpopulatie in een matrix met een goede structurele connectiviteit.

Voor de aandachtsoorten is dit een belangrijke maatregel op locaties waar de kalkrijke bodem aan de oppervlakte komt. Vaak moet hierbij de bemeste bovengrond worden verwijderd en wordt de ontwikkeling bespoedigd door het inbrengen van maaisel van een geschikt donorgebied, wat uiteraard een vorm van herintroductie is (zie § 5.3.3). De inrichting van de Verlengde Bemelerberg laat de effectiviteit ervan zien, met onder meer een

effectieve kolonisatie door de Veldparelmoervlinder en de Veldkrekel (Van Noordwijk *et al.*, 2013; vervolgmonitoring hiernaar is in 2018 gaande).

4) Creëren van corridors

Hoewel vaak toegepast in natuur- en landschapsbeheer is de functionaliteit van corridors om populaties met elkaar te verbinden en de duurzaamheid van deze populaties te bevorderen nog weinig door wetenschappelijk onderzoek aangetoond (Lawton *et al.*, 2010), maar studies voor zowel planten als dieren laten wel positieve effecten zien (Gilbert-Norton *et al.*, 2010). Vooral voor dagvlinders is de werking van corridors echter goed onderbouwd door zowel uitgebreid veldonderzoek langs grazige corridors (zie het overzicht in Dover & Settele, 2009) als modelmatige studies (Delattre *et al.*, 2010). Wel worden in gebieden die door corridors zijn verbonden meer soorten aangetroffen dan in vergelijkbare geïsoleerde gebieden (o.a. Wamser *et al.*, 2012; Van Halder *et al.*, 2017) en is er in grootschalige veldexperimenten uitwisseling van individuen van planten en dieren tussen patches waargenomen, inclusief een versterking van de interacties tussen planten en dieren als bestuiving en zaadverspreiding (Tewksbury 2002). Uiteraard is de kwaliteit, lengte en de breedte van de corridors van groot belang, waarbij smalle corridors minder snel gebruikt worden en veel randeffecten kennen, terwijl te brede corridors de richting en snelheid van dispersie doen afnemen.

Uit de door veldstudie gevoede modelstudie van Delattre *et al.* (2013) aan Bruin zandoogje (*Maniola jurtina*) blijkt dat corridors voor een redelijk mobiele vlinder pas zin hebben als gebieden meer dan 75 m van elkaar verwijderd liggen; tussen de 75 m en 250 m afstand stimuleren corridors van 5 tot 10 meter breedte de dispersie. Op afstanden groter dan 250 m treedt dispersie zonder corridor niet op, maar alleen als de corridors 10 m breed zijn. Ook voor vaatplanten geeft de modelstudie van Dorp *et al.* (1997) aan dat brede corridors effectiever zijn, maar dat de effectieve verspreidingsafstand zonder dispersievectoren als schaapskuddes of maaimachines gering blijft. Theoretisch hebben corridors vooral nut in een matrix met een slechte structurele connectiviteit. Net als bij het verbeteren van de connectiviteit van de matrix kan een lange corridor een negatief effect hebben op de bronpopulatie als de volgende geschikte habitat te ver weg ligt van het brongebied. Hoe groter de kwaliteit van de corridor, hoe meer deze het leefgebied benadert en hoe groter het aantal soorten die effectief van de corridor gebruik maken (Van Halder *et al.*, 2017). Brede bermen, graften en spoorlijntaluds kunnen in potentie dus effectieve corridors voor soorten van hellingschraallanden bieden. Dan is het wel noodzakelijk dat ze breed zijn (>5 m en bij voorkeur 10 m), omdat in smallere corridors enerzijds de omgevingsinvloeden van aangrenzende percelen (mest, gewasbeschermingsmiddelen, schaduw) te groot zijn en anderzijds de kans dat de dispergerende individuen binnen de corridor blijven te gering.

5) Versterking van dispersievectoren

Planten zijn voor het transport van hun zaden afhankelijk van externe vectoren, zoals wind, water, vogels en de vacht of mest van zoogdieren. Deze dispersievectoren vormen gezamenlijk in het landschap een mobiele '*dispersie-infrastructuur*' voor zaden. Voor planten wordt de connectiviteit in het landschap daardoor niet alleen bepaald door de ruimtelijke configuratie van potentiële leefgebieden, maar ook door de beschikbaarheid van dispersievectoren (Ozinga *et al.*, 2009). Transport over grotere afstanden is voor veel kenmerkende soorten van hellingschraallanden vooral mogelijk via de vacht van grote zoogdieren, maar tegenwoordig is deze dispersievector in het Heuvelland nauwelijks effectief. Dit hangt in de eerste plaats samen met het ontbreken van gescheperd vee in de meeste gebieden. Zo stonden in Zuid-Limburg in de negentiende en begin twintigste eeuw veel gebieden met elkaar in verbinding via een uitgebreid netwerk van veedriften (Hillegers, 1993). Hierbij was de jaarlijkse seizoenmigratie vooral van belang voor de incidentele overbrugging van grote afstanden, maar minstens zo belangrijk was waarschijnlijk het fijnmazige netwerk van veedriften waarlangs regelmatig vee verplaatst werd. Uit buitenlands onderzoek blijkt dat schapen en runderen via hun mest en vooral via hun vacht zaden over vele tientallen kilometers kunnen transporteren (Fischer *et al.*, 1996; Manzano & Malo, 2006). Het gaat hierbij niet uitsluitend om soorten met speciale aanpassingen op hun diasporen zoals weerhaakjes (o.a. Borstelkrans en Hartgespan), maar om een zeer breed palet aan soorten,

inclusief soorten met kleine en vrijwel gladde zaden (Couvreur *et al.* 2004; Mouissie *et al.*, 2005a, 2005b; Römermann *et al.*, 2005). Voor de effectiviteit ten aanzien van de aandachtsoorten is het wel nodig dat de schapen zich zo veel mogelijk op gevarieerde hellingschraallanden ophouden, aangezien anders vooral triviale en onwenselijke concurrentiekrachtige soorten worden getransporteerd (Mouissie *et al.*, 2005b; Plue & Cousins, 2018). In principe kunnen ook (landbouw)verkeer en maaimachines voor zaadtransport zorgen (zie § 3.2.1), maar dit is voor een kleiner aantal soorten effectief en in hoeverre de aandachtsoorten hier ook van profiteren is niet bekend.

6) Creëren van stapstenen (*stepping stones*)

Stapstenen zijn kleine locaties met een geschikte habitat voor soorten om te vestigen en te reproduceren, maar die te klein zijn voor het handhaven van duurzame populaties. Het creëren van stapstenen is vooral effectief voor redelijk mobiele soorten, in een matrix met een goede structurele connectiviteit, aangezien de locaties anders niet bereikt kunnen worden. Stapstenen zijn vooral effectief voor soorten met een goede zichtwaarneming, omdat de redelijk kleine plekken gevonden moeten worden in de matrix. Als minimale omvang zou, mede met het oog op het opvangen van negatieve randeffecten, een oppervlakte van 1500 m² gehanteerd kunnen worden (zie § 3.3.2). Het combineren van stapstenen met corridors en sturende elementen (zie bij 7) heeft een grote meerwaarde voor het vergroten van de connectiviteit.

7) Creëren van sturende elementen

Sturende elementen zijn alleen effectief voor dieren. Om individuen in de matrix te geleiden naar habitats, corridors en stapstenen kunnen er sturende elementen worden benut of aangelegd, vooral in de vorm van hagen, bomenrijen, hekken en afrasteringen, kruidenrijke wegbermen en zelfs rijen met lantaarnpalen (voor vleermuizen). Extreme voorbeelden van sturende elementen zijn ingegraven schotten en rasters om herpetofauna en zoogdieren naar veilige duikers, wildwissels of ecoducten te leiden (Wansink *et al.*, 2013). Sturende elementen zijn alleen effectief in combinatie met andere maatregelen, waarvan ze de efficiëntie sterk kunnen verhogen. Het type en vorm van deze elementen hangt zowel af van het landschap als van de beoogde doelsoorten die gestuurd moeten worden. Voor padden is de dekking en mogelijkheid om te kunnen overwinteren, bijvoorbeeld tussen strooisel of op beschutte vochtige plekken, van belang. Voor de soorten van hellingschraallanden zijn de beschutting en oriëntatiefunctie van houtwallen van belang en voor vlinders en bijen ook het bloemenaanbod. Voor de oriëntatie van vlinders kunnen ook simpele lijnvormige structuren (zelfs een lijn met tape) al richting aan de vliegrichting geven (Dover & Fry, 2001).

8) Verbeteren van de kwaliteit van de matrix

Door de structurele connectiviteit van de matrix te verbeteren wordt aan individuen van mobiele soorten de mogelijkheid geboden om te dispergeren. Dit is alleen zinvol als er voldoende geschikt habitat in de omgeving beschikbaar is: wanneer geschikt habitat in de omgeving ontbreekt of wanneer deze op grote afstand ligt kan een verbetering van de matrix een negatief effect hebben op de bronpopulatie (Kuefler *et al.* 2010)! Bij een sterke verbetering van de matrix kan zelfs secundair habitat ontstaan, waarin individuen zich (tijdelijk) kunnen vestigen en reproduceren: dit leidt tot een lagere dispersiesnelheid, maar uiteindelijk tot een grotere kans om nieuwe gebieden te bereiken (zie ook maatregel 6 over stapstenen).

Voor soorten van hellingschraallanden is het vooral belangrijk om te zorgen voor relatief droge, schrale, onbemeste plekken met een open vegetatiestructuur en waar mogelijk een op de zon geëxponeerde expositie, waarbij taluds een duidelijke meerwaarde hebben. Het beheer dient hier de korte vegetatie door maaien of beweiding kort te houden, maar fasering in ruimte en tijd is belangrijk voor het nectaraanbod voor vlinders en andere bloembezoekende insecten en voor de zaadzetting van de lokale plantensoorten. Bermen zijn voor de hand liggende locaties (deels ook mogelijke corridors), maar ook bloemrijke akkerranden kunnen als zodanig dienst doen (zie de review door Haaland *et al.*, 2010).

Maar liefst 15 van de 23 beschouwde soorten dagvlinders van open kalhellingen, waaronder de aandachtsoorten Bruin blauwtje en Bruin dikkopje, zijn in diverse Europese landen redelijk frequent in de betere akkerranden te vinden (Wallis de Vries *et al.*, 2017). Dit geeft aan dat de potenties groot zijn, maar het realiseren daarvan in het Heuvelland zou uiteraard een enorme opgave zijn.

5.3.3 Soorten en populatiebeheer

9) Benutten van relictpopulaties

Omgekeerd aan een uitsterfschuld is er na natuurherstel en het vergroten van de connectiviteit tussen leefgebieden waarschijnlijk vaak ook sprake van een vertragingseffect bij de (her)kolonisatie van zeldzaam geworden plantensoorten met een geringe dispersiecapaciteit, een 'koloniatiekrediet' (Hanski 2000; Ozinga *et al.* 2009; Cristofoli & Mahy 2010; Török & Helm, 2017). In gefragmenteerde landschappen leidt dit tot een aanzienlijke afname van de kans dat deze soorten via lijnvormige elementen onbezette gebieden (her)koloniseren. Doordat veel kenmerkende plantensoorten van hellingschraallanden een beperkte dispersiecapaciteit hebben (zie Tabel 3.6), geldt dit waarschijnlijk ook voor het Heuvelland. In veel gebieden zal de kans op succesvolle zaaddispersie via lijnvormige elementen dus sterk gereduceerd zijn.

De vertragingseffecten bij het uitsterven van soorten (zie § 5.2.1) bieden echter ook kansen voor herstelbeheer. Indien er in versnipperde gebieden met relictpopulaties op tijd maatregelen worden genomen om de ruimtelijke samenhang te verbeteren, dan kan hiermee de kans op een duurzame overleving van de soort in de regio sterk vergroot worden. Een cruciale randvoorwaarde voor de aanleg en het herstel van lijnvormige elementen is dus een optimale aansluiting op resterende populaties. Het voordeel hiervan is tweeledig. In de eerste plaats neemt hierdoor de kans op succesvolle (her)kolonisatie van onbezette leefgebieden toe en in de tweede plaats neemt hierdoor de uitsterfkans van de resterende relictpopulaties, die momenteel vaak niet meer levensvatbaar zijn, sterk af.

10) Herinstructie of bijplaatsen

Tot slot is het op termijn ook zinvol om soorten te beschouwen die nu niet of nauwelijks meer aanwezig zijn, maar bij een succesvolle combinatie van habitatherstel en vergroting van habitatkwaliteit via herinstructie of bijplaatsing (voor soorten met nog aanwezige relictpopulaties) goede kansen voor een duurzame metapopulatie in het Heuvelland zouden hebben. In Engeland is zo het Tijmblauwtje met succes teruggekeerd (Thomas *et al.*, 2009). Bij de dagvlinders zou de Aardbeivlinder een kansrijke soort zijn, omdat het een soort is zonder al te strikte randvoorwaarden voor habitatkwaliteit (een van de soorten uit de betere akkerranden elders in Europa; Wallis de Vries *et al.*, 2017).

5.4 Prioritaire landschappen

Om het verbinden van habitats en populaties in praktijk te brengen is het nodig per regio voor verschillende soorten te analyseren op welke punten het landschap momenteel onvoldoende geschikt is en om functionele connectiviteit te waarborgen – en welke maatregelen getroffen moeten worden voor functioneel herstel van de connectiviteit. Een eerste stap daartoe is een selectie van prioritaire gebieden op landschapsschaal. De volgende stap is een concrete analyse van knelpunten en kansen voor deze gebieden afzonderlijk. Dit is binnen het beperkte kader van dit project in Hoofdstuk 6 bij wijze van voorbeeld uitgevoerd.

De selectie van prioritaire landschappen is uitgevoerd op basis van het voorkomen van de 17 in Hoofdstuk 4 geselecteerde aandachtsoorten planten en ongewervelden (Tabel 5.2). Op basis van de recente verspreiding van de soorten zijn verspreidingskaarten voor alle soorten gemaakt (Bijlage 6; periode vanaf 2000 voor vaatplanten, vanaf 2005 voor dagvlinders en

sprinkhanen; voor mieren waren geen gedetailleerde gegevens beschikbaar, maar zijn vindplaatsen uit eerder onderzoek op de hellingschraallanden gebruikt). Hieruit zijn lokale vindplaatsen afgeleid die als populaties opgevat kunnen worden, waarbij voor dagvlinders en sprinkhanen locaties zonder waarnemingen na 2014 niet zijn meegerekend. Op basis daarvan zijn op kwalitatieve wijze verschillende prioritaire landschappen met concentraties van aandachtsoorten aangewezen. Geelbuikvuurpad en Vroedmeesterpad zijn zoals aangegeven in § 5.4 alleen achteraf in deze analyse meegenomen om na te gaan of hun belangrijke populaties door de prioritaire landschappen worden gedekt.

Tabel 5.2. Recent voorkomen van 17 aandachtsoorten (planten en ongewervelden) voor hellingschraallanden in verschillende landschappen in het Heuvelland, met aanduiding van het aantal lokale vindplaatsen. In de twee niet getoonde locaties komt alleen het Kalkdoorntje voor.

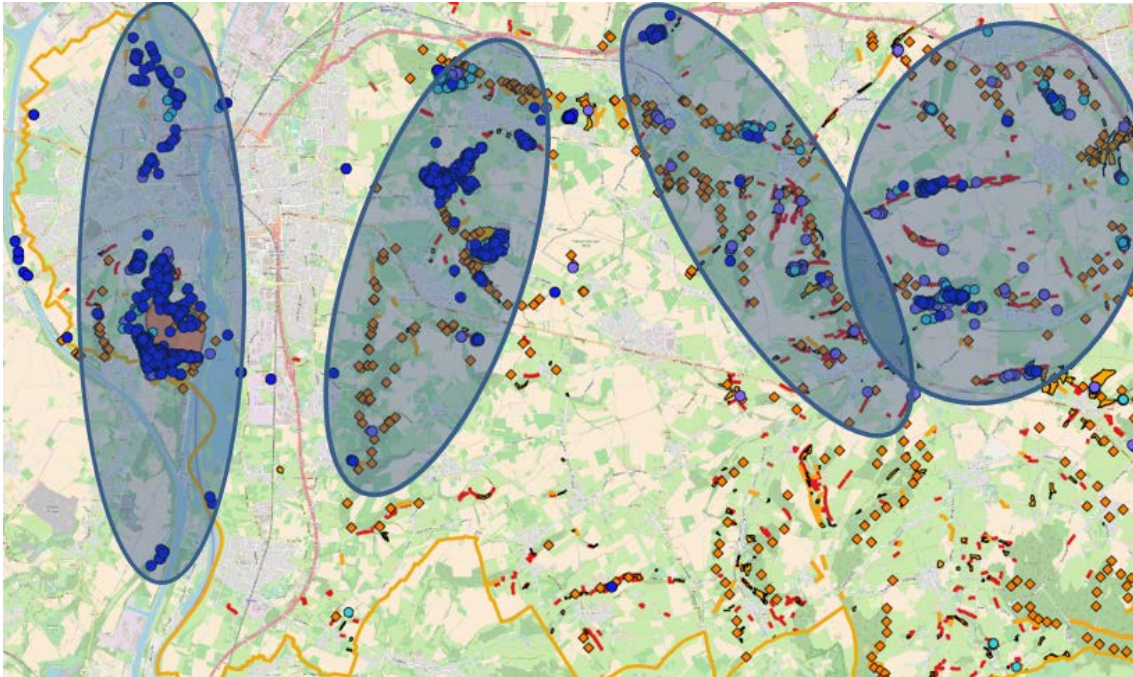
*Recent occurrence of 17 priority species of unimproved downland in different landscapes of the calcareous district, with indication of the number of local occurrences. In the two missing locations, only *Tetrix tenuicornis* is present.*

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	Sint Pietersberg (n=3)	Bemelen-Riesenberg (n=8)	Geuldal (n=5)	Eys-Wrakel-Kunderberg (n=5)	Aantal locaties (n=23)
Dagvlinders						
Bruin blauwtje	<i>Aricia agestis</i>	3	6	2	4	15
Bruin dikkopje	<i>Erynnis tages</i>	2	1		2	5
Veldparelmoervlinder	<i>Melitaea cinxia</i>	1	3	1		5
Mieren						
Bruine Zaadmier	<i>Tetramorium impurum</i>	1	1		1	3
Mergeldraaigatje	<i>Tapinoma erraticum</i>		1	1	1	3
Mergelmier	<i>Lasius alienus</i>	1	1	1	1	5
Sprinkhanen						
Kalkdoorntje	<i>Tetrix tenuicornis</i>	2	5	3	5	17
Zoemertje	<i>Stenobothrus lineatus</i>				2	2
Zwart wekkertje	<i>Omocestus rufipes</i>	1	2		1	4
Vaatplanten						
Aarddistel	<i>Cirsium acaule</i>		3	2	4	9
Aardkastanje	<i>Bunium bulbocastanum</i>			2	3	5
Betonie	<i>Stachys officinalis</i>		4	2	3	9
Driedistel	<i>Carlina vulgaris</i>	1	3	2	4	11
Duifkruid	<i>Scabiosa columbaria</i>	2	3	5	5	15
Kalkwalstro	<i>Galium pumilum</i>		2	4	5	11
Voorjaarsganzerik	<i>Potentilla verna</i>	1	4	3	4	12
Wondklaver	<i>Anthyllis vulneraria</i>	1	3	2	3	9
	Aantal soorten	11	15	13	16	17

De analyse leverde 23 locaties op met lokale vindplaatsen van de aandachtsoorten. De overgrote meerderheid daarvan (21) bevindt zich in vier landschappen (Figuur 5.1), die als prioritair voor behoud en herstel van de biodiversiteit van hellingschraallanden gezien kunnen worden:

- Sint Pietersberg s.l. (3 locaties), met de Sint Pietersberg s.s., Hoge Fronten en Zuid-Willemsvaart; dit landschap strekt zich grensoverschrijdend uit tot in Wallonië.
- Bemelen-Riesenberg (8 locaties), met van Noord naar Zuid: Curfsgroeve, Meertensgroeve (geen kalk-, maar zand- en grindgroeve), Groeve Blom, Bemelerberg, Groeve 't Rooth, Koeberg/Julianagroeve, Wolfskop, Riesenberg
- Geuldal (5 locaties), met Valkenburg, Gerendal, Schin op Geul, Wijlre en Gulpen
- Eys-Wrakelberg-Kunderberg (5 locatie), met Eys, Wrakelberg, Karstraat, Kunderberg en Wahlwiller-Putberg

De landschappen van Geuldal en Eys-Wrakelberg-Kunderberg grenzen aan elkaar en kunnen ook functioneel met elkaar worden verbonden. Dit is in Hoofdstuk 6 verkend via de connectie tussen de hellingschraallanden van Eys en Gulpen. Slenaken in het Gulpdal en Cottessen in het Boven-Geuldal completeren het totaal van 23 locaties. Op beide locaties komt van de



Figuur 5.1. Vier prioritaire landschappen voor de biodiversiteit van de hellingschraallanden in het Heuvelland (blauwe cirkels, van links naar rechts: Sint Pietersberg, Bemelen-Riesenberg, Geuldal en Eys-Wrakelberg-Kunderberg). De donkerblauwe, lichtblauwe en violette stippen geven locaties met aandachtsoorten aan voor respectievelijk dagvlinders, sprinkhanen en vaatplanten, maar door overlap zijn lang niet alle stippen zichtbaar. Zie Figuur 5.2 voor verdere toelichting op de legenda.

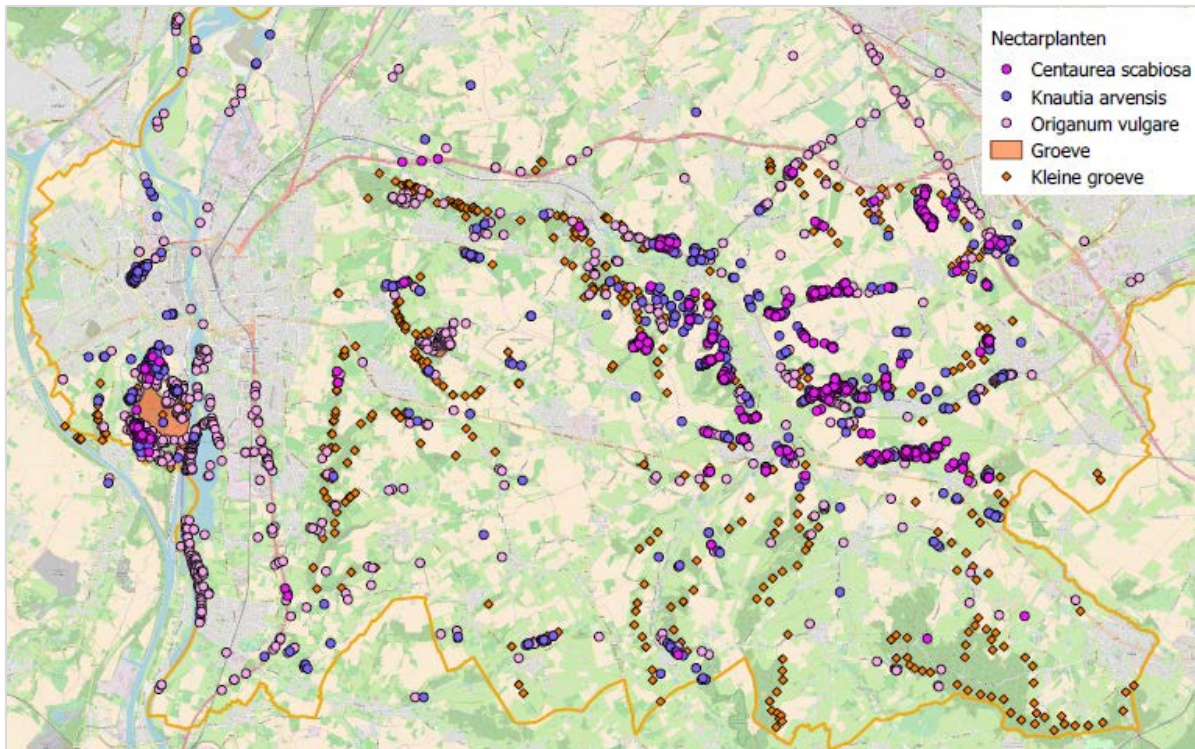
Four priority landscapes for the biodiversity of unimproved downland in the calcareous district (blue circles, from left to right: Sint Pietersberg, Bemelen-Riesenberg, Geuldal en Eys-Wrakelberg-Kunderberg). The dark blue, light blue and violet dots mark locations with priority species for butterflies, grasshoppers and vascular plants, respectively, but due to overlap many dots are not visible. See Figure 5.2 for further explanation of the legend.

aandachtsoorten echter alleen het Kalkdoortje voor.

Alle vier landschappen herbergen een groot deel van de aandachtsoorten, met het landschap tussen Eys en Kunderberg als het meest soortenrijke (alleen de Veldparelmoervlinder ontbreekt hier nog, al zijn er wel enkele incidentele waarnemingen van). Vijf locaties tellen 11 aandachtsoorten of meer: Wrakelberg (14 soorten), Eys (12), Bemelerberg (12), Kunderberg (11) en Sint Pietersberg (11). Geelbuikvuurpad en Vroedmeesterpad waren in deze vier landschappen met respectievelijk 11 en 15 vindplaatsen ook goed vertegenwoordigd. Voor beide soorten herbergen voorts het Boven-Geuldal en de omgeving van Vaals belangrijke populaties en voor de Vroedmeesterpad ook de omgeving van Noorbeek, maar de vier landschappen dekken dus wel de belangrijkste vindplaatsen in het Heuvelland.

Voor de volledigheid zij opgemerkt dat ook buiten de vier prioritaire landschappen hellingschraallanden met kenmerkende soorten te vinden zijn, maar voor de aandachtsoorten zijn die thans niet van grote betekenis.

Voor een beter idee van de kansen voor vergroting van de connectiviteit voor in elk geval vaatplanten als bestuivende insecten, maar waarschijnlijk ook andere soorten, is ook de verspreiding van drie belangrijke en kenmerkende nectarplanten van kalkhellingen in kaart gebracht (Figuur 5.2). Voorts is ook de ligging van kleine en grote groeves (naar Nijssen *et al.*, 2016b) aangegeven als indicatie van locaties waar de kalkrijke bodem aan de oppervlakte komt.



Figuur 5.2. Recente verspreiding van drie belangrijke soorten nectarplanten van de hellingschraallanden in het Heuvelland. Aanvullend zijn als ondergrond zowel grotere mergelgroeves als vroegere dagbouwgroeves aangegeven, als indicatie voor locaties met ondiepe kalk.

Recent distribution of three important nectar plant species from unimproved downland in the calcareous district. Furthermore, larger limestone as well as former small quarries are indicated in the background, as indicative of locations with limestone near the surface.

De verspreiding van de nectarplanten in Figuur 5.2 geeft een goed beeld van de actuele locaties waar de biodiversiteit van hellingschraallanden enigszins is ontwikkeld, waarbij aangetekend moet worden dat Wilde marjolein en Beemdkroon ook verspreid door het Maasdal voorkomen. Buiten de vier onderscheiden prioritaire landschappen komen de drie nectarplanten slechts incidenteel voor, met name in het Gulpdal en bij Noorbeek. De locaties van vroegere kleine groeven zijn indicatief voor plekken met potenties voor de soorten van hellingschraallanden. Een deel daarvan bevindt zich nu in een beboste omgeving, maar vooral in het Geuldal en bij Bemelen zijn diverse kalkrotsen de laatste jaren weer vrijgesteld. Te overwegen valt om dit op meer locaties te doen, voor zover dit de connectiviteit van hellingschraallanden in belangrijke mate kan vergroten.

6 Voorbeeldgebied Kunderberg-Gulperberg

In Hoofdstuk 5 heeft op basis van het voorkomen van een selectie van 17 aandachtsoorten een aanwijzing van vier prioritaire landschappen plaatsgevonden. Dit is een belangrijke stap op weg naar vergroting van de connectiviteit van hellingschraallanden in de praktijk. In dit hoofdstuk zijn vervolgstappen gezet op de schaal van één van de prioritaire landschappen: het gebied tussen de Kunderberg en het Geuldal bij Gulpen, waarin ook de Wrakelberg en de kalkgraslanden bij Eys liggen, met onder meer de Piepert en de spoorweginsnijding. In dit landschap ligt een belangrijke opgave voor Natura2000 om het relatief sterk geïsoleerde complex van de Kunderberg te verbinden met de Wrakelberg. Deze opgave wordt hier in een breder kader meegenomen.

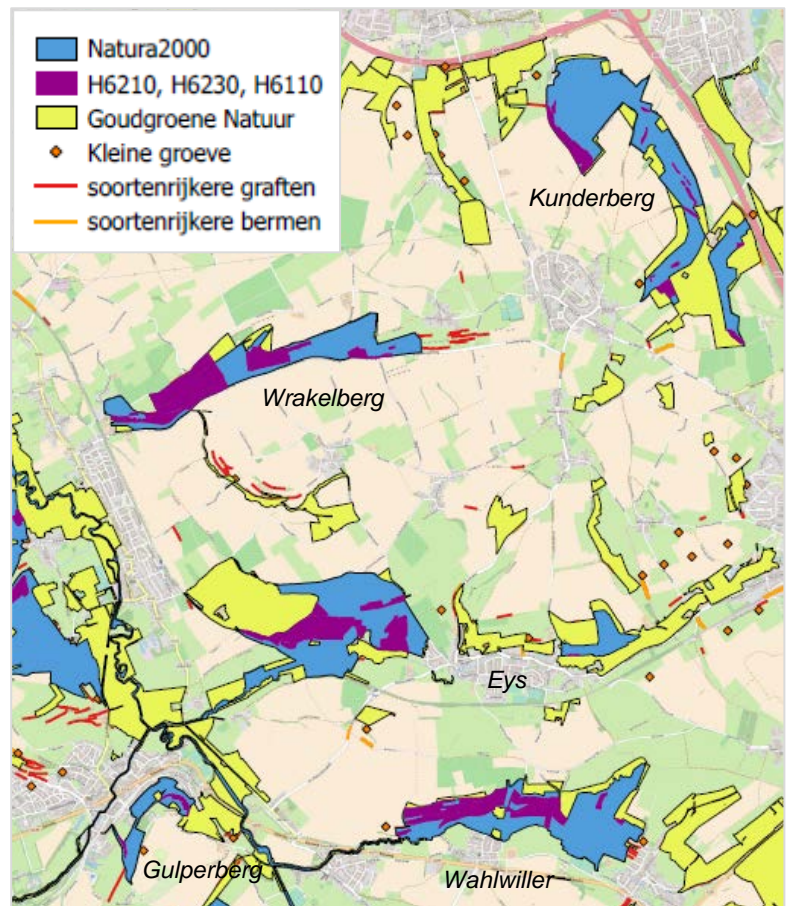
De vervolgstappen op weg naar uitvoering voerden allereerst naar het verkrijgen van een gedetailleerder beeld van de actuele verspreiding van de aandachtsoorten in dit landschap. Vervolgens werden met behulp van informatie over de ligging van actueel en potentieel geschikte kalkhellingen de knelpunten en kansen uiteen gezet. Tenslotte zijn deze knelpunten en kansen tijdens een werkbijeenkomst geconfronteerd met de beheerpraktijk. Daaruit zijn voorstellen voor uitvoeringsmaatregelen naar voren gekomen.

6.1 Situatieschets

Als werkgebied is het landschap tussen de Kunderberg en het Geuldal beschouwd, met daarin de Natura2000-gebieden Geuldal (157) en Kunderberg (158) (Figuur 6.1). De gebieden van de Wrakelberg, de kalkhellingen bij Eys en die bij Wahlwiller liggen in het eerste Natura2000-gebied. De hellingschraallanden van de Kunderberg, de Wrakelberg, de Gulperberg en de hellingen bij Wahlwiller zijn voor een belangrijk deel eigendom van Staatsbosbeheer, het gebied bij Eys van Stichting Het Limburgs Landschap en de Waterleiding Maatschappij Limburg. Het Natuurnetwerk Nederland omvat de Natura2000-gebieden en ook de gebieden daar omheen die in Limburg begrensd zijn als Goudgroene Natuur.

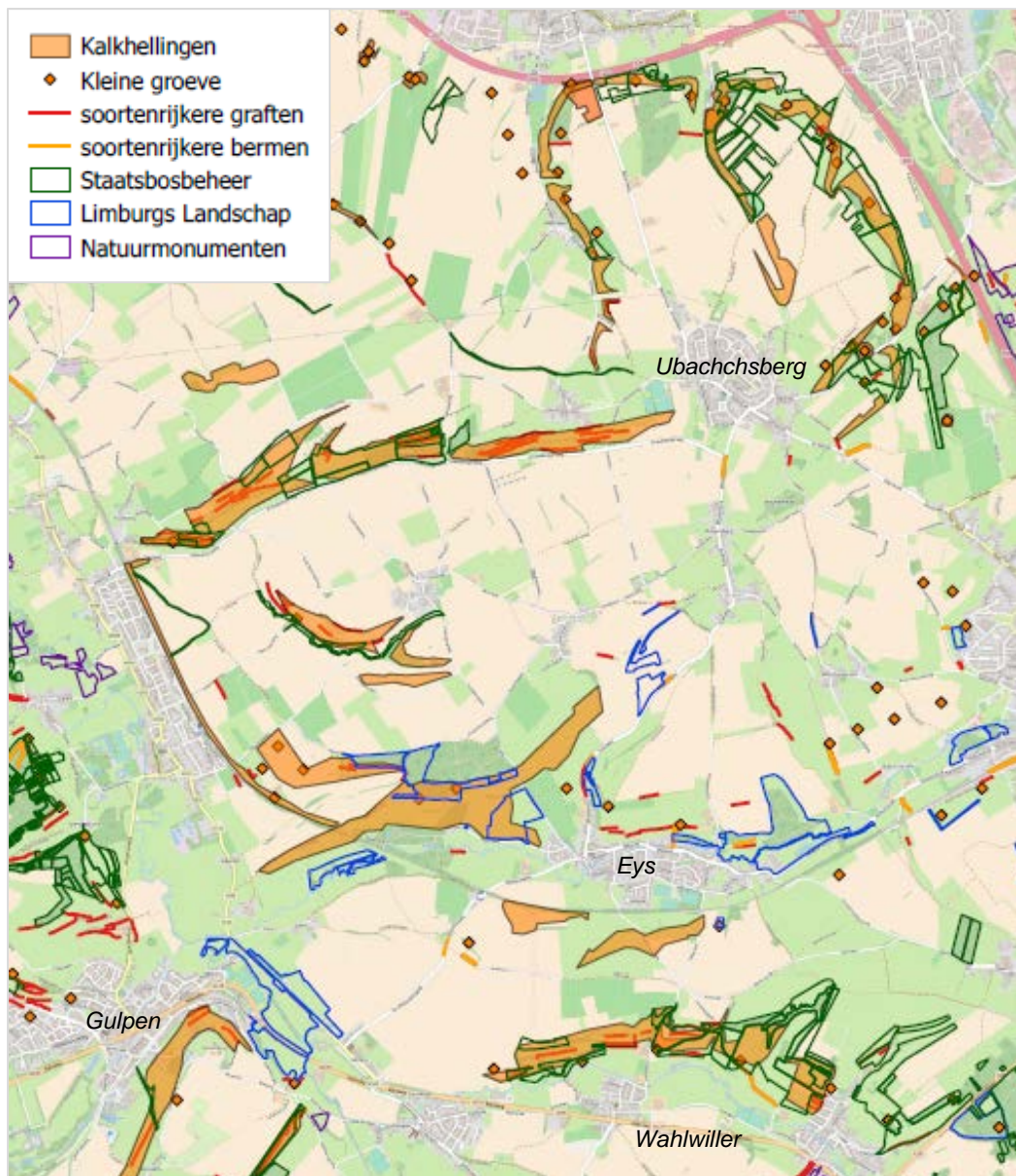
Figuur 6.1. *Situatie van het landschap tussen Kunderberg en Gulperberg, met daarin aangegeven de Goudgroene Natuur en daarbinnen de Natura2000-gebieden en de gekarteerde habitattypen van hellingschraallanden.*

Situation of the landscape between Kunderberg and Gulperberg, with the areas under the National Nature Network, including Natura2000 areas and mapped habitat types of unimproved downland.



6.2 Aandachtsoorten

In dit gebied komen 16 van de 17 aandachtsoorten voor (de Veldparelmoervlinder is alleen nog incidenteel waargenomen voor 2015) (zie Bijlage 6 voor verspreidingskaarten). De meeste soorten komen voor op de Wrakelberg (14), gevolgd door Eys (12) en de Kunderberg (11). Bij Wahlwiller komen 7 soorten voor, bij Gulpen 5 en langs de Karstraat en noorden van de Wrakelberg 6 soorten. De meeste soorten komen met meerdere populaties voor, zodat vergroting van de connectiviteit zinvol is. Slechts drie soorten komen, voor zover bekend, slechts op één locatie voor: Bruine zaadmier en Mergeldraaigatje op de Wrakelberg en Zwart wekkertje bij Eys (hoewel deze soort op grote afstand ook op de Brunsummerheide een populatie heeft). Voor deze soorten ligt de prioriteit bij uitbreiding van leefgebied in aansluiting op de locaties waar ze voorkomen.



Figuur 6.2. Ligging van actuele en belangrijke potentiële leefgebieden voor de aandachtsoorten van hellingschraallanden op basis van de aanwezigheid van ondiepe kalk in de bodem. Het gebied ten zuidoosten van Ubachsberg is niet gekarteerd omdat het minder relevant is voor de populaties van aandachtsoorten.

Situation of actual and important potential habitats for priority species of unimproved downland, based on the presence of shallow limestone occurrence in the soil. The area southeast of Ubachsberg was not mapped as it is less relevant for the priority species.

6.3 Knelpunten en kansen

Voor een beter inzicht in de lokale knelpunten en kansen zijn naast de actuele ook de potentiële leefgebieden voor hellingschraallanden in beeld gebracht (Figuur 6.2). Dit is gebeurd door kartering van de steile hellingen aan de hand van een gedetailleerde topografische kaart. Tijdens een voorafgaand veldbezoek aan het gebied werd de veldervaring bevestigd dat locaties met ondiepe kalk in de bodem juist te vinden zijn op de steile delen van de helling, ruwweg tussen de bovenste en de onderste graaf (voor zover aanwezig, maar op steile delen is dit vaak nog het geval). Ook langs het Miljoenenlijntje is de kalkhelling aangesneden. Het gebied ten zuidoosten van Ubachsberg is overigens niet gekarteerd omdat het, gezien het magere voorkomen van de soorten en de grotere knelpunten in het landschap, minder relevant is voor de connectiviteit van de populaties van aandachtsoorten.

De kaart van de kalkhellingen (hellingen met ondiepe kalk) laat zien dat de oppervlakte potentieel leefgebied voor de aandachtsoorten op basis van de ondergrond sterk kan worden uitgebreid, al betreft dit veel locaties buiten het eigendom van de natuurbeherende organisaties. De langwerpige vlakken van de kalkhellingen kunnen bovendien goed worden benut om de connectiviteit tussen populaties te vergroten. Wanneer de kalkhellingen maximaal worden benut blijven de te overbruggen afstanden beperkt tot vaak minder dan 500 m. Voor planten is dit nog steeds een grote afstand, maar door opbouw van sterke populaties op de kalkhellingen en met name door bevordering van zaadtransport door gescheperde schaapskuddes kan de kans dat er een samenhangende metapopulatie ontstaat aanzienlijk worden vergroot. Voor dieren kan hierin door verbetering van de kwaliteit van de matrix en het creëren van sturende elementen voor geleiding van de dispersie worden voorzien.

Op basis van het voorkomen van de aandachtsoorten en de kwaliteiten van het landschap zijn er voor 18 locaties maatregelen opgesteld om een functionele connectiviteit te bereiken voor de kenmerkende soorten van hellingschraallanden in deze regio (Tabel 6.1 en Figuur 6.3). Het gaat om een selectie van vier van de tien maatregelen die in § 5.3 zijn behandeld:

- Uitbreiding van leefgebied in aansluiting op bestaand leefgebied
- Ontwikkeling van nieuw leefgebied op kalkhellingen
- Creëren van corridors
- Verbetering van de kwaliteit van de matrix

Zes maatregelen uit § 5.3 zijn niet expliciet opgenomen. Verbetering van habitatkwaliteit in bestaand leefgebied heeft reeds continu de aandacht van beheerders. Versterking van dispersievector c.q. het invoeren van rondtrekkende schaapskuddes is een algemene maatregel die aanbeveling verdient om geleidelijk in te voeren.

Om de effectiviteit van de maatregelen te vergroten is zoveel mogelijk ingezet op het realiseren van aaneengesloten leefgebied op de kalkhellingen. De lijnvormige elementen zijn dus letterlijk breed opgevat om te komen tot een effectiever versterking van de connectiviteit. Kleine verspreide stapstenen en smallere corridors, die gevoeliger zijn voor negatieve randeffecten, zijn daarom tot een minimum beperkt. Verbetering van de matrix heeft met name betrekking op locaties die zich niet op de ondiepe kalk bevinden, maar die door aangepast beheer wel tot verbeterde dispersie kunnen leiden. Door deze verbindingen ook te gebruiken voor uitwisseling van schaapskuddes tussen gebieden, kunnen ook plantenzaden langs deze routes tussen gebieden uitwisselen. Wel is de functie van deze routes in eerste instantie als 'ondersteunend' beoordeeld.

Het belang van de maatregelen verschilt tussen de soorten, afhankelijk van hun voorkomen en dispersiecapaciteit. In Tabel 6.1 zijn de maatregelen per soort aangegeven met hun belang voor elke soort. Alleen voor de Veldparelmoervlinder zijn de acties vooralsnog niet

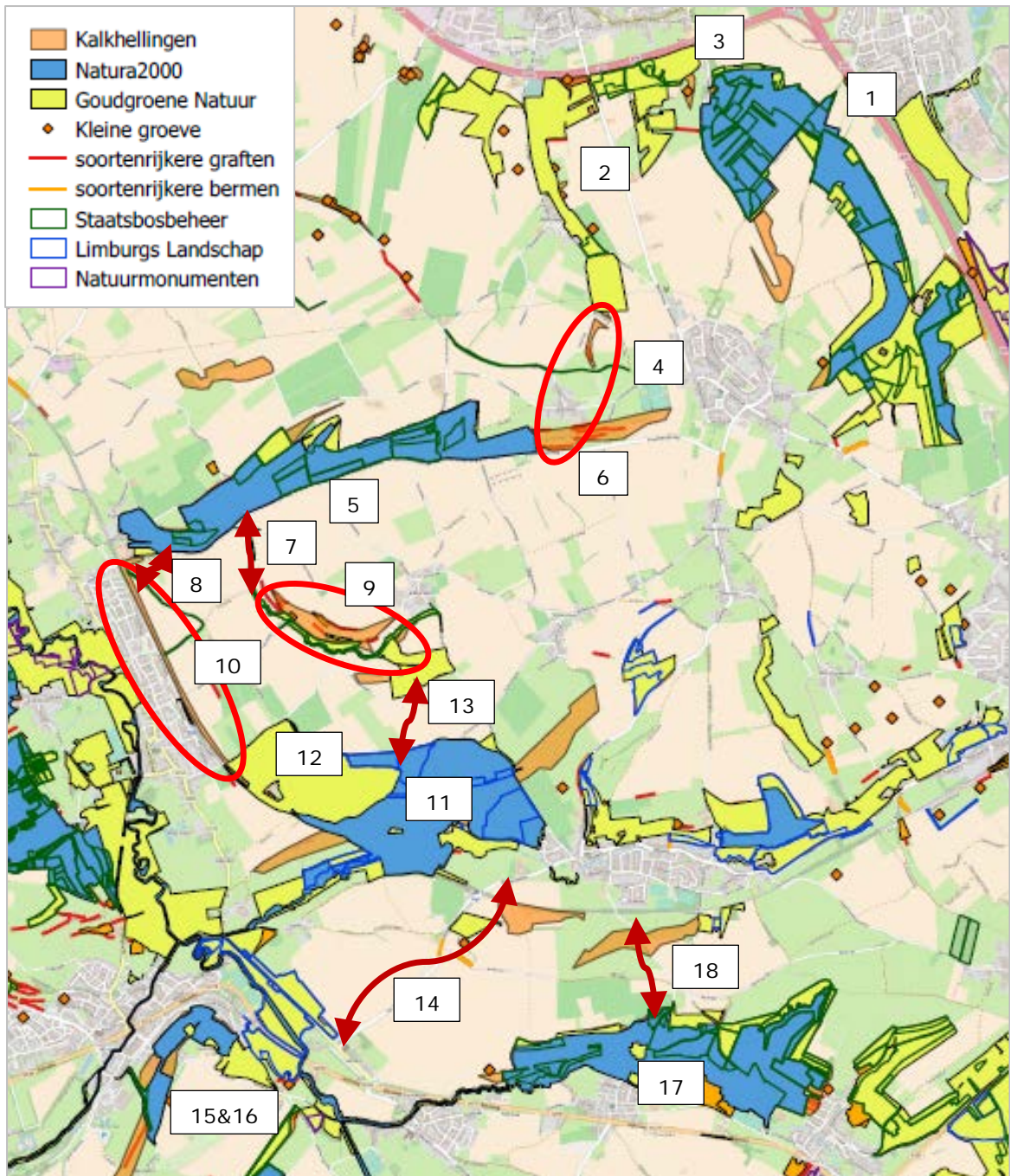
direct relevant omdat deze soort zich nog niet in dit landschap heeft gevestigd. In Figuur 6.3 zijn de locaties voor de uitvoering van de maatregelen op kaart gezet.

Het meest urgent zijn maatregelen voor uitbreiding en ontwikkeling van leefgebied op de kalkhellingen aansluitend op de Wrakelberg en hetzelfde voor de Kunderberg en, voor een wat kleiner aantal soorten, rond Eys. De acties rond Gulpen en Wahlwiller zijn voornamelijk voor een relatief gering aantal soorten direct relevant, maar kunnen grote waarde hebben voor de connectiviteit op langere termijn.

Tabel 6.1. Voorstel voor maatregelen voor het bereiken van een functionele connectiviteit van het landschap voor aandachtsoorten van hellingschraallanden tussen Kunderberg en Gulperberg. Het belang van de maatregelen is als volgt aangegeven: 3 - noodzakelijk, 2 - belangrijk, 1 - ondersteunend.

Proposal for measures to achieve a functional connectivity of the landscape for priority species of unimproved downland between Kunderberg and Gulperberg. The importance of the measures is indicated as follows: 3 – necessary, 2 – important, 1 – supportive.

Nr	Locatie	Bruin blauwtje	Bruin dikkopje	Veldparelmoervlinder	Bruine Zaadmier	Mergeldraaigatje	Mergelmier	Kalkdoortje	Zoemertje	Zwart wekkertje	Aarddistel	Aardkastanje	Betonie	Driedistel	Duifkruid	Kalkwalstro	Voorjaarsganzerik	Wondklaver	
Kunderberg e.o.																			
1	Uitbreiding habitat	2	2				2	2	3		3	2	3	2	2	2	3		
2	Ontwikkeling nieuw leefgebied	2	2				2	2	3		3	2	3	2	2	2	3		
3	Corridor	1	1				2	1	1		2	2	2	2	2	2	2		
4	Corridor/Verbetering matrix Colmont	1	1				2	1	1		1	1	1	1	1	1	1		
Wrakelberg e.o.																			
5	Uitbreiding habitat	2	3		3	3	3	2	3		2	2	3	2	2	2	3	3	
6	Ontwikkeling nieuw leefgebied	2	3		3	3	3	2	3		2	2	3	2	2	2	3	3	
7	Verbetering matrix Kruisweg	1	1					1				1	1	1	1	1	1	1	
8	Verbetering matrix Fromberg	1	1					1				1		1	1	1	1	1	
Rensberg																			
9	Ontwikkeling nieuw leefgebied	2	2					2				2	2	2	2	2	2	2	
Miljoenenlijntje																			
10	Corridor	2	2					2				2		2	2	2	2	2	
Eys																			
11	Uitbreiding habitat	2	3					2		3	3	2	3	2	2	3	3	3	
12	Ontwikkeling nieuw leefgebied	2	3					2		3	3	2	3	2	2	3	3	3	
13	Verbetering matrix Moorenheide	1	1					1				1	1	1	1	1	1	1	
14	Verbetering matrix Wittemer/Van Plettenbergweg										1	1		1	1	1			
Gulpen																			
15	Uitbreiding habitat										3	2		3	2	2			
16	Ontwikkeling nieuw leefgebied										3	2		3	2	2			
Wahlwiller																			
17	Uitbreiding habitat	2						2			3			2	2	3			
18	Verbetering matrix Kruisberg	1						1			1			1	1	1			



Figuur 6.3. Voorgestelde locaties voor uitvoering van maatregelen ter bevordering van de functionele connectiviteit voor aandachtsoorten van hellingschraallanden tussen Kunderberg en Gulperberg. Zie Tabel 6.1 voor toelichting van de maatregelen per locatie.
Proposed locations for implementation of measures to promote a functional connectivity of the landscape for priority species of unimproved downland between Kunderberg and Gulperberg. See Table 6.1 for explanation of the measures per location.

6.4 Verbinden in de praktijk

Bij de vertaling van ecologisch wenselijke acties uit § 6.3 naar de praktijk, is het nodig om de status van de locaties ten aanzien van landgebruik en bescherming mee te beschouwen. Uit Figuur 6.3 blijkt een deel van de acties van uitbreiding en ontwikkeling van leefgebied binnen Natura2000 kan worden gerealiseerd (1,5,11,15,17), maar dat een groot deel van de acties daarbuiten nodig is. Voor een deel betreft het als 'Goudgroene Natuur' begrensde gebieden in het kader van het Nationaal Natuurnetwerk (2,9,12,16). Vooral in de omgeving

van Winthagen bevinden zich kansrijke kalkhellingen die nog tot geschikt leefgebied voor de aandachtsoorten ontwikkeld moet worden (2). Sommige kalkhellingen vallen nog buiten de begrenzing van de Goudgroene Natuur. Dit betreft met name de oostelijke kant van de helling van de Wrakelberg, waarbij vooral het deel tot Colmont (6; ca. 6 ha) cruciaal is voor een effectieve verbinding tussen Wrakelberg en Kunderberg. Ook de zuidhelling van de Rensberg (9; ca. 9 ha) bevindt zich nog grotendeels buiten de begrenzing.

De helling langs het Miljoenenlijntje (10) biedt goede kansen voor het ontwikkelen van een effectieve corridor. Een korte maar kansrijke corridor kan worden ontwikkeld op de westhelling tegenover de Kunderberg (3). Een combinatie van corridor langs graften en bermen met ondiepe kalk en verbetering van de matrix is nog nodig voor het complementeren van de verbinding tussen Wrakelberg en Kunderberg (4).

Verbetering van de matrix is voorts aangewezen voor verschillende locaties waar de ondiepe kalk niet of slechts langs smalle taluds of graften aanwezig is (7,8,13,14,18).

Bovenstaande voorstellen voor verbetering van de connectiviteit zijn besproken tijdens een veldbijeenkomst met vertegenwoordigers van betrokkenen uit verschillende sectoren: provincie, gemeenten (Voerendaal en Gulpen-Wittern), terreinbeheerders (Staatsbosbeheer en Stichting Het Limburgs Landschap), particulieren (Natuurrijk Limburg, Elisabeth Strouven Fonds) en de beheerder van het Miljoenenlijntje, de Zuid-Limburgse Stoomtrein Maatschappij (ZLSM). De beleidsmatige uitdaging is daarbij om de doelen voor Natura2000 en behoud van biodiversiteit (de verbinding tussen de Wrakelberg en de Kunderberg is opgenomen als een PAS-opgave) in te passen in het bredere kader van plattelandsontwikkeling.

De Gemeente Voerendaal heeft recent een inventarisatie uitgevoerd van de landschapselementen in de gemeente en geconstateerd dat er daar veel van zijn verdwenen in de afgelopen 25 jaar. De wegbermen zijn vaak van oudsher al erg smal (50 cm) en daarmee ecologisch niet erg relevant, zowel omdat ze weinig leefgebied bieden en omdat er veel randinvloed is van belendende percelen (o.a. mee bemesten/maaien); bovendien is veiligheid (m.n. zichtbaarheid) voor wegverkeer bij het bermbeheer leidend, wat betekent dat de eerste meter kort gehouden wordt. De zin van herstel van connectiviteit via robuustere elementen werd daarmee ondersteund.

De kalkrijke hellingen bieden daarvoor de basis. Het steilste deel ervan – ruwweg tussen de bovenste en de onderste graft (indien aanwezig) – is voor hoog-productieve landbouw toch minder aantrekkelijk, wat ook buiten natuurgebieden kansen biedt voor ontwikkeling van leefgebied voor de aandachtsoorten mits de uitspoeling van mest vanuit het plateau wordt voorkomen.

Buiten de begrenzing van de Goudgroene Natuur stuit de ontwikkeling van natuurrijke kalkhellingen wel op conflicten met andere bestemmingen. Uit de discussie kwamen daarvoor twee oplossingen naar voren. Natuurrijk Limburg stelde voor om op kansrijke locaties te peilen of huidige eigenaren geïnteresseerd zijn om pakketten voor agrarisch natuurbeheer af te sluiten voor ontwikkeling van bloemrijke, overjarige randen. Deze kunnen dienen als bufferzone voor aangrenzende graften en taluds (bijvoorbeeld langs de Van Plettenbergweg tussen Eys en Wittern; 14). Ook kunnen verruigde graften weer tot grazige elementen worden omgevormd, mits ook de bemesting in de aangrenzende percelen wordt geminimaliseerd (zoals op de oostelijke flank van de Wrakelberg; 6). De andere oplossing is het realiseren van 'natuurinclusieve landbouw' door aankoop van kansrijke percelen door particulieren of stichtingen, zoals Elisabeth Strouven Fonds, waarvoor natuurwaarden zwaar meewegen bij de bedrijfsvoering. Dit kan een optie zijn voor de corridor bij Colmont (4) en de ontwikkeling van leefgebied op de zuidkanten van de Rensberg (9); de eigenaar van het noord-geëxponeerd grasland in de Geitenkuil is al bezig met ecologische verbetering van zijn grasland, dat wel binnen de begrenzing van Goudgroene Natuur valt (hier werd tijdens het veldbezoek een Bruin blauwtje gezien!).

Een smallere maar wel kansrijke corridor wordt gevormd door de taluds langs de spoorlijn van het 'Miljoenenlijntje' (10). De spoorlijn is sinds kort in eigendom van de provincie

Limburg en het beheerplan wordt op dit moment geactualiseerd. Er zal in ieder geval gewerkt gaan worden aan het terugzetten van boomopslag. Er wordt aan gewerkt om stukken aan de bovenzijde van de helling erbij te kopen om inspoeling van nutriënten vanuit bovengelegen agrarisch gebied tegen te gaan. Dit is deels al gerealiseerd door aankoop van gronden door het Waterschap.



De oostelijke flank van de Wrakelberg (6) is een belangrijk onderdeel van de te realiseren verbinding tussen Wrakelberg en Kunderberg voor soorten van hellingschraallanden.



De Wachelderberg bezuiden Winthagen biedt een kansrijke locatie voor een soortenrijke kalkhelling; de naam duidt op het vroegere voorkomen van Jeneverbes.



Dichtbij de Rensberg (9) wordt de Noordhelling bezuiden de Geitenkuil al beheerd met het oog op Kamgrasweide, maar de tegenoverliggende helling is kansrijker voor ontwikkeling tot kalkgrasland.



De berm van de Van Plettenbergweg tussen Eys en Wittem (14) biedt ruimte voor nectarplanten van kalkhellingen. Met aangepast agrarisch beheer in het aangrenzend perceel kan de dispersie van sommige soorten hier worden ondersteund.

7 Implementatie

7.1 Discussie

7.1.1 Een raamwerk voor verbetering van connectiviteit

In landschappen met een geringe ruimtelijke samenhang tussen de leefgebieden neemt de kans op lokaal uitsterven van populaties sterk toe (kleine populaties zijn kwetsbaarder) terwijl de kans op herkolonisatie van onbezette leefgebieden afneemt (een geringere connectiviteit tussen leefgebieden leidt tot een afname van de effectiviteit van dispersie). Het netto effect hiervan is dat de karakteristieke soorten planten en dieren geleidelijk verdwijnen uit geïsoleerde en gefragmenteerde gebieden. Er zijn vele studies verschenen die een negatief effect van habitatversnippering op de lokale soortendiversiteit laten zien, zowel bij planten als bij dieren (zie Hoofdstuk 2). De grote mate van versnippering van leefgebieden wordt beschouwd als één van de grootste bedreigingen voor het behoud en herstel van biodiversiteit.

Er is daarom een brede consensus dat de focus van natuurbescherming in brede zin weliswaar moet liggen op het herstellen van grote leefgebieden van hoge kwaliteit, maar dat het vergroten van de connectiviteit in gefragmenteerde landschappen wel degelijk een belangrijke – en in het geval van het Heuvelland noodzakelijke – aanvulling is (zie § 5.3). Lijnvormige elementen, zoals bermen en graften, kunnen hierbij een belangrijke functie vervullen. Deze moeten dan wel letterlijk breed worden opgevat – breder dan te doen gebruikelijk – omdat elementen smaller dan 5 meter sterk bloot staan aan randinvloeden vanuit de omgeving en voor dispersie over afstanden van meer dan 75 m weinig effectief zijn.

In dit project hebben we een raamwerk ontwikkeld voor de verbetering van de connectiviteit tussen leefgebieden in sterk versnipperde landschappen. In dit raamwerk worden een aantal stappen doorlopen om de knelpunten en kansen in het landschap goed in beeld te krijgen.

In de eerste plaats is het nodig om op basis van de eigenschappen van kenmerkende soorten planten en dieren te begrijpen voor welke soorten er dispersielimitatie optreedt en aansluitend welke randvoorwaarden deze soorten stellen aan de landschappelijke kwaliteit en structuur voor een effectieve dispersie.

In een tweede stap kan de verspreiding van populaties van een selectie van aandachtsoorten in een bepaalde regio in kaart gebracht worden om hiermee op landschapsniveau een overzicht te krijgen van de knelpunten en kansen. In deze selectie wegen twee criteria zwaar mee: de mate van dispersielimitatie en de kansen die er liggen om dispersie via versterking van de connectiviteit te verwezenlijken.

Tenslotte kan, mede op basis van aanvullende veldbezoeken, vastgesteld worden welke maatregelen (zowel kwalitatief als kwantitatief) vereist zijn om knelpunten in de efficiëntie van lijnvormige verbindingzones te verbeteren.

Dit raamwerk is in dit project ontwikkeld en uitgewerkt voor het Heuvelland van Zuid-Limburg, maar een vergelijkbare benadering kan ook worden toegepast in andere landschappen in Nederland. Vooral in het droge zandlandschap spelen vergelijkbare problemen (zie Van der Zee *et al.*, 2017).

7.1.2 Benodigde kennis

Een beperking voor het invullen van bovengeschetst raamwerk vormt de beschikbare kennis over soorten en hun eigenschappen. Daarom hebben we ons in dit onderzoek gericht op soortgroepen en soorten waarvan zowel de ecologie als de verspreiding goed bekend is. Gedetailleerde informatie over zowel voorkomen als eigenschappen van soorten is nodig. Voor vaatplanten, dagvlinders en sprinkhanen is de verspreiding erg goed bekend, al blijft het soms nodig om de actuele status vast te stellen en is de verspreiding van mieren buiten de reservaatgebieden nog onvoldoende bekend. Voor de soorteigenschappen is de informatie over vaatplanten en dagvlinders het meest en voor sprinkhanen en mieren het minst door onderzoek onderbouwd, maar niettemin is op basis van ecologische aspecten van de hele levenscyclus voor elke soort een bruikbare inschatting van de dispersielimitatie verkregen en van de kansen op herstel door vergroting van de connectiviteit. Daarbij moet worden aangetekend dat dispersie een grote mate van onvoorspelbaarheid kent (mede door variatie in weer en beheer tussen jaren), wat betekent dat het effect van genomen maatregelen niet voor elke soort eenvoudig vast te stellen is. Bij het evalueren van de effectiviteit ervan is het daarom raadzaam om de 'meetsoorten' zorgvuldig te kiezen.

Genetische aspecten zijn in dit onderzoek buiten beschouwing gebleven. Voor een algehele beoordeling van versterking van de functionele connectiviteit over een reeks van kenmerkende soorten is het ook niet *per se* noodzakelijk. De knelpunten en kansen kunnen ook zonder een genetische analyse inzichtelijk worden gemaakt. Zoals in § 5.2 is toegelicht kunnen genetische gegevens wel aanvullende informatie bieden over achterliggende knelpunten en uitwisseling tussen populaties. Lowe & Allendorf (2010) geven aan dat de genetica op drie verschillende terreinen verhelderend inzicht kan bieden in de connectiviteit van populaties: mate van inteelt, aanpassingsvermogen en risico's op genetische verarming door 'drift'. Daar bovenop kan genetisch onderzoek verdiepende informatie geven wanneer de relatie tussen genetische samenstelling en voor dispersie relevante soorteigenschappen worden bestudeerd (Hanski *et al.*, 2017). Tegelijkertijd benadrukken deze studies dat genetische informatie voor een goede interpretatie ook informatie over demografie en populatiedynamiek vereist. Voor de kenmerkende soorten van hellingschraallanden ontbreekt dergelijke genetische informatie nog nagenoeg geheel.

7.2 Aanbevelingen voor uitvoering

Het versterken van de connectiviteit voor soorten van hellingschraallanden is niet alleen een kwestie van het behalen van natuurdoelen in het kader van Natura 2000 en het realiseren van de Limburgse Goudgroene Natuur. Er is op verschillende terreinen een belangrijke meerwaarde aan verbonden:

- Het bevordert een prettige leefomgeving voor de lokale bevolking.
- Toerisme en recreatie profiteren van het gevarieerde landschap dat de uitvoering van aanbevolen maatregelen oplevert.
- Ecosysteemdiensten als erosiebestrijding en bestuiving worden verbeterd door het herstel van bloemrijke bermen en graften.

Daarom is het belangrijk om de bevindingen van dit rapport op te nemen in het bredere kader van de omgevingsvisies op provinciaal niveau (PIO – Platteland in Ontwikkeling) en gemeentelijk niveau (bijvoorbeeld Groenvisie Maastricht).

Het huidige onderzoek heeft een raamwerk geleverd voor het beoordelen van knelpunten en kansen voor het verbeteren van de connectiviteit voor populaties van kenmerkende soorten van hellingschraallanden in het Heuvelland. Het is belangrijk dat dit ook elders in Nederland wordt toegepast. In het kader van de realisatie van het Natuurnetwerk Nederland zijn er meer landschappen waar vragen van isolatie en verbinding spelen. Voorstellen voor maatregelen zullen als input dienen voor de concrete uitwerking van beheerplannen voor Natura 2000-gebieden.

Voor de vertaling van het raamwerk naar de beheerpraktijk is in Hoofdstuk 6 een uitwerking gemaakt voor een voorbeeldgebied tussen de Kunderberg en de Gulperberg. Deze uitwerking heeft al aanleiding gegeven voor concrete vervolgacties voor uitvoering van maatregelen. De uitwerking kan enerzijds worden verdiept en anderzijds worden verbreed.

Ten aanzien van de verdieping is het van belang om na te gaan of bovenop de beschouwde aandachtsoorten alle verdere kenmerkende en bedreigde soorten voldoende zullen meeliften op de aanbevolen maatregelen.

Drie groepen soorten vergen waarschijnlijk aanvullende maatregelen voor een succesvol herstel (in Hoofdstuk 4 zijn deze soorten genoemd):

- Allereerst zullen soorten met zowel een geringe dispersiecapaciteit als zeer grote knelpunten ten aanzien van habitatkwaliteit niet zonder meer profiteren. Dit betreft vooral de soorten van kalkrotsen (H6110 – pionierbegroeiingen op rotsbodems). Voor de kenmerkende plantensoorten is aanvullend onderzoek gepland naar de knelpunten die opgelost moeten worden om kieming en vestiging mogelijk te maken.
- Ten tweede zijn er soorten die met slechts één of enkele kleine populaties aanwezig zijn of zijn verdwenen. Voor deze soorten zal moeten worden vastgesteld welke mogelijkheden er zijn voor versterking van de bestaande populaties en welke kansen er liggen voor herintroductie of bijplaatsing.
- Ten derde zijn er mogelijk soorten met een dusdanig afgenomen genetische variatie (zie § 5.2), dat zich problemen voordoen als gevolg van inteelt, onder meer een verminderde vruchtbaarheid. Door het inbrengen van individuen uit genetisch gevarieerde populaties kan dit worden opgelost, maar een eerste stap zou zijn om dit voor een aantal soorten met zeer kleine populaties ook vast te stellen.

Ten aanzien van de verbreding kan aansluiting worden gezocht bij de Nationale Bijenstrategie. Ook deze richt zich op de schaal van het landschap. Een aantal bedreigde bijensoorten, zoals de eerder genoemde Knautiabij, is ook specifiek afhankelijk van hellingschraallanden. Deze kunnen goed meeliften met de in dit rapport aanbevolen maatregelen. Andere soorten zijn generalistischer in hun bloembezoek, maar zullen wel kunnen profiteren van maatregelen ter verbetering van de kwaliteit van de matrix, zoals het aanleggen van bloemrijke akkerranden en het bevorderen van bloemenrijkdom in bermen. Bovendien kunnen veel bijensoorten profiteren van toegenomen nestgelegenheid op zonnige, hellingschraallanden.

Op korte termijn is het nodig om voor de drie prioritaire landschappen waarvoor nog geen uitwerking heeft plaatsgevonden een vergelijkbare traject in gang te zetten als in Hoofdstuk 6 voor het voorbeeldgebied Kunderberg-Gulperberg is gevolgd. Het gaat hier om de volgende landschappen:

- Sint Pietersberg s.l. – dit landschap vergt een grensoverschrijdende aanpak in samenwerking met Vlaanderen en Wallonië.
- Bemelen-Riesenberg (Savelsbos)
- Geuldal

Bij de uitwerking is het cruciaal dat de provincie zich als verantwoordelijke voor het natuurbeleid verzekert van een breed draagvlak onder de diverse betrokkenen bij beleid, inrichting en beheer. Het gaat immers om acties die niet alleen binnen de bestaande natuurgebieden gerealiseerd kunnen worden. Er moet rekening gehouden worden met drie soorten beschermingsstatus:

- Binnen Natura 2000-gebieden dienen kansrijke gebieden voor hellingschraallanden als zodanig ingericht te worden.
- Buiten Natura 2000-gebieden en binnen de Goudgroene Natuur van het Natuurnetwerk is het belangrijk om kansrijke kalkhellingen te verwerven voor inrichting als hellingschraalland.
- Buiten zowel Natura 2000 als Goudgroene Natuur is het in kansrijke verbindingzones nodig om particulieren te betrekken bij natuurinclusieve landbouw,

bijvoorbeeld via de inzet van Natuurrijk Limburg. Beheerders van infrastructuur op kansrijke taluds en bermen (Rijkswaterstaat, ProRail, ZLSM, Waterschap, maar ook provincie en gemeenten) dienen prioriteiten te stellen voor habitattherstel en –beheer.

Al met al is het zonneklaar dat de vergroting van connectiviteit een integraal onderdeel van gebiedsplannen moet vormen, zoals die in het kader van de omgevingsvisies op provinciaal niveau. Er liggen grote kansen, die met een dergelijke aanpak verzilverd kunnen worden. Omdat soorten zich in principe niet aan landsgrenzen storen, is het belangrijk om waar mogelijk, en in elk geval voor de Sint Pietersberg, een grensoverschrijdende euregionale aanpak te volgen.



De hellingschraallanden van de Sint Pietersberg vragen om een grensoverschrijdende aanpak voor connectiviteit: uitzicht van de Tiendeberg in Vlaanderen.

8 Literatuur

- Angeloni, F., Vergeer, P., Wagemaker, C.A.M. & Ouborg, N.J. 2014. Within and between population variation in inbreeding depression in the locally threatened perennial *Scabiosa columbaria*. *Conservation Genetics* 15, 331-342.
- Auffret, A.G. & Cousins, S.A.O. 2013. Humans as Long-Distance Dispersers of Rural Plant Communities. *Plos One* 8. e62763.
- Baguette, M., Petit, S. & Quéva, F. 2000. Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation. *Journal of Applied Ecology* 37, 100-108.
- Bakker, J.P. & de Vries, Y., 1988. Verspreiding van zaden door maaimachines en grote herbivoren. *De Levende Natuur* 89, 173-176.
- Bakker, W., Bouwman, J., Brekelmans, F., Colijn, E., Felix, R., Grutters, M. & Kleukers, R.M. J.C. 2015. De Nederlandse sprinkhanen en krekels (Orthoptera). Nederlandse Entomologische Vereniging.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. 1998, *Seeds : ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, San Diego [etc.].
- Battin, J. 2004. When good animals love bad habits: ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology* 18, 1482-1491.
- Bekker, R.M., Verweij, G.L., Smith, R.E.N., Reine, R., Bakker, J.P. & Schneider, S. 1997. Soil seed banks in European grasslands: does land use affect regeneration perspectives? *Journal of Applied Ecology* 34, 1293-1310.
- Bink, F.A. 1992. *Ecologische atlas van de dagvlinders van Noordwest-Europa*. Schuyt & Co, Haarlem.
- Binzenhöfer, B., Biedermann, R., Settele, J. & Schröder, B., 2008. Connectivity compensates for low habitat quality and small patch size in the butterfly *Cupido minimus*. *Ecological Research* 23, 259-269.
- Blazek, P. & Leps, J. 2015. Victims of agricultural intensification: Mowing date affects *Rhinanthus* spp. regeneration and fruit ripening. *Agriculture Ecosystems & Environment* 211, 10-16.
- Bobbink, R. & Willems, J.H. 2001. *OBN preadvies kalkgraslanden*. Expertisecentrum LNV, Wageningen.
- Boer, P., Noordijk, J. & van Loon, A.J. 2018. Ecologische atlas van de Nederlandse mieren (Hymenoptera: Formicidae). EIS Kenniscentrum Insecten en andere ongewervelden, Leiden.
- Bolker, B.M. & Pacala, S.W. 1999. Spatial moment equations for plant competition: Understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *American Naturalist* 153, 575-602.
- Bommarco, R., Lindborg, R., Marini, L. & Ockinger, E. 2014. Extinction debt for plants and flower-visiting insects in landscapes with contrasting land use history. *Diversity and Distributions* 20, 591-599.
- Bongers, M.G.H., de Graaf, M.C.C., Hennekens, S.M., Janssen, J.A.M., van Loon, H.A.M.M., Ozinga, W.A., van Rooijen, N.M. & Schaminée, J.H.J. 2013. *Wegwijs in de natuur : achtergronden, illustraties en toepassingen van het informatiesysteem SynBioSys*. Alterra / Van Hall Larenstein, Wageningen.
- Boughton, D.A. 2000. The dispersal system of a butterfly: a test of source-sink theory suggests the intermediate-scale hypothesis. *The American Naturalist* 156, 131-144.
- Bowler, D.E., & Benton, T.G. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews* 80, 205-225.
- Bullock, J.M. & Clarke, R.T. 2000. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia* 124: 506-521.
- Bullock, J.M., Moy, I.L., Coulson, S.J. & Clarke, R.T. 2003. Habitat-specific dispersal: environmental effects on the mechanisms and patterns of seed movement in a grassland herb *Rhinanthus minor*. *Ecography* 26: 692-704.

- Cain, M.L., Milligan, B.G. & Strand, A.E. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* 87, 1217-1227.
- Cheptou, P.O., Hargreaves, A.L., Bonte, D. & Jacquemyn, H. 2017. Adaptation to fragmentation: evolutionary dynamics driven by human influences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 372(1712).
- Clifford, H.T. 1956. Seed dispersal on footwear. *Proceedings of the Botanical Society of the British Isles* 2, 129-131.
- Cody, M.L. & Overton, J.M. 1996. Short-term evolution of reduced dispersal in island plant populations. *Journal of Ecology* 84, 53-61.
- Conradt, L., Bodsworth, E.J., Roper, T.J. & Thomas, C.D. 2000. Non-random dispersal in the butterfly *Maniola jurtina*: implications for metapopulation models. *Proceedings Royal Society of London. Biological Sciences* 267 (1452), 1505-1510
- Cormont, A., Malinowska, A.H., Kostenko, O., Radchuk, V., Hemerik, L., Wallis de Vries, M.F. & Verboom, J. 2011. Effect of local weather on butterfly flight behaviour, movement, and colonization: significance for dispersal under climate change. *Biodiversity and Conservation* 20, 483-503.
- Cosyns, E., Bossuyt, B., Hoffmann, M., Vervaet, H. & Lens, L. 2006. Seedling establishment after endozoochory in disturbed and undisturbed grasslands. *Basic and Applied Ecology* 7, 360-369.
- Couvreur, M., Christiaen, B., Verheyen, K. & Hermy, M. 2004. Large herbivores as mobile links between isolated nature reserves through adhesive seed dispersal. *Applied Vegetation Science* 7, 229-236.
- Couvreur, M., Vandenberghe, B., Verheyen, K. & Hermy, M. 2004. An experimental assessment of seed adhesivity on animal furs. *Seed Science Research* 14, 147-159.
- Creemers, R.C.M., and J.J.C.W. van Delft, eds. 2009. *De amfibieën en reptielen van Nederland*. Nederlandse Fauna 9. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNVUitgeverij & European Invertebrate Survey Nederland, Leiden.
- Crombaghs, B. & Bosman, W. 2006. *Beschermingsplan Vroedmeesterpad & Geelbuikvuurpad in Limburg 2006-2010*. Natuurbalans-Limes Divergens BV & Stichting RAVON, Nijmegen.
- Cristofoli, S. & Mahy, G. 2010. Colonisation credit in recent wet heathland butterfly communities. *Insect Conservation and Diversity* 3, 83-91.
- Delattre, T., Pichancourt, J.-P., Burel, F. & Kindlmann, P. 2010. Grassy field margins as potential corridors for butterflies in agricultural landscapes: a simulation study. *Ecological Modelling* 221, 370-377.
- Delattre, T., Vernon, P. & Burel, F. 2013. An agri-environmental scheme enhances butterfly dispersal in European agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 166, 102-109.
- Dennis, R.L.H., Shreeve, T.G. & Van Dyck, H. 2006. Habitats and resources: The need for a resource-based definition to conserve butterflies. *Biodiversity and Conservation* 15, 1943-1966.
- Doerr, A.J., Barrett, T. & Doerr, E.D. 2011. Connectivity, dispersal behaviour and conservation under climate change: a response to Hodgson *et al.* *Journal of Applied Ecology* 48, 143-147.
- Dover, J.W. & Fry, G.L.A. 2001. Experimental simulation of some visual and physical components of a hedge and the effects on butterfly behaviour in an agricultural landscape. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 100, 221-233.
- Dover, J.W. & Settele, J. 2009. The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review. *Journal of Insect Conservation* 13, 3-27.
- Eichberg, C., Storm, C. & Schwabe, A. 2007. Endozoochorous dispersal, seedling emergence and fruiting success in disturbed and undisturbed successional stages of sheep-grazed inland sand ecosystems. *Flora* 202, 3-26.
- Essens, T., Van Langevelde, F., Vos, R.A., Van Swaay, C.A.M. & WallisDeVries, M.F., 2017. Ecological determinants of butterfly vulnerability across the European continent. *Journal of Insect Conservation* 21, 439-450.
- Fischer, S.F., Poschlod, P. & Beinlich, B. 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology* 33, 1206-1222.
- Gallagher, R.S. 2014. *Seeds : the ecology of regeneration in plant communities*. CABI, Boston, MA.

- Gilbert-Norton, L., Wilson, R., Stevens, J.R. & Beard, K.H., 2010. A meta-analytic review of corridor effectiveness. *Conservation Biology* 24, 660-668.
- Grime, J.P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Wiley, Chichester.
- Grime, J.P., Mason, G., Curtis, A.V., Rodman, J., Band, S.R., Mowforth, M.A.G., Neal, A.M. & Shaw, S. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology* 69, 1017-1059.
- Grubb, P.J. 1977. Maintenance of species-richness in plant communities - Importance of regeneration. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 52, 107-145.
- Guichard, S., Kriticos, D.J., Leriche, A., Worner, S.P., Kean, J.M. & Suckling, D.M., 2010. Evidence of active or passive downwind dispersal in mark-release-recapture of moths. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 134, 160-169.
- Gutiérrez, D., Thomas, C.D. & León-Cortés, J.L. 1999. Dispersal, distribution, patch network and metapopulation dynamics of the dingy skipper butterfly (*Erynnis tages*). *Oecologia* 121, 506-517.
- Gutiérrez, D., León-Cortés, J.L., Menéndez, R., Wilson, R.J., Cowley, M.J.R. & Thomas, C.D. 2001. Metapopulations of four lepidopteran herbivores on a single hostplant, *Lotus corniculatus*. *Ecology* 82, 1371-1386.
- Haaland, C., Naisbit, R.E. & Bersier, L.-F. 2011. Sown wildflower strips for insect conservation: a review. *Insect Conservation and Diversity* 4, 60-80.
- Halley, J.M., Monokrousos, N., Mazaris, A.D., Newmark, W.D. & Vokou, D. 2016. Dynamics of extinction debt across five taxonomic groups. *Nature Communications* 7, 12283.
- Hanski, I. 2000. Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. *Annales Zoologici Fennici* 37, 271-280.
- Hanski, I. 2015. Habitat fragmentation and species richness. *Journal of Biogeography* 42, 989-993.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396, 41-49.
- Hanski, I. & Ovaskainen, O. 2002. Extinction debt at extinction threshold. *Conservation Biology* 16, 666-673.
- Hanski, I., Kuussaari, M. & Nieminen, M. 1994. Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. *Ecology* 75, 747-762.
- Hanski, I., Schulz, T., Wong, S.C., Ahola, V., Ruokolainen, A. & Ojanen, S.P. 2017. Ecological and genetic basis of metapopulation persistence of the Glanville fritillary butterfly in fragmented landscapes. *Nature Communications* 8, 14504.
- Hein, S., Poethke, H.-J. & Hovestadt, T. 2005. Computer-generated null models as an approach to detect perceptual range in mark-re-sight studies – an example with grasshoppers. *Ecological Entomology* 30, 225–233.
- Helm, A., Hanski, I. & Partel, M. 2006. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters* 9, 72-77.
- Hennekens, S.M., Smits, N.A.C. & Schaminée, J.H.J. 2010. *SynBioSys Nederland versie 2*. Alterra, Wageningen UR.
- Higgins, S.I., Nathan, R. & Cain, M.L. 2003. Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology* 84, 1945-1956.
- Hill, J.K., Thomas, C.D. & Lewis, O.T. 1999. Flight morphology in fragmented populations of a rare British butterfly, *Hesperia comma*. *Biological Conservation* 87, 277-283.
- Hillegers, H.P.M. 1993. *Heerdegang in Zuidelijk Limburg : een vorm van extensieve beweiding in verleden, heden en toekomst*, Natuurhistorisch Genootschap Limburg.
- Hodgson, J.A., Thomas, C.D., Wintle, B.A., & Moilanen, A. 2009. Climate change, connectivity and conservation decision making: back to basics. *Journal of Applied Ecology* 46, 964-969.
- Hodgson, J.A., Moilanen, A., Wintle, B.A., & Thomas, C.D. 2011. Habitat area, quality and connectivity: striking the balance for efficient conservation. *Journal of Applied Ecology* 48, 148-152.
- Hodkinson, D.J. & Thompson, K. 1997. Plant dispersal: the role of man. *Journal of Applied Ecology* 34, 1484-1496.
- Hunter, M.L., Acuna, V., Bauer, D.M., Bell, K.P., Calhoun, A.J.K., Felipe-Lucia, M.R., Fitzsimons, J.A., Gonzalez, E., Kinnison, M., Lindenmayer, D., Lundquist, C.J., Medellín, R.A., Nelson, E.J. & Poschlod, P. 2017. Conserving small natural features with large ecological roles: A synthetic overview. *Biological Conservation* 211, 88-95.

- Hutchings, M.J. & Booth, K.D. 1996. Studies on the feasibility of re-creating chalk grassland vegetation on ex-arable land .1. The potential roles of the seed bank and the seed rain. *Journal of Applied Ecology* 33, 1171-1181.
- Inberg, J.A. & Bakker, N.J. 2000. *Biotoopen van open kalkrijke hellingen in Zuid-Limburg. Studie in het kader van Stimuleringsplan Zuid Limburg-Zuid*. Buro Bakker, Assen.
- Ingrisch, S., Köhler, G., & Köhler, G. 1998. *Die Heuschrecken Mitteleuropas*. Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- Kalamees, R. & Zobel, M. 2002. The role of the seed bank in gap regeneration in a calcareous grassland community. *Ecology* 83, 1017-1025.
- Karlik, P. & Poschlod, P. 2014. Soil seed-bank composition reveals the land-use history of calcareous grasslands. *Acta Oecologica* 58, 22-34.
- Kuefler, D., Hudgens, B., Haddad, N. M., Morris, W. F., & Thurgate, N. 2010. The conflicting role of matrix habitats as conduits and barriers for dispersal. *Ecology* 91, 944-950.
- King, T.J. 1977. Plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands. 1. Patterns of species in relation to ant-hills in Southern England. *Journal of Ecology* 65, 235-&.
- King, T.J. 2007. The roles of seed mass and persistent seed banks in gap colonisation in grassland. *Plant Ecology* 193, 233-239.
- Kleukers, R.M.J.C. & P.H. van Hoof, 2003. *Beschermingsplan sprinkhanen en krekels in Limburg*. EIS-Nederland, Leiden & Bureau Natuurbalans - Limes Divergens BV, Nijmegen.
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groenendael, J.M., Klimes, L., Klimesova, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Gotzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.K., Kuhn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Romermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E. & Peco, B. 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96, 1266-1274.
- Koelewijn, H.P. & Kuiters, A.T., 2011. Genetica in het natuurbeheer: een onderschat werkinstrument. *De Levende Natuur* 112, 49-54.
- Kuiters, A.T. & Huiskes, H.P.J. 2010. Potential of endozoochorous seed dispersal by sheep in calcareous grasslands: correlations with seed traits. *Applied Vegetation Science* 13, 163-172.
- Kuussaari, M., Saccheri, I., Camara, M. & Hanski, I. 1998. Allee effect and population dynamics in the Glanville fritillary butterfly. *Oikos* 82, 384-392.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Ockinger, E., Partel, M., Pino, J., Roda, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M. & Steffan-Dewenter, I. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 24, 564-571.
- Lawton, J.H., Brotherton, P.N.M., Brown, V.K., Elphick, C., Fitter, A.H., Forshaw, J., Haddow, R.S., Hilborne, R., Leafe, G., Mace, G., Southgate, T., Sutherland, W., Tew, T., Varey, J. & Wynne, G. 2010. *Making Space for Nature: a review of England's wildlife sites and ecological network*. Report to DEFRA, UK.
- Levin, S.A., Muller-Landau, H.C., Nathan, R. & Chave, J. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: A theoretical perspective. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34, 575-604.
- Louy, D., Habel, J.C., Schmitt, T., Assmann, T., Meyer, M. & Müller, P. 2007. Strongly diverging population genetic patterns of three skipper species: the role of habitat fragmentation and dispersal ability. *Conservation Genetics* 8, 671-681.
- Lowe, W.H. & Allendorf, F.W. 2010. What can genetics tell us about population connectivity? *Molecular Ecology* 19, 3038-3051.
- Mabelis, A.A., & Verboom, B., 2009. Ongewervelde dieren van versnipperde schrale graslanden in Zuid-Limburg. *Natuurhistorisch Maandblad*, 98(10), 189-201.
- Manzano, P. & Malo, J.E. 2006. Extreme long-distance seed dispersal via sheep. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4, 244-248.
- Merckx, T. & Van Dyck, H., 2007. Habitat fragmentation affects habitat-finding ability of the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* L. *Animal Behaviour* 74, 1029-1037.
- Mouissie, A.M., Lengkeek, W. & van Diggelen, R. 2005a. Estimating adhesive seed-dispersal distances: field experiments and correlated random walks. *Functional Ecology* 19, 478-486.

- Mouissie, A.M., Vos, P., Verhagen, H.M.C. & Bakker, J.P. 2005b. Endozoochory by free-ranging, large herbivores: Ecological correlates and perspectives for restoration. *Basic and Applied Ecology* 6, 547-558.
- Nathan, R. 2005. Long-distance dispersal research: building a network of yellow brick roads. *Diversity and Distributions* 11, 125-130.
- Nathan, R., Schurr, F.M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A. & Tsoar, A. 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 638-647.
- Nathan, R., Getz, W.M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse, P.E. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 19052-19059.
- Nijssen, M., Bobbink, R., Geertsma, M., Scherpenisse, M., Huiskes, R., Kuper, J., Smits, N., Bohnen-Verbaarschot, E., Verbeek, P., Versluijs, R., Wallis de Vries, M., Weijters, M. & Wouters, B. 2016a. *Beheeroptimalisatie Zuid-Limburgse hellingschraallanden : effecten van gefaseerde begrazing op bodem, vegetatie en fauna*. VBNE, Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren, Driebergen.
- Nijssen, M., Scherpenisse, M., Verbeek, P., Crombaghs, B., Possen, B., van Rijsselt, E. & de Mars, H. 2016b. *Beheer en inrichting van mergelgroeves en rotsen..* Rapport OBN203-HE, VBNE, Driebergen.
- Noordijk, J., Raemakers, I.P., Schaffers, A.P., de Nijs, L.J., Gleichman, J.M., & Sykora, K.V. 2006. Kansen voor geleedpotigen in bermen: acht jaar onderzoek langs de weg. *Entomologische Berichten* 66(6), 166-173.
- Nowicki, P., Vrabec, V., Binzenhöfer, B., Feil, J., Zakšek, B., Hovestadt, T. & Settele, J., 2014. Butterfly dispersal in inhospitable matrix: rare, risky, but long-distance. *Landscape Ecology* 29, 401-412.
- Öckinger, E. & Smith, H.G. 2007. Asymmetric dispersal and survival indicate population sources for grassland butterflies in agricultural landscapes. *Ecography* 30, 288-298.
- Öckinger, E. & Smith, H.G. 2008. Do corridors promote dispersal in grassland butterflies and other insects? *Landscape Ecology* 23, 27-40.
- Öckinger, E. & Van Dyck, H., 2012. Landscape structure shapes habitat finding ability in a butterfly. *PLoS ONE* 7(8), e41517.
- Ovaskainen, O. & Hanski, I. 2003. Extinction threshold in metapopulation models. *Annales Zoologici Fennici* 40, 81-97.
- Ozinga, W.A. 2008. *Assembly of plant communities in fragmented landscapes: the role of dispersal*. PhD thesis Radboud University Nijmegen, Alterra.
- Ozinga, W.A. & Bakker, E.S. 1995. *Pollination ecology of Scabiosa columbaria. A comparison between small and large populations*. MSc thesis University of Groningen.
- Ozinga, W.A., Bekker, R.M., Schaminee, J.H.J. & Van Groenendael, J.M. 2004. Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. *Journal of Ecology* 92, 767-777.
- Ozinga, W.A., Colles, A., Bartish, I.V., Hennion, F., Hennekens, S.M., Pavoine, S., Poschlod, P., Hermant, M., Schaminee, J.H.J. & Prinzing, A. 2013. Specialists leave fewer descendants within a region than generalists. *Global Ecology and Biogeography* 22, 213-222.
- Ozinga, W.A., Hennekens, S.M., Schaminee, J.H.J., Smits, N.A.C., Bekker, R.M., Romermann, C., Klimes, L., Bakker, J.P. & van Groenendael, J.M. 2007. Local above-ground persistence of vascular plants: Life-history trade-offs and environmental constraints. *Journal of Vegetation Science* 18, 489-497.
- Ozinga, W.A., Romermann, C., Bekker, R.M., Prinzing, A., Tamis, W.L.M., Schaminee, J.H.J., Hennekens, S.M., Thompson, K., Poschlod, P., Kleyer, M., Bakker, J.P. & van Groenendael, J.M. 2009. Dispersal failure contributes to plant losses in NW Europe. *Ecology Letters* 12, 66-74.
- Ozinga, W.A., Schaminee, J.H.J., Bekker, R.M., Bonn, S., Poschlod, P., Tackenberg, O., Bakker, J. & van Groenendael, J.M. 2005. Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. *Oikos* 108, 555-561.
- Peeters, T.M.J., van Achterberg, C., Heitmans, W.R.B., Klein, W., Lefeber, V., van Loon, A.J., Mabelis, A.A., Nieuwenhuijsen, H., Reemer, M., de Rond, J., Smit, J. & Velthuis, H.H.W. 2004. *De wespen en mieren van Nederland (Hymenoptera Aculeata)*. Nederlandse Fauna 6. Nationaal Natuurhistorisch Museum, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey (EIS) Nederland, Leiden, pp. 97-106.

- Pigott, C.D. 1968. *Cirsium acaulon* (L) Scop. *Journal of Ecology* 56, 597-612.
- Plue, J. & Cousins, S.A.O. 2018. Seed dispersal in both space and time is necessary for plant diversity maintenance in fragmented landscapes. *Oikos* 127, 780-791.
- Pons, T.L. 1991. Dormancy, germination and mortality of seeds in a chalk-grassland flora. *Journal of Ecology* 79, 765-780.
- Poschlod, P. & Bonn, S. 1998. Changing dispersal processes in the central European landscape since the last ice age: an explanation for the actual decrease of plant species richness in different habitats? *Acta Botanica Neerlandica* 47, 27-44.
- Poschlod, P., Kiefer, S., Tränkle, U., Fischer, S. & Bonn, S. 1998. Plant species richness in calcareous grasslands as affected by dispersability in space and time. *Applied Vegetation Science* 1, 75-91.
- Reijnen, M.J.S.M., van Hinsberg, A., van Esbroek, M.L.P., de Knegt, B., Pouwels, R., van Tol, S. & Wiertz, J. 2010. *Natuurwaarde 2.0 Land. Graadmeter natuurkwaliteit landecosystemen voor nationale beleidsdoelen*. Wageningen, WOT Natuur & Milieu - Wageningen UR. WOT-rapport 110.
- Rybicki, J. & Hanski, I. 2013. Species-area relationships and extinctions caused by habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters* 16, 27-38.
- Römermann, C., Tackenberg, O. & Poschlod, P. 2005. How to predict attachment potential of seeds to sheep and cattle coat from simple morphological seed traits. *Oikos* 110, 219-230.
- Rosenzweig, M.L. 2005. Avoiding mass extinction: Basic and applied challenges. *American Midland Naturalist* 153, 195-208.
- Sang, A., Teder, T., Helm, A. & Pärtel, M. 2010. Indirect evidence for an extinction debt of grassland butterflies half century after habitat loss. *Biological Conservation* 143, 1405-1413.
- Schaminée, J.H.J., Hennekens, S.M. & Ozinga, W.A. 2012. The Dutch National Vegetation Database. *Biodiversity & Ecology* 4, 201-209.
- Schaminée, J.H.J., Hennekens, S.M. & Ozinga, W.A. 2007. Use of the ecological information system SynBioSys for the analysis of large datasets. *Journal of Vegetation Science* 18, 463-470.
- Schaminée, J.H.J. & Willems, J.H. 2007. Overhoekjes, holle wegen en steile bermen: hoekstenen voor het behoud van de kalkflora in Zuid-Limburg *Stratiotes* 33/34, 69-79.
- Schenkeveld, A.J. & Verkaar, H.J. 1984. The ecology of short-lived forbs in chalk grasslands - Distribution of germinative seeds and its significance for seedling emergence. *Journal of Biogeography* 11, 251-260.
- Severns, P.M., 2011. Habitat restoration facilitates an ecological trap for a locally rare, wetland-restricted butterfly. *Insect Conservation and Diversity* 4, 184-191.
- Shaffer, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31, 131-134.
- Skarpaas, O., Auhl, R. & Shea, K. 2006. Environmental variability and the initiation of dispersal: turbulence strongly increases seed release. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273, 751-756.
- Smith, M. A., & Green, D. M., 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations?. *Ecography* 28, 110-128.
- Smits, N., Huiskes, R., Kuipers, L., Schaminée, J. & Ozinga, W.A. 2009a. *Onderzoek naar de ecologische achteruitgang en het herstel van Zuid-Limburgse hellingschraallandschappen*. OBN rapport DKI 2009/dk118-O, Ministerie van LNV, Directie Kennis en Innovatie, Ede.
- Smits, N.A.C., Bobbink, R., Kuiters, A.T., Van Noordwijk, C.G.E., Schaminée, J.H.J. & Verberk, W. 2009b. Sleutelfactoren en toekomstperspectief voor herstel van het Limburgse heuvelland. *De Levende Natuur* 110, 111-115.
- Soons, M.B. & Bullock, J.M. 2008. Non-random seed abscission, long-distance wind dispersal and plant migration rates. *Journal of Ecology* 96, 581-590.
- Soons, M.B. & Ozinga, W.A. 2005. How important is long-distance seed dispersal for the regional survival of plant species? *Diversity and Distributions* 11, 165-172.
- Stevens, V.M., Turlure, C. & Baguette, M. 2010. A meta-analysis of dispersal in butterflies. *Biological Reviews* 85, 625-642.

- Stevens, V.M., Trochet, A., Blanchet, S., Moulherat, S., Clobert, J. & Baguette, M., 2013. Dispersal syndromes and the use of life-histories to predict dispersal. *Evolutionary Applications* 6, 630–642.
- Strykstra, R.J., Bekker, R.M. & Van Andel, J. 2002. Dispersal and life span spectra in plant communities: a key to safe site dynamics, species coexistence and conservation. *Ecography* 25, 145-160.
- Strykstra, R.J., Verweij, G.L. & Bakker, J.P. 1997. Seed dispersal by mowing machinery in a Dutch brook valley system. *Acta Botanica Neerlandica* 46, 387-401.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., & Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68, 571-573.
- Tewksbury, J.J., Levey, D.J., Haddad, N.M., Sargent, S., Orrock, J.L., Weldon, A. & Townsend, P. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 12923-12926.
- Thomas, J.A., Simcox, D.J. & Clarke, R.T. 2009. Successful conservation of a threatened *Maculinea* butterfly. *Science* 325(5936), 80-83.
- Thompson, K., Bakker, J.P. & Bekker, R.E.M. 1997. *The soil seed banks of north west Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Thompson, K., Bakker, J.P., Bekker, R.M. & Hodgson, J.G. 1998. Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. *Journal of Ecology* 86, 163-169.
- Thompson, K. & Grime, J.P. 1983. A comparative study of germination responses to diurnally fluctuating temperatures. *Journal of Applied Ecology* 20, 141-156.
- Tilman, D., Lehman, C.L. & Yin, C.J. 1997. Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities. *American Naturalist* 149, 407-435.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L. & Nowak, M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371, 65-66.
- Timus, N., Czekes, Z., Rákosy, L. & Nowicki, P. 2017. Conservation implications of source-sink dynamics within populations of endangered *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation* 12, 369-378.
- Török, P. & Helm, A. 2017. Ecological theory provides strong support for habitat restoration. *Biological Conservation* 206, 85–91.
- Tüxen, R. 1975. Dauer-Pioniergesellschaften als Grenzfall der Initialgesellschaften. In: Schmidt, W. (ed.) *Sukzessionsforschung*, pp. 13-30. Berichte International Symposium Vegetationskunde. J. Cramer Vaduz.
- Van der Zee, F.F., Bobbink, R. Loeb, R., Wallis de Vries, M.F., Oostermeijer, J.G.B., Luijten, S.H. & de Graaf, M. 2017. *Naar een Actieplan Heischrale graslanden; Hoe behouden en herstellen we heischrale graslanden in Nederland?* Rapport 2812, Wageningen Environmental Research, Wageningen.
- Van Dorp, D. 1996. *Seed dispersal in agricultural habitats and the restoration of species-rich meadows*, PhD thesis, Wageningen University, Wageningen.
- Van Dorp, D., Schippers, P. & van Groenendael, J.M. 1997. Migration rates of grassland plants along corridors in fragmented landscapes assessed with a cellular automation model. *Landscape Ecology* 12, 39-50.
- Van Dyck, H. & Baguette, M., 2005. Dispersal behaviour in fragmented landscapes: routine or special movements? *Basic and Applied Ecology* 6, 535-545.
- Van Halder, I. Thierry, M., Villemey, A., Ouin, A., Archaux, F., Barbaro, L., Balent, G. & Benot, M.-L. 2017. Trait-driven responses of grassland butterflies to habitat quality and matrix composition in mosaic agricultural landscapes. *Insect Conservation and Diversity* 10, 64–77.
- Van Noordwijk, C.G.E., Boer, P., Mabelis, A.A., Verberk, W.C. & Siepel, H. 2012. Life-history strategies as a tool to identify conservation constraints: a case-study on ants in chalk grasslands. *Ecological indicators* 13, 303-313.
- Van Noordwijk, C.G.E., Weijters, M.J., Smits, N.A.C., Bobbink, R., Kuiters, A.T., Verbaarschot, E., Versluijs, R., Kuper, J., Floor-Zwart, W., Huiskes, H.P.J., Remke, E. & Siepel, H. 2013. *Uitbreiding en herstel van Zuid-Limburgse hellingschraallanden, Eindrapport 2e fase O+BN onderzoek*. Rapport nr. 2013/OBN177-HE, Directie Agrokennis, Ministerie van Economische Zaken, Den Haag.
- Van Noordwijk C.G.E., Jongejans, E., Boeye, J., Remke, E., Siepel, H., Berg M.P. & Bonte, D. 2014. A multi-generation perspective on functional connectivity for arthropods in fragmented landscapes. In: Van Noordwijk, C.G.E., *Through arthropod eyes: Gaining*

- mechanistic understanding of calcareous grassland diversity*. Proefschrift, Radboud Universiteit Nijmegen.
- Van Tooren, B.F. 1988. The fate of seeds after dispersal in chalk grassland - The role of the bryophyte layer. *Oikos* 53, 41-48.
- Vergeer, P. & Ouborg, N.J., 2011. Milieu en Genetica, twee zijden van dezelfde natuurbeheermedaille. *De Levende Natuur* 112, 84-87.
- Verkaar, H.J., Schenkeveld, A.J. & Vandeklashorst, M.P. 1983. The ecology of short-lived forbs in chalk grasslands - Dispersal of seeds. *New Phytologist* 95, 335-344.
- Violle, C., Reich, P. B., Pacala, S. W., Enquist, B. J., & Kattge, J. 2014. The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 13690–13696.
- Wahlberg, N., Klemetti, T., Selonen, V. & Hanski, I. 2002. Metapopulation structure and movements in five species of checkerspot butterflies. *Oecologia* 130, 33-43.
- Wallis de Vries, M.F., 2010. Uitdagingen voor het beheer van lijnvormige elementen in het Heuvelland. *Natuurhistorisch Maandblad* 99(1), 6-11.
- Wallis de Vries, M.F., 2014. Linking species assemblages to environmental change: moving beyond the specialist-generalist dichotomy. *Basic and Applied Ecology* 15, 279-287.
- Wallis de Vries, M.F., Boesveld, A., Bosman, W., Reemer, M., Regelink, J.R., Rossenaar, A.J.G.A., Schaminée, J.H.J. & Veling, K. 2009. *Verkenning Herstel kleinschalige lijnvormige infrastructuur Heuvelland*. Rapport DK nr 2009/dk110-O, Ministerie van LNV, Directie Kennis, Ede.
- Wallis de Vries, M.F., van Deijk, J. & van Alebeek, F. 2017. *The importance of maize and oilseed rape field margins for Lepidoptera*. Report VS2017.005 / CGM 2017-03, De Vlinderstichting / Dutch Butterfly Conservation, Wageningen.
- Wamser, S., Diekötter, T. I. M., Boldt, L., Wolters, V., & Dauber, J. 2012. Trait-specific effects of habitat isolation on carabid species richness and community composition in managed grasslands. *Insect Conservation and Diversity* 5, 9-18.
- Wansink, D.E.H, Brandjes, G.J., Bekker, G.J., Eijkelenboom, M.J., van den Hengel, B., de Haan, M.W. & Scholma, H. 2013. *Leidraad Faunavoorzieningen bij Infrastructuur*. Rijkswaterstaat, Dienst Water, Verkeer en Leefomgeving, Delft / ProRail, Utrecht.
- Weeda, E.J. 1985-1994. *Nederlandse oecologische flora: wilde planten en hun relaties*. KNNV Uitgeverij / IVN, Utrecht / Amsterdam.
- Weeda, E.J., Schaminée, J.H.J. & Van Duuren, L. 2000-2005. *Atlas van plantengemeenschappen*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Welch, D. 1985. Studies in the grazing of heather moorland in north-east Scotland. IV. Seed dispersal and plant establishment in dung. *Journal of Applied Ecology* 22, 461–472.
- Wessels, S., Eichberg, C., Storm, C. & Schwabe, A. 2008. Do plant-community-based grazing regimes lead to epizoochorous dispersal of high proportions of target species? *Flora* 203, 304-326.
- Willems, J.H. 2001. Problems, approaches, and, results in restoration of Dutch calcareous grassland during the last 30 years. *Restoration Ecology* 9, 147-154.
- Williams, C.B., Cockbill, G.F., Gibbs, M.E. & Downes, J.A., 1942. Studies in the migration of Lepidoptera. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 92, 101-102.
- Zwaenepoel, A., Roovers, P. & Hermy, M. 2006. Motor vehicles as vectors of plant species from road verges in a suburban environment. *Basic and Applied Ecology* 7, 83-93.

Bijlage 1: Vaatplanten

Overzicht van enkele (groepen van) eigenschappen van kenmerkende vaatplanten van hellingschraallanden en kalkrotsen. Soorten die relatief gevoelig zijn voor respectievelijk ruimtelijke isolatie, temporele isolatie of een gering oppervlak hebben een rood lettertype. Bij de interpretatie is het goed om in het achterhoofd te houden dat de eigenschappen soms binnen een soort kunnen verschillen onder invloed van genetische variatie en interacties met omgevingsfactoren. De indeling is daarom indicatief. Het relatieve voorkomen in de drie N2000-habitattypen van hellingschraallanden is aangegeven als de trouwgraad van de soort. Vetgedrukte namen zijn de aandachtsoorten die gebruikt zijn voor de analyse van knelpunten en kansen. De drie belangrijkste nectarplanten voor bloembezoekende insecten van kalkhellingen zijn onderstreept.

Wetenschappelijke naam	Dispersie-capaciteit	Overbrugging ongunstige periodes?	Tolerantie voor klein oppervlak?	Bandbreedte habitat-kwaliteit	N ha-hokken vanaf 2000	H6110	H6210	H6230	Nederlandse naam
<i>Aceras anthropoporphorum</i>	vrij hoog	matig-vrij hoog	gering	zeer smal	10	83.3			Poppenorchis
<i>Agrimonia eupatoria</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	matig-vrij hoog	smal	636	0.9	25.1	1.2	Gewone agrimonie
<i>Anthyllis vulneraria</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	matig-vrij hoog	smal	43	1.2	18.3		Wondklaver
<i>Arnica montana</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	smal	0			42.2	Valkruid
<i>Brachypodium pinnatum</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	matig-vrij hoog	smal	124	4.9	66.9	8.1	Gevinde kortsteel
<i>Briza media</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	matig-vrij hoog	smal	128	0.5	39.8	5.2	Bevertijes
<i>Bromopsis erecta</i>	matig	matig-vrij hoog	matig-vrij hoog	zeer smal	57		58.6		Bergdravik
<i>Bunium bulbocastanum</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	matig-vrij hoog	zeer smal	31	2.8	54.9	2.8	Aardkastanje
<i>Campanula rapunculoides</i>	matig	(zeer) gering	gering	smal	413		2.4	1.6	Rapunzelklokje
<i>Campanula rotundifolia</i>	matig	(zeer) gering	gering	vrij smal	217	3.1	26.9	8.4	Grasklokje
<i>Carex caryophylla</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	matig-vrij hoog	smal	129	4.3	29.0	9.0	Voorjaarszegge
<i>Carlina vulgaris</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	gering	smal	81	2.0	24.8	0.6	Driedistel
<i>Catapodium rigidum</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	matig-vrij hoog	zeer smal	18	66.7			Stijf hardgras
<i>Centaurea scabiosa</i>	matig	matig-vrij hoog	gering	zeer smal	228	1.8	61.5	0.2	Grote centaurie
<i>Cerastium pumilum</i>	matig	(zeer) gering	matig-vrij hoog	vrij smal	12	11.1			Steenhoornbloem
<i>Cirsium acaule</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	zeer smal	32	4.9	77.2	17.0	Aardistel
<i>Clinopodium acinos</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	gering	smal	19	9.6	4.3		Kleine steentijm
<i>Clinopodium vulgare</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	gering	smal	261		36.8		Borstelkrans
<i>Coeloglossum viride</i>	vrij hoog	matig-vrij hoog	matig-vrij hoog	zeer smal	0		69.2	30.8	Groene nachtorchis
<i>Colchicum autumnale</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	smal	71		3.7		Wilde herfsttijloos
<i>Cruciata laevipes</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	smal	211				Kruisbladwalstro
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	vrij hoog	matig-vrij hoog	gering	zeer smal	112		80.9		Bosorchis
<i>Euphrasia rostkoviana</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	gering	zeer smal	0		20.0	40.0	Beklierde ogentroost

Wetenschappelijke naam	Dispersie- capaciteit	Overbrugging ongunstige periodes?	Tolerantie voor klein oppervlak?	Bandbreedte habitat- kwaliteit	N ha- hokken vanaf 2000	H6110	H6210	H6230	Nederlandse naam
<i>Galium pumilum</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	matig-vrij hoog	zeer smal	41	13.4	85.1	1.5	Kalkwalstro
<i>Gentiana ciliata</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	gering	zeer smal	7		88.9		Franjegtiaan
<i>Gentiana germanica</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	matig-vrij hoog	zeer smal	16		90.8		Duitse gentiaan
<i>Gentiana columbinum</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	matig-vrij hoog	smal	36		40.9		Fijne oolevaarsbek
<i>Gymnadenia conopsea</i>	vrij hoog	matig-vrij hoog	matig-vrij hoog	zeer smal	84		50.0	1.8	Grote muggenorchis
<i>Helianthemum nummularium</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	zeer smal	15	50.0	33.3	16.7	Geel zonnenroosje
<i>Helictotrichon pratense</i>	matig	matig-vrij hoog	matig-vrij hoog	zeer smal	26	1.1	89.9		Beemd haver
<i>Hieracium murorum</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	vrij smal	102		12.5	2.1	Muurhavikskruid
<i>Knautia arvensis</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	zeer smal	496	1.1	45.7	3.5	Beemdkroon
<i>Koeleria pyramidata</i>	matig	matig-vrij hoog	matig-vrij hoog	zeer smal	15	8.9	89.3		Breed fakkelgras
<i>Lathyrus sylvestris</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	smal	82				Boslathyrus
<i>Linum catharticum</i>	matig	(zeer) gering	matig-vrij hoog	smal	170	0.6	21.4	2.2	Geelhartje
<i>Melampyrum arvense</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	gering	smal	7		25.0		Wilde weite
<i>Minuartia hybrida</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	matig-vrij hoog	zeer smal	4	49.0	10.2		Tengere veldmuur
<i>Moenchia erecta</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	matig-vrij hoog	zeer smal	0	62.5	12.5		Kruismuur
<i>Nepeta cataria</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	gering	smal	18				Wild kattenkruid
<i>Onobrychis vicifolia</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	gering	smal	15				Esparcette
<i>Ononis repens</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	zeer smal	205		55.9		Kruipend stalkruid
<i>Ophrys apifera</i>	vrij hoog	matig-vrij hoog	matig-vrij hoog	zeer smal	75		85.2		Bijenorchis
<i>Ophrys insectifera</i>	vrij hoog	matig-vrij hoog	gering	smal	24		27.8		Vliegenorchis
<i>Orchis militaris</i>	vrij hoog	matig-vrij hoog	gering	zeer smal	84		50.0		Soldaattie
<i>Orchis simlia</i>	vrij hoog	matig-vrij hoog	gering	zeer smal	6		100.0		Aapjesorchis
<i>Origanum vulgare</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	smal	969	1.2	45.1	0.7	Wilde marjolein
<i>Orobancha minor</i>	vrij hoog	(zeer) gering	matig-vrij hoog	smal	111		23.1		Klavervreter
<i>Pimpinella major</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	smal	291		35.0	0.4	Grote bevernel
<i>Pimpinella saxifraga</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	smal	200	1.5	24.9	4.0	Kleine bevernel
<i>Plantago media</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	matig-vrij hoog	smal	242	2.1	39.4	1.8	Ruige weegbree
<i>Platanthera chlorantha</i>	vrij hoog	matig-vrij hoog	gering	smal	56		44.1	1.0	Bergnachtenorchis
<i>Polygala comosa</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	matig-vrij hoog	zeer smal	54	3.8	77.2	1.3	Kuifveulgeeltesbloem
Potentilla verna	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	smal	38	6.5	21.5	1.5	Voorjaarsganzerik
<i>Primula veris</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	zeer smal	151		38.4	15.9	Goldene sleutelbloem
<i>Rhinanthus alectorolophus</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	matig-vrij hoog	zeer smal	250		66.0		Harige ratelaar
<i>Rhinanthus minor</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	matig-vrij hoog	vrij smal	137		17.8	4.2	Kleine ratelaar
<i>Salvia verticillata</i>	matig	matig-vrij hoog	gering	zeer smal	19		51.6		Kranssalle

Wetenschappelijke naam	Dispersie- capaciteit	Overbrugging ongunstige periodes?	Tolerantie voor klein oppervlak?	Bandbreedte habitat- kwaliteit	N ha- hokken vanaf 2000	H6110	H6210	H6230	Nederlandse naam
<i>Sanguisorba minor</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	zeer smal	203	4.3	41.1	5.4	Kleine pimpernel
Scabiosa columbaria	(zeer) gering	(zeer) gering	gering	zeer smal	118	7.4	63.7	2.6	Duifkruid
<i>Sedum album</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	smal	61	6.9			Wit vetkruid
<i>Silene vulgaris</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	gering	smal	164	3.1	22.8		Blaassilene
<i>Spiranthes spiralis</i>	vrij hoog	matig-vrij hoog	gering	smal	3		9.6	7.7	Herfstschroeforchis
Stachys officinalis	(zeer) gering	matig-vrij hoog	matig-vrij hoog	zeer smal	35	0.8	20.0	70.8	Betonie
<i>Tetragonolobus maritimus</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	zeer smal	8		100.0		Hauwklaver
<i>Teucrium botrys</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	matig-vrij hoog	zeer smal	1	25.0	75.0		Trosgamander
<i>Teucrium chamaedrys</i> subsp. <i>germanicum</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	zeer smal	2	50.0	50.0		Echte gamander s.s.
<i>Teucrium montanum</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	zeer smal	3	100.0			Berggamander
<i>Thlaspi perfoliatum</i>	(zeer) gering	(zeer) gering	matig-vrij hoog	zeer smal	17		100.0		Doorgroeide boerenkers
<i>Thymus praecox</i>	matig	matig-vrij hoog	gering	zeer smal	3		100.0		Kruiptijm
<i>Thymus pulegioides</i>	matig	matig-vrij hoog	gering	smal	78	1.2	8.0	0.8	Grote tijm
<i>Thymus serpyllum</i>	matig	matig-vrij hoog	gering	smal	7		3.6	1.0	Wilde tijm
<i>Trifolium medium</i>	(zeer) gering	matig-vrij hoog	gering	smal	13		8.7	39.1	Bochtige klaver
<i>Verbena officinalis</i>	matig	matig-vrij hoog	matig-vrij hoog	smal	278		2.2		Ijzerhard

Bijlage 2: Dagvlinders

Overzicht van enkele (groepen van) eigenschappen van kenmerkende dagvlinders van hellingsschraallanden. Soorten die relatief gevoelig zijn voor respectievelijk dispersielimitatie en beperking van habitatkwaliteit zijn aangeduid met een rood lettertype, evenals soorten met weinig of geen bronpopulaties in het Heuvelland. Vetgedrukte namen zijn de aandachtsoorten die gebuikt zijn voor de analyse van knelpunten en kansen.

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	Dispersielimitatie?	Dispersie per generatie	Lokale		Snelheid opbouw populatie	Beperking habitatkwaliteit	Waardplant zeldzaam?	Voedsel-specialisatie	Vegetatiestructuur	Stikstof-indicatie	Bronpopulaties Heuvelland
				pop. op kleine opp.?	Ja							
Aardbeivlinder	Pyrgus malvae	Groot	500-1000	Ja	Zeer klein	Gemiddeld	Vrij alg	Polyfaag	open grasland	Laag	Geen	
Argusvlinder	Lasiommata megera	Gering	2500-5000	Ja	Vrij groot	Gering	Algemeen	Polyfaag	open grasland	Gemiddeld	Diverse	
Bleek blauwtje	Polyommatus coridon	Gering	2500-5000	Ja	Gemiddeld	Zeer groot	Zeer zeldzaam	Monofaag	open grasland	Laag	Geen	
Bruin blauwtje	Aricia agestis	Gering	2500-5000	Ja	Groot	Gemiddeld	Vrij alg	Polyfaag	pionier-open grasland	Gemiddeld	Enkele	
Bruin dikkopje	Erynnis tages	Zeer groot	100-500	Ja	Klein	Gemiddeld	Vrij alg	Oligofaag	open grasland	Laag	Enkele	
Bruin zandoogje	Maniola jurtina	Gering	2500-5000	Ja	Gemiddeld	Gering	Algemeen	Polyfaag	gesloten grasland	Gemiddeld	Veel	
Dambordje	Melanargia galathea	Gering	2500-5000	Ja	Klein	Gemiddeld	Algemeen	Polyfaag	open grasland	Laag	Enkele	
Dwergblauwtje	Cupido minimus	Zeer groot	100-500	Ja	Klein	Zeer groot	Zeer zeldzaam	Monofaag	pionier-open grasland	Laag	Enkele	
Dwergdikkopje	Thymelicus acteon	Groot	500-1000	Ja	Klein	Gemiddeld	Schaars	Polyfaag	gesloten grasland	Laag	Geen	
Geelsprietdikkopje	Thymelicus sylvestris	Gemiddeld	1000-2500	Ja	Vrij klein	Gering	Algemeen	Polyfaag	gesloten grasland	Laag	Diverse	
Grote parelmoervlinder	Argynnis aglaja	Gering	2500-5000	Nee	Vrij klein	Groot	Schaars	Oligofaag	open grasland	Laag	Geen	
Hooibeestje	Coenonympha pamphilus	Gemiddeld	1000-2500	Ja	Vrij groot	Gemiddeld	Algemeen	Polyfaag	open grasland	Laag	Enkele	

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	Dispersie-limitatie?	Dispersie per generatie	Lokale pop. op kleine opp.?	Snelheid opbouw populatie	Beperking habitat-kwaliteit	Waardplant zeldzaam?	Voedsel-specialisatie	Vegetatie-structuur	Stikstof-indicatie	Bron-populaties Heuvelland
Icarusblauwtje	<i>Polyommatus icarus</i>	Gering	2500-5000	Ja	Groot	Gering	Algemeen	Polyfaag	variabel	Gemiddeld	Veel
Kaasjeskruid-dikkopje	<i>Carcharodus alceae</i>	Geen	5000-10.000	Nee	Vrij groot	Gemiddeld	Vrij alg	Oligofaag	pionier-open grasland	Gemiddeld	Enkele
Kalkgrasland-dikkopje	<i>Spialia sertorius</i>	Zeer groot	100-500	Ja	Vrij klein	Zeer groot	Zeldzaam	Monofaag	pionier-open grasland	Laag	Geen
Klaverblauwtje	<i>Polyommatus semiargus</i>	Gering	2500-5000	Ja	Vrij klein	Gering	Algemeen	Oligofaag	open grasland	Gemiddeld	Enkele
Kleine parelmoer-vlinder	<i>Issoria lathonia</i>	Geen	5000-10.000	Nee	Zeer groot	Gemiddeld	Vrij alg	Oligofaag	pionier-open grasland	Gemiddeld	Enkele
Kleine vuurvlinder	<i>Lycaena phlaeas</i>	Gering	2500-5000	Ja	Vrij groot	Gemiddeld	Algemeen	Oligofaag	open grasland	Laag	Diverse
Koninginnen-page	<i>Papilio machaon</i>	Geen	5000-10.000	Nee	Zeer groot	Gering	Algemeen	Polyfaag	variabel	Indifferent	Veel
Tijmblauwtje	<i>Phengaris arion</i>	Groot	500-1000	Ja	Gemiddeld	Groot	Zeldzaam	Oligofaag	open grasland	Laag	Geen
Tweekleurig hooibeestje	<i>Coenonympha arcania</i>	Groot	500-1000	Ja	Zeer klein	Gemiddeld	Vrij alg	Polyfaag	open grasland	Laag	Geen
Veldparelmoervlinder	<i>Melitaea cinxia</i>	Gering	2500-5000	Ja	Gemiddeld	Gemiddeld	Algemeen	Oligofaag	open grasland	Laag	Enkele
Zwartspriet-dikkopje	<i>Thymelicus lineola</i>	Gemiddeld	1000-2500	Ja	Vrij klein	Gering	Algemeen	Polyfaag	gesloten grasland	Gemiddeld	Diverse

Bijlage 3: Sprinkhanen en krekels

Overzicht van enkele (groepen van) eigenschappen van kenmerkende sprinkhanen en krekels van hellingschraallanden. Soorten die relatief gevoelig zijn voor respectievelijk dispersielimitatie en beperking van habitatkwaliteit zijn aangeduid met een rood lettertype, evenals soorten met weinig of geen bronpopulaties in het Heuvelland. Vetgedrukte namen zijn de aandachtsoorten die gebruikt zijn voor de analyse van knelpunten en kansen.

Nederlandse naam	Weten-schappelijke naam	Lokale				Snelheid opbouw populatie	Beperking Habitat-kwaliteit	Waard-plant zeldzaam	Voedsel-specialisatie	Vegetatie structuur	Stikstof	Bron-populaties Heuvelland
		Dispersie per generatie	Dispersie-limitatie?	pop op kleine opp?	klein							
Locomotiefje	<i>Chorthippus apricarius</i>	100-500	Zeer groot	ja	klein	gering	nvt	nvt	Gevarieerd	gemiddeld	een (geen?)	
Ratelaar	<i>Chorthippus biguttulus</i>	1000-2500??	Gemiddeld	ja	gemiddeld	gering	nvt	nvt	Open grasland	gemiddeld	veel	
Bruine sprinkhaan	<i>Chorthippus brunneus</i>	5000-10.000	Geen	ja	gemiddeld	gering	nvt	nvt	Gevarieerd	gemiddeld	veel	
Krasser	<i>Chorthippus parvulus</i>	5000-10.000	Geen	ja	klein	gering	nvt	nvt	Gevarieerd	gemiddeld	veel	
Gouden sprinkhaan	<i>Chrysochraon dispar</i>	1000-2500??	Gemiddeld	ja	groot	gemiddeld	nvt	nvt	Vrij ruig grasland	gemiddeld	veel	
Rosse sprinkhaan	<i>Gomphocerippus rufus</i>	1000-2500??	Gemiddeld	ja	klein	gering	nvt	nvt	Vrij ruig	hoog	enkele	
Veldkrekkel	<i>Gryllus campestris</i>	100-500	Zeer groot	nee	zeer groot	gemiddeld	nvt	nvt	Open grassland	laag	een/enkele	
Zwart wekkertje (Negertje)	<i>Omocestus rufipes</i>	500-1000	Groot	ja	klein	gemiddeld	nvt	nvt	Zeer open grasland	laag	een/enkele	
Sikkelsprinkhaan	<i>Phanoptera falcata</i>	5000-10.000	Geen	nee	zeer groot	gering	nvt	nvt	Ruig kruidrijk	hoog	veel	
Duinsabelsprinkhaan	<i>Platycleis albopunctata</i>	500-1000	Groot	nee	groot	gering	nvt	nvt	Open grasland	laag	een	
Zoemertje	<i>Stenobothrus lineatus</i>	500-1000	Groot	ja	zeer klein	gemiddeld	nvt	nvt	Lage gras-vegetatie	gemiddeld	enkele	

Nederlandse naam	Weten- Schappelijke naam	Lokale				Waard- plant zeldzaam	Voedsel- specialisatie	Vegetatie structuur	Stikstof	Bron- populaties Heuvelland
		Dispersie per generatie	Dispersie- limitatie?	Snelheid opbouw populatie	Beperking Habitat- kwaliteit					
Schavertje	Stenobothrus stigmaticus	100-500	Zeer Groot	ja	zeer klein	gemiddeld	nvt	Open grasland	gemiddeld	een
Kalkdoortje	Tetrix tenuicornis	100-500	Zeer groot	ja	gemiddeld	gemiddeld	nvt	Zeer open grasland	laag	diverse
Gewoon doortje	Tetrix undulata	500-1000	Groot	ja	gemiddeld	gering	nvt	Zeer open grasland	gemiddeld	veel
Grote Groene sabel- sprinkhaan	Tettigonia viridissima	5000-10.000	Geen	nee	zeer groot	gering	nvt	ruigte met struweel	gemiddeld	veel

Bijlage 4: Mieren

Overzicht van enkele (groepen van) eigenschappen van kenmerkende mieren van hellingschraallanden. Soorten die relatief gevoelig zijn voor respectievelijk dispersielimitatie en beperking van habitatkwaliteit zijn aangeduid met een rood lettertype, evenals soorten met weinig of geen bronpopulaties in het Heuvelland. Vetgedrukte namen zijn de aandachtsoorten die gebruikt zijn voor de analyse van knelpunten en kansen. * geen echte parasiet

Nederlandse naam	Weten-Schappelijke naam	Dispersie-limitatie?	Dispersie per generatie	Nest-grootte	Foerageergebied	Lokale populatie op kleine opp?	Bruids-vlucht	Nest-split	Beperking Habitat-kwaliteit	Gastheer zeldzaam	Vegetatie structuur	Stikstof	Bron-populaties Heuvelland
Bruine renmier	Formica cunicularia	gemiddeld	1000-2500	100-1.000	10-25m	ja	ja	nee	gemiddeld	nvt	zeer open grasland	hoog	veel
Grauwzwarte renmier	Formica fusca	gemiddeld	1000-2500	100-1.000	10-25m	ja	ja	zelden	gemiddeld	nvt	half open	vrij hoog	veel
Zwartrugbosmier	Formica pratensis	gemiddeld/ groot	500-1000 (>1000?)	10.000-100.000	25-100m	nee	(ja)	vooral	gemiddeld	nee	vrij open	gemiddeld	verdwenen ?
Rode Renmier	Formica rufibarbis	gemiddeld	1000-2500	100-1.000	10-25m	ja	ja	nee	gemiddeld	nvt	open grasland	hoog	diverse
Bloedrode Roofmier	Formica sanguinea	groot	100-500 (>1000?)	1.000-10.000	25-100m	nee	(ja)	vooral	gemiddeld	nee	half open	gemiddeld	enkele
Mergelmier	Lasius alienus	gemiddeld	1000-2500	1.000-10.000	10-25m	ja	ja	nee	gemiddeld	nvt	zeer open grasland	hoog	diverse
Stappemier	Lasius distinguendus	gemiddeld	1000-2500	10.000-100.000	0-1m	ja	ja	nee	groot	ja	open grasland	hoog	Een/enkele ?
Gele Weidemier	Lasius flavus	gemiddeld	1000-2500	10.000-100.000	0-1m	ja	ja	soms	gemiddeld	nvt	open grasland	gemiddeld	veel
Veldmier	Lasius meridionalis	gemiddeld	1000-2500	10.000-100.000	0-1m	ja	ja	nee	gemiddeld	nee	zeer open grasland	hoog	enkele
Wintermier	Lasius mixtus	gemiddeld	1000-2500	10.000-100.000	0-1m	ja	ja	nee	gemiddeld	nee	open grasland	gemiddeld	enkele

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	Dispersie-limitatie?	Dispersie per generatie	Nest-grootte	Foerageergebied	Lokale populatie op kleine opp?	Bruidsvlucht	Nest-split	Beperking Habitat-kwaliteit	Gastheer zeldzaam	Vegetatie structuur	Stikstof	Bronpopulaties Heuvelland
Wegmier	<i>Lasius niger</i>	gemiddeld	1000-2500	1.000-10.000	10-25m	ja	ja	nee	gering	nvt	vrij open	gemiddeld	veel
Humusmier	<i>Lasius platythorax</i>	gemiddeld	1000-2500	1.000-10.000	10-25	ja	ja	nee	gering	nvt	half open	gemiddeld	diverse
Buntgrasmier	<i>Lasius psammophilus</i>	gemiddeld	1000-2500	1.000-10.000	1-10	ja	ja	nee	gemiddeld	nvt	zeer open grasland	hoog	enkele
Breedschubmier	<i>Lasius sabularum</i>	gemiddeld	1000-2500	10.000-100.000	0-1	ja	ja	nee	gemiddeld	nee	open grasland	gemiddeld	enkele
Oprolmier	<i>Myrmecina graminicola</i>	gemiddeld/groot	500-1000 (> 1000?)	10-100	1-10	ja	ja	nee	gemiddeld	nvt	open grasland	gemiddeld	diverse
Gewone Steekmier	<i>Myrmica rubra</i>	gemiddeld	1000-2500	1.000-10.000	1-10	ja	ja	ja	gering	nvt	vrij open	gemiddeld	veel
Zandsteekmier	<i>Myrmica sabuleti</i>	gemiddeld	1000-2500	100-1.000	1-10	ja	ja	nee	gemiddeld	nvt	open grasland	hoog	veel
Moerassteekmier	<i>Myrmica scabrinodis</i>	gemiddeld	1000-2500	100-1.000	1-10	ja	ja	nee	gemiddeld	nvt	vrij open/half open	gemiddeld	veel
Kokersteekmier	<i>Myrmica schencki</i>	gemiddeld	1000-2500	100-1.000	1-10	?	ja	nee	gemiddeld	nvt	zeer open grasland	hoog	diverse
Duinsteekmier	<i>Myrmica specioides</i>	gemiddeld	1000-2500	100-1.000	1-10	ja	ja	nee	gemiddeld	nvt	zeer open grasland	hoog	enkele
Staafmier	<i>Ponera coarctata</i>	gemiddeld?	1000-2500?	10-100	0-1	ja	ja	nee	gering	nvt	vrij open/half open	gemiddeld	diverse
Diefmier	<i>Solenopsis fugax</i>	groot / zeer groot	100-500	10.000-100.000	0-1	nee	ja	ja	groot	nvt	zeer open grasland	hoog	enkele
Mergel-draaigatje	<i>Tapinoma erraticum</i>	zeer groot	<100	1.000-10.000	10-25	ja	(ja)	vooral	gemiddeld	nvt	zeer open grasland	hoog	enkele
Zwartbandslankmier	<i>Temnothorax unifasciatus</i>	zeer groot	<100	100-1.000	1-10	ja	ja	nee	groot	nvt	zeer open gras/steen	hoog	enkele

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	Dispersie-limitatie?	Dispersie per generatie	Nest-grootte	Foerageergebied	Lokale populatie op kleine opp?	Bruidsvlucht	Nest-split	Beperking Habitat-kwaliteit	Gastheer zeldzaam	Vegetatie structuur	Stikstof	Bron-populaties Heuvelland
Woekermier	Tetramorium atratum	gemiddeld	1000-2500	nvt	nvt	nee	ja	nee	gemiddeld	nee*	zeer open grasland	hoog	een
Zwarte Zaadmier	Tetramorium caespitum	gemiddeld/ groot?	500-1000?	1.000-10.000	1-10	ja	ja	nee	gemiddeld	nvt	open grasland	hoog	veel
Bruine Zaadmier	Tetramorium impurum	gemiddeld/ groot?	500-1000?	1.000-10.000	1-10	ja	ja	nee	groot	nvt	zeer open grasland	hoog	diverse

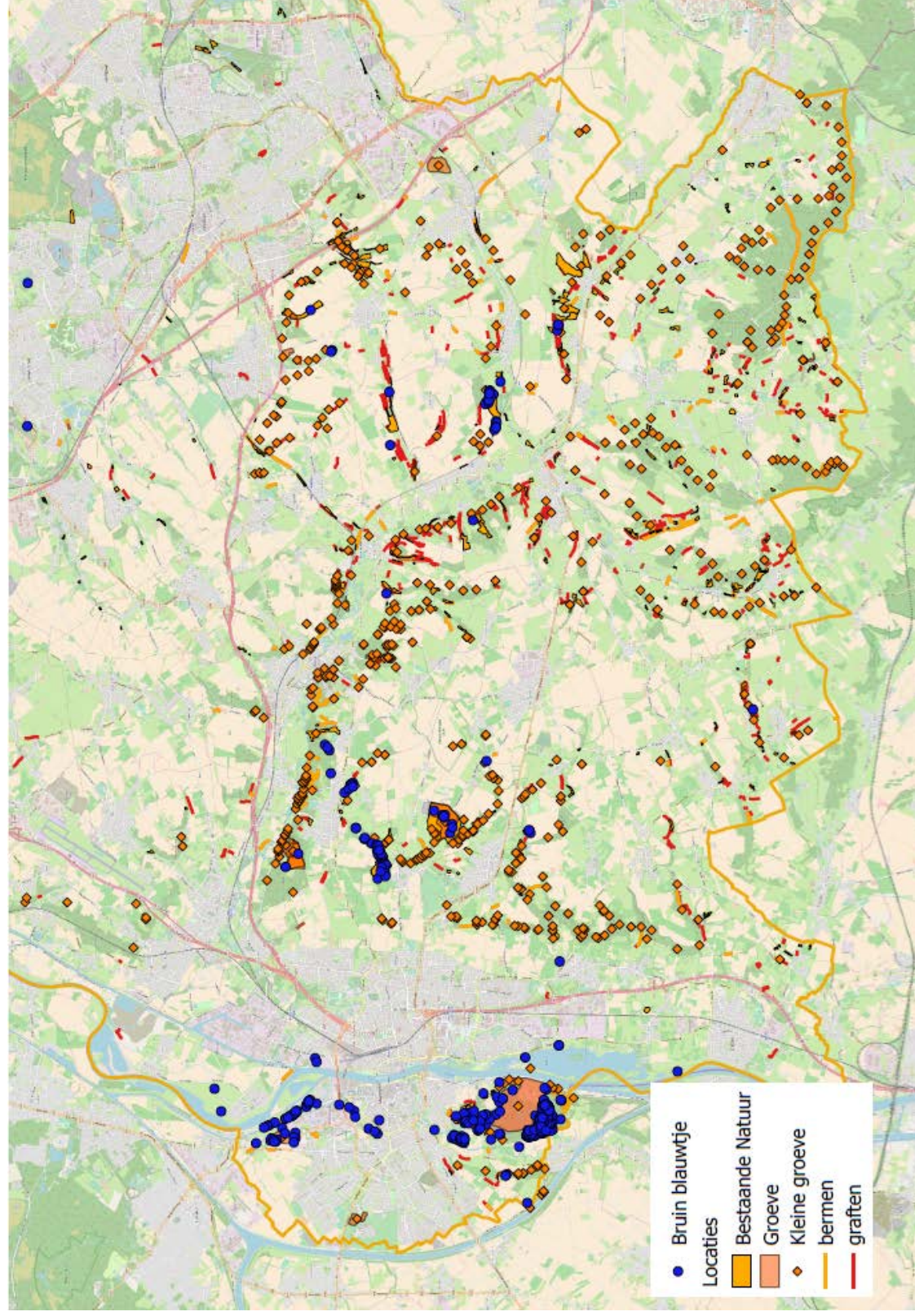
Bijlage 5: Amfibieën

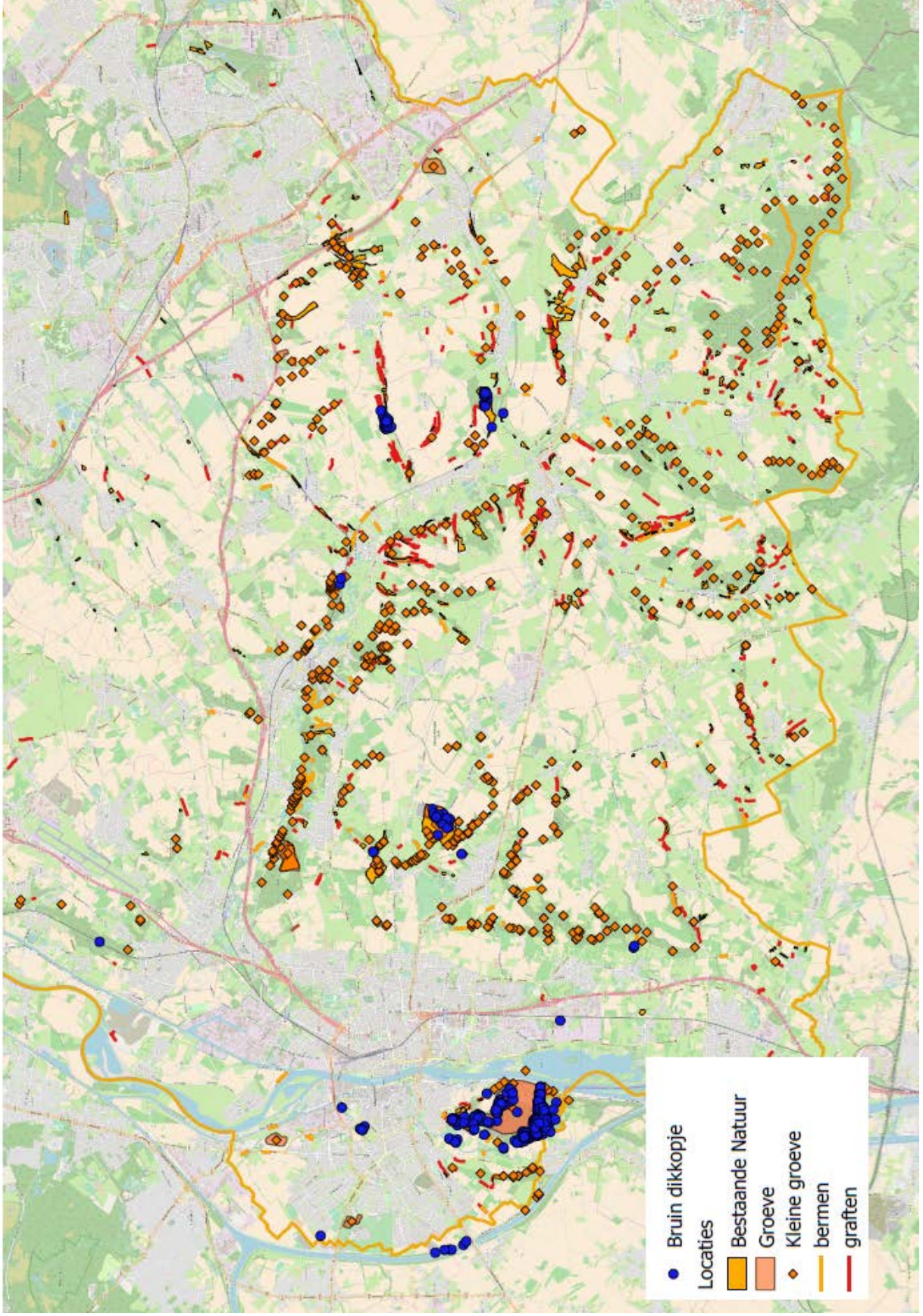
Overzicht van enkele (groepen van) eigenschappen van de beschouwde padden in het Heuvelland. Soorten die relatief gevoelig zijn voor respectievelijk dispersielimitatie en beperking van habitatkwaliteit zijn aangeduid met een rood lettertype, evenals soorten met weinig of geen bronpopulaties in het Heuvelland.

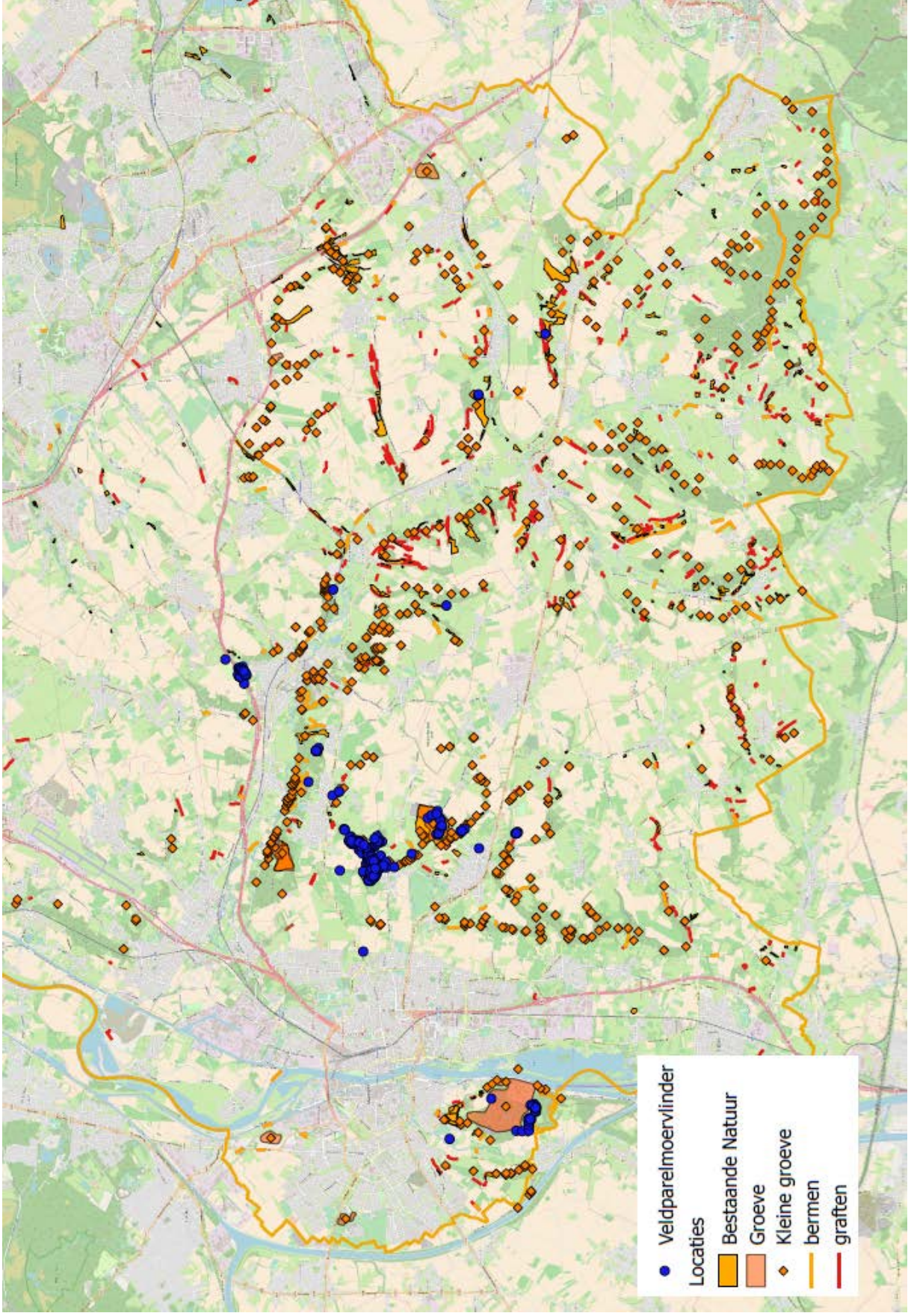
Nederlandse naam	Weten-schappelijke naam	Dispersie-limitatie?	Dispersie per generatie	Lokale populatie op		Snelheid opbouw populatie	Habitat-kwaliteit beperking	Vegetatie structuur	Stikstof	Bron-populaties Heuvelland
				kleine oppervlakte?	populatie op ja					
Vroedmees-terpad	Alytes obstetricans	Zeer groot	100-500	ja	klein	vrij groot	laag	warme stenige habitat		enkele
Geelbuik-vuurpad	Bombina variegata	Zeer groot	100-500	ja	klein	vrij groot	gemiddeld	Open vegetatie en water		enkele
Gewone pad	Bufo bufo	Gemiddeld	1000-3500	nee	vrij snel	gering	hoog	indifferent		veel

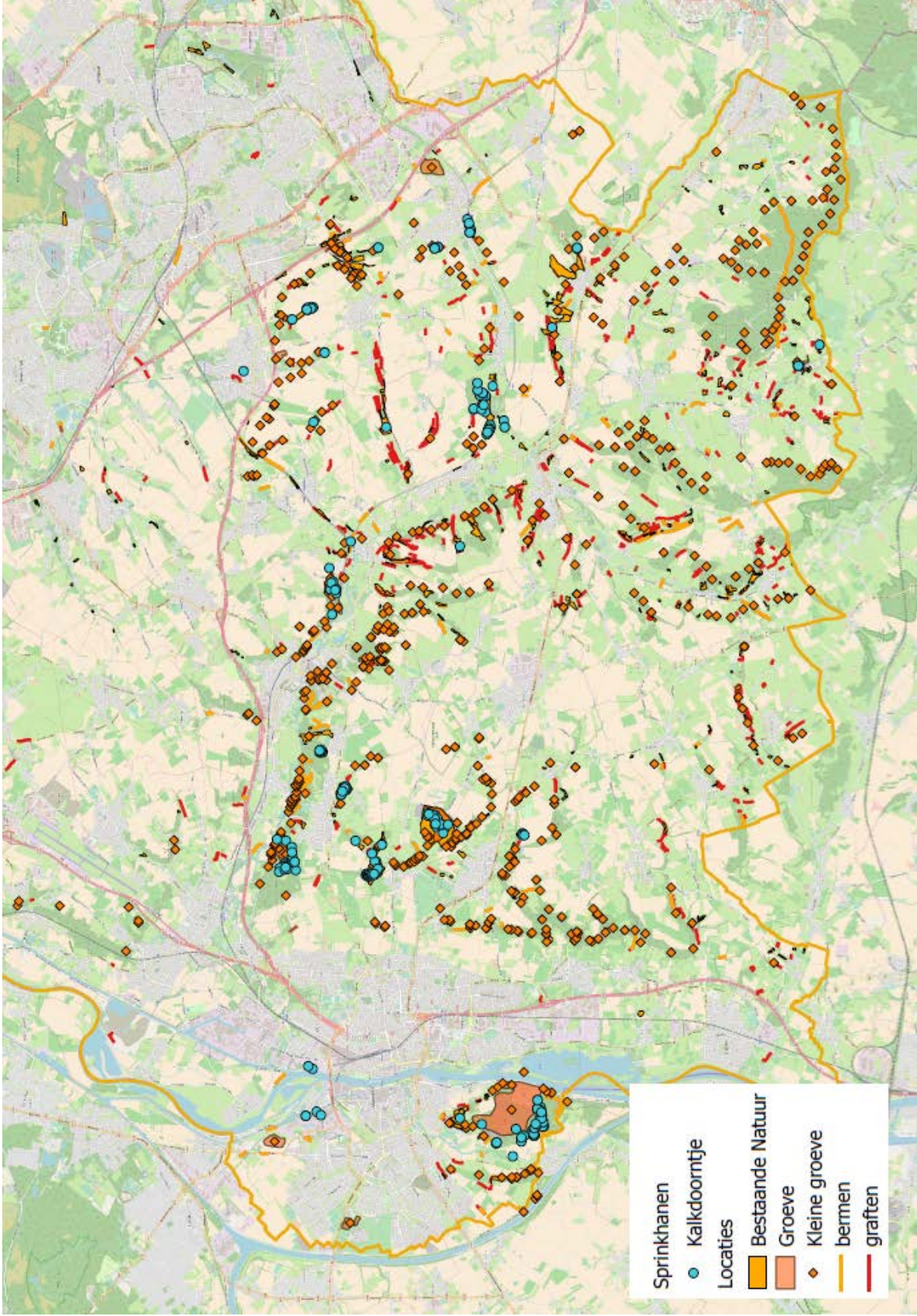
Bijlage 6: Recente verspreiding van aandachtsoorten en belangrijke nectarplanten

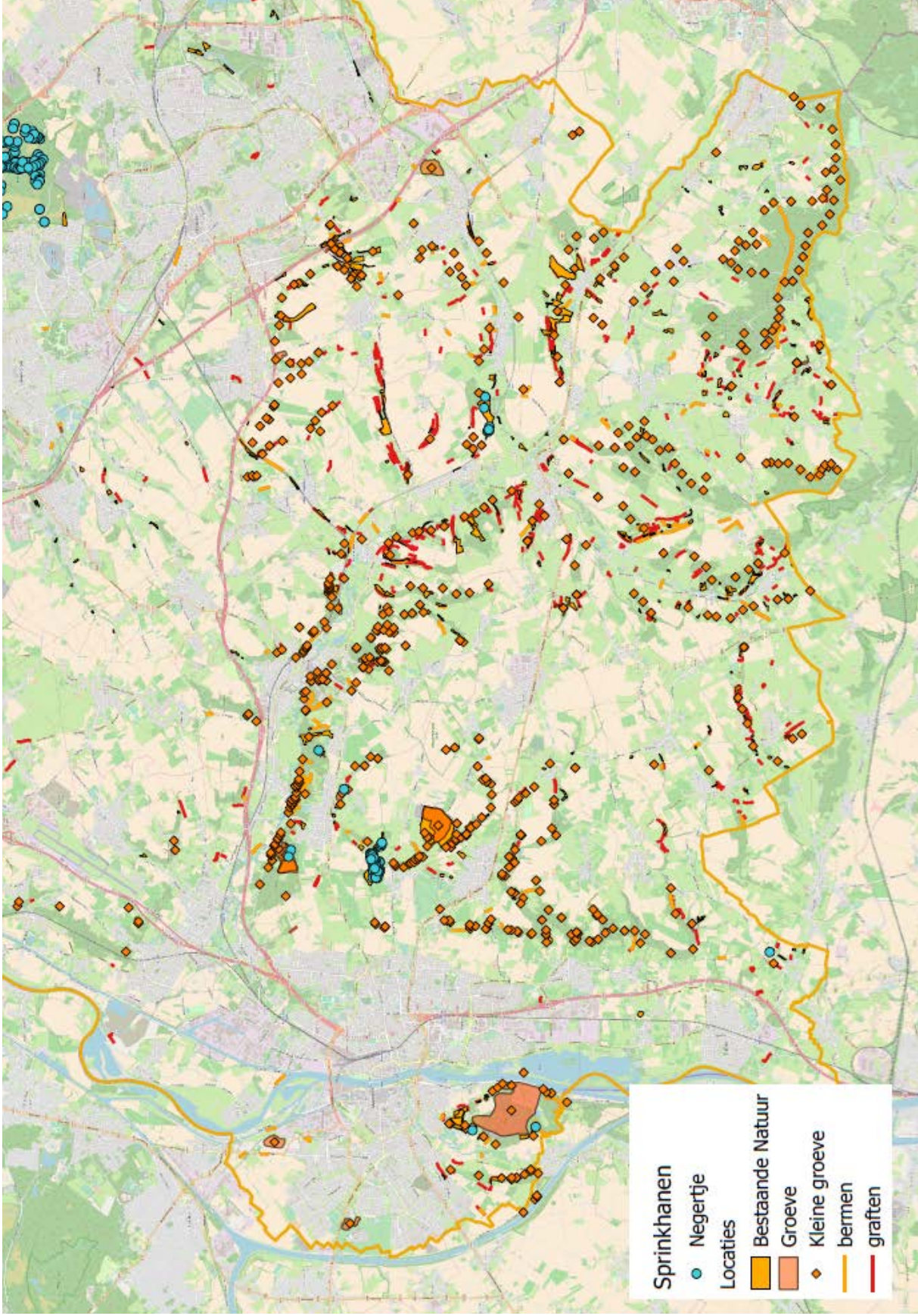
N.B. Van bermen en grafen zijn alleen de soortenrijkere locaties aangegeven.

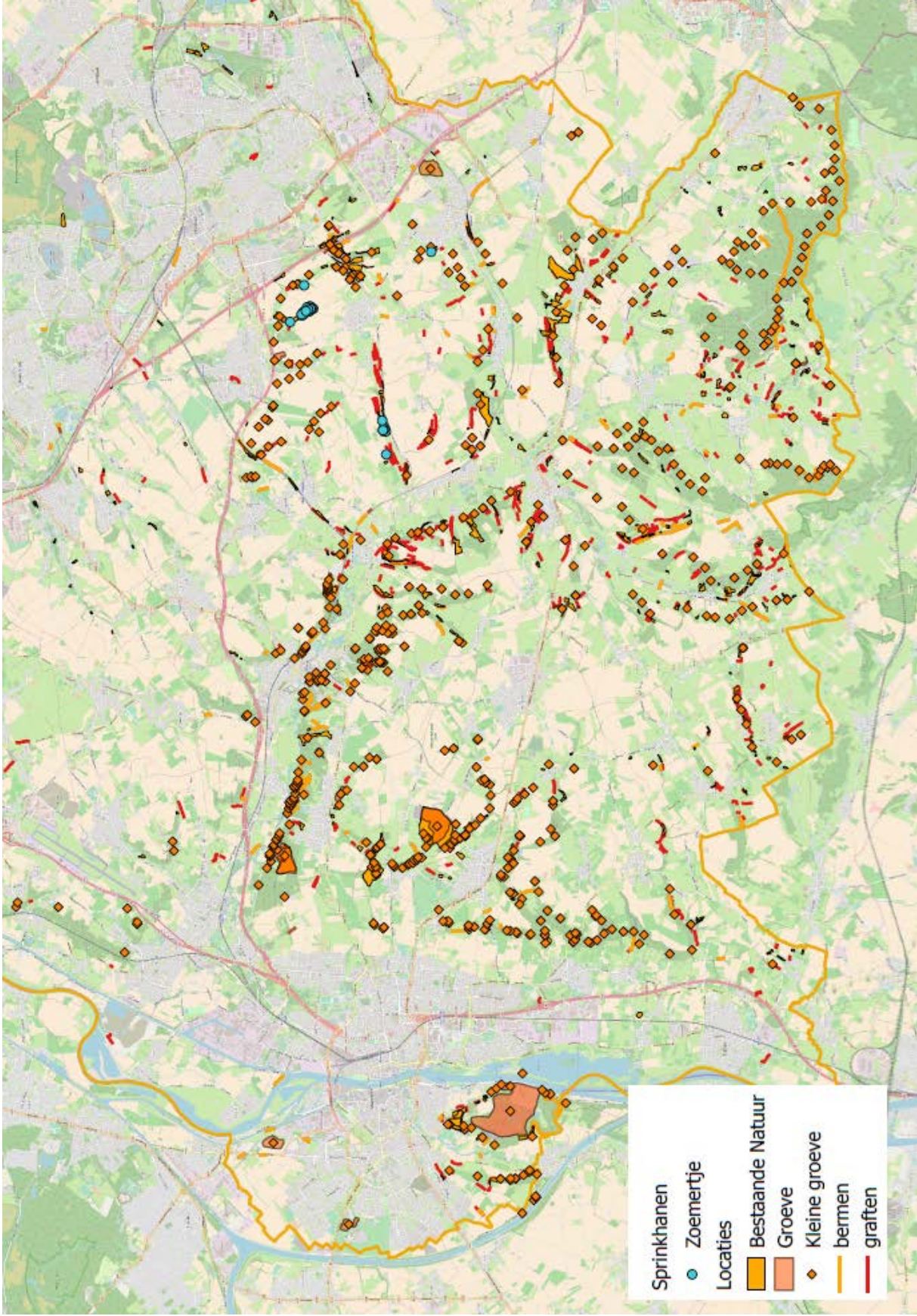


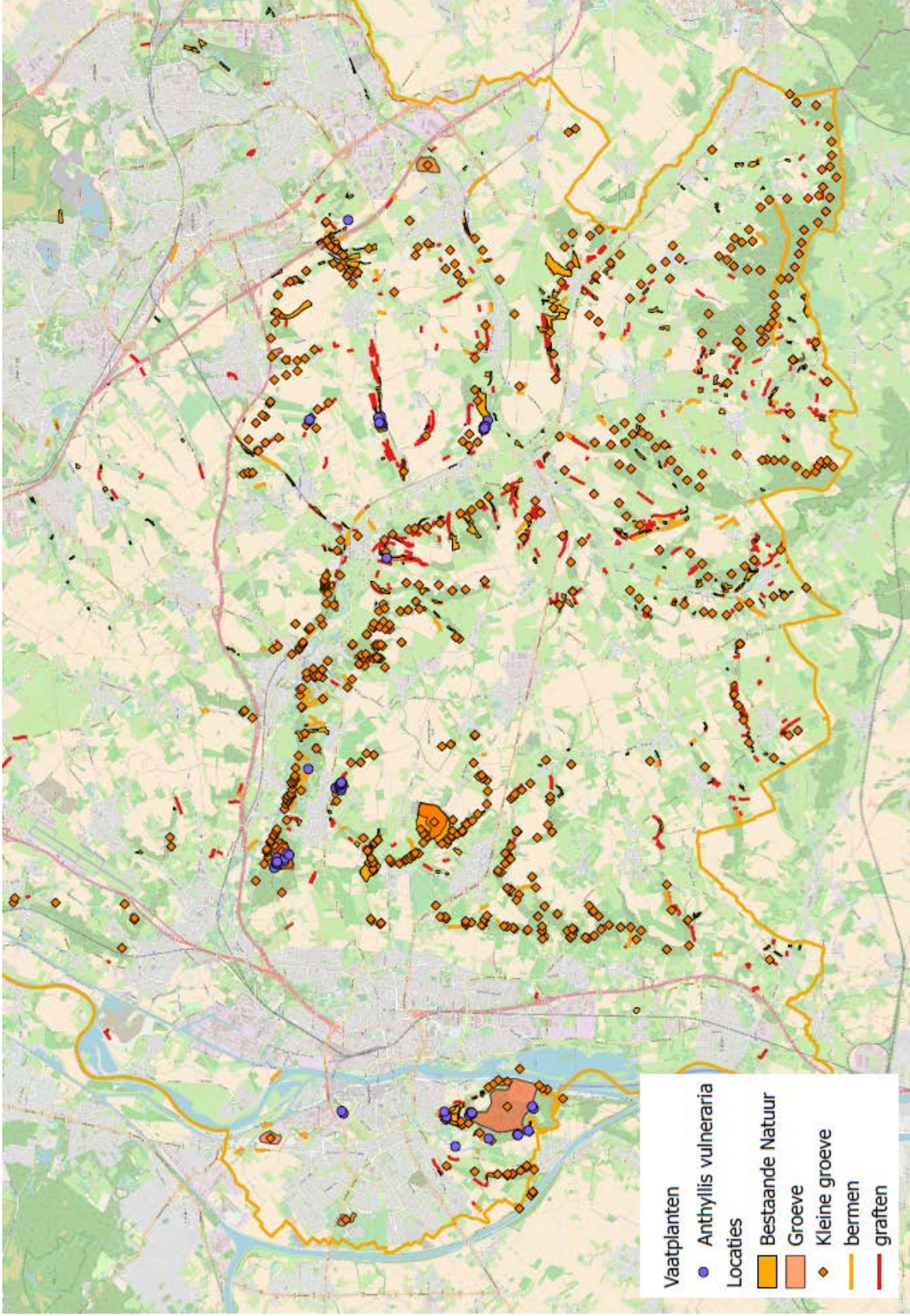


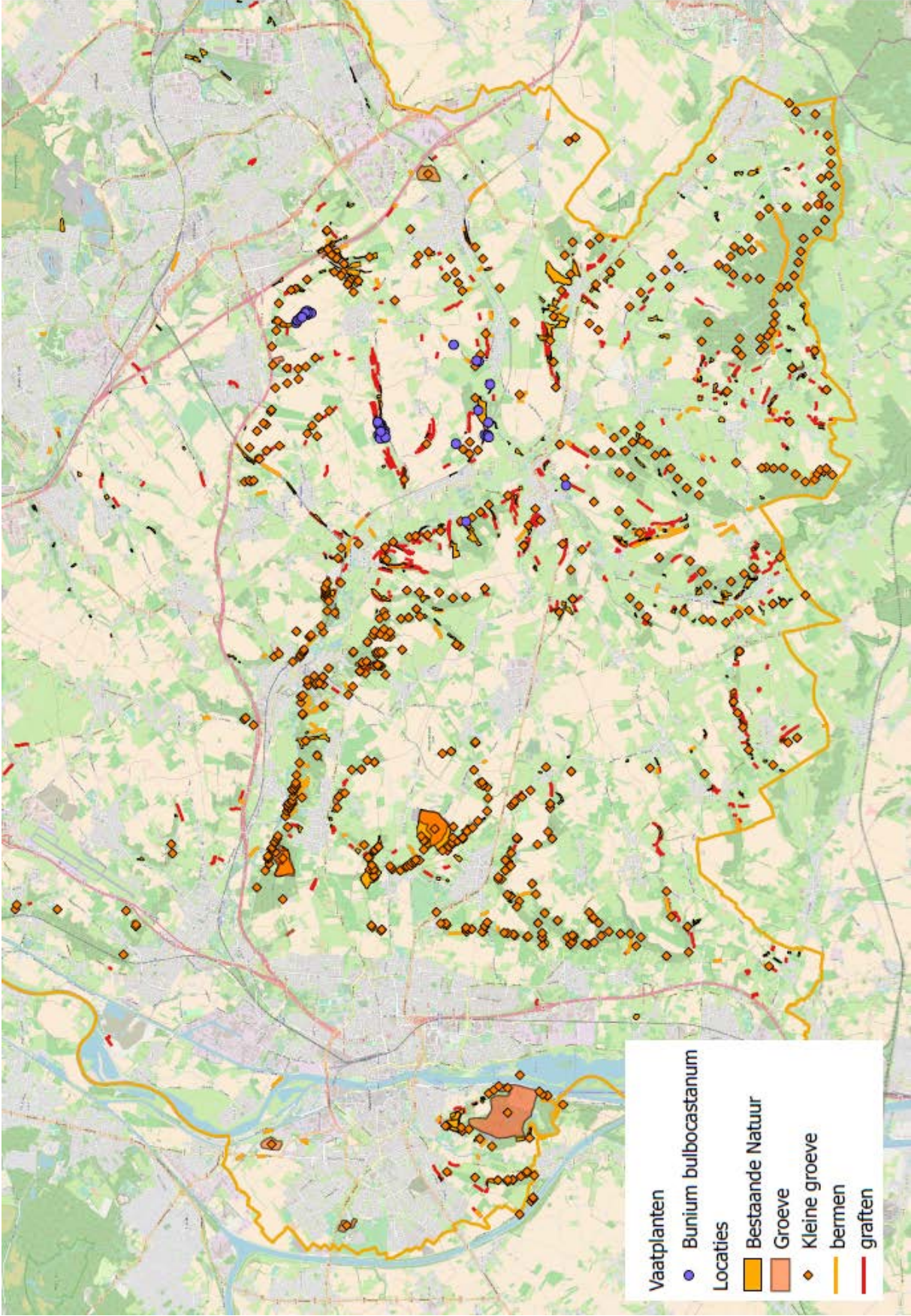


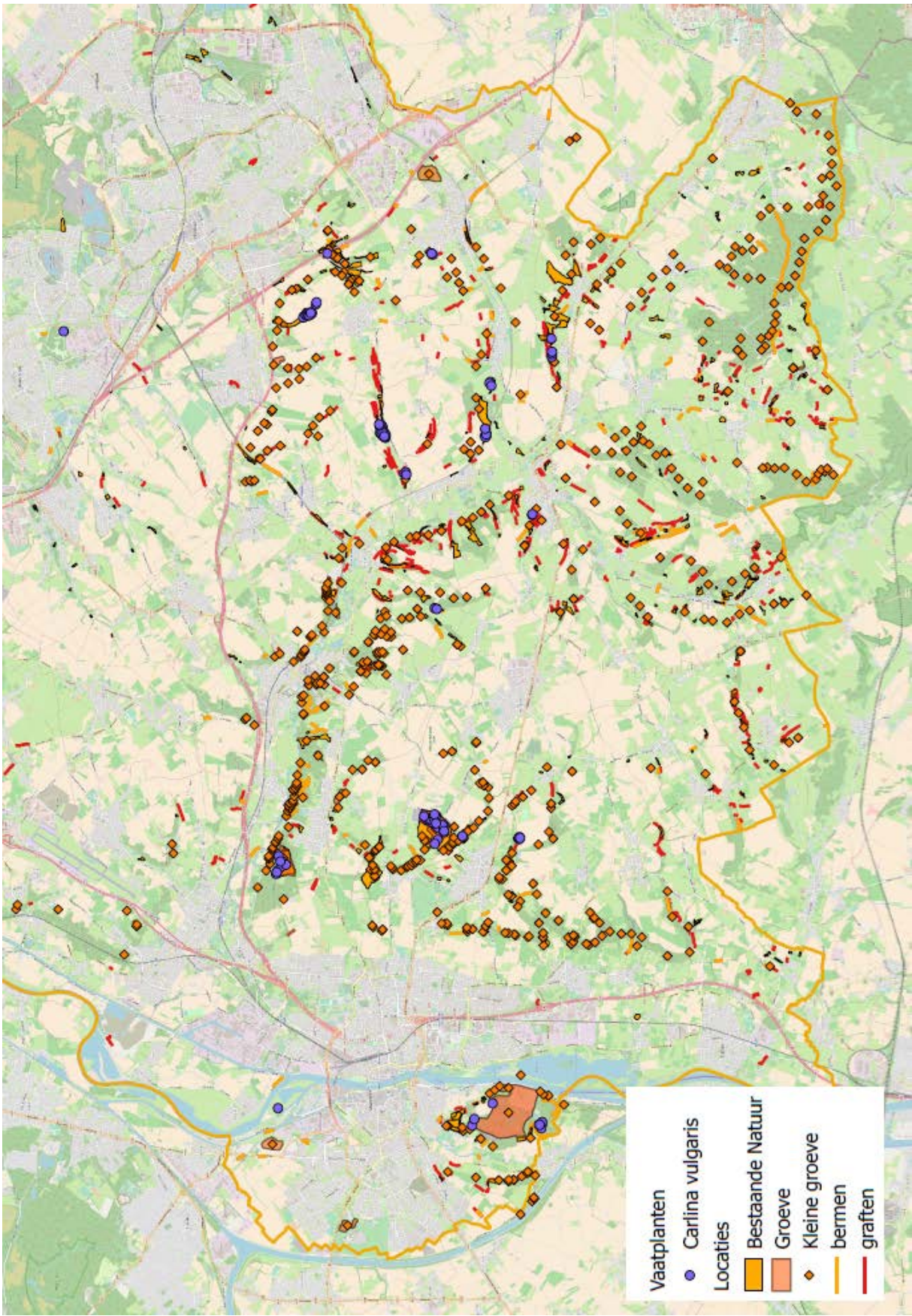


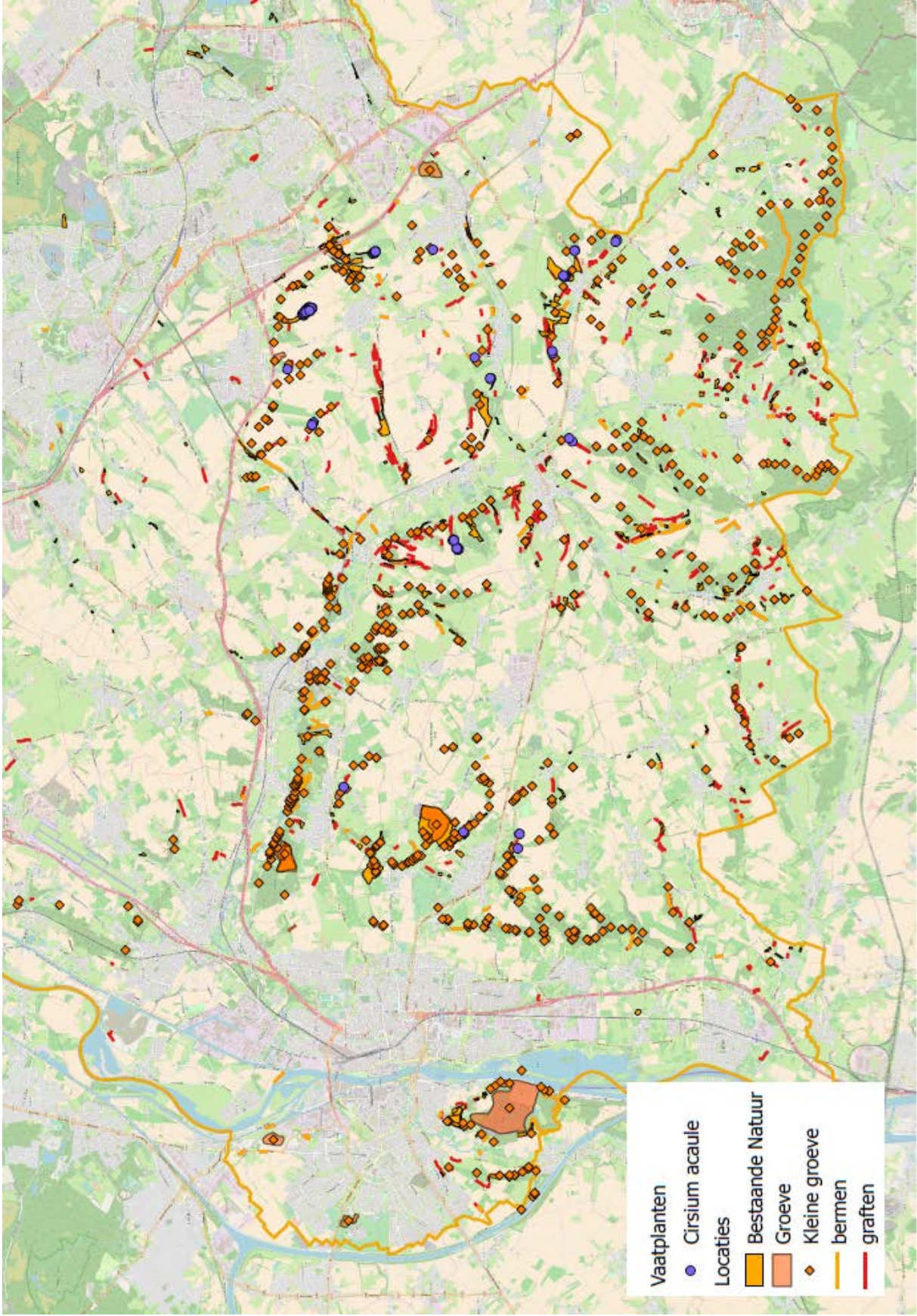


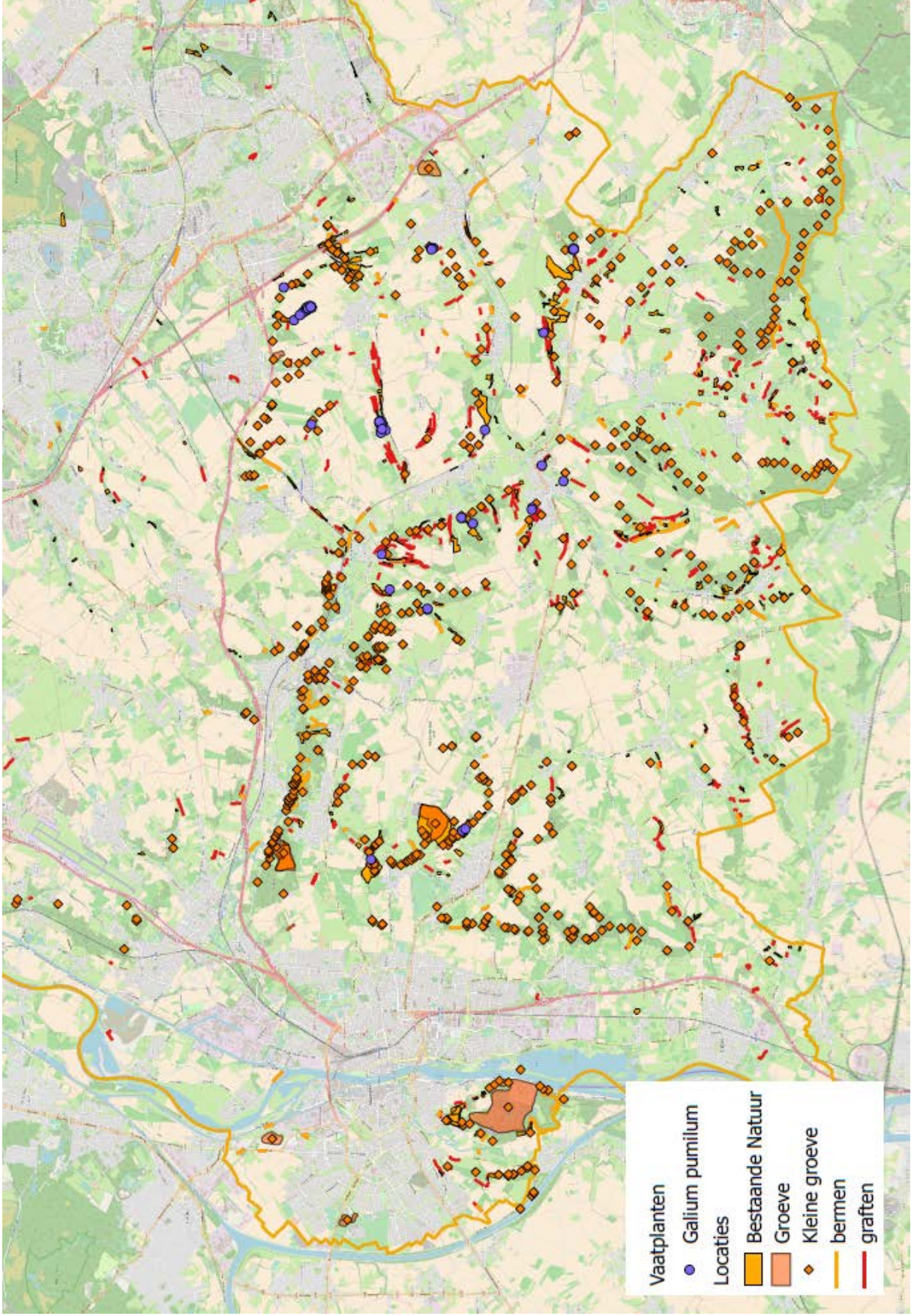


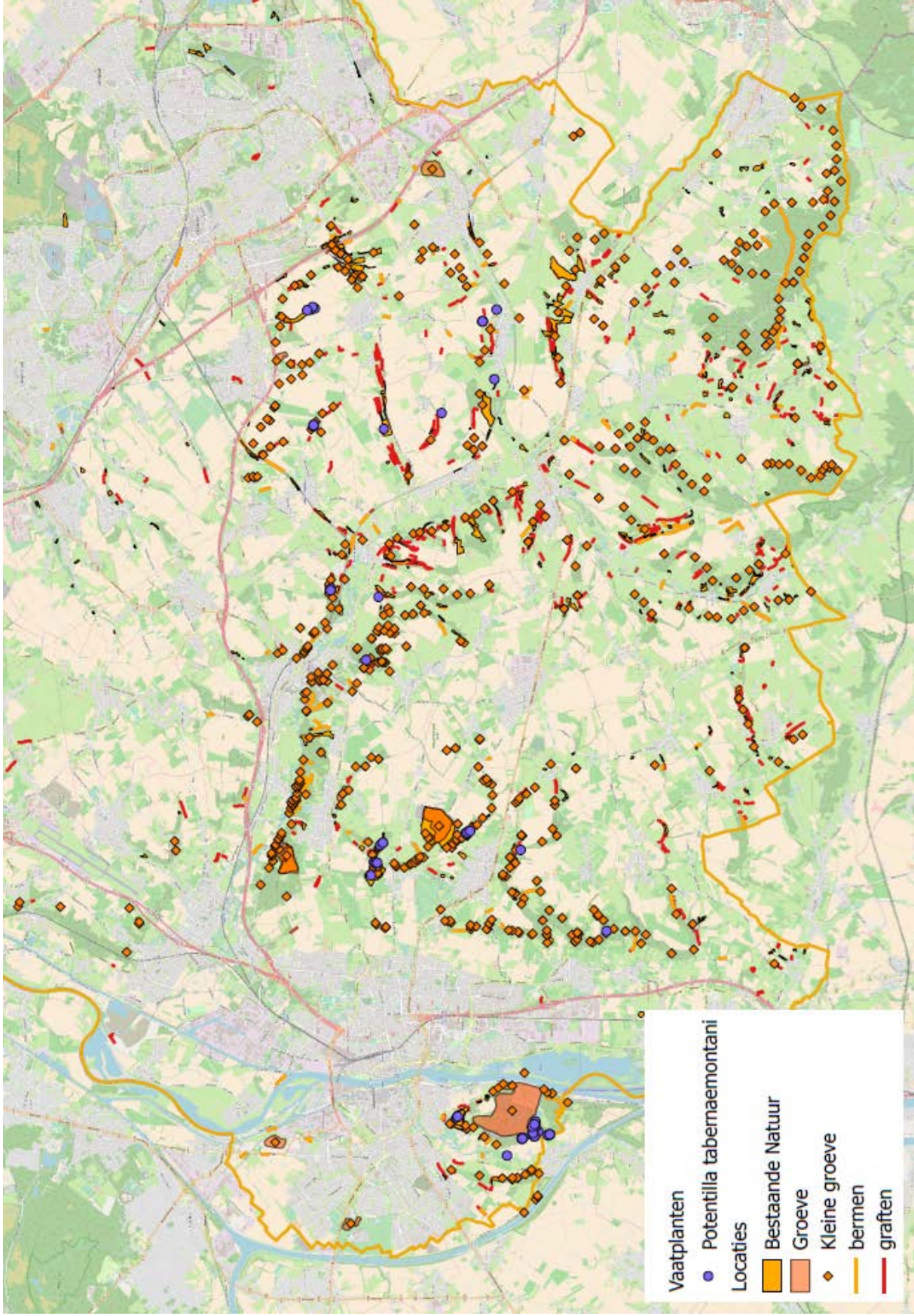


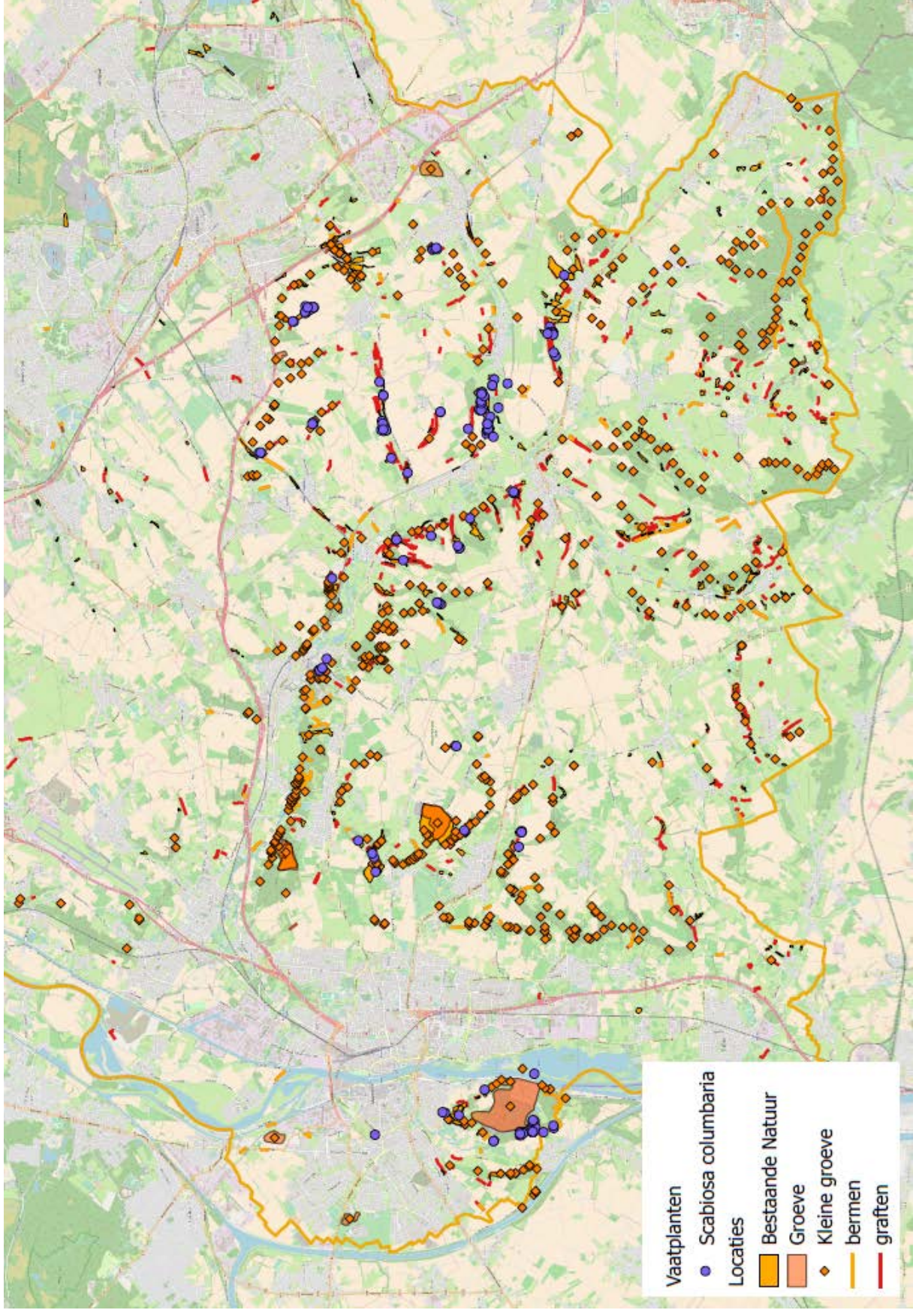


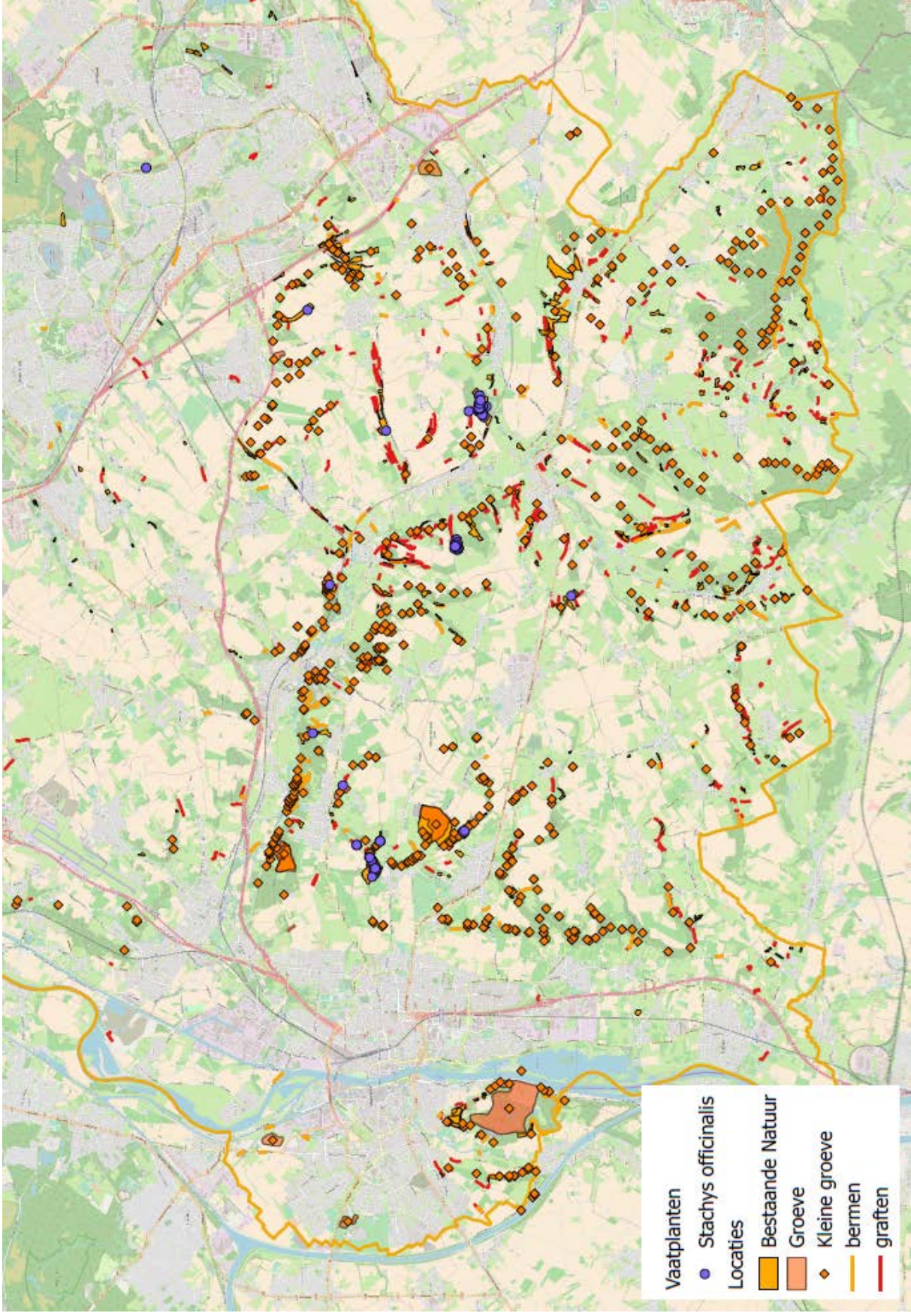


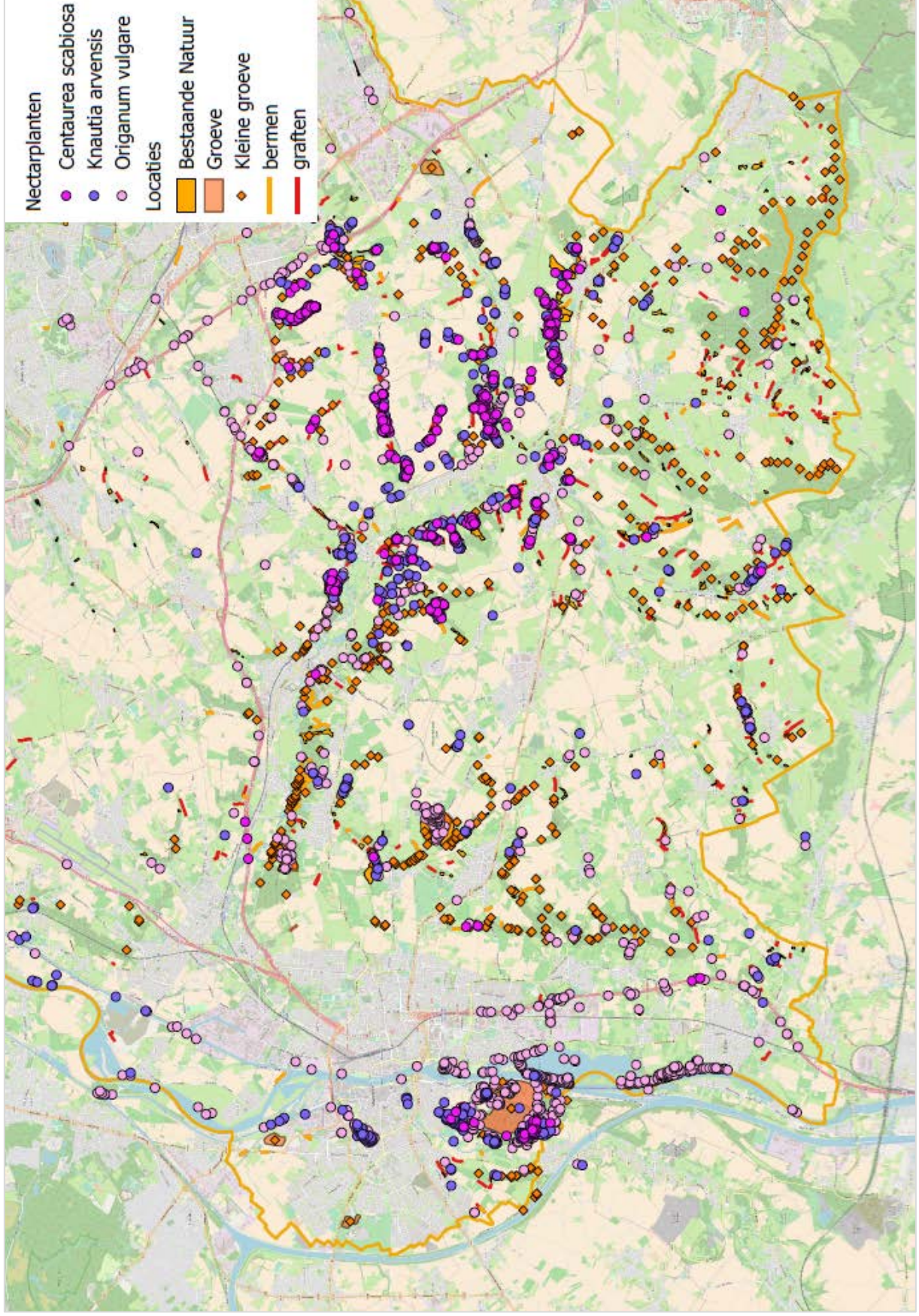












ontwikkeling+beheer natuurkwaliteit

o+bn

Het Kennisnetwerk Ontwikkeling Beheer Natuurkwaliteit:

- is een onafhankelijk en innovatief platform waarin beheer, beleid en wetenschap op het gebied van natuurherstel en -beheer samenwerken;
- ontwikkelt en verspreidt kennis met als doel het structureel herstel en beheer van natuurkwaliteit.

Kennisnetwerk OBN wordt gecoördineerd door de VBNE en gefinancierd door het ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit en BIJ12

Vereniging van bos- en natuurterreineigenaren (VBNE)

Princenhof Park 7
3972 NG Driebergen
0343-745250

drs. W.A. (Wim) Wiersinga
Adviseur Plein van de kennis/
Programmaleider Kennisnetwerk OBN
0343-745255 / 06-38825303
w.wiersinga@vbne.nl

M. (Mark) Brunsveld MSc
Programma-medewerker Kennisnetwerk OBN
0343-745256 / 06-31978590
m.brunsveld@vbne.nl