



Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu

Operationalisering van het begrip 'veerkracht van ecosystemen'

Een empirische verkenning voor planten en dagvlinders

| WOt-werkdocument 338

C.C. Vos, R. Pouwels, M. van Eupen, T. Lemaris, H.A.M. Meeuwsen, W.A. Ozinga,
M. Sterk, M.F. Wallis de Vries



WAGENINGEN UR
For quality of life

Operationalisering van het begrip 'veerkracht van ecosystemen'

De reeks 'Werkdocumenten' bevat tussenresultaten van het onderzoek van de uitvoerende instellingen voor de unit Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu (WOT Natuur & Milieu). De reeks is een intern communicatiemedium en wordt niet buiten de context van de WOT Natuur & Milieu verspreid. De inhoud van dit document is vooral bedoeld als referentiemateriaal voor collega-onderzoekers die onderzoek uitvoeren in opdracht van de WOT Natuur & Milieu. Zodra eindresultaten zijn bereikt, worden deze ook buiten deze reeks gepubliceerd.

Dit werkdocument is gemaakt conform het Kwaliteitshandboek van de WOT Natuur & Milieu.

WOT-werkdocument **338** is het resultaat van een onderzoeksopdracht van het Planbureau voor de Leefomgeving (PBL), gefinancierd door het ministerie van Economische Zaken (EZ). Dit onderzoeksrapport draagt bij aan de kennis die verwerkt wordt in meer beleidsgerichte publicaties zoals Balans van de Leefomgeving en Thematische Verkenningen.

Operationalisering van het begrip ‘veerkracht van ecosystemen’

Een empirische verkenning voor planten en dagvlinders

C.C. Vos

R. Pouwels

M. van Eupen

T. Lemaris

H.A.M. Meeuwsen

W.A. Ozinga

M. Sterk

M.F. Wallis de Vries

Werkdocument 338

Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu

Wageningen, juli 2013

Referaat

C.C. Vos, R. Pouwels, M. van Eupen, T. Lemaris, H.A.M. Meeuwsen, W.A. Ozinga, M. Sterk & M.F. Wallis de Vries (2013). *Operationalisering van het begrip 'veerkracht van ecosystemen; Een empirische verkenning voor planten en dagvlinders*. Wageningen, Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu, WOt-werkdocument 338. 80 blz. 13 fig.; 20 tab.; 61 ref.; 3 bijl.

Voor het natuurbeleid is het van belang inzicht te krijgen in de meerwaarde van het begrip ecologische veerkracht, mede in het licht van de toename van verstoringen door de klimaatverandering. Er is een analyse uitgevoerd naar de relatie tussen heterogeniteit van het landschap en het voorkomen van eigenschappen van dagvlinders en planten. De heterogeniteit van het landschap is in buffers van 500 m tot 10.000 m beschreven met de Shannon-index, de Contagion-index, slootlengte, lengte bomenrijen en oppervlakte moeras of bos. De eigenschappen van planten en dagvlinders hangen samen met resistentie voor verstoringen, herstelvermogen en tolerantie voor variatie in milieufactoren. Een RLQ-analyse laat zien dat in heterogene gebieden vaker eigenschapswaarden voorkomen, die samenhangen met een groot herstelvermogen na een verstoring of een zekere weerstand tegen verstoringen. Dit zijn eigenschappen die de veerkracht van het ecosysteem bij een toenemende kans op weersextremen ten goede zullen komen.

Trefwoorden: veerkracht, ecosysteem, herstelvermogen, landschap, heterogeniteit, soort eigenschappen

Auteurs:

C.C. Vos, R. Pouwels, M. van Eupen, H.A.M. Meeuwsen & W.A. Ozinga: Alterra Wageningen UR
T. Lemaris: student begeleid door de Vlinderstichting, Wageningen
M. Sterk: Wageningen University, Leerstoelgroep Milieusysteemanalyse
M.F. Wallis de Vries: Wageningen University, Laboratorium voor Entomologie

©2013 Alterra Wageningen UR

Postbus 47, 6700 AA Wageningen
Tel: (0317) 48 07 00; fax: (0317) 41 90 00; e-mail: info.alterra@wur.nl

Wageningen University

Leerstoelgroep Milieusysteemanalyse

Postbus 47, 6700 AA Wageningen
Tel: (0317) 48 48 12; fax: (0317) 48 41 90 00; e-mail: office.msa@wur.nl

Wageningen University

Laboratorium voor Entomologie

Postbus 8031, 6700 EH Wageningen
Tel: (0317) 48 29 89; fax: (0317) 48 48 21; e-mail: office.ento@wur.nl

De reeks WOt-werkdocumenten is een uitgave van de unit Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu, onderdeel van Wageningen UR. Dit werkdocument is verkrijgbaar bij het secretariaat. **Het document is ook te downloaden via www.wotnatuurenmilieu.wur.nl.**

Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu, Postbus 47, 6700 AA Wageningen

Tel: (0317) 48 54 71; Fax: (0317) 41 90 00; e-mail: info.wnm@wur.nl; Internet: www.wotnatuurenmilieu.wur.nl

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever. De uitgever aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Inhoud

Samenvatting	7
1 Inleiding	11
1.1 Probleemsituatie en achtergrond	11
1.2 Operationaliseren van het begrip veerkracht	11
1.3 Onderzoeksvragen	12
2 Methoden	13
2.1 Heterogeniteit landschap	13
2.1.1 Landschapsindices	13
2.1.2 GIS-kaarten en landgebruikstypen	15
2.1.3 Berekenen heterogeniteitsmaten	16
2.2 Eigenschappen planten	16
2.3 Eigenschappen dagvlinders	18
2.4 Selectie onderzoeksgebieden	21
2.5 Statistische analyse	24
3 Resultaten	25
3.1 Heterogeniteitsmaten	25
3.1.1 Moeras	25
3.1.2 Bos	28
3.2 Dagvlinders - moeras	30
3.2.1 Verdeling van eigenschappen over zeldzame en algemene soorten	30
3.2.2 Resultaten RLQ-analyse moeras	31
3.3 Planten - moerasgebieden	35
3.3.1 Verdeling van eigenschappen over zeldzame en algemene moerassoorten	35
3.3.2 Resultaten RLQ-analyse	36
3.4 Dagvlinders – bosgebieden	39
3.4.1 Verdeling van eigenschappen over zeldzame en algemene soorten	39
3.4.2 Resultaten RLQ-analyse bos-dagvlinders	39
3.5 Planten – bosgebieden	43
3.5.1 Verdeling van eigenschappen over zeldzame en algemene soorten	43
3.5.2 Resultaten RLQ-analyse	43
4 Conclusies en implicaties voor vervolgonderzoek	47
4.1 Verschil in eigenschappen tussen algemene en zeldzame soorten	47
4.2 Is heterogeniteit van de omgeving een bruikbare maat?	47
4.2.1 Moerassen	47
4.2.2 Bossen	48
4.2.3 Zeldzame versus algemene soorten	49
4.3 Doorwerking in PBL-modellering	49
4.4 Vragen vervolgonderzoek	51
Literatuur	53
Bijlage 1 Bruikbaarheid GIS-bestanden voor berekenen heterogeniteit	57
Bijlage 2 Pythonscript voor het genereren van de heterogeniteitskaart	69
Bijlage 3 Beschrijving landschapsindices heterogeniteit	73

Samenvatting

Doel en achtergrond

Voor het natuurbeleid en de ruimtelijke planning is het van belang inzicht te krijgen in de meerwaarde van het begrip ecologische veerkracht, mede in het licht van de toename van verstoringen (zowel in frequentie als intensiteit) door de klimaatverandering. Wanneer het mogelijk is de ecologische veerkracht van ecosystemen te kwantificeren en handvatten te ontwikkelen waarmee de ecologische veerkracht van een ecosysteem door beheer en ruimtelijke planning versterkt kan worden dan kan dit een belangrijke bijdrage leveren aan het klimaatbestendiger maken van de natuur. Ook het duurzaam leveren van ecosysteefuncties die belangrijk zijn voor de maatschappij (zie Natuurverkenning 2010-2040 (PBL, 2012)) is een drijfveer voor het operationaliseren van het begrip veerkracht. Het doel van dit verkennend onderzoek was om het begrip 'veerkracht van ecosystemen' te operationaliseren in de context van het natuurbeleid. De mogelijkheden zijn onderzocht voor de ontwikkeling van een indicator van ecologische veerkracht en herstelvermogen van ecosystemen. Deze indicator zou bruikbaar moeten zijn op nationale schaal en met de Metanatuurplanner berekend moeten kunnen worden.

In dit werkdocument zijn de meest kansrijke benaderingen voor het operationaliseren van het begrip ecologische veerkracht nader onderzocht. De analyse concentreerde zich op moeras- en boscsystemen. De bruikbaarheid van het begrip veerkracht in deze studie concentreert zich niet alleen op het functioneren en herstelvermogen van ecosystemen, maar richt zich ook op de relatie tussen de veerkracht van ecosystemen enerzijds en de duurzame aanwezigheid van zeldzame soorten anderzijds. Vanuit het natuurbeleid is de duurzame instandhouding van zeldzame soorten namelijk een belangrijke doelstelling. Het is daarom relevant in hoeverre de veerkracht van ecosystemen ook kan bijdragen aan het realiseren van deze doelstellingen.

Het centrale thema van het veerkrachtconcept is de respons van ecosystemen op veranderingen (verstoringen). Een veerkrachtig ecosysteem heeft een zodanig adaptief vermogen dat het ondanks verstoringen toch blijft functioneren. Het is de capaciteit van ecosystemen om verstoringen te absorberen en te veranderen waarbij het adaptieve vermogen behouden blijft (Gunderson, 2000; Carpenter *et al.*, 2001) en het belangrijke ecosysteefuncties kan blijven vervullen. De laatste jaren verschijnen in de literatuur concrete pogingen om het begrip veerkracht te operationaliseren voor het natuurbeleid. Kansrijke ontwikkelingen hebben betrekking op het operationaliseren van begrippen als 'response- en effectdiversiteit' (Elmqvist *et al.*, 2003) waarbij soorten worden geclassificeerd op basis van hun respons op verstoringen evenals het effect dat dit heeft op de functionele diversiteit van het ecosysteem. Ook laten recente studies een positieve relatie zien tussen veerkracht en de ruimtelijke heterogeniteit van natuurgebieden en het omringende landschap (Bengtsson *et al.*, 2003).

Deze voortschrijdende inzichten in het functioneren van ecosystemen bij verstoringen bieden goede mogelijkheden de natuurkwaliteit beter in kaart te brengen op grond van ecologische veerkracht. Als er inderdaad een relatie zou bestaan tussen een hoge heterogeniteit en een grote functionele diversiteit en een groot herstelvermogen dan heb je daarmee een factor in handen waarop het natuurbeleid kan sturen. Heterogeniteit is namelijk tot op zekere hoogte door beheer en ruimtelijke planning te beïnvloeden. De ontwikkeling van een graadmeter die de heterogeniteit van een natuurgebied en het omringende landschap in verband brengt met de functionele diversiteit en herstelvermogen zou daarmee de operationalisering van het begrip veerkracht een stap dichterbij brengen. De verwachting is dat gebieden met een hoge heterogeniteit een grotere functionele diversiteit herbergen dan homogene gebieden. Het herstelvermogen van dergelijke gebieden wordt hoger naarmate er meer soorten voorkomen met een brede tolerantie, een zekere resistentie tegen

verstoringen of een groot herstelvermogen na een verstoring. Daarnaast is het de vraag of zeldzame soorten afwijkende eigenschappen hebben vergeleken met de verdeling van kenmerken van de gehele soortgroep. De volgende onderzoeksvragen stonden centraal:

- Welke eigenschappen van soorten kunnen worden onderscheiden en hoe hangen deze samen met de functionele diversiteit en herstelvermogen?
- Bestaat er een verschil in de verdeling van eigenschappen tussen zeldzame en algemeen voorkomende soorten?
- Bestaat er een relatie tussen de mate van heterogeniteit van gebieden en het omringende landschap en de verdeling van de eigenschappen van de voorkomende soorten?

Methoden

Allereerst is onderzocht welke nationale GIS-bestanden beschikbaar zijn als basis voor het berekenen van de heterogeniteit, omdat het de bedoeling is om een indicator op nationale schaal te ontwikkelen. Vervolgens heeft een selectie plaatsgevonden van landschapsindices die binnen de landschapsecologie zijn ontwikkeld waarmee de heterogeniteit van landschappen kan worden berekend. Heterogeniteitsmaten zijn berekend met Fragstats voor een selectie van moerasgebieden en bosgebieden waar voldoende waarnemingen van planten en dagvlinders beschikbaar waren. Vanuit een centraal punt zijn 5 buffers aangehouden met een straal van 500, 1000, 2000, 5000 en 10.000 meter. Het moerasesysteem bestaat uit de landschapstypen water, rietmoeras, moerasbossen en natuurlijk grasland. Het bosesysteem bestaat uit loofbos of naaldbos onderverdeeld in drie hoogteklassen: 0-5 m, 5-15 m en hoger dan 15 m.

De eigenschappen van planten en dagvlinders zijn bepaald op basis van literatuur. De eigenschappen zijn onderverdeeld in eigenschappen die samenhangen met resistentie voor verstoringen, herstelvermogen na een verstoring en tolerantie voor variatie in milieufactoren.

De verdeling van eigenschappen tussen zeldzame en algemene soorten is onderzocht door middel van een statistische analyse waarbij de Wilcoxon test en Fischer's exact test zijn gebruikt.

De relatie tussen het voorkomen van eigenschappen en de heterogeniteit van het landschap is geanalyseerd met een RLQ-analyse (Doledec *et al.*, 1996). De RLQ-analyse is een relatief nieuwe statistische methode die gebruikt kan worden om de eigenschappen van soorten te relateren aan de eigenschappen van de gebieden waarin ze voorkomen. Met de RLQ-analyse kan een directe relatie worden gelegd tussen heterogeniteitsmaten van de gebieden enerzijds en de eigenschappen van soorten anderzijds, via de abundantie van de soorten per gebied. Met de 'Fourth Corner analyse' (Dray & Legendre, 2008) wordt vervolgens de significantie getest van de met de RLQ-analyse gevonden relaties tussen eigenschappen en heterogeniteitsmaten.

Resultaten

De heterogeniteit van het landschap is beschreven met de Shannon-index, een maat voor de diversiteit aan landgebruikstypen, de Contagion-index een maat voor de aggregatie van landschapstypen, de lengte aan sloten en de lengte aan bomenrijen en oppervlakte moeras of bos. De Shannon-index en de Contagion-index zijn zowel voor het gehele landschap als per ecosysteemtype (moeras of bos) berekend. Het blijkt dat met name bij vlinders de zeldzame soorten een significant geringere tolerantie en herstelvermogen hebben ten opzichte van de algemene soorten (zie paragraaf 3.2.1 voor moeras en paragraaf 3.4.1 voor bos). Voor planten beperken de verschillen zich tot een smallere range voor vocht en stikstof bij de zeldzame moerasplanten (zie paragraaf 3.3.1). Voor bosplanten was het aantal zeldzame soorten te gering om verschillen vast te kunnen stellen.

Met een RLQ-analyse is bepaald of de verdeling van eigenschappen in heterogene landschappen afwijkt van die van homogene landschappen. Voor moerasvlinders komt naar voren dat

eigenschappen die samenhangen met herstelvermogen en tolerantie vaker voorkomen in heterogene landschappen uitgedrukt in Shannon-index moeras, Contagion-index moeras en slootlengte (zie paragraaf 3.2.2 en de samenvatting in hoofdstuk 4). Ook voor moerasplanten zijn relaties gevonden met deze heterogeniteitsmaten echter de relaties zijn zwakker en spelen op kleinere afstand: voor planten op 500 m en voor vlinders op 2000 m (zie paragraaf 3.3.2 en hoofdstuk 4).

De resultaten voor bossen zijn minder eenduidig. Ook voor bossen geldt dat vlinders op grotere afstand reageren dan planten: respectievelijk 5000-10.000 meter en 500-1000 meter. Voor dagvlinders komen eigenschappen die samenhangen met herstelvermogen en tolerantie vaker voor in landschappen met een grote lengte aan sloten en opgaande begroeiing (zie paragraaf 3.4.2 en de samenvatting in hoofdstuk 4). Daarnaast is de Contagion-index voor bos belangrijk, maar de Shannon-index niet. Voor planten worden vaker significante relaties gevonden met de heterogeniteitsmaten gebaseerd op het gehele landschap in plaats van alleen de boselementen (zie paragraaf 3.5.2 en hoofdstuk 4). Over het algemeen nemen de eigenschappen die samenhangen met tolerantie juist af bij een toename van de Shannon-index landschap en Contagion-index landschap. Het is de vraag of heterogeniteit op basis van boshogte een ecologisch relevante maat is met name voor bosplanten. De hoogteklassen 0-5 en 5-15 staan voor jonge bossen, waarin het bosmilieu wellicht nog niet geschikt is voor karakteristieke bossoorten. Ook zou een grote variatie in boshogtes juist ten koste kunnen gaan van het boskernmilieu. Ten slotte staat het kunstmatige karakter van de Nederlandse bossen mogelijk het functioneren van heterogeniteit in de weg: bossen worden aangeplant en gekapt en daarmee is een deel van de heterogeniteit kunstmatig en niet het resultaat van natuurlijke processen.

Wanneer de resultaten worden gekoppeld aan soorten dan blijkt dat de zeldzame soorten vaak relatief weinig van de eigenschappen bezitten die samengaan met veerkracht en herstelvermogen, met name bij dagvlinders (zie paragraaf 4.1). Met andere woorden het zijn juist de algemenere soorten die bijdragen aan het herstelvermogen van een ecosysteem na een verstoring en de heterogeniteit van het landschap lijkt deze soorten daarbij te ondersteunen. Het is niet duidelijk wat dit resultaat nu betekent voor het voorkomen van zeldzame soorten. Het zou bijvoorbeeld kunnen betekenen dat de zeldzame soorten niet perse belangrijk zijn voor de veerkracht en het herstel van ecosystemen. Maar mogelijk profiteren de zeldzame soorten wel indirect van een goed herstelvermogen van het ecosysteem als geheel. Het kan ook zijn dat de beschreven heterogeniteitsmaten wel van betekenis zijn voor de algemene soorten (habitat generalisten) maar niet specifiek genoeg zijn voor zeldzame soorten (habitat specialisten). Specifieke verschillen in habitatkwaliteit en beheer konden met deze analysemethode niet worden meegenomen, omdat hiervoor de land dekkende GIS-informatie ontbreekt.

De analyses hebben laten zien dat in heterogene gebieden vaker eigenschapswaarden voorkomen, die samenhangen met een groot herstelvermogen na een verstoring of een zekere weerstand tegen verstoringen. Dit zijn eigenschappen die de veerkracht van het ecosysteem bij een toenemende kans op weersextremen ten goede zullen komen. In de Metanatuurplanner zou de heterogeniteit van gebieden aanvullend op de gebiedsgrootte als extra factor kunnen worden meegenomen.

Het is aannemelijk dat veerkrachtige ecosystemen bij zullen dragen aan de zekerheid van levering van ecosystemediensten nu en in de toekomst. Een ecosysteem met een goede vertegenwoordiging van deze eigenschappen is minder gevoelig voor verstoringen en heeft daarmee een hogere veerkracht. In dergelijke ecosystemen zal ook de levering van ecosystemediensten beter gewaarborgd zijn. Een volgende onderzoeksstap zou kunnen zijn om van alle moerasgebieden in Nederland de heterogeniteit te bepalen als indicator voor het herstelvermogen.

1 Inleiding

1.1 Probleemsituatie en achtergrond

Het Nederlands natuurbeleid heeft er door klimaatverandering een extra drukfactor bijgekregen. Verzuring, verdroging, vermesting en versnippering hebben het realiseren van natuurdoelen al flink onder druk gezet. Met onder meer effectgerichte maatregelen wordt geprobeerd nadelige effecten van deze ver-thema's tegen te gaan en hierbij zijn belangrijke successen geboekt. De vraag doet zich voor of veerkrachtige ecosystemen beter opgewassen zijn tegen de extra verstoringen door klimaatverandering omdat veerkrachtige ecosystemen beter in staat zouden zijn om verstoringen op te vangen (Vonk *et al.*, 2010). Daarnaast is het de vraag hoe het veerkrachtconcept kan worden geoperationaliseerd voor het natuurbeleid (Kramer *et al.*, 2009).

Het centrale thema van het veerkrachtconcept is de respons van ecosystemen op veranderingen (verstoringen). Een veerkrachtig ecosysteem heeft een zodanig adaptief vermogen dat het ondanks verstoringen toch blijft functioneren. Het is de capaciteit van ecosystemen om verstoringen te absorberen en te veranderen waarbij het adaptieve vermogen behouden blijft (Gunderson, 2000, Carpenter *et al.*, 2001) en belangrijke ecosysteemfuncties kan blijven vervullen. Het begrip veerkracht is de afgelopen decennia zeer uitgebreid bediscussieerd in de wetenschappelijke literatuur zonder dat dit tot bruikbare handvatten voor het natuurbeleid heeft geleid (Sterk *et al.*, 2013). Recentelijk verschijnen in de literatuur echter concrete pogingen om het begrip veerkracht te operationaliseren voor het natuurbeleid. Kansrijke ontwikkelingen hebben betrekking op het operationaliseren van begrippen als 'response- en effectdiversiteit' (Elmqvist *et al.*, 2003) waarbij soorten worden geclassificeerd op basis van hun respons op verstoringen evenals het effect dat dit heeft op de functionele diversiteit van het ecosysteem. Ook de positieve relatie tussen veerkracht en de ruimtelijke heterogeniteit van natuurgebieden en het omringende landschap (Bengtsson *et al.*, 2003) biedt aanknopingspunten. Deze voortschrijdende inzichten in het functioneren van ecosystemen bij verstoringen bieden goede mogelijkheden de natuurkwaliteit beter in kaart te brengen op grond van ecologische veerkracht.

Voor het natuurbeleid en de ruimtelijke planning is het van belang inzicht te krijgen in de meerwaarde van het begrip ecologische veerkracht, mede in het licht van de toename van verstoringen (zowel in frequentie als intensiteit) door de klimaatverandering. Wanneer het mogelijk is de ecologische veerkracht van ecosystemen te kwantificeren en handvatten te ontwikkelen waarmee de ecologische veerkracht van een ecosysteem door beheer en ruimtelijke planning versterkt kan worden dan kan dit een belangrijke bijdrage leveren aan het klimaatbestendig maken van de natuur. Ook het duurzaam leveren van ecosysteemfuncties die belangrijk zijn voor de maatschappij (zie NVK 2010-2040 (PBL,2012)) is een drijfveer voor het operationaliseren van het begrip veerkracht.

Vanuit het natuurbeleid is de duurzame instandhouding van zeldzame soorten een belangrijke doelstelling. Het is daarom relevant te weten in hoeverre de veerkracht van ecosystemen ook kan bijdragen aan de instandhouding van zeldzamen soorten.

1.2 Operationaliseren van het begrip veerkracht

Functionele diversiteit: de som van de eigenschappen van soorten

Soorten kunnen in functionele groepen worden ingedeeld op basis van hun eigenschappen, bijvoorbeeld volgens de methode van Diaz *et al.* (2007) of Grime (2001) voor planten. Bepaalde planteneigenschappen kunnen worden gerelateerd aan veerkracht, omdat ze een functie hebben in het herstelvermogen van het systeem na een verstoring, zoals het voorkomen van een zaadbank,

aantal zaden, manier van verspreiden en dergelijke. Sommige eigenschappen hebben een directe relatie met de ruimtelijke kenmerken van het landschap, zoals het dispersievermogen van soorten in relatie tot de versnippering van het landschap (Ozinga *et al.*, 2008). De wisselwerking tussen de kenmerken van het landschap enerzijds en de kenmerken van soorten anderzijds betekent dat het landschap ook invloed kan hebben op het voorkomen van deze kenmerken en de bijbehorende soorten in gebieden.

Relatie heterogeniteit en veerkracht

Het vergroten van de heterogeniteit van natuurgebieden en het omringende landschap wordt in toenemende mate genoemd als een van de kansrijke adaptatiemaatregelen voor het opvangen van verstoringen door weersextremen (zie review Heller & Zavaleta, 2009). Hodgson *et al.* (2009) stellen dat een focus op regio's met een hoge milieuvaryatie een goede strategie is om veerkracht te creëren omdat daarmee weersextremen beter kunnen worden opgevangen. De veerkracht van gebieden zou worden versterkt door meer heterogeniteit binnen gebieden en het omringende landschap te genereren. De heterogeniteit van een gebied en het omringende landschap speelt een belangrijke rol in het herstel na een verstoring. Herstel treedt op vanuit die delen van het gebied die niet zijn getroffen en van waaruit het getroffen deel opnieuw kan worden gekoloniseerd (intern geheugen). Heterogeniteit ontstaat in gebieden waar ruimte is voor overgangen van nat naar droog, voor open en dichte vegetatie, voor hoogteverschillen, enzovoort.

Er begint empirische onderbouwing te ontstaan dat heterogeniteit inderdaad leidt tot minder grote fluctuaties in populaties (Piha *et al.*, 2007, Oliver *et al.*, 2010). In ons onderzoek willen we niet naar afzonderlijke soorten kijken maar naar de functionele diversiteit binnen soortengroepen. We willen de relatie onderzoeken tussen de heterogeniteit van een gebied en het omringende het landschap, en de functionele diversiteit van de in het gebied voorkomende soorten.

Relatie heterogeniteit landschap, functionele diversiteit en herstelvermogen van het ecosysteem

Als er inderdaad een relatie zou bestaan tussen een hoge heterogeniteit en een grote functionele diversiteit en een groot herstelvermogen dan heb je daarmee een factor in handen waarop het natuurbeleid kan sturen. Heterogeniteit is namelijk tot op zekere hoogte door beheer en ruimtelijke planning te beïnvloeden. De ontwikkeling van een graadmeter die de heterogeniteit van een natuurgebied en het omringende landschap in verband brengt met de functionele diversiteit zou daarmee de operationalisering van het begrip veerkracht een stap dichterbij brengen.

De verwachting is dat gebieden met een hoge heterogeniteit een grotere functionele diversiteit herbergen dan homogene gebieden. Het herstelvermogen van dergelijke gebieden wordt hoger naarmate er meer soorten voorkomen met een brede tolerantie, een zekere resistentie tegen verstoringen of een groot herstelvermogen na een verstoring. Daarnaast is het de vraag of zeldzame soorten afwijkende eigenschappen hebben vergeleken met de verdeling van kenmerken van de gehele soortgroep. In hoeverre dragen zeldzame plantensoorten bij aan de functionele diversiteit en in hoeverre zijn zeldzame soorten afhankelijk van de heterogeniteit van het landschap?

1.3 Onderzoeksvragen

Het onderzoek is uitgevoerd in 2011 en 2012 en richt zich op planten en dagvlinders in twee eco-systeemtypen: moerasgebieden en bosgebieden. De volgende onderzoeksvragen stonden centraal:

- Welke eigenschappen van soorten kunnen worden onderscheiden en hoe hangen deze samen met de functionele diversiteit en herstelvermogen?
- Bestaat er een verschil in de verdeling van eigenschappen tussen zeldzame en algemeen voorkomende soorten?
- Bestaat er een relatie tussen de mate van heterogeniteit van gebieden en het omringende landschap en de verdeling van de eigenschappen van de voorkomende soorten?

2 Methoden

2.1 Heterogeniteit landschap

2.1.1 Landschapsindices

Er zijn in de landschapsecologie een groot aantal maten ontwikkeld waarmee op basis van GIS-kaarten de heterogeniteit van het landschap kan worden beschreven (bijvoorbeeld FRAGSTATS, McGarigal & Marks 1994; Wu & Hobbs 2007). In Tabel 1 staat een overzicht van veel gebruikte landschapsindices voor de heterogeniteit van landschappen.

Heterogeniteit heeft te maken met variatie in condities (bijvoorbeeld droog-nat, open-gesloten habitat, expositie, geomorfologie, e.d.). Heterogeniteit kan worden gedefinieerd als: ruimtelijke discontinuïteit in ecologisch relevante kenmerken (Knaapen *et al.*, 1999). Een gebied wordt als heterogener beschouwd naarmate er meer habitattypen en/of landgebruikstypen in voorkomen. Heterogeniteit wordt gedeeltelijk bepaald door het abiotisch functioneren van landschappen daarnaast speelt het menselijk landgebruik een belangrijke rol.

Heterogeniteit omvat drie aspecten (Knaapen *et al.*, 1999, zie Tabel 1):

1. De *diversiteit* aan habitattypen en/of landgebruikstypen in het landschap.
2. De *configuratie*, de mate van aggregatie van habitattypen en/of landgebruikstypen .
3. De *vorm* ofwel de grilligheid van de samenstellende habitat en landgebruikselementen.

In Tabel 4 staat een overzicht van veel gebruikte heterogeniteitsmaten waarmee de bovenstaande eigenschappen van heterogeniteit worden beschreven. Deze maten kunnen met het programma FRAGSTATS (<http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>) worden berekend (McGarigal & Marks 1994;). In Bijlage 3 zijn de landschapsindices gedetailleerd beschreven.

Tabel 1: Overzicht veel gebruikte landschapsindices voor het beschrijven van de heterogeniteit van het landschap

Hoofd Categorie Index	Naam Landschap index	Omschrijving	Bruikbaar voor meten heterogeniteit
Diversiteit (Diversity metrics)	Shannons Diversity Index of Shannon- Wiener Index	Oorspronkelijk afkomstig uit de ecologie, maar ook geschikt voor het beschrijven van de diversiteit aan landschapstypen	Zeer veel gebruikte basale heterogeniteitsmaat geschikt om de diversiteit van landschapstypen te beschrijven
Diversiteit (Diversity metrics)	Simpsons Diversity Index	Vergelijkbaar met de Shannon Diversity Index maar minder gevoelig voor zeer zeldzame landschapstypen.	Idem, maar minder gevoelig voor zeldzame landschapstypen.
Configuratie (Contagion or Interspersion metrics)	Contagion-index	Mate van aggregatie van het landschap. Het over alle landschapstypen gesommeerde product .	Zeer veel gebruikte maat geschikt om de configuratie van de heterogeniteit mee te beschrijven
Vorm (Shape metrics)	Shape Index Distribution	De vorm van een gebied wordt berekend door de omtrek van het gebied te delen door de minimale omtrek van een gebied met een dergelijk oppervlakte.	Een relatieve maat voor de grilligheid van contouren.

Een verkenning van de literatuur naar de gebruikte landschapsindices waarmee de heterogeniteit van het landschap kan worden beschreven in relatie tot het voorkomen van soorten of soorteigenschappen leert dat vooral de Shannon-Wiener Index veel wordt gebruikt.

- Oliver *et al.* (2010) beschreven de heterogeniteit van het landschap met de Shannon-Wiener Index (Tabel 1). Zij toonden aan dat voor 36 dagvlindersoorten de heterogeniteit op landschapsschaal (1-5 km, 12 landschapstypen) een stabiliserend effect heeft op de populatiefluctuaties van dagvlinders.
- Piha *et al.* (2007) gebruikten eveneens de Shannon-Wiener index (SHDI) om landschappelijke heterogeniteit te beschrijven. Zij toonden aan dat de terugval in reproductie van de bruine kikker (*Rana temporaria*) in de extreem droge zomer van 2003 geringer was in heterogene landschappen.
- Atauri & Lucio (2001) gebruikten een simpelere diversiteitsmaat om de heterogeniteit van het landschap te berekenen: het aantal landschapstypen per hectare. Voor vogels en lepidoptera was landschapsheterogeniteit de belangrijkste verklarende variabele voor soortendiversiteit, terwijl de specifieke compositie van het landschap minder belangrijk was. Voor amfibieën en reptielen was de abundantie van specifieke landschapstypen belangrijker dan de heterogeniteit voor het verklaren van soortenrijkdom.
- Marini *et al.* (2010) gebruikten de Shannon-index voor het beschrijven van habitat diversiteit (4 habitattypen). Een toename van de habitatdiversiteit binnen het leefgebied vergrootte de soortendiversiteit van orthopoden onafhankelijk van de grootte van het gebied of de mobiliteit van de soort. Deze studie heeft niet de heterogeniteit van het omringende landschap in beschouwing genomen.
- Kumar *et al.* (2009) gebruikten een groot aantal maten om de heterogeniteit van het landschap te beschrijven. De heterogeniteit van het landschap droeg significant bij aan de vlinderdiversiteit. De volgende FRAGSTATS landschapsindices waren significant: Mean Patch Size; Patch Richness Density; Mean Edge Contrast Index and Interspersion/juxtaposition index.

In de literatuur wordt vooral de Shannon-Wiener Index gebruikt. Dit is een maat die de diversiteit aan habitattypen en/of landgebruikstypen beschrijft. Hoewel de Simons Diversity Index eveneens de diversiteit aan landschapstypen beschrijft en het voordeel heeft dat hij minder gevoelig is voor zeldzame landschapstypen, wordt deze maat veel minder gebruikt. Om onze resultaten beter te kunnen vergelijken met resultaten van anderen is voor de Shannon-Wiener Index gekozen.

Veel studies beperken zich tot een diversiteitsmaat zonder rekening te houden met de andere kenmerken van heterogeniteit zoals configuratie en vorm. Wij hebben gekozen voor de *Contagion-index* als maat voor de aggregatie van verschillende landschapstypen. De Contagion-index is een veelgebruikte maat om de mate van 'klontering' van landschapstypen te beschrijven. De grilligheid van contouren, uitgedrukt in de *Shape index* zou een derde geschikte maat kunnen zijn, deze lijkt echter een verbijzondering van de eerste twee maten en is daardoor voor ons doel waarschijnlijk te gedetailleerd.

Lijnvormige elementen

De bovenstaande indices zijn gebaseerd op vlakvormige elementen. Lijnvormige elementen dragen echter ook bij aan de heterogeniteit van het landschap. Met name in het cultuurlandschap zijn lijnvormige elementen zoals houtwallen en sloten vaak de enige elementen met een (semi) natuurlijk karakter. Deze elementen dragen bijvoorbeeld bij aan de connectiviteit van het landschap (Grashof *et al.*, 2009) en leveren variatie op in microklimaat van open naar dichte vegetaties bij opgaande begroeiing of van droog naar nat bij waterlopen. Daarom is de lengte aan lijnvormige elementen in het landschap meegenomen als heterogeniteitsmaat.

2.1.2 GIS-kaarten en landgebruikstypen

Er heeft een analyse plaatsgevonden welke GIS-databestanden het meest geschikt zijn voor het genereren van de heterogeniteitsmaten. De volgende databestanden zijn op hun bruikbaarheid geanalyseerd: Top10NL, Basiskaart Natuur, Beheertypenkaart Natuur, Viris, LGN5 Natuur, Grondwaterkaart en AHN (zie Bijlage 1 voor een gedetailleerde beschrijving). Het Top10NL bestand komt als het meest geschikt naar voren omdat:

- het bestand alle relevante landgebruikstypen bevat;
- het bestand binnen de landgebruikstypen een extra onderscheid voor natte condities maakt wat relevant is voor moerasgebieden;
- het bestand recent is;
- het bestand een gedetailleerd vectorbestand is, en is om te zetten naar een rasterbestand met zelf te bepalen resolutie (er is gekozen voor een resolutie van 5 x 5 m, gedetailleerd maar ook nog met een hanteerbare bestands grootte);
- het bestand goed gedocumenteerd is.

Lijnvormige elementen zijn afkomstig van het Viris-bestand. Deze heterogeniteit wordt uitgedrukt in de lengte aan dooradering van sloten, bomerijen en heggen per oppervlakte-eenheid.

Voor het ecosysteem moeras is aanvullende informatie toegevoegd uit de Basiskaart Natuur omdat hierin onderscheid gemaakt wordt tussen agrarisch grasland en natuurlijk grasland. Het natuurlijke grasland is een relevant type voor het moerasesysteem. Voor het ecosysteem bos is aanvullende informatie over boshoopte toegevoegd afgeleid van het AHN-bestand (Hazeu *et al.*, 2009).

Tabel 2: Landschapstypen die zijn gebruikt om de heterogeniteit van moerasgebieden en het omringende landschap te berekenen. Bij 'heterogeniteit hele landschap' zijn de heterogeniteitsmaten gebaseerd op het hele landschap en zijn ook de niet-moeras gerelateerde landgebruikstypen meegenomen, zoals akkers en bebouwd gebied. Bij 'heterogeniteit moeras' is de heterogeniteit alleen gebaseerd op moerastypen.

Heterogeniteit hele landschap	Heterogeniteit moeras
Water	Water
Riet-moeras	Riet-moeras
Moerasbos	Moerasbos
Natuurlijk gras	Natuurlijk grasland
Agrarisch gras	Rest
Akker	Rest
Loofbos	Rest
Naaldbos	Rest
Heide/Zand	Rest
Bebouwd	Rest
Onbekend	Rest
Lengte sloten	Lengte sloten
Lengte opgaande begroeiing	Lengte opgaande begroeiing

Tabel 2 geeft een overzicht welke landgebruikstypen zijn gebruikt voor het berekenen van de heterogeniteitsmaten voor het moerasesysteem en Tabel 3 voor het bosecosysteem. Het script voor het genereren van de heterogeniteitskaart is opgenomen in Bijlage 2. De landgebruikstypen zijn voor het ecosysteemtype waar de focus op ligt zo veel mogelijk gedifferentieerd, terwijl de overige landgebruikstypen zo veel mogelijk gelijk zijn gehouden. Dit betekent dat bij de moerasanalyse het moeras is opgesplitst in vier typen: water, riet-moeras, moerasbos en natuurlijk grasland. Bij de bosanalyse is bos opgesplitst in zes typen: loofbos met drie hoogtes en naaldbos met drie hoogtes. Verder is in beide analyses onderscheid gemaakt tussen heterogeniteitsmaten die gebaseerd zijn op het hele landschap en maten die alleen naar de heterogeniteit kijken binnen bos respectievelijk moeras gerelateerde landgebruikstypen.

Tabel 3: Landschapstypen die zijn gebruikt om de heterogeniteit van bosgebieden en het omliggende landschap te berekenen. Bij 'heterogeniteit hele landschap' zijn de heterogeniteitsmaten gebaseerd op het hele landschap en zijn ook de niet-bos gerelateerde landgebruikstypen meegenomen, zoals akkers en bebouwd gebied. Bij 'heterogeniteit bos' is de heterogeniteit alleen gebaseerd op bostypen.

Heterogeniteit hele landschap	Heterogeniteit bos
Loofbos hoogte 0-5 m	Loofbos hoogte 0-5 m
Loofbos hoogte 5-15 m	Loofbos hoogte 5-15 m
Loofbos hoogte > 15 m	Loofbos hoogte > 15 m
Naaldbos hoogte 0-5 m	Naaldbos hoogte 0-5 m
Naaldbos hoogte 5-15 m	Naaldbos hoogte 5-15 m
Naaldbos hoogte > 15 m	Naaldbos hoogte > 15 m
Moeras en Water	Rest
Gras	Rest
Akker	Rest
Heide/Zand	Rest
Bebouwd	Rest
Onbekend	Rest
Lengte sloten	Lengte sloten
Lengte opgaande begroeiing	Lengte opgaande begroeiing

2.1.3 Berekenen heterogeniteitsmaten

De heterogeniteitsmaten zijn berekend met Fragstats (McGarigal & Marks, 1994) voor de moeras- en bosgebieden en hun omgeving vanuit een centraal punt: het zwaartepunt van de looproute voor vlinders en het centrum van het km-hok voor de planten. Vanuit dit centrale punt zijn vijf buffers aangehouden met straal van 500, 1000, 2000, 5000 en 10.000 meter. Per buffer zijn de volgende heterogeniteitsmaten berekend (zie Tabel 4). In Bijlage 3 zijn de Shannon-index en Contagion-index gedetailleerd beschreven.

Tabel 4: Overzicht heterogeniteitsmaten voor moerasgebieden (links) en bosgebieden (rechts) berekend voor buffers met een straal van 500, 1000, 2000, 5000 en 10.000 m.

Heterogeniteitsmaten analyse moerasgebieden	Heterogeniteitsmaten analyse bosgebieden
Shannon-landschap	Shannon-landschap
Shannon-moeras	Shannon-bos
Contagion-landschap	Contagion-landschap
Contagion-moeras	Contagion-bos
Oppervlakte moeras	Oppervlakte bos
Slootlengte	Slootlengte
Boomlengte	Boomlengte

2.2 Eigenschappen planten

Uit onderzoek blijkt dat de combinatie van kenmerken bij planten niet willekeurig is (Lavorel & Garnier, 2002; Viard-Cr  tat *et al.*, 2011). Planten ontwikkelen strategie  n om te blijven voortbestaan en daarmee bij te dragen aan de veerkracht van het systeem (Diaz & Cabido, 1997). Dit kan in een vegetatieve of een regeneratieve fase zijn, dus als zichtbare plant of als zaadje of bijvoorbeeld een wortelstok. Vele omgevingsfactoren hebben invloed op het voorkomen van strategie  n. Bovendien kunnen plantenkenmerken onafhankelijk van elkaar reageren op verschillende omgeving gradi  nten (Cadotte *et al.*, 2011). Hierdoor is de relatie tussen functionele diversiteit en biodiversiteit vaak niet lineair. De eigenschappen zijn verdeeld in de categorie  n: resistentie, herstelvermogen en tolerantie (Tabel 5).

Tabel 5: Overzicht van de eigenschappen van planten

Eigenschappen	Uitleg eigenschappen	Verdeling	Klassen/index	Literatuur
Resistentie				
Lifespan	Levensduur	Nominaal	1= annual ; 2=perennial	Kleyer <i>et al.</i> (2008), Wamelink <i>et al.</i> (2008)
Growthform	Combinatie van morfologie en standplaatsfactoren	Nominaal	1= other; 2= hemi-cryptophyte, 3= cryptophytes; 4=therophyte	Kleyer <i>et al.</i> (2008)
Canopyhgt	Hoogste punt van de plant	Continu	kwantitatief	BIOPOP April 2005, http://www.ecoflora.co.uk
Leafsize	Bladgrootte	Continu	kwantitatief	BIOPOP April 2005, Klotz <i>et al.</i> (2002), Kleyer <i>et al.</i> (2008), expert kennis
Houtig	Stevigheid van de plant			
Herstelvermogen				
Clonalgrowth	Vegetatieve voortplanting	Nominaal	1=ja; 2=nee	Klimešová & De Bello (2009): CLO-PLA
Dispmode	Dispersie method Winddispersie Dispersie door vogels	Ordinaal	1 = ja, 2 = nee	Bouman <i>et al.</i> (2000), Royal Botanic Gardens Kew (2008)
Lateralspread	Laterale verspreiding per jaar (m)	Ordinaal	1= 0; 2= <0.01; 3= > 0.01 en <0.25; 4= >0.25	Klimešová & De Bello (2009): CLO-PLA; Kleyer <i>et al.</i> (2008)
Seedlong	Overlevingsduur zaad in bodem	Ordinaal	1=transient; 2=short term; 3=long term	Klotz <i>et al.</i> (2002)
Seedmass	Zaad gewicht	Continu	kwantitatief	Royal Botanic Gardens Kew (2008)
Tolerantie				
Vocht-tolerant	Tolerantie voor variatie in bodemvocht	Nominaal	0=geringe tolerantie; 1=hoge tolerantie	Ellenberg <i>et al.</i> (1992); Ozinga (2008)
Zuurg-tolerant	Tolerantie voor variatie in zuurgraad bodem	Nominaal	0=geringe tolerantie; 1=hoge tolerantie	Ellenberg <i>et al.</i> (1992); Ozinga (2008)
Stiksind-tolerant	Tolerantie voor variatie in stikstofbeschikbaarheid	Nominaal	0=geringe tolerantie; 1=hoge tolerantie	Ellenberg <i>et al.</i> (1992); Ozinga (2008)
Licht-tolerant	Tolerantie voor variatie in het beschikbare licht	Nominaal	0=geringe tolerantie; 1=hoge tolerantie	Ellenberg <i>et al.</i> (1992); Ozinga (2008)
Status				
RI2000	Rode Lijst-status	Nominaal	0=niet op RL; 1= wel op RL	Van der Meijden <i>et al.</i> (2000)

Eigenschappen voor resistentie en tolerantie bepalen of een soort gevoelig is voor verstoringen. Eigenschappen voor herstelvermogen bepalen of een plant in staat is zich snel te herstellen na een verstoring. De eigenschappen lifespan, growthform, canopyheight en leafsize vertellen wat de reactie van planten is op verstoring bijvoorbeeld klimaatextremen in de vorm van extreme droge zomers en extreme natte winters die van invloed zijn op de waterhuishouding (Kleyer *et al.*, 2008). De kenmerken clonal growth (Van Groenendael *et al.*, 1996) dispersal mode, lateral spread, seed longevity en seed mass zijn kenmerken die de plant helpen terug te keren na een verstoring (Kleyer *et al.*, 2008). De kenmerken lichttolerantie, vochttolerantie, zuurgraadtolerantie en stikstoftolerantie zijn kenmerken die de tolerantie van planten voor (schommelingen in) omgevingsfactoren aangeven. Specialisten zullen een lage tolerantie kennen, en generalisten een hoge tolerantie. De Rode Lijst-status is geen eigenschap van de plant maar geeft aan of de soort in zijn voorkomen in Nederland wordt bedreigd.

2.3 Eigenschappen dagvlinders

Eigenschappen

De selectie van Dagvlindereigenschappen is gebaseerd op een korte literatuurstudie over dagvlindereigenschappen en de verwachting van eigenschappen die gerelateerd zijn aan heterogeniteit.

De effect-eigenschappen gaan uit van de functie die dagvlinders vervullen in het ecosysteem waarin zij leven (Elmqvist *et al.*, 2003). De belangrijkste functie die daaruit naar voren komt is de bestuiving van bloemen. De diversiteit binnen deze functie wordt bepaald door wat voor type bloemen worden bezocht door welke vlindersoort. Dit hangt sterk samen met de diepte van de bloem en de tong- of proboscislengte van de vlinder (Corbet 2000). De tonglengte is bekend voor een groot aantal Britse dagvlindersoorten (Porter *et al.*, 1992) en kan dus gebruikt worden om de functionele diversiteit te testen. Verwacht wordt dat een grotere heterogeniteit een hogere diversiteit aan planten met verschillende bloemdieptes met zich meebrengt en daarmee een hogere diversiteit aan dagvlinders met verschillende tonglengtes aantrekt. Andersom vergroot een hoge diversiteit aan tonglengtes bij de vlinders de kans op bestuiving voor de plantensoorten.

De response-eigenschappen bepalen hoe een dagvlinder zijn manier van leven afstemt op zijn omgeving en reageert op verstoringen (Elmqvist *et al.*, 2003). Uit studies waarbij dagvlinders in groepen worden geassocieerd aan de hand van hun response-eigenschappen (Shreeve *et al.*, 2001; Lizée *et al.*, 2011) komen een aantal eigenschappen naar voren die significant verschillen tussen deze groepen. De eigenschappen zijn in te delen in drie aspecten: resistentie, herstelvermogen en tolerantie (zie Tabel 6).

Resistentie

De eigenschappen die vallen onder resistentie geven een indicatie hoe kwetsbaar dagvlindersoorten zijn voor verstoringen, zoals klimaatverandering.

De overwinteringsstrategie van dagvlinders is afhankelijk van de voedselplant van de larve. Vlinders die overwinteren als ei of rups ontwikkelen zich voor een groot deel in het voorjaar en zijn dus afhankelijk van de synchronisatie met hun voedselplanten, maar zijn ook sterker afhankelijk van een warm microklimaat dan soorten die als pop of vlinder overwinteren. Dagvlinders die als ei of rups overwinteren gaan in aantal achteruit ten opzichte van pop- of vlinderoverwinteraars (Wallis de Vries & Van Swaay, 2006). In dit verband kan de overwinteringsstrategie dus als een indicator van kwetsbaarheid of tolerantie van soorten voor veranderende omstandigheden worden gezien, zoals veranderingen in het microklimaat als gevolg van klimaatverandering en/of eutrofiering. De indeling volgt Bink (1992).

Onder extreme (micro)klimaat- en habitatcondities is het voor vlinders moeilijker om te overleven. De tolerantie voor extreme klimaatcondities (koude en hitte) als wel tolerantie voor droogte wordt uitgedrukt in hardheid. Dit bepaalt sterk in welk klimaat de vlinder kan leven en geeft een indicatie van de tolerantie voor klimaatverandering. De indeling volgt Bink (1992).

De STI (Species Temperature Index) geeft de gemiddelde temperatuur in de belangrijkste activiteit periode in de levenscyclus van dagvlinders (maart t/m augustus) in het Europese areaal van elke vlindersoort (naar Settele *et al.*, 2008). Daarmee geeft de STI een indicatie van de klimatologische niche van de soorten en ook van de tolerantie voor klimaatverandering.

Tabel 6: Overzicht van de eigenschappen van de dagvlinders. De eigenschappen zijn onderverdeeld in de aspecten herstelvermogen, resistentie en tolerantie. Verdeling geeft aan of de waarden van de eigenschap nominaal, ordinaal of continu verdeeld zijn. Index betekent dat de waarden in ordinale klassen zijn verdeeld die gebruikt kunnen worden als continue index. In het geval van een nominale of ordinale verdeling is er een uitleg van de gebruikte klassenindeling bijgevoegd. De kolom 'literatuur' geeft aan welke literatuur is gebruikt voor het verkrijgen van de waarden.

Categorie	Eigenschappen	Verdeling	Klassen / index	Literatuur
Herstelvermogen	Trekgedrag	Continu (index)	Index 1 - 9	Bink (1992)
	Voltinisme	Ordinaal	2 klassen: 1 = 1 generatie; 2 = meer generaties (van 1 of 2 tot 4)	Bink (1992)
	Bijsturing	Nominaal	2 klassen: 1 = geen bijsturing of waardplantgerichte synchronisatie; 2 = weegerichte bijsturing	Bink (1992)
	Reproductiecapaciteit (aantal eieren)	Continu (index)	Index 1 - 9	Bink (1992)
Resistentie	Overwinteringsstrategie	Ordinaal	4 klassen: 1 = ei of nuchtere rups; 2 = half-volgroeiende of volgroeiende rups; 3 = pop; 4 = volwassen vlinder	Bink (1992)
	STI (Summer Temperature Index)	Continu		Settele <i>et al.</i> (2008)
	Hardheid	Continu (index)	Index 1 - 9	Bink (1992)
Tolerantie	Voedselspecialisatie larven	Ordinaal	2 klassen: 1 = mono- & oligofaag; 2 = polyfaag	Bink (1992), Bos <i>et al.</i> (2006)
	Variatie in gebruikt landschap	Continu		Bink (1992)
	Range in stikstofindicatie	Continu		Oostermeijer & Van Swaay (1998)
	Range in vochtindicatie	Continu		Oostermeijer & Van Swaay (1998)
	Ruimtebeslag	Continu (index)	Index 1 - 9	Bink (1992)
Overig	Tonglengte	Continu		Porter <i>et al.</i> (1992)
	Rode Lijst-status	Ordinaal	5 klassen: 2 = ernstig bedreigd; 3 = bedreigd; 4 = kwetsbaar; 5 = gevoelig; 6 = thans niet bedreigd	Bos <i>et al.</i> (2006)

Herstelvermogen

De eigenschappen in de categorie herstelvermogen geven aan hoe goed een dagvlindersoort in staat is zicht te herstellen na een verstoring.

De mobiliteit of het trekgedrag van een vlinder is een complexe eigenschap. Aan de ene kant zijn er de echte trekvlinders, die in staat zijn honderden kilometers af te leggen om ergens anders nakomelingen te produceren. Aan de andere kant staan de honkvaste vlinders die gelimiteerd zijn tot een zeer klein gebied rond de plaats van hun waardplant. De categorieën hier tussen slaan op de mogelijkheid van vlinders om buiten hun primaire habitat te bewegen naar voedsel- en voortplantingshabitats, tot de kans om hier buiten te gaan 'zwerven' (Bink 1992). Dagvlinders die vaker trekken of zwerven zijn beter in staat nieuw habitat te bereiken na verstoring en kunnen dus sneller herstellen dan de meer honkvaste dagvlinders.

Voltinisme, oftewel het aantal generaties per jaar is afhankelijk van de temperatuur (Burke *et al.*, 2005) en van de voedselplant van de larve, waarbij larven afhankelijk van grassen vaker twee of meer generaties hebben en larven afhankelijk van houtige planten vaker één generatie (Altermatt, 2010).

Soorten met meerdere generaties per jaar kunnen een snelle populatiegroei vertonen. Het aantal generaties per jaar geeft dus een indicatie van herstelvermogen.

Een andere aanpassing die bij sommige soorten voorkomt is de mogelijkheid tot bijsturing, oftewel het aanpassen van de timing van de diapauze. Deze strategie wordt toegepast om te zorgen voor synchronisatie met groei van de waardplant of om kansen te spreiden onder veranderend weer of voedselaanbod (Bink, 1992). Deze laatste vorm van bijsturing is flexibeler en soorten die hiertoe in staat zijn hebben waarschijnlijk een beter herstelvermogen dan soorten zonder bijsturing of soorten met bijsturing ten behoeve van synchronisatie met de groei van de waardplant.

De reproductiecapaciteit wordt uitgedrukt in het potentieel aantal eitjes dat een vrouwtje in haar leven kan afzetten en is een maat voor het herstelvermogen van een populatie na een verstoring. Gegevens daarvan zijn ontleend aan Bink (1992).

Tolerantie

De eigenschappen in de categorie tolerantie geeft de breedte aan van de range waarbinnen soorten kunnen voorkomen. Hoe breder deze range hoe minder gevoelig soorten zijn voor schommelingen in de condities als gevolg van een verstoring.

De range van de vocht- en stikstofindicatie geven de range van vocht- en voedselcondities aan waarbinnen de dagvlinder kan voorkomen. De indicatiewaarden hiervoor zijn ontleend aan de analyse van Oostermeijer & Van Swaay (1998) van het voorkomen van vlindersoorten op vaste telroutes van het Landelijk Meetnet Dagvlinders in relatie tot Ellenberg-indicatiewaarden op basis van vegetatieopnamen. Daarbij is de onder- en bovengrens voor de range genomen op de punten waar de kans op voorkomen daalt beneden 80% van de maximale kans op voorkomen. Voor ontbrekende (zeldzame of thans verdwenen) soorten zijn de waarden afgeleid van soorten met een overeenkomstig biotoop. Gespecialiseerde soorten met een smalle range voor vocht en stikstof zijn kwetsbaarder voor verstoringen, zoals een periode van droogte, dan soorten met een brede habitat range.

De variatie in gebruikt landschap geeft de mate van specialisme van de dagvlinder aan wat betreft habitatgebruik, met een schaal van zeer open (open grasland) tot zeer gesloten landschap (gesloten bos). De waarden hiervoor zijn afgeleid van Bink (1992).

De voedselspecialisatie van de larve geeft aan of de soort monofaag (één soort als waardplant), oligofaag (enkele soorten binnen een geslacht) of polyfaag (meerdere soorten in verschillende geslachten / families) is. Omdat de focus ligt op verschillen in specialisme zijn de soorten ingedeeld als monofaag/oligofaag of polyfaag. De gegevens zijn ontleend aan Bink (1992) en Bos *et al.* (2006).

Het ruimtebeslag van de dagvlinder geeft aan hoeveel ruimte een soort nodig heeft. Soorten met een groot ruimtebeslag hebben weliswaar grotere gebieden nodig, maar binnen deze gebieden is de kans groter dat de soort geschikte condities vindt bij schommelingen van de condities.

Naast de mogelijke relatie tussen heterogeniteit en diversiteit in dagvlindereigenschappen is het ook onderzocht of heterogeniteit te relateren is aan de aanwezigheid van zeldzame soorten. Zeldzame soorten zijn vaker specialistische soorten die in typische metapopulatie-structuren leven (Dennis *et al.*, 2003). De aanwezigheid van verschillende habitats met verschillende functies (b.v. waardplant larve, foerageergebied imago) die op niet te grote afstand van elkaar liggen is daarbij essentieel. Het is te verwachten dat een grotere heterogeniteit voor dergelijke condities zou kunnen zorgen en dat gebieden met een grotere heterogeniteit dus meer zeldzame soorten herbergen. Om dit te testen is ook de Rode Lijst-status van elke soort (naar Bos *et al.*, 2006) meegenomen in de analyse.

2.4 Selectie onderzoeksgebieden

Moerasgebieden

De moerasgebieden zijn over geheel Nederland verdeeld en betreffen laagveenmoerassen, beekdalen en hoogvenen. De selectie is gebaseerd op de beschikbaarheid van voldoende verspreidingsdata van planten en dagvlinders. Voor de dagvlinders betreft dit looproutes afkomstig uit het Landelijk Meetnet Vlinders. De gegevens zijn afkomstig uit het Landelijk Meetnet Vlinders, een samenwerkingsproject van De Vlinderstichting en het CBS, in het kader van het Netwerk Ecologische Monitoring (NEM), in opdracht van het Ministerie EZ. Abundantiegegevens betreffen de jaarlijks waargenomen aantallen vlinders, op basis van wekelijkse tellingen, per route van 20 secties van 50 m (overeenkomend met een totale getelde oppervlakte van 0,5 ha). Bij de keuze van de gebieden zijn gebieden met een lange reeks van waarnemingen geselecteerd, met een minimum aantal van 5 jaar in de periode 2000-2010. Voor de planten zijn de verspreidingsdata beschikbaar op basis van vegetatieopnamen (Hennekens *et al.*, 2001, Schaminée *et al.*, 2007). Er is gekozen voor km-hokken die zo dicht mogelijk gelegen zijn bij de vlinderwaarneming. Daarnaast zijn km-hokken geselecteerd met zo veel mogelijk vegetatieopnamen in de periode 1990-2006. Tabel 7 geeft een overzicht van de 16 moerasgebieden die zijn geselecteerd voor dagvlinders en in Tabel 8 zijn de 13 geselecteerde moerasgebieden voor de planten weergegeven. Figuur 1 geeft de ligging van de gebieden weer.

Tabel 7: De geselecteerde Moerasgebieden voor dagvlinders, het aantal jaren waarvoor verspreidingsgegevens beschikbaar zijn en het aantal soorten aanwezig tussen 1990 en 2010.

Gebied	Aantal jaar 1990-2010	Aantal jaar 2000-2010	Aantal soorten 1990 - 2010
Akerdijkse plassen	6	6	16
Gagelpolder	13	11	15
Lindevallei	15	10	20
Loosdrecht	21	11	16
Nieuwkoop (De Meije)	17	11	13
Veerslootlanden	11	11	20
Benekomse Meent	21	11	15
Broekland	21	11	25
Korenburgerveen	19	11	26
Laagbroek	19	11	21
Leusveld	16	11	20
Luttenbergerven	18	11	24
Moerputten (Bijenwei)	21	11	20
Rheezermaten	19	9	21
Tondense Heide	19	10	23
Weerterbos	21	11	24

Tabel 8: De geselecteerde Moerasgebieden voor planten en het aantal vegetatieopnamen beschikbaar tussen 1990 en 2006.

Gebiedsnaam	Aantal vegetatieopnamen beschikbaar in km-hok	Gebiedsnaam	Aantal vegetatieopnamen beschikbaar in km-hok
Akerdijkse plassen	107	Molenpolder-Westbroek	30
Korenburgerveen	58	Ottema-Wiersma	53
Lindevallei	98	Zuidlaardermeer	81
Luttenbergerven	128	Wieden	41
Moerputten	21	Weerribben -1	32
Nieuwkoop	184	Weerribben -2	39
Veerslootlanden	27		



Figuur 1: Overzicht van de geselecteerde moerasgebieden. De namen die met een v beginnen zijn geselecteerd voor dagvlinders en de namen die met een p beginnen zijn geselecteerd voor planten.

Bosgebieden

Voor de bosgebieden is gekozen voor bostypen van de hogere zandgronden: het eiken-beukenbos en het zomereiken-haagbeukenbos. Dit zijn beide soortenrijke gebieden met een sterke overlap in de voorkomende soorten. Het voorkomen van dagvlindersoorten in beide bostypen illustreert dit. In het eiken-beukenbos komen 21 soorten dagvlinders voor en het zomereiken-haagbeukenbos heeft 26 soorten dagvlinders, waarvan 16 overlappen met het eiken-beukenbos. Voor de selectie van geschikte bosgebieden zijn dezelfde criteria aangehouden als voor de moerasgebieden. Dit levert 22 gebieden voor de dagvlinders op en 21 gebieden voor de planten (Tabel 9). In Figuur 2 is de ligging van de bosgebieden weergegeven.

Tabel 9: De geselecteerde bosgebieden voor planten en dagvlinders

Gebied	Planten	Dagvlinders
Boekesteijn	BK_p	BK_v
Bos Zeist	BZ_p	BZ_v
De Geelders	DG_p	DG_v
Empese en Tondense Heide	ET_p	ET_v
Het Woudhuis - Apeldoorn	WA_p	WA_v
Kievitsveld	KV_p	KV_v
Kuinderbos	KB_p	KB_v
Laarzenberg	LZ_p	LZ_v
Langenbergerveld	LB_p	LB_v
Leusveld	LV_p	LV_v

Gebied	Planten	Dagvlinders
Reehorst	RH_p	RH_v
Roderveld	RV_p	RV_v
Schipborger Strubben algemeen	SS_p	SS_v
Slangenburg	SB_p	SB_v
St. Jansberg	SJ_p	SJ_v
't Nijendal	ND_p	ND_v
Wageningse Berg	WB_p	WB_v
De Braak	DB_p	
Bosje van Staf		BS_v
De Krang		DK_v
Gletsjerkuil	GK_p	
Gebed-zonder-end		GZ_v
Grebbeberg 1	GB_p	
Mensinge	MS_p	
Spoorlijn Orderbos		SO_v
Vliegveld Twenthe		VT_v



Figuur 2: Overzicht van de geselecteerde bosgebieden. Zie Tabel 9 voor de volledige namen. Een twee-letterige code betekent dat hier zowel een dagvlinder als een planten analyse is gedaan. De toevoeging 'v' staat voor een gebied met alleen een dagvlinderanalyse; de toevoeging 'p' staat voor een gebied met alleen een plantenanalyse.

2.5 Statistische analyse

Verdeling eigenschappen over algemene en zeldzame soorten

De verdeling van eigenschappen tussen zeldzame en algemene soorten is onderzocht door middel van een statistische analyse waarbij de Wilcoxon test en Fischer's exact test zijn gebruikt.

Eigenschappen soorten en heterogeniteit: RLQ-analyse

De relatie tussen het voorkomen van eigenschappen en de heterogeniteit van het landschap is geanalyseerd met een RLQ-analyse (Doledec *et al.*, 1996). De RLQ-analyse is een relatief nieuwe statistische methode die gebruikt kan worden om de eigenschappen van soorten te relateren aan de eigenschappen van de gebieden waarin ze voorkomen. Met de RLQ-analyse kan een directe relatie worden gevonden tussen heterogeniteitsmaten van de gebieden enerzijds en de eigenschappen van soorten anderzijds, via de abundantie van de soorten per gebied. Hiervoor worden 3 tabellen gegenereerd: de R-, de L- en de Q-tabel. De R-tabel bevat de heterogeniteitsmaten per gebied, de L-tabel de abundantie van de soorten per gebied en de Q-tabel bevat de eigenschapswaarden per soort. Allereerst worden de drie tabellen apart geanalyseerd om de resultaten te kunnen vergelijken met de RLQ-analyse, waarin de R- en Q-tabellen via een co-inertia analyse worden geanalyseerd via de L-tabel. De L-tabel wordt met een correspondentieanalyse geanalyseerd (COA). De R- en de Q-tabel zijn geanalyseerd met een principale componentenanalyse (PCA). Met de 'Fourth Corner analyse' (Dray & Legendre 2008) wordt vervolgens de significantie getest van de met de RLQ-analyse gevonden relaties tussen eigenschappen en heterogeniteitsmaten.

Voor de RLQ-analyse zijn generalistische soorten die niet specifiek gebonden zijn aan moeras- of bossystemen maar ook buiten deze gebieden algemeen voorkomen uit de analyse verwijderd. Dit zijn soorten die het zwaartepunt van hun verspreiding buiten respectievelijk het moeras- of het bos ecosysteem hebben. Ook zijn het donker pimperlblauwtje en het pimperlblauwtje uit de analyse van dagvlinders in moeras verwijderd aangezien deze soorten maar in één gebied voorkomen, wat een onevenredig sterke invloed heeft op de analyse.

3 Resultaten

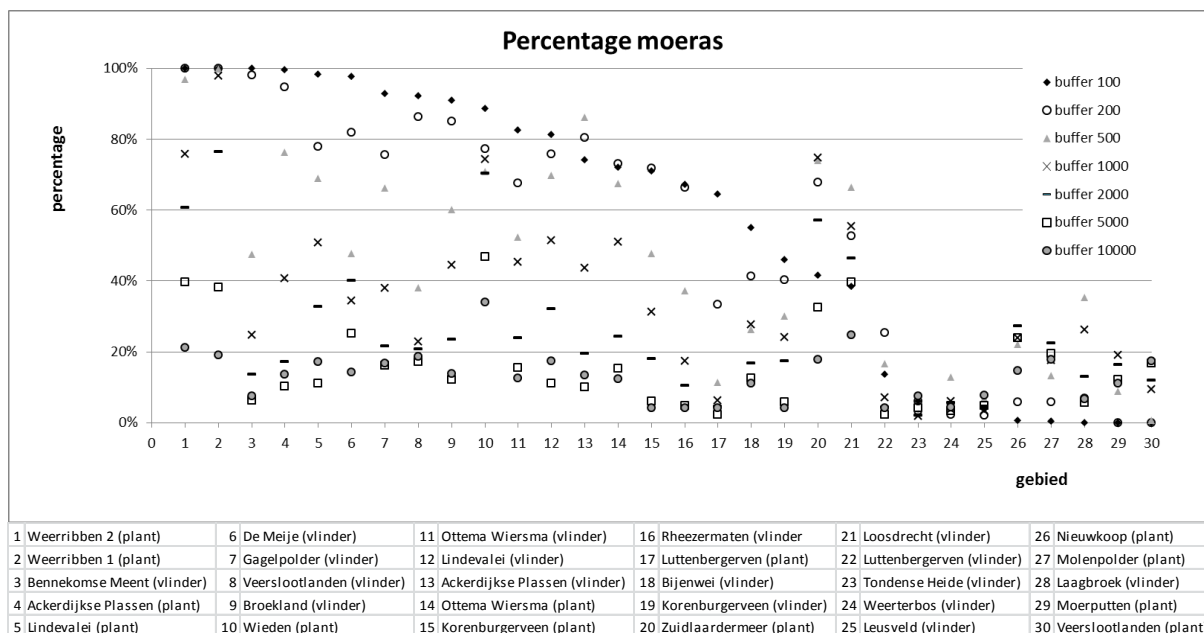
3.1 Heterogeniteitsmaten

3.1.1 Moeras

De geselecteerde gebieden variëren in de hoeveelheid moeras tussen de 0% en 100% binnen de eerste straal van 100 meter. Binnen een straal van 10 km variëren de gebieden tussen de 4% en 100% (Figuur 3). De gebieden met de laagste hoeveelheid moeras zijn Luttenbergerven, Tondense Heide, Weerterbos, Leusveld, Nieuwkoop, Molenpolder, Laagbroek, Moerputten en Veerslootlanden. De Weerribben en Wieden zijn gebieden met grote oppervlakten moeras in bijna alle buffers.

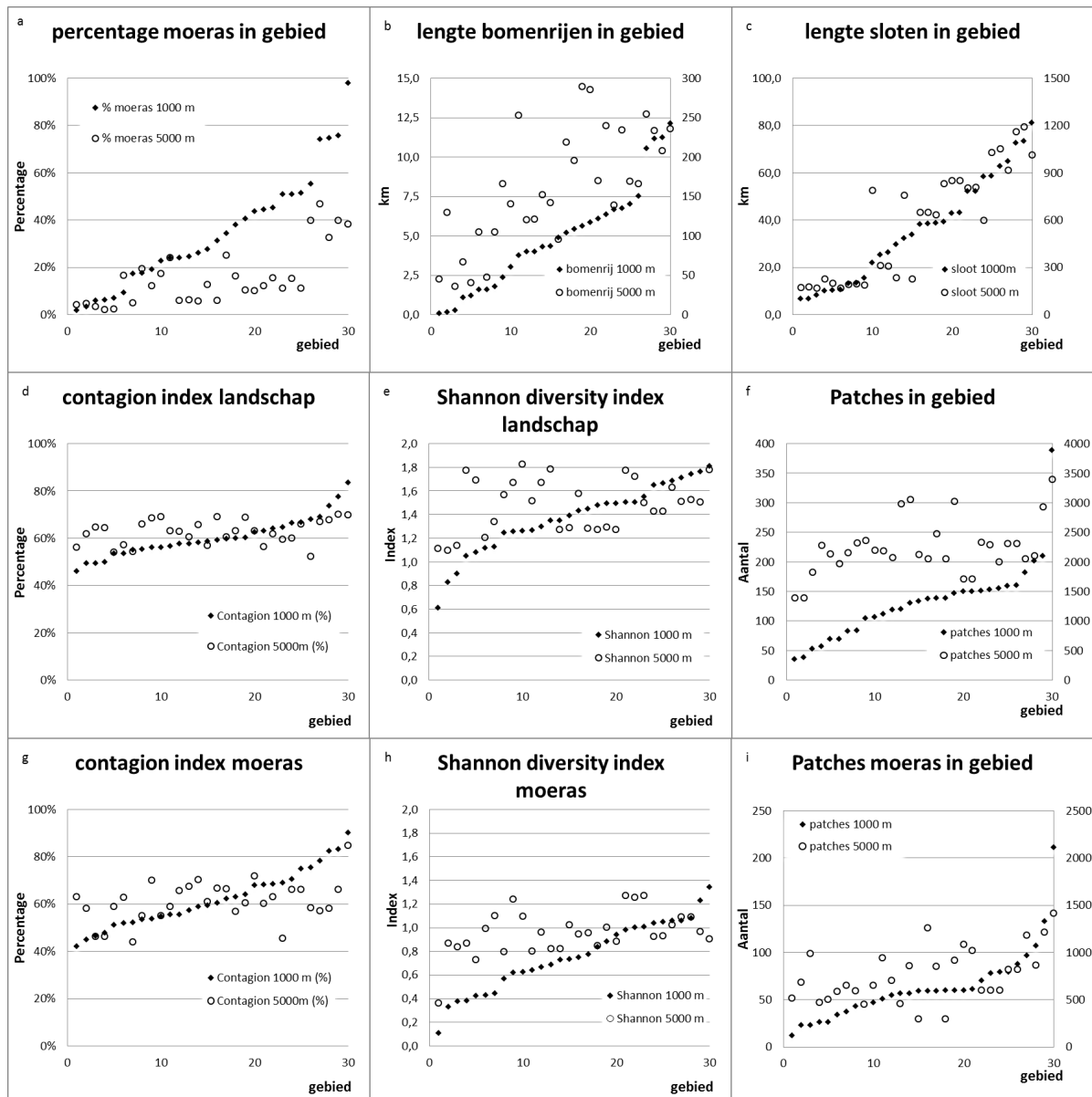
Sommige gebieden worden alleen meegenomen voor vlinders, sommige alleen voor planten en enkelen voor zowel planten als vlinders. Aangezien de vlinderroute en de opnameplot voor planten vaak op een andere locatie liggen, wijken de waarden binnen één gebied af. Dit zal met name in de kleine bufferafstanden zichtbaar zijn. Bij grotere afstanden zullen de buffers steeds meer delen van hetzelfde landschap bevatten. Dit is bijvoorbeeld zichtbaar bij gebieden 11 en 14 en gebieden 15 en 19 in Figuur 3.

Over het algemeen laten de verschillende buffers een logisch patroon zien. Hoe groter de buffer hoe verder weg het landschap vanuit de vlinderroute of opnameplot meegenomen wordt en hoe kleiner het percentage moeras wordt. De symbolen per gebied staan in dezelfde volgorde als de legenda. Met name de gebieden die in de buffer van 100 meter nauwelijks moeras hebben (gebieden 26 tot en met 30) wijken hiervan af, evenals het Zuidlaardermeer en Loosdrecht (Figuur 3).



Figuur 3: Percentage moeras in de geselecteerde gebieden binnen de verschillende buffers. Sommige gebieden worden alleen meegenomen voor vlinders, sommige alleen voor planten en enkelen voor zowel planten als vlinders.

In Figuur 4 wordt een samenvatting gegeven van de verschillende indexen voor de gebieden die gebruikt worden in de analyse. Deze samenvatting geeft weer wat de spreiding is van de waarden in de buffers van 1000 meter en 5000 meter. De gebieden zijn hierbij gerangschikt van het gebied met de laagste waarde voor de betreffende index in de buffer van 1000 meter naar het gebied met de hoogste waarde voor de betreffende index in de buffer van 1000 meter. De bufferafstanden die in de figuren zijn weergegeven, zijn willekeurig gekozen.



Figuur 4 a-i: Samenvatting van de landschapsindexen die gebruikt zijn in de analyse. In figuur a staat moeras in het gebied, in figuur b de lengte aan bomenrijen (in km) en in figuur c de lengte aan sloten (in km). In figuren d en g wordt de Contagion-index weergegeven voor respectievelijk alle landschapstypen en alleen de moerastypen. In figuren e en h wordt de Shannon-index weergegeven voor respectievelijk alle landschapstypen en alleen de moerastypen. In figuren f en i wordt het aantal patches weergegeven voor respectievelijk alle landschapstypen en alleen de moerastypen. Wanneer in een Figuur 2 y-assen zijn gebruikt, heeft de linker as betrekking op de buffer van 1000 meter en de rechter as op de buffer van 5000 meter.

Het percentage moeras, lengte aan bomenrijen, lengte aan sloten laten een goede spreiding zien. Er zijn zowel gebieden met lage en hoge waarden als veel gebieden met tussenliggende waarden. In de Molenpolder zijn binnen een straal van 1 km zelfs 80 km sloten aanwezig (Figuur 4). De Shannon-index laat ook een goede spreiding zien tussen de minimale waarde (0) en de maximale waarde ($\ln(10) = 2.30$ voor alle landschapstypen en $\ln(4) = 1.37$ voor alleen de moerastypen). Voor alle landschapstypen wordt deze maximale waarde niet gehaald, maar voor alleen de moerastypen komen sommige gebieden dicht bij de 1.37. De Contagion-index laat een mindere spreiding zien. Deze ligt tussen de 40% en de 80%. Dit houdt in dat de verschillende typen altijd in een zekere mate van clustering voorkomen. Een lage contagionwaarde staat voor een fijnkorrelig patroon van typen, terwijl een hoge contagionwaarde staat voor een hoge mate van clustering, dat wil zeggen weinig heterogeen.

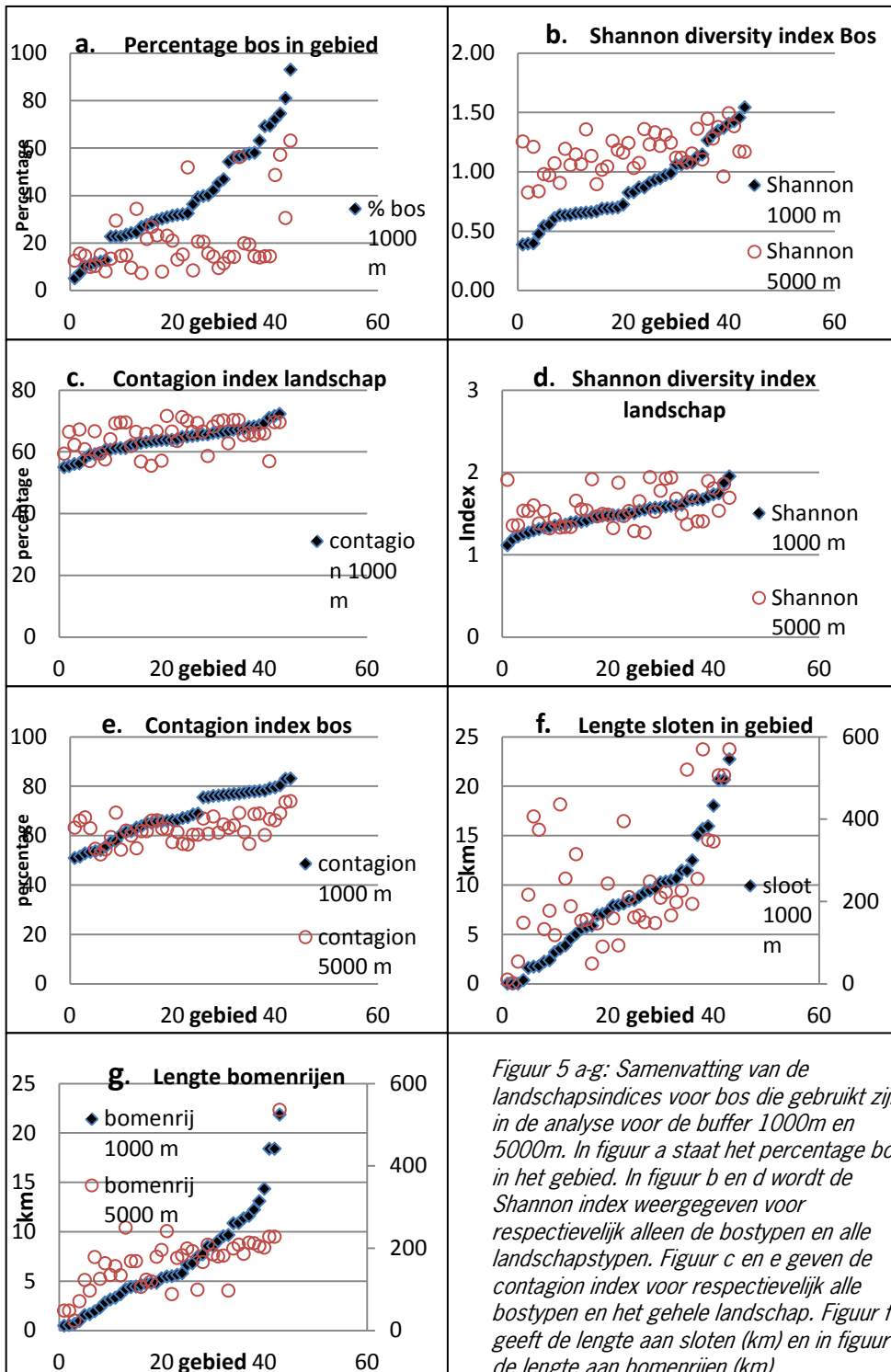
Tabel 10 geeft alle rangschikkingen per heterogeniteitsmaat weer voor de verschillende gebieden. Dit geeft aan dat de gebieden de ene keer hoog, dan laag uitkomen. Dus er is ook een grote diversiteit tussen de indexen.

Tabel 10: Rangschikking moerasgebieden op basis van de verschillende heterogeniteitsmaten voor de buffer van 1000m van de laagste waarde (1) naar de hoogste waarde (30).

Gebiednaam	Vlinder of Plant	% moeras	contagion landschap	contagion moeras	Shannon index landschap	Shannon index moeras	aantal patches landschap	aantal patches moeras	lengte bomenrijen	lengte sloten
Ackerdijkse Plassen	Plant	19	14	16	15	14	14	11	6	22
Ackerdijkse Plassen	Vlinder	20	8	17	14	13	19	19	8	23
Bennekomse Meent	Vlinder	13	22	13	8	18	10	13	27	13
Bijenwei	Vlinder	15	6	24	21	4	7	8	21	11
Broekland	Vlinder	21	23	30	12	1	15	12	9	15
De Meije	Vlinder	17	25	18	6	19	9	21	7	28
Gagelpolder	Vlinder	18	2	5	28	25	29	27	23	27
Korenburerveen	Plant	16	12	28	27	7	22	24	24	9
Korenburerveen	Vlinder	12	11	26	29	10	23	23	17	7
Laagbroek	Vlinder	14	18	29	23	3	17	22	26	6
Leusveld	Vlinder	2	20	20	11	5	11	7	29	5
Lindevlei	Plant	23	3	3	25	23	25	14	13	17
Lindevlei	Vlinder	25	4	4	24	21	26	17	12	16
Loosdrecht	Vlinder	26	1	1	30	30	30	30	16	18
Luttenbergerven	Plant	4	9	14	19	8	20	15	28	3
Luttenbergerven	Vlinder	5	10	9	20	11	21	18	30	1
Moerputten	Plant	9	15	25	13	2	5	6	25	12
Molenpolder	Plant	8	17	2	16	29	13	16	10	30
Nieuwkoop	Plant	11	28	27	3	6	4	3	5	29
Ottema Wiersma	Plant	24	16	10	18	27	16	25	19	20
Ottema Wiersma	Vlinder	22	19	8	17	28	18	26	20	21
Rheezermaten	Vlinder	7	13	22	26	16	27	9	14	2
Tondense Heide	Vlinder	1	27	6	7	12	8	2	18	4
Veerslootlanden	Plant	6	30	15	1	24	1	1	11	25
Veerslootlanden	Vlinder	10	29	21	2	17	2	5	22	26
Weerribben 1	Plant	30	7	7	5	22	24	29	1	10
Weerribben 2	Plant	29	26	23	4	9	6	20	3	14
Weerterbos	Vlinder	3	24	12	9	20	3	4	15	8
Wieden	Plant	27	5	11	22	26	28	28	4	19
Zuidlaardermeer	Plant	28	21	19	10	15	12	10	2	24

3.1.2 Bos

Figuur 5 geeft een overzicht van de heterogeniteitsmaten voor bos voor een buffer van 1000 m en 5000 m. De gebieden zijn gerangschikt van het gebied met de laagste waarde voor de betreffende index bij een buffer van 1000 m naar het gebied met de hoogste waarde. Figuur 5a laat zien dat het percentage bos in de buffer van 1000 m rond de geselecteerde gebieden sterk varieert tussen 1% en 93%. Bij grotere buffers gaan het omliggende landschap steeds meer op elkaar lijken. Dit wordt geïllustreerd door het percentage bos in de buffer van 5000 m waar het percentage bos nog varieert tussen de 7% en 63%.



Figuur 5 a-g: Samenvatting van de landschapsindices voor bos die gebruikt zijn in de analyse voor de buffer 1000m en 5000m. In figuur a staat het percentage bos in het gebied. In figuur b en d wordt de Shannon index weergegeven voor respectievelijk alleen de bostypen en alle landschapstypen. Figuur c en e geven de contagion index voor respectievelijk alle bostypen en het gehele landschap. Figuur f geeft de lengte aan sloten (km) en in figuur g de lengte aan bomenrijen (km).

De Shannon-index voor bos varieert minder dan voor moeras. Bij moeras is de maximale waarde van de Contagion moeras 2.3 terwijl deze voor bos maximaal 1.5 bedraagt. Ook de Contagion-index laat voor bos een geringere variatie zien dan voor moeras. De Contagion-index voor bos varieert tussen de 50% en 83%, terwijl de Contagion moeras tussen de 41% en 86% bedraagt. Zowel de boomlengte als de slootlengte vertonen een grote variatie tussen de gebieden variërend van 0 m tot meer dan 20 km in de buffer van 1000 m (zie Tabel 11).

Tabel 11: Rangschikking bosgebieden op basis van de verschillende heterogeniteitsmaten voor de buffer van 1000 m van de laagste waarde (1) naar de hoogste waarde (43).

Gebiedsnaam	vinder_plant	opp bos	Contagion-index bos	Shannon-index bos	Contagion-index landschap	Shannon-index landschap	lengte bomenrijen	lengte sloten
Boekesteijn	planten	17	23	24	6	31	27	43
Boekesteijn	vlinders	19	35	13	20	17	33	38
Bosje van Staf	vlinders	23	10	36	41	1	3	2
Bos Zeist	planten	41	24	29	16	32	16	3
Bos Zeist	vlinders	43	8	37	18	28	4	1
De Braak	planten	7	11	35	25	21	41	35
De Geelders	planten	37	39	10	40	8	24	28
De Geelders	vlinders	36	40	7	36	15	43	20
De Krang	vlinders	21	25	21	17	24	28	32
Empese en Tondense Heide	planten	3	1	43	43	2	25	34
Empese en Tondense Heide	vlinders	6	4	42	42	3	20	31
Grebbeberg	planten	24	34	3	4	34	9	6
Gletsjerkuil	planten	42	6	40	1	42	5	10
Gebed-zonder-end	vlinders	9	5	41	9	39	8	4
Kuinderbos	planten	39	19	30	13	37	2	42
Kuinderbos	vlinders	38	18	31	12	38	1	41
Kievitsveld	planten	4	21	25	21	27	31	39
Kievitsveld	vlinders	5	15	27	24	25	32	40
Langenbergerveld	planten	11	20	28	31	12	30	21
Langenbergerveld	vlinders	10	22	26	35	9	26	25
Leusveld	planten	20	30	14	37	5	38	36
Leusveld	vlinders	15	32	11	39	4	35	33
Laarzenberg	planten	12	12	18	2	41	11	23
Laarzenberg	vlinders	29	38	1	7	29	14	7
Mensinge	planten	30	14	33	11	35	29	14
't Nijendal	planten	28	43	2	27	7	36	26
't Nijendal	vlinders	27	42	4	30	10	40	18

Gebiedsnaam	vlinder_plant	opp bos	Contagion-index bos	Shannon-index bos	Contagion-index landschap	Shannon-index landschap	lengte bomenrijen	lengte sloten
Reehorst	planten	40	31	20	29	22	15	9
Reehorst	vlinders	13	16	12	5	30	37	37
Roderveld	planten	26	33	15	26	23	12	29
Roderveld	vlinders	25	37	8	28	18	10	27
Slangenburg	planten	31	27	9	15	19	7	16
Slangenburg	vlinders	32	29	19	22	20	13	15
St. Jansberg	planten	8	36	5	10	26	42	22
St. Jansberg	vlinders	22	41	6	23	33	19	19
Spoorlijn Orderbos	vlinders	33	17	32	8	40	22	17
Schipborger Strubben algemeen	planten	34	13	34	14	36	17	13
Schipborger Strubben algemeen	vlinders	35	7	38	3	43	18	5
Vliegveld Twenthe	vlinders	16	9	39	33	14	6	8
Het Woudhuis - Apeldoorn	planten	18	28	16	32	13	39	24
Het Woudhuis - Apeldoorn	vlinders	14	26	17	34	11	34	30
Wageningse Berg	planten	1	3	22	19	16	21	12
Wageningse Berg	vlinders	2	2	23	38	6	23	11

3.2 Dagvlinders - moeras

3.2.1 Verdeling van eigenschappen over zeldzame en algemene soorten

Voor de analyse op eigenschapsniveau is een vergelijking gemaakt tussen de algemene en zeldzame dagvlindersoorten wat betreft verdeling van eigenschappen. De groep zeldzame soorten bestaat uit de categorieën 'kwetsbaar', 'bedreigd', 'ernstig bedreigd' en 'verdwenen' van de Rode Lijst, terwijl de categorieën 'gevoelig' en 'niet bedreigd' tot de algemene soorten worden gerekend. De analyse laat opvallende significante verschillen zien tussen de algemene en zeldzame soorten (Tabel 12).

- Zeldzame soorten zijn kwetsbaarder voor verstoringen (overwinteren als kwetsbaarder ei of jonge rups, zijn minder bestand tegen weersextremen en komen vooral voor in een koeler areaal).
- Zeldzame soorten kunnen zich minder goed herstellen na een verstoring (hebben meestal maar één generatie, zijn specialistischer in voedselkeus en hebben een smallere range wat betreft openheid landschap, stikstof- en vochtgehalte in het optimumhabitat).

Ook in andere studies zijn verschillen in eigenschappen tussen algemene en zeldzame soorten gevonden. Uit deze studies blijkt dat zeldzame soorten vaker soorten zijn met een (vaak ook zeldzamere) stress-tolerante maar verstoringgevoelige waardplant (S-strategie volgens Grime, 1974 & Dennis *et al.*, 2004), en dat deze het meest te lijden hebben van habitatverlies (Öckinger *et al.*, 2010) en hun verspreidingsgebied minder snel uitbreiden (Pöyry *et al.*, 2009).

Er is geen verschil gevonden tussen algemene en zeldzame soorten in tonglengte. De verschillen in tonglengte zijn echter het grootst tussen de verschillende families (Porter *et al.*, 1992, Corbet, 2000). Zeldzame soorten zijn niet beperkt tot bepaalde families, wat het gebrek aan verschil in deze analyse verklaart. Wat het effect van zeldzaamheid van dagvlinders is op de functie van dagvlinders als bestuivers komt waarschijnlijk duidelijker naar voren wanneer naar de diversiteit van deze eigenschap wordt gekeken.

Tabel 12: Resultaten analyse eigenschapverdeling tussen de zeldzame (N=18) en algemene (N=22) dagvlindersoorten. Voor elke eigenschap is gegeven welke toets er is gebruikt. Wanneer de uitkomst significant was is ook de P-waarde gegeven, wanneer niet significant is dit aangegeven met NS. Daarnaast is voor elke eigenschap de gemiddelde eigenschap aarde gegeven voor de groep algemene en de groep zeldzame soorten.

Response eigenschappen	Eigenschappen	Algemene soorten Gemiddelde waarde	Zeldzame soorten Gemiddelde waarde	P	Toets
Herstelvermogen	Trekgedrag	4,5	2,6	<0,0001	Wilcoxon
	%Voltinisme	88,9	45,4	0,0007	Fisher's Exact test
	%Bijsturing	54,6	44,4	NS	Fisher's Exact test
	Reproductiecapaciteit	4,8	3,9	NS	Wilcoxon
Resistentie	%Overwinteringsstrategie als ei of rups	45,4	94,4	0,0017	Fisher's Exact test
	STI (Summer Temperature Index)	9,0	7,7	0,0076	Wilcoxon
	Hardheid	5,5	3,4	0,0005	t-toets
Tolerantie	%Voedselspecialisatie larven	22,7	66,7	0,0095	Fisher's Exact test
	Variatie in gebruikt landschap	5,5	4,4	0,0099	t-toets
	Range in stikstofindicatie	2,9	0,8	<0,0001	Wilcoxon
	Range in vochtindicatie	3,2	1,7	0,0009	Wilcoxon
	Ruimtebeslag	3,6	2,4	NS	Wilcoxon
Overig	Tonglengte	11,2	10,3	NS	t-toets

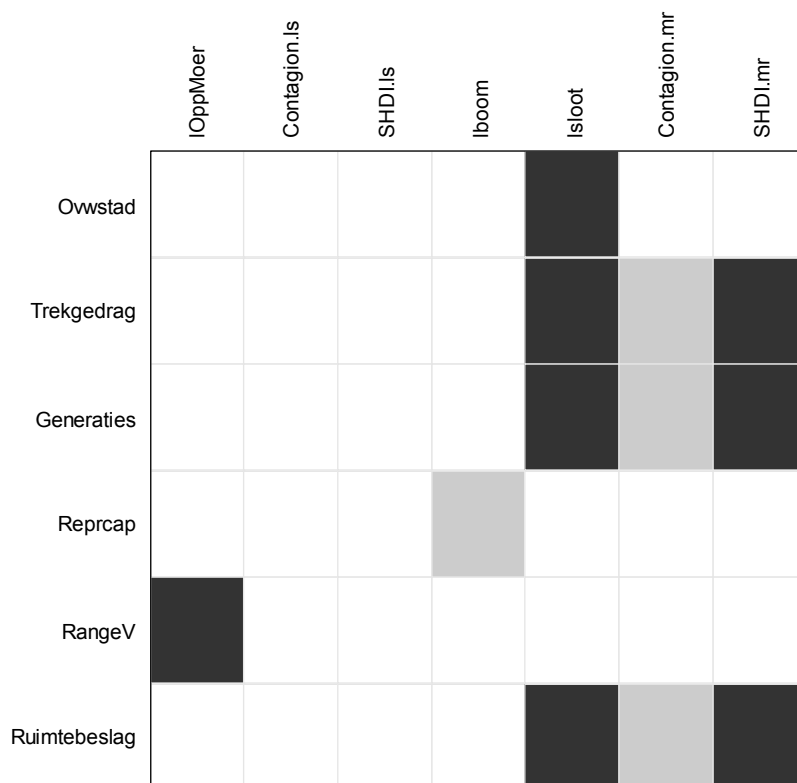
3.2.2 Resultaten RLQ-analyse moeras

Tabel 14 geeft een overzicht van de resultaten van de RLQ-analyse voor dagvlinders en planten. Tabel 14 laat zien dat voor de dagvlinders 2000 meter de hoogste verklaarde variantie heeft: de eigenwaarde en covariantie van de 1^e en 2^e as is hier het hoogst. Dit betekent dat op deze afstand de verklaarde relaties tussen heterogeniteit, vlinderabundantie en eigenschappen het hoogst zijn.

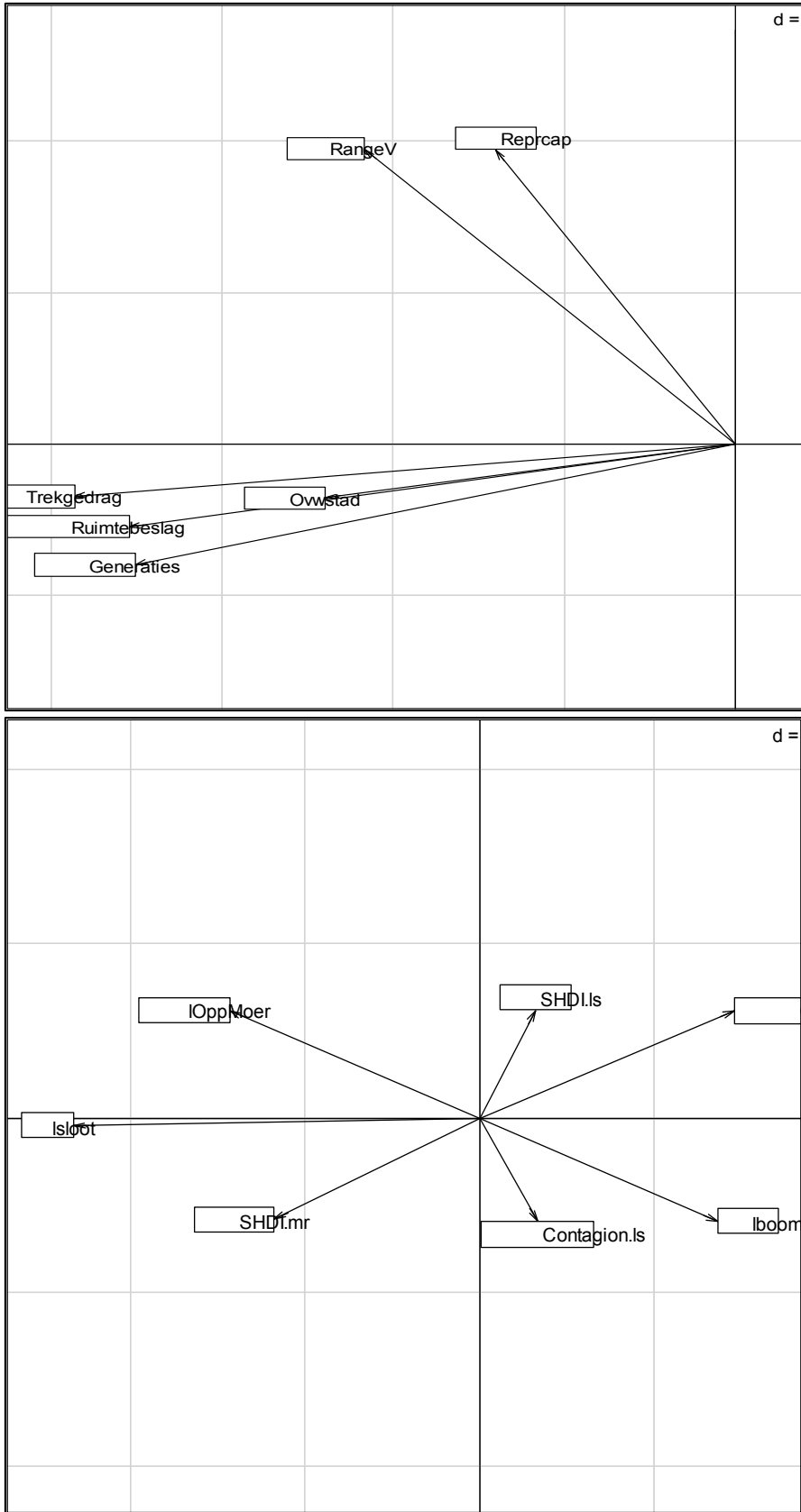
Tabel 13 geeft een samenvatting van het aantal significante relaties dat is gevonden tussen eigenschappen en heterogeniteit voor de opeenvolgende buffers. Trekgedrag, het aantal generaties en ruimtebeslag zijn de eigenschappen die het vaakst een significante relatie vertonen met de heterogeniteit van de moerasgebieden en het omringende landschap (respectievelijk 14, 10 en 14; Tabel 13). Oppervlakte moeras, de Shannon-index voor moeras en de totale slootlengte zijn de meest verklarende heterogeniteitsmaten (respectievelijk 13, 7 en 18 - Tabel 13).

Tabel 13: Samenvatting significante relaties in de RLQ-analyse

	500 m	1000 m	2000 m	5000 m	10.000 m	
Eigenschappen						
Owstad	0	1	1	1	1	4
Trekgedrag	4	2	3	2	3	14
Generaties	1	1	3	2	3	10
Repcap	0	2	1	1	0	4
Rangevocht	1	1	1	2	2	7
Ruimtebeslag	4	3	3	2	2	14
totaal	10	10	12	10	11	
Heterogeniteit						
Oppmoeras	1	2	1	4	5	13
Contagion L	2	0	0	0	0	2
Shannon L	0	0	0	0	1	1
Contagion M	2	1	3	0	0	6
Shannon M	2	2	3	0	0	7
Boomlengte	0	1	1	2	2	6
Slootlengte	3	4	4	4	3	18
Totaal	10	10	12	10	11	



Figuur 6: Significante relaties RLQ-analyse op 2000 m. De blokken geven de significante relaties (zwart positief verband en grijs is negatief verband) tussen de dagvlindereigenschappen (horizontaal) en de heterogeniteitsmaten (verticaal).



Figuur 7: Resultaten RLQ-analyse Dagvlinders bij een buffer van 2000 m

Tabel 14: Overzicht van de RLQ-analyse voor dagvlinders en planten

Buffer 500	Vlinders		Planten	
RLQ-assen	1e as	2e as	1e as	2e as
Eigenwaarde	0,47	0,09	0,03	0,02
Covariantie	0,68	0,29	0,16	0,12
Correlatie	0,29	0,2	0,07	0,11
R/RLQ	0,96	0,82	0,76	0,73
L/RLQ	0,51	0,41	0,19	0,41
Q/RLQ	0,87	0,94	0,82	0,76
Buffer 1000				
RLQ-assen	1e as	2e as	1e as	2e as
Eigenwaarde	0,38	0,11	0,03	0,02
Covariantie	0,62	0,34	0,18	0,14
Correlatie	0,28	0,2	0,09	0,08
R/RLQ	0,81	0,88	0,77	0,81
L/RLQ	0,5	0,42	0,26	0,32
Q/RLQ	0,93	0,96	0,77	0,78
Buffer 2000				
RLQ-assen	1e as	2e as	1e as	2e as
Eigenwaarde	0,52	0,09	0,02	0,01
Covariantie	0,72	0,3	0,14	0,11
Correlatie	0,29	0,19	0,07	0,07
R/RLQ	0,86	0,94	0,83	0,9
L/RLQ	0,51	0,39	0,2	0,27
Q/RLQ	0,93	0,88	0,63	0,61
Buffer 5000				
RLQ-assen	1e as	2e as	1e as	2e as
Eigenwaarde	0,5	0,13	0,03	0,01
Covariantie	0,7	0,36	0,19	0,11
Correlatie	0,29	0,24	0,07	0,09
R/RLQ	0,82	0,97	0,98	0,95
L/RLQ	0,51	0,5	0,2	0,35
Q/RLQ	0,92	0,82	0,75	0,7
Buffer 10.000				
RLQ-assen	1e as	2e as	1e as	2e as
Eigenwaarde	0,43	0,06	0,03	0,01
Covariantie	0,65	0,25	0,17	0,11
Correlatie	0,27	0,21	0,08	0,08
R/RLQ	0,8	0,9	0,85	0,83
L/RLQ	0,48	0,44	0,22	0,3
Q/RLQ	0,98	0,81	0,66	0,7

De RLQ-analyse voor vlinders en buffer 2000 meter (Figuur 6 en7) laat zien dat heterogeniteitsmaat lsloot (lengte sloot) de grootste negatieve relatie vertoont met de eerste as. Langs de tweede as zien we een positieve relatie met lOppMoer (oppervlakte moeras), SHDI.ls (Shannon landschap) en Contagion.mr (contagion moeras). Met een toename van slootlengte, een grotere diversiteit aan moerastypen (SHDI.mr) en een geringere aggregatie van moerastypen (Contagion.mr -een lage waarde staat voor een fijnkorrelig, dus heterogeen landschap) zien we een frequenter voorkomen van vlinders met een trekgedrag over grote afstanden, meerdere generaties per jaar en een groot ruimtebeslag. In een heterogener landschap domineren dus mobiele vlinders die beter in staat zijn nieuwe habitats te bereiken na verstoring en zich dus sneller kunnen herstellen dan de meer honkvaste vlinders. Daarnaast maken meer generaties per jaar een snelle populatiegroei mogelijk, wat zorgt voor een beter herstelvermogen.

De 2^e RLQ-as laat zien dat een toename van lboom (boomlengte) een afname van de reproductiecapaciteit geeft en daarmee een afname van het herstelvermogen. De lOppMoer en de range van de vochtindicatie van de vlinder hebben een positieve relatie en dat betekent dat bij grote oppervlakten moeras de vlindersoorten voorkomen met een brede habitat range, die minder gevoelig zijn voor verstoringen.

Een grote oppervlakte moeras in de omgeving, een grote diversiteit aan moerastypen (Shannon-index moeras) en een grote slootlengte gaat samen met het vaak voorkomen van soorten met een groot ruimtebeslag, die meerdere generaties per jaar kunnen produceren en een groot trekgedrag vertonen.

3.3 Planten - moerasgebieden

3.3.1 Verdeling van eigenschappen over zeldzame en algemene moerassoorten

Voor de vergelijking van de eigenschappen van zeldzame en algemene soorten in moerasgebieden zijn de plantensoorten onderverdeeld in twee groepen op basis van hun vermelding op de Rode Lijst (Van der Meijden *et al.*, 2000). Alle Rode Lijst-categorieën zijn gerekend tot de groep zeldzame soorten. Het gaat daarbij om de categorieën gevoelig, kwetsbaar, bedreigd en ernstig bedreigd. De overige soorten zijn gerekend tot de algemene soorten.

Er is gebruik gemaakt van een subset van plantensoorten waarvoor voldoende eigenschapsinformatie beschikbaar was. In totaal gaat het om 165 soorten waarvan er 14 staan opgenomen op de Rode Lijst. Onder de overige soorten met missing values voor de eigenschapsinformatie (tot 170 soorten) bevinden zich 38 Rode Lijst-soorten. Onder de soorten met missing values bevindt zich dus een relatief groot aandeel Rode Lijst-soorten. De resultaten in Tabel 15 moeten daarom voorzichtig geïnterpreteerd worden. Het gericht aanvullen van de eigenschappen van zeldzame soorten is een aandachtspunt voor vervolgonderzoek.

Uit Tabel 15 blijkt dat zeldzame en algemene soorten vooral verschillen in hun habitat voorkeur. Onder de Rode Lijst-soorten komt een hoger aandeel soorten voor met een voorkeur voor voedselarme en vochtige omstandigheden. De oververtegenwoordiging van soorten van voedselarme habitats onder de zeldzame soorten komt overeen met een analyse van de trend van terrestrische plantensoorten in de twintigste eeuw in Noordwest-Europa (Ozinga *et al.*, 2009). Ook de resultaten van de RLQ-analyse van het gebied Wieden / Weerribben in het project van Sterk *et al.*, (2013) wijzen op een sterk effect van nutriënten op de mate van voorkomen van kenmerken zoals gebruikt in dit onderzoek.

Tabel 15: Resultaten van de statistische analyse van het verschil in eigenschappen tussen bedreigde (N=14) en niet bedreigde (N=151) plantensoorten. Voor elke eigenschap is aangegeven welke toets er is gebruikt. Daarnaast is voor de significante eigenschap het gemiddelde (gem) gegeven voor de groep bedreigde en de groep niet bedreigde soorten.

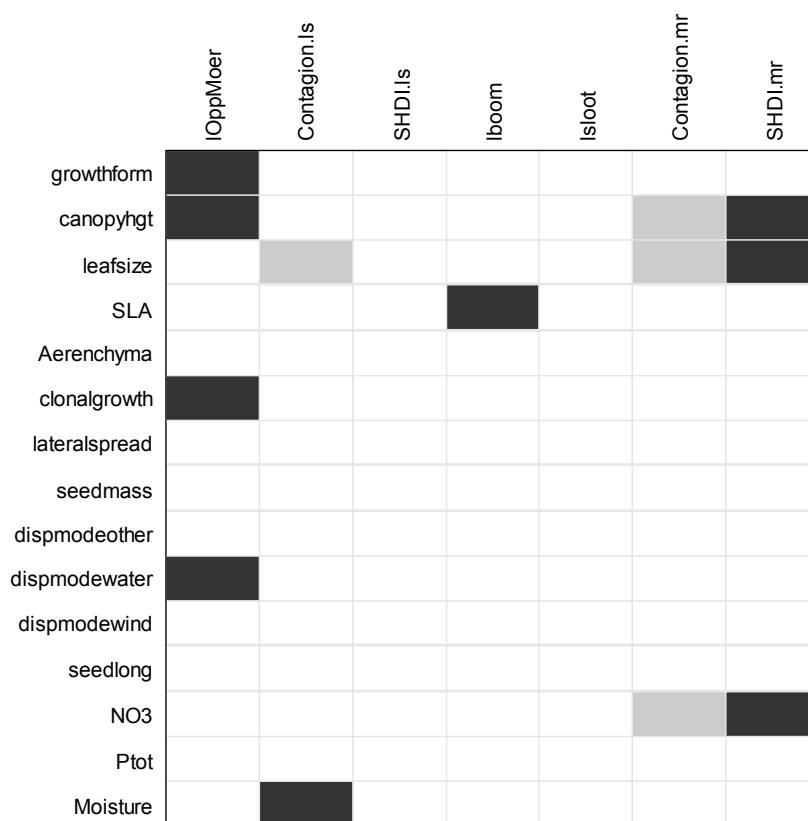
Eigenschappen	Zeldzame soort heeft/is:	Algemeen gem	Zeldzaam gem	P	Toets
Lifespan				ns	Chi-square
Growthform				ns	Chi-square
Canopyhgt				ns	Mann-Whitney U
Leafsize				ns	Mann-Whitney U
clonalgrowth				ns	Chi-square
dispmode				ns	Chi-square
lateralspread				ns	Chi-square
seedlong				ns	Chi-square
seedmass				ns	Mann-Whitney U
Habitat-Vocht	Vochtiger habitat	7.5	8.7	0.019	Mann-Whitney U
Habitat-Zuurgraad				ns	Mann-Whitney U
Habitat-Stikstof	Voedselarmer habitat	5.3	2.4	<0.0005	Mann-Whitney U

3.3.2 Resultaten RLQ-analyse

Tabel 16 geeft een samenvatting van het aantal significante relaties dat is gevonden tussen eigenschappen en heterogeniteit voor de opeenvolgende buffers. Canopyheight en Leafsize zijn de eigenschappen die het vaakst een significante relatie vertonen met de heterogeniteit van de moerasgebieden en het omringende landschap (respectievelijk 12 en 9 - Tabel 16). Oppervlakte moeras, de Contagion-index moeras en Shannon-index voor moeras zijn de belangrijkste heterogeniteitsmaten (respectievelijk 10, 11 en 10 - Tabel 16). De meeste relaties worden gevonden op 500 m, de kleinste bufferafstand.

Tabel 16: Samenvatting significante relaties in de RLQ-analyse

Planten	500	1000	2000	5000	10.000	totaal
Growthform	1	2	0	0	0	3
Canopy height	3	3	1	3	2	12
Leafsize	3	1	1	2	2	9
SLA	1	1	1	0	0	3
Aerenchyma	0	0	0	1	1	2
Clonalgrowth	1	0	0	0	0	1
Lateralspread	0	0	0	0	0	0
Seedmass	0	1	0	0	0	1
Dispmodeother	0	0	0	0	0	0
Dispmodewater	1	1	0	0	0	2
Dispmodewind	0	0	1	0	0	1
Seedlonglivity	0	0	0	2	2	4
NO3	2	0	0	0	0	2
Ptot	0	0	1	1	1	3
Moisture	1	0	1	0	0	2
Totaal	13	9	6	9	8	
Opp Moeras	4	4	2	0	0	10
Contagion L	2	1	0	2	0	5
Shannon L	0	0	2	1	0	3
Contagion M	3	1	0	3	4	11
Shannon M	3	2	0	2	3	10
Boomlengte	1	1	1	1	1	5
Slootlengte	0	0	1	0	0	1
Totaal	13	9	6	9	8	45

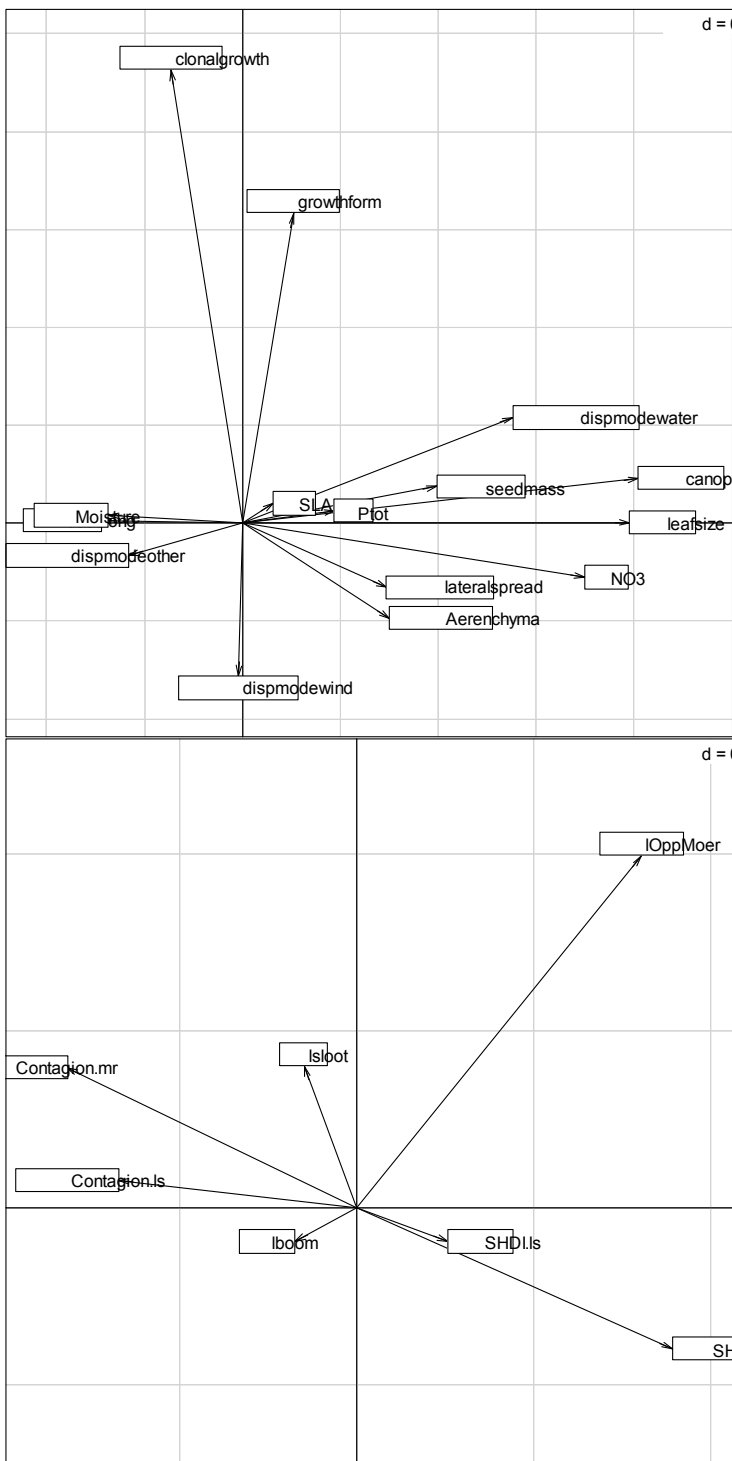


Figuur 8: Significante relaties RLQ-analyse planten op 500 m. De blokken geven de significante relaties (zwart positief verband en grijs is negatief verband) tussen de planteneigenschappen (horizontaal) en de heterogeniteitsmaten (verticaal).

De RLQ-analyse voor planten bij een buffer van 500 meter (Figuur 8 en 9) laat zien dat heterogeniteitsmaat SHDI.mr (Shannon moeras) de grootste positieve relatie vertoont met de eerste as. Negatieve relaties zijn er met Contagion.ls (contagion landschap) en Contagion.mr (contagion moeras). Langs de tweede as zien we een positieve relatie met OppMoer (oppervlakte moeras). Dit betekent dat een grote heterogeniteit van het moeras uitgedrukt in diversiteit aan moerastypen (Shanon-index) en een fijnkorrelig patroon van moerastypen (Contagion-index lage waarde) vaak samengaan met een groter oppervlakte aan moeras.

Met een toename van SHDI.mr en een afname van Contagion.mr zien we een frequenter voorkomen van hogere planten met een groter bladoppervlak een hoge NO₃-tolerantie. Een heterogener landschap gaat dus samen met planten die door hun hoogte beter bestand zijn tegen sterke beschaduwing, maar grote bladeren zijn kwetsbaar voor o.a. droogte en juist een kenmerk van verstoringsgevoelige planten. Dit geldt ook voor de negatieve relatie tussen Contagion.ls en leafsize. De hoge NO₃-tolerantie moet in verband worden gezien met de andere buffers. Opvallend is dat de relatie tussen heterogeniteitsmaten en NO₃ alleen wordt gevonden in de buffer van 500 meter. Dit duidt op een sterke invloed van lokale abiotiek op het voorkomen van soorten. Ten slotte geldt voor de positieve relatie tussen Contagion.ls en Moisture dat planten die tolerant zijn voor natte standplaatsen vaker voorkomen in minder heterogene landschappen. Waarschijnlijk doordat natte standplaatsen selecteren op specialisten die zich hebben aangepast aan het natte milieu. Hun strategieën zijn voornamelijk gericht op het voortbestaan in natte milieus met een specifieke abiotiek en ze profiteren daardoor niet van heterogeniteit.

De 2^e RLQ-as laat zien dat OppMoer een positieve relatie heeft met hoge planten met ondergrondse opslagorganen. Deze zijn minder gevoelig voor verstoringen dan planten met bovengrondse opslagorganen. Daarnaast is OppMoer positief gerelateerd aan de aanwezigheid van clonale groei en dispersie via water. Clonale groei zorgt voor een beter herstelvermogen op lokaal niveau, dan geen clonale groei. En dispersie via water is uiteraard een positief kenmerk voor herstel in een moerasgebied. Het voorkomen van planten met korte afstand dispersie naast planten met lange afstand dispersie kan het gevolg zijn van lokale heterogeniteit die in grote moerassen door management en natuurlijke processen hoger is dan kleine moerassen.



Figuur 9: Resultaten RLQ-analyse planten bij een buffer van 500 m.

3.4 Dagvlinders – bosgebieden

3.4.1 Verdeling van eigenschappen over zeldzame en algemene soorten

De eigenschappen van algemene bosvlindersoorten (12 soorten) blijkt voor een aantal eigenschappen significant af te wijken van de zeldzame bosvlindersoorten (18 soorten - Tabel 17). De groep zeldzame soorten bestaat uit de Rode Lijst-categorieën 'kwetsbaar', 'bedreigd', 'ernstig bedreigd' en 'verdwenen'. De algemene soorten vallen onder de categorieën 'gevoelig' en 'niet bedreigd'.

Tabel 17: Resultaten analyse eigenschap verdeling tussen zeldzame en algemene bosvlindersoorten. Zie Tabel 6 voor een omschrijving van de eigenschappen.

Response eigenschappen	Eigenschappen	Algemene soorten (N=12) gemiddelde waarde	Zeldzame soorten (N=18) gemiddelde waarde	Vershil
<i>Herstelvermogen</i>	Trekgedrag	4,2	3,2	NS
	Voltinisme	3	2,2	NS
	Reproductiecapaciteit	4,3	3,9	NS
<i>Resistentie</i>	Ovw_2: %Ei-Rups	42%	83%	P=0,024
	STI	9,1	8,5	NS
<i>Tolerantie</i>	Voedselspecialisatie	3	2,6	NS
	Range_N	3,2	1,8	P=0,05
	Range_V	2,6	1,2	P=0,035
	Ruimtebeslag	3,5	3,4	NS

Zeldzame en algemene soorten laten een aantal significante verschillen zien. De resistentie van zeldzame soorten voor verstoringen is geringer doordat zij vaker als ei of rups overwinteren. Daarnaast vertonen zeldzame soorten een geringere tolerantie voor variatie in abiotische condities: zowel de range van stikstof als van vocht is geringer.

3.4.2 Resultaten RLQ-analyse bos-dagvlinders

Tabel 18 geeft een overzicht van de resultaten van de RLQ-analyse voor bosplanten en bosvlinders. Voor de dagvlinders neemt de verklaarde variantie toe met de grotere bufferafstanden van 5000 meter en 10.000 meter met de hoogste eigenwaarde en covariantie van de 1^e en 2^e as. Dit betekent dat op deze afstanden de gevonden relaties tussen heterogeniteit, vlinderabundantie en eigenschappen het sterkst zijn.

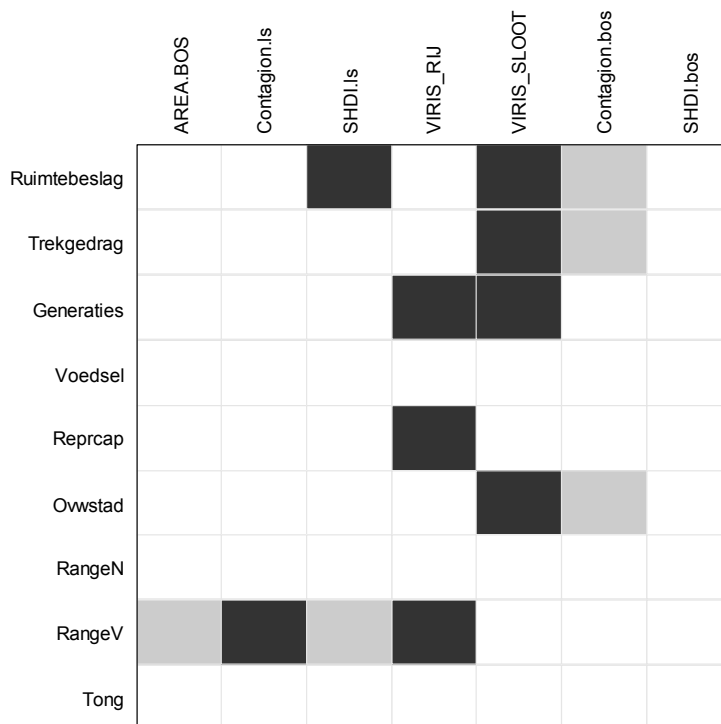
Tabel 19 geeft een samenvatting van het aantal significante relaties dat is gevonden tussen eigenschappen en heterogeniteit voor de buffers van 500 tot 10.000 meter. Ruimtebeslag, Trekgedrag, Overwinteringsstadium en Vochtrange zijn de eigenschappen die het vaakst een significante relatie vertonen met de heterogeniteit van de bosgebieden en het omringende landschap (respectievelijk 9, 12, 9 en 11; Tabel 19). Oppervlakte bos, Contagion Landschap, Shannon landschap en Slootlengte zijn de belangrijkste heterogeniteitsmaten (respectievelijk 7, 7, 9 en 10; Tabel 19).

Tabel 18: Overzicht van de RLQ-analyse voor bossen

Buffer 500	Vlinders		Planten	
RLQ-assen	1e as	2e as	1e as	2e as
Eigenwaarde	0.165	0.039	0.051	0.023
Covariantie	0.406	0.198	0.227	0.151
Correlatie	0.154	0.142	0.084	0.083
R/RLQ	76%	72%	65%	95%
L/RLQ	33%	40%	16%	18%
Q/RLQ	79%	78%	82%	79%
Buffer 1000				
RLQ-assen	1e as	2e as	1e as	2e as
Eigenwaarde	0.165	0.04	0.063	0.016
Covariantie	0.406	0.198	0.251	0.128
Correlatie	0.154	0.142	0.113	0.062
R/RLQ	76%	72%	80%	81%
L/RLQ	33%	40%	21%	14%
Q/RLQ	79%	78%	80%	81%
Buffer 2000				
RLQ-assen	1e as	2e as	1e as	2e as
Eigenwaarde	0.189	0.038	0.069	0.012
Covariantie	0.434	0.2	0.263	0.108
Correlatie	0.166	0.147	0.103	0.057
R/RLQ	96%	67%	52%	96%
L/RLQ	36%	41%	19%	13%
Q/RLQ	51%	81%	86%	79%
Buffer 5000				
RLQ-assen	1e as	2e as	1e as	2e as
Eigenwaarde	0.232	0.175	0.049	0.010
Covariantie	0.482	0.423	0.220	0.102
Correlatie	0.183	0.179	0.079	0.077
R/RLQ	73%	99%	79%	82%
L/RLQ	40%	50%	15%	17%
Q/RLQ	68%	86%	77%	75%
Buffer 10.000				
RLQ-assen	1e as	2e as	1e as	2e as
Eigenwaarde	0.301	0.032	0.043	0.010
Covariantie	0.548	0.178	0.208	0.102
Correlatie	0.191	0.112	0.076	0.062
R/RLQ	82%	77%	97%	99%
L/RLQ	41%	31%	14%	14%
Q/RLQ	89%	87%	65%	65%

Tabel 19: Samenvatting significante relaties RLQ-analyse bos-dagvlinders

Eigenschappen	500	1000	2000	5000	10.000	Totaal
Ruimtebeslag	0	0	2	3	4	9
Trekgedrag	2	2	2	2	4	12
Generaties	1	1	0	2	1	5
Voedsel	0	0	0	0	0	0
Reprcap	0	0	0	1	0	1
Owstad	2	2	0	2	3	9
RangeN	0	0	0	0	0	0
RangeV	3	3	1	4	0	11
Tong	0	0	0	0	1	1
Totaal	8	8	5	14	13	
Heterogeniteit						
Oppbos	2	2	1	1	1	7
Contagion L	2	2	2	1	0	7
Shannon L	2	2	2	2	1	9
Contagion B	0	0	0	3	3	6
Shannon B	0	0	0	0	3	3
Boomlengte	1	1	0	3	1	6
Slootlengte	1	1	0	4	4	10
Totaal	8	8	5	14	13	



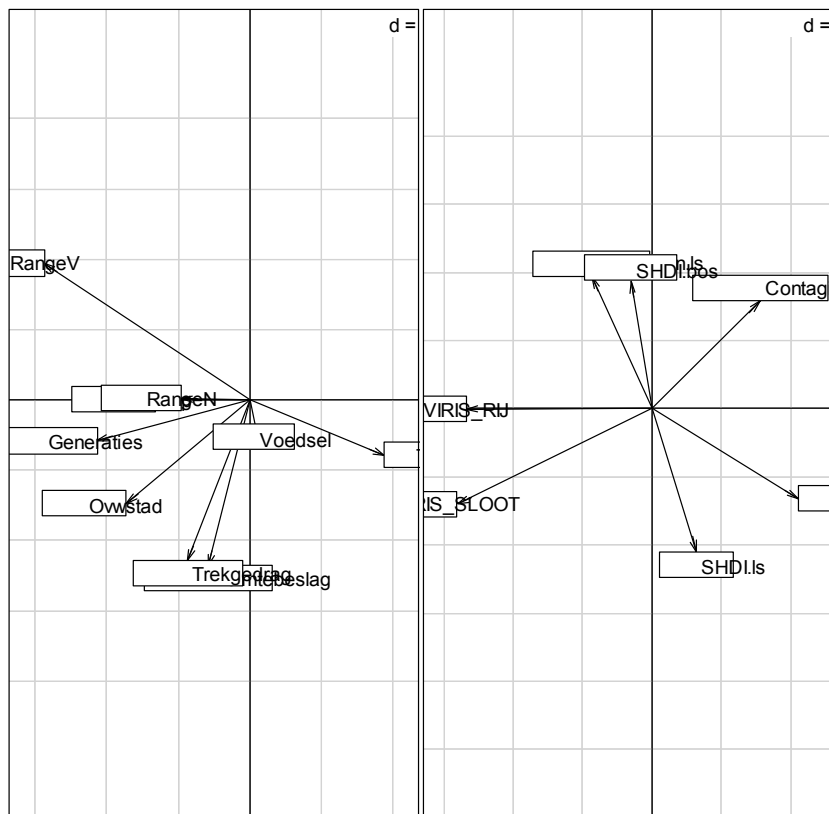
Figuur 10: Significante relaties RLQ-analyse bosvlinders bij een buffer van 5000 m. De blokken geven de significante relaties aan (zwart positief verband, grijs negatief verband) tussen de dagvlinder-eigenschappen (horizontaal) en de heterogeniteitsmaten (verticaal).

De RLQ-analyse voor vlinders en buffer 5000 meter (Figuur 10 en 11) laat zien dat boomlengte en slootlengte de grootste relaties vertonen met de eerste as. Langs de tweede as is een positieve relatie te zien met Shannon bos (SHDI.bos), Contagion bos en Contagion landschap (in Figuur 10 achter SHDI.bos gelegen).

In landschappen met een hoge dooradering van bomenrijen en houtwallen (VIRIS-RIJ) komen vaker soorten voor met meerdere generaties per jaar, met een hoge reproductiecapaciteit en met een relatief brede vochttrange (Figuur 11). In landschappen met een hoge slotendichtheid komen vaker vlinders voor met een groot ruimtebeslag, een hoge mobiliteit, meerdere generaties per jaar en die overwinteren als pop of adult. Verder vertoont ook de contagion bos, een landschap met een hoge fijn korreligheid, een relatie met een groot ruimtebeslag, een grote mobiliteit en overwintering als pop of adult. De Shannon bos index vertoont echter geen significante verbanden. De Shannon landschapindex vertoont een positief verband met ruimtebeslag.

Een heterogener landschap maakt dat mobiele vlinders zich sneller kunnen herstellen dan meer honkvaste vlinders. Ook de meerdere generaties en hoge reproductiecapaciteit in heterogene landschappen dragen bij aan het herstelvermogen van populaties na een verstoring. Daarnaast zijn de vlinders in heterogene landschappen minder gevoelig voor verstoringen door hun hoge resistentie (overwintering als pop of adult) hun groot ruimtebeslag en grote vocht range.

De resultaten rond tolerantie voor vocht zijn niet eenduidig. Enerzijds wijst de Contagion-index landschap en de Shannon-index landschap naar een negatief verband: hoe hoger de heterogeniteit hoe lager de vochttolerantie. Anderzijds verwijst de correlatie met bos oppervlakte (Area.bos) en lengte aan bomenrijen naar een positief verband: hoe groter het bosoppervlakte en hoe meer dichtheid aan bomenrijen hoe breder de vochttolerantie.



Figuur 11: Resultaten RLQ-analyse bosvlinders bij een buffer van 5000 m.

3.5 Planten – bosgebieden

3.5.1 Verdeling van eigenschappen over zeldzame en algemene soorten

De selectie van plantensoorten met hun zwaartepunt van hun verspreiding in bossen levert zeer weinig zeldzame soorten op. Dit komt doordat veel zeldzame planten in bossen vooral voorkomen in begroeiingen die iets opener zijn. Daarnaast zijn veel 'oud-bosplanten' in Nederland relatief zeldzaam ten opzichte van omliggende landen door de geringe ouderdom van de meeste bossen. Het was daarom niet mogelijk om een analyse te doen naar de verdeling van eigenschappen tussen algemene en zeldzame soorten.

3.5.2 Resultaten RLQ-analyse

Tabel 18 geeft een overzicht van de resultaten van de RLQ-analyse voor bosplanten en bosvlinders. Voor de bosplanten wordt de grootste verklaarde variantie gevonden bij de kleinste bufferafstanden: 500 en 1000 meter hebben de hoogste eigenwaarde en covariantie van de 1^e en 2^e as. Dit betekent dat op deze afstanden de gevonden relaties tussen heterogeniteit, het voorkomen van planten en hun eigenschappen het sterkst zijn.

Tabel 20 geeft een samenvatting van het aantal significante relaties dat is gevonden tussen eigenschappen en heterogeniteit voor de buffers van 500 tot 10.000 meter. Houtigheid en Vocht tolerantie zijn de eigenschappen die het vaakst een significante relatie vertonen met de heterogeniteit van de bosgebieden en het omliggende landschap (respectievelijk 11 en 8 - Tabel 20). Contagion landschap en Shannon landschap zijn de belangrijkste heterogeniteitsmaten (respectievelijk 12 en 11 - Tabel 20).

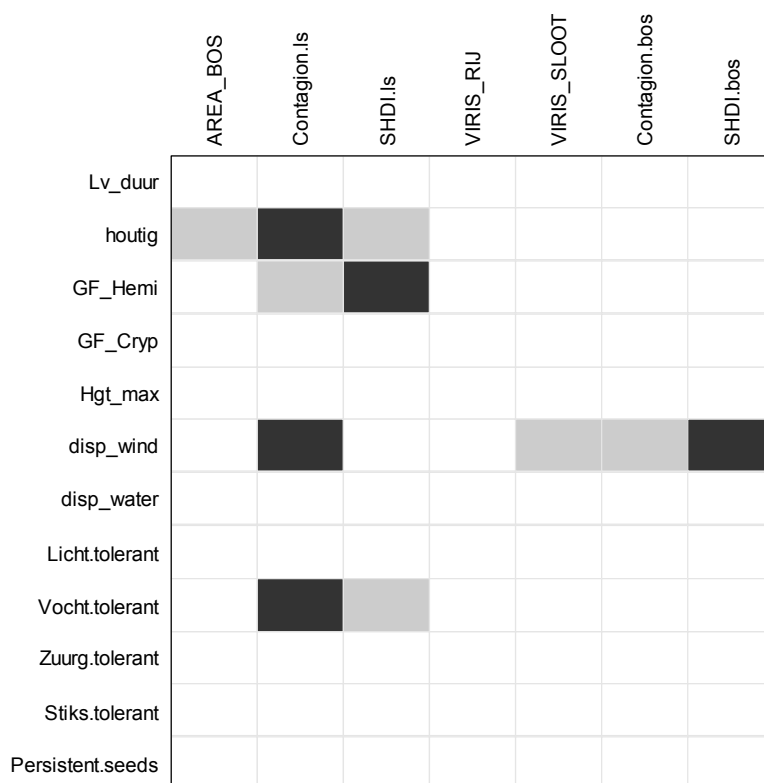
Tabel 20: Samenvatting significante relaties RLQ-analyse bosplanten.

Eigenschappen	500	1000	2000	5000	10.000	Totaal
Lv_duur	3	0	0	0	0	3
houtig	1	3	2	2	3	11
GF_Hemi	0	2	2	2	0	6
GF_Cryp	0	0	0	0	0	0
Height	2	0	2	2	0	6
Disp_wind	1	4	1	0	0	6
Disp_water	0	0	0	1	1	2
lichttolerantie	1	0	0	0	0	1
vochttolerant	0	2	2	1	3	8
Zuurg.tolerant	0	0	0	0	0	0
Stikstof tolerant	3	0	0	0	0	3
Persistent seeds	0	0	0	0	0	0
Totaal	11	11	9	8	7	
Heterogeniteit	500	1000	2000	5000	10000	Totaal
Oppbos	2	1	0	0	0	3
Contagion L	1	4	4	3	0	12
Shannon L	1	3	4	3	0	11
Contagion B	2	1	0	0	2	5
Shannon B	2	1	1	0	3	7
Boomlengte	1	0	0	2	0	3
Slootlengte	2	1	0	0	2	5
Totaal	11	11	9	8	7	

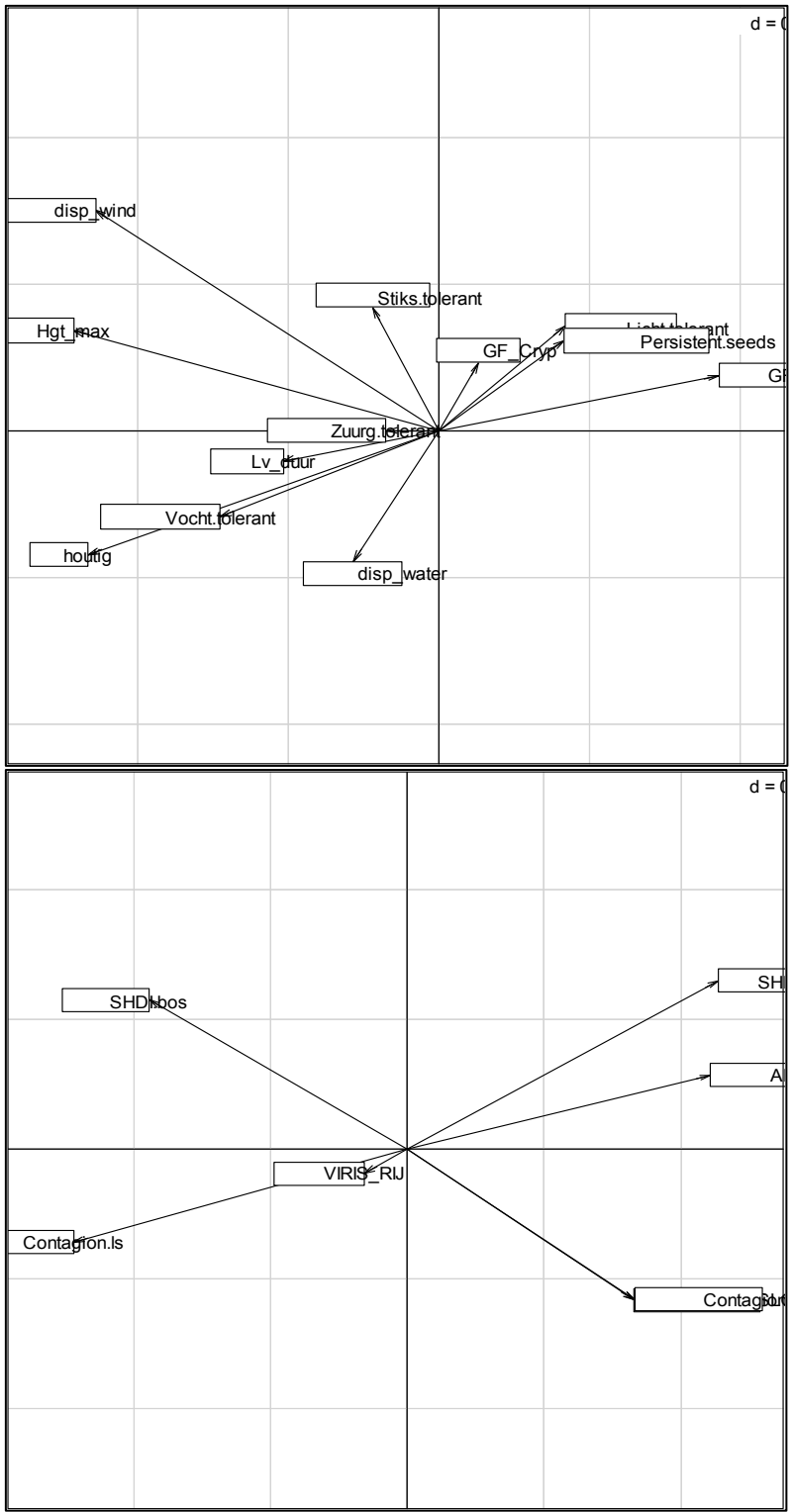
De RLQ-analyse voor planten met buffer 1000 meter (Figuur 12 en 13) laat zien dat Contagion-index landschap (Contagion.ls) en Shannon-index landschap (SHDI.ls) de grootste relaties vertonen met de eerste as. Langs de tweede as is een positieve relatie te zien met Shannon-index bos (SHDI.bos) en een negatieve relatie met Contagion-index bos (Contagion.bos).

Voor de planten worden vaker significante relaties gevonden met de heterogeniteitsmaten op basis van het gehele landschap, dan op basis van alleen de boselementen. Voor de Contagion-index landschap geldt dat naarmate het landschap fijnkorreliger verdeeld is de houtigheid afneemt, de hemicryptofyten toenemen (GF-hemi), er minder wind-dispersers zijn en de vochttolerantie afneemt. In landschappen met een hoge heterogeniteit uitgedrukt in de Shannon-index (SHDI.ls) geldt een afname van de houtigheid, een toename van GF-hemi en een afname van de vochttolerantie. Ook voor een toename van de bosoppervlakte geldt een afname van de houtige gewassen. Ten slotte blijken er relatief veel winddispersers aanwezig te zijn in landschappen met weinig sloten, en een hoge bosheterogeniteit zowel uitgedrukt in Contagion-index bos (Contagion.bos) als in Shannon-index bos (SHDI.bos).

De RLQ-resultaten voor planten geven hiermee geen eenduidig beeld zien of een omgekeerd beeld zien tussen heterogeniteit en herstelvermogen. Met name de heterogeniteitsmaten op basis van het hele landschap laten zien dat in dergelijke landschappen de eigenschappen die samenhangen met een goed herstelvermogen en tolerantie juist ondervertegenwoordigd zijn, zoals afname van houtigheid en een geringe vochttolerantie. De heterogeniteitsmaten gebaseerd op alleen de boselementen laten wel een verband zien met een eigenschap die belangrijk is voor herstelvermogen: In een landschap met een hoge bosheterogeniteit komen relatief veel winddispersers voor.



Figuur 12: Significante relaties RLQ-analyse van bosplanten bij een buffer van 5000 m. De blokken geven de significante relaties aan (zwart positief verband, grijs negatief verband) tussen de planteneigenschappen (horizontaal) en de heterogeniteitsmaten (verticaal).



Figuur 13: Resultaten RLQ-analyse bosplanten bij een buffer van 1000 m

4 Conclusies en implicaties voor vervolgonderzoek

4.1 Verschil in eigenschappen tussen algemene en zeldzame soorten

Dagvlinders

Het blijkt dat zeldzame en algemene moerasvlindersoorten grote verschillen vertonen in hun eigenschappen. Zeldzame soorten zijn kwetsbaarder voor verstoringen in het winterseizoen omdat zij vaker overwinteren als ei of jonge rups. Zeldzame soorten kunnen zich minder goed herstellen na een verstoring omdat zij meestal maar één generatie per jaar hebben. Ten slotte zijn zeldzame dagvlinders ook sterker gespecialiseerd in hun voedselkeuze en hebben ze een smallere tolerantierange wat betreft stikstof.

Ook voor bosvlinders geldt dat zeldzame soorten gevoeliger zijn voor verstoringen in de winter, doordat zij vaker als ei of rups overwinteren. Daarnaast vertonen zeldzame soorten een geringere tolerantie voor fluctuaties in abiotische condities door hun smallere range van stikstof en vocht tolerantie.

Planten

Voor moerasplanten zijn minder verschillen gevonden in eigenschappen tussen algemene en zeldzame soorten. Het blijkt dat zeldzame soorten vooral verschillen in hun habitatvoorkeur, met een voorkeur voor voedselarme en vochtige omstandigheden.

Voor de bosplanten was deze analyse niet mogelijk door het geringe aantal karakteristieke bosplanten op de Rode Lijst.

4.2 Is heterogeniteit van de omgeving een bruikbare maat?

4.2.1 Moerassen

Heterogeniteit bevordert eigenschappen van herstel en tolerantie

Een grote oppervlakte moeras in de omgeving, een grote diversiteit aan moerastypen (Shannon-index moeras en Contagion-index moeras) en een grote slootlengte in een straal van 2000 m gaan samen met het vaak voorkomen van vlindersoorten met een groot ruimtebeslag, vlindersoorten die meerdere generaties per jaar kunnen produceren en vlindersoorten die een groot trekgedrag vertonen. Dit zijn soort-eigenschappen die gerelateerd zijn aan een goed herstelvermogen van vlinders. Dit betekent dat het herstelvermogen van de vlindergemeenschap groter is in heterogene landschappen.

Voor moerasplanten geldt dat een grote oppervlakte moeras en een grotere heterogeniteit van het moeras (Shannon-index moeras en Contagion-index moeras) vaker grotere planten voorkomen met een groter bladoppervlak en een hoge Stikstof tolerantie. Verder zijn de eigenschappen clonale groei, dispersie via het water ook nog gekoppeld aan oppervlakte moeras. Dit zijn eigenschappen die samenhangen met herstelvermogen en tolerantie. Een groter bladoppervlak vormt een uitzondering, omdat dit juist als een eigenschap van verstoringgevoelige soorten wordt gezien.

Heterogeniteit en omvang moeras belangrijk

Zowel uit de analyse van de dagvlinders als uit de analyse van de planten blijkt dat heterogeniteit op basis van moerashabitattypen belangrijker zijn dan heterogeniteitsmaten gebaseerd op het gehele landschap. Dit resultaat geeft aan dat heterogeniteit vooral belangrijk is als het habitat ook een functie heeft voor de soort, zoals bijvoorbeeld voedselgebied, reproductiehabitat of dispersiehabitat. Dit resultaat sluit aan bij het onderzoek van Oliver *et al.*, (2010) die voor de berekening van heterogeniteitsmaten per vlindersoort een selectie maakten voor die habitattypen waar de vlinder ooit was waargenomen.

De heterogeniteit van het moeras is van invloed op het voorkomen van veerkrachteigenschappen, zowel uitgedrukt in diversiteit (Shannon-index) als in de mate van fijn korreligheid van moerastypen (Contagion-index). Ook de oppervlakte moeras ongeacht de heterogeniteit van dat moeras blijkt een belangrijke maat te zijn.

Slootlengte belangrijk voor dagvlinders, niet belangrijk voor planten

Voor dagvlinders blijkt slootlengte een belangrijke heterogeniteitsmaat te zijn terwijl dit voor planten niet het geval is. Sloten zijn elementen met een geleidelijke overgang van nat naar droog. Voor dagvlinders kunnen sloten in het landschap verschillende functies vervullen. Sloten vergroten de doorlaatbaarheid van het landschap en zijn een voedselbron indien voedselplanten aanwezig zijn. Sommige soorten kunnen ook populaties langs sloten vormen, wanneer hun waardplanten langs sloten voorkomen.

Voor moerasplanten zijn sloten waarschijnlijk te kunstmatig. Ze missen de natuurlijke dynamiek waar moerasplanten hun strategieën op hebben aangepast.

Planten reageren op kortere afstand dan dagvlinders

Voor de planten is heterogeniteit op de kortste afstand (500 m) het belangrijkste. Voor dagvlinders geeft heterogeniteit op 2000 meter de hoogste verklaring.

Belangrijkste eigenschappen

Voor de dagvlinders zijn de meeste relaties met heterogeniteit gevonden voor de eigenschappen trekgedrag, aantal generaties en ruimtebeslag. Voor de planten zijn de eigenschappen kroonhoogte en bladgrootte het belangrijkste.

4.2.2 Bossen

Heterogeniteit belangrijk voor bosvlinders

Hoe heterogener het landschap hoe mobieler de vlinders, een eigenschap die belangrijk is voor herstel na een verstoring. Ook komen in heterogene landschappen vaker bosvlinders voor met een hoog groeivermogen van de populatie door meer dan één generatie per seizoen en door relatief veel eieren te leggen. Een hoge populatiegroei is belangrijk om snel terug te kunnen komen na een verstoring. Daarnaast zijn de vlinders in heterogene landschappen minder gevoelig voor verstoringen door hun hoge resistentie gedurende de winter (overwintering als pop of adult) hun groot ruimtebeslag en hun grote vocht range. De resultaten rond tolerantie voor vocht zijn echter niet eenduidig.

Planten reageren op kortere afstand dan dagvlinders

Ook voor bossen geldt dat vlinders op grotere afstand reageren dan planten: respectievelijk 5000-10.000 meter en 500-1000 meter.

Voor bosplanten een negatieve relatie tussen heterogeniteit en herstelvermogen?

Met name de heterogeniteitsmaten op basis van het hele landschap laten zien dat in dergelijke landschappen de eigenschappen die samenhangen met een goed herstelvermogen en tolerantie juist ondervertegenwoordigd zijn, zoals afname van houtigheid en een geringe vochttolerantie.

De heterogeniteitsmaten gebaseerd op alleen de bostypen laten wel een verband zien met een eigenschap die belangrijk is voor herstelvermogen: in een landschap met een hoge bosheterogeniteit komen relatief veel winddispersers voor.

Het is de vraag of heterogeniteit op basis van boshoogte een ecologisch relevante maat is met name voor bosplanten. De hoogteklassen 0-5 en 5-15 staan voor jonge bossen, waarin het bosmilieu wellicht nog niet geschikt is voor karakteristieke bossoorten. Ook zou een grote variatie in boshoogtes juist ten koste kunnen gaan van het boskernmilieu. Ten slotte staat het kunstmatige karakter van de Nederlandse bossen mogelijk het functioneren van heterogeniteit in de weg: bossen worden aangeplant en gekapt en daarmee is een deel van de heterogeniteit kunstmatig en niet het resultaat van natuurlijke processen.

4.2.3 Zeldzame versus algemene soorten

De RLQ-methode is een krachtig instrument dat het mogelijk maakt om een directe relatie te leggen tussen eigenschapswaarden van soorten enerzijds en heterogeniteitswaarden van het landschap anderzijds. Een dergelijke gedetailleerde analyse zou niet mogelijk zijn geweest, wanneer de soorten van te voren in twee groepen waren verdeeld op basis van hun eigenschapswaarden en vervolgens de verschillen in abundantie tussen deze twee groepen en de mate van heterogeniteit was geanalyseerd.

Uit de RLQ-analyse blijkt voor moeras (vlinders en planten) en in mindere mate voor bos (vlinders) dat een hoge heterogeniteit samen gaat met een hoge vertegenwoordiging van eigenschapswaarden die samengaan met veerkracht en herstelvermogen. Wanneer deze resultaten worden gekoppeld aan soorten dan blijkt dat de zeldzame soorten vaak relatief weinig van deze eigenschappen bezitten (zie paragraaf 4.1). Met andere woorden het zijn juist de algemenere soorten die bijdragen aan het herstelvermogen van een ecosysteem na een verstoring en de heterogeniteit van het landschap lijkt deze soorten daarbij te ondersteunen. Het is niet duidelijk wat dit resultaat nu betekent voor het voorkomen van zeldzame soorten. Het zou bijvoorbeeld kunnen betekenen dat de zeldzame soorten niet perse belangrijk zijn voor de veerkracht en herstel van ecosystemen. Maar mogelijk profiteren de zeldzame soorten wel indirect van een goed herstelvermogen van het ecosysteem. In dat licht zou het interessant zijn om de variatie aan eigenschapswaarden die in een gebied vertegenwoordigd is te analyseren in relatie tot de heterogeniteit.

Het kan ook zijn dat de beschreven heterogeniteitsmaten wel van betekenis zijn voor de algemene soorten (habitat generalisten) maar niet specifiek genoeg zijn voor zeldzame soorten (habitat-specialisten). Specifieke verschillen in habitatkwaliteit en beheer konden met deze analysemethode niet worden meegenomen, omdat hiervoor de gebied dekkende GIS-informatie ontbreekt.

4.3 Doorwerking in PBL-modellering

De Metanatuurplanner beoordeelt in hoeverre duurzame condities voor soorten gerealiseerd worden. Het model beoordeelt niet of de soorten daadwerkelijk voorkomen. De kern van de methodiek is gebaseerd op sleutelgebieden (Verboom *et al.*, 2001), zoals ontwikkeld door Alterra en geïmplementeerd in het model LARCH (Verboom & Pouwels, 2004, Pouwels *et al.*, 2008). Deze zogenaamde sleutelgebieden zijn cruciaal voor soorten om duurzaam voor te komen. De definitie van een sleutelgebied is een gebied dat groot genoeg is en voldoende kwaliteit kent om een levens-

vatbare populatie te herbergen binnen een netwerk zoals de ecologische hoofdstructuur (EHS). Binnen het vereenvoudigde model worden tot op zekere hoogte kwaliteit en oppervlakte uitgewisseld. Hoe beter de kwaliteit hoe kleiner de benodigde oppervlakte van een soort om in het betreffende gebied een levensvatbare populatie te herbergen. Er zal echter altijd een minimale soort specifieke oppervlaktebehoefte zijn. Ook is een minimale kwaliteit nodig. Wanneer de kwaliteit onder dit minimum komt, is het gebied ongeschikt om überhaupt een populatie te herbergen ongeacht de grootte van het gebied.

De kwaliteit van het leefgebied wordt bepaald op basis van het ecosysteemtype, de stikstofdepositie en de gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand. Voor sommige studies is de kwaliteit ook mede bepaald op basis van het recreatief gebruik en waterberging in een gebied. Het realiseren van een sleutelgebied is hierbij onafhankelijk van de heterogeniteit van het landschap. Een sleutelgebied dat uit één ecosysteemtype bestaat en volledig ingebed is tussen landbouwgrond wordt gelijkwaardig beoordeeld aan een sleutelgebied dat uit meer ecosysteemtypen bestaat en ingebed is tussen verschillende landgebruiksvormen. Resultaten van deze studie wijzen uit dat ook de heterogeniteit van het gebied en het omringende landschap belangrijk is voor het voorkomen van soorten. Voor planten geldt dit voor heterogeniteit op korte afstand, 500 meter. Voor dagvlinders is de heterogeniteit op 2000 meter het meest relevant. Uit de RLQ-analyse blijkt dat er relaties zijn tussen de mate van heterogeniteit en het voorkomen van bepaalde eigenschappen, die gerelateerd kunnen worden aan herstelvermogen en tolerantie. Bij moerassen is deze relatie gevonden voor zowel dagvlinders als planten. Bij bossen is deze relatie alleen gevonden voor dagvlinders en niet voor planten (zie paragraaf 4.2).

In de Metanatuurplanner zou de heterogeniteit van gebieden aanvullend op de gebiedsgrootte als extra factor kunnen worden meegenomen.

1. Heterogeniteit zorgt voor een grotere veerkracht en is daarmee in staat om grotere milieudruk op te vangen. In de huidige Metanatuurplanner is de milieudruk geïmplementeerd als een verlaging van de kwaliteit. Een hoge heterogeniteitswaarde kan gebruikt worden als een verhoging van de kwaliteit tot een maximum dat gelijk staat aan optimaal leefgebied. Wanneer er meerdere drukfactoren zijn, kan de kwaliteit vervolgens toch omlaag gaan, maar een kleine mate van milieudruk kan opgevangen worden.
2. Heterogeniteit zorgt er voor dat sleutelgebieden klimaatbestendiger, minder gevoelig voor weersextremen, omdat eigenschappen die samenhangen met herstelvermogen en tolerantie sterker vertegenwoordigd zijn. Bij de beoordeling van de sleutelgebieden kunnen dan twee categorieën onderscheiden worden. Veerkrachtige/klimaatbestendige sleutelgebieden en niet veerkrachtige/klimaatbestendige sleutelgebieden.

Bij de eerste mogelijkheid wordt de heterogeniteit van het landschap gebruikt vóór de beoordeling van de sleutelgebieden en bij de tweede na de beoordeling van de sleutelgebieden. De Metanatuurplanner is een eenvoudig model. Daarom is het van belang dat de heterogeniteit van het landschap als eenvoudige voorbewerking kan worden vastgesteld. Eén of twee kaartlagen worden in een voorbewerking gemaakt. Dit kan gedaan worden op basis van de gebruikte databestanden die in deze studie zijn gebruikt. De tweede mogelijkheid lijkt het beste aan te sluiten bij de onderzoeksresultaten.

Heterogeniteit wordt in de internationale literatuur gezien als een belangrijke maat voor het opvangen van weersextremen die als gevolg van klimaatverandering vaker zullen optreden. (Hodgson *et al.*, 2009, Oliver *et al.*, 2010). In heterogene gebieden met voldoende gradiënten zullen soorten schommelingen in het weer bijvoorbeeld tussen natte en droge jaren gemakkelijker kunnen worden opvangen.

Het veerkrachtproject heeft laten zien dat in heterogene gebieden vaker eigenschapswaarden voorkomen, die samenhangen met een groot herstelvermogen na een verstoring of een zekere

weerstand tegen verstoringen. Dit zijn eigenschappen die de veerkracht van het ecosysteem bij een toenemende kans op weersextremen ten goede zullen komen.

Een volgende onderzoeksstap zou kunnen zijn om van natuurgebieden in Nederland de heterogeniteit te bepalen als indicator voor het herstelvermogen. In het veerkrachtproject is de heterogeniteit berekend voor circa 40 moeras- en bosgebieden. Het is interessant om te bepalen hoe deze heterogeniteit zich verhoudt tot de heterogeniteit in de rest van Nederland.

4.4 Vragen vervolgonderzoek

Relatie tussen eigenschappen en ecosysteemdiensten

Biodiversiteit en abiotische processen leveren ecosysteemdiensten aan de maatschappij. De betrouwbaarheid in het leveren van ecosysteemdiensten van voldoende kwaliteit nu en in de toekomst is een belangrijke randvoorwaarde voor duurzaamheid. Een relevante vraag voor het beleid is hoe je het landschap zodanig kan inrichten dat een duurzame levering van ecosysteemdiensten gewaarborgd is. Veerkrachtige ecosystemen zijn hiervoor een belangrijke randvoorwaarde.

Een probleem is dat het nog maar beperkt bekend is aan welke randvoorwaarden het landschap moet voldoen om duurzaam ecosysteemdiensten te kunnen leveren. Welke abiotische en ruimtelijke condities zijn nodig in het landschap (en op welke schaal) om duurzaam ecosysteemdiensten te kunnen leveren?

Ook de directe of indirecte relaties tussen het voorkomen van bepaalde eigenschappen en de levering van ecosysteemdiensten is nog weinig bekend. In de volgende paragrafen wordt ingegaan op deze relaties voor bossen en moerassen. Waar mogelijk wordt een relatie gelegd tussen de in dit onderzoek gevonden relatie tussen eigenschappen en heterogeniteit en hoe dit door zou kunnen werken naar ecosysteemdiensten van bossen en moerassen.

Directe relaties tussen eigenschappen en ecosysteemdiensten

Sommige eigenschappen zijn direct terug te voeren tot het leveren van specifieke ecosysteemdiensten zoals:

- *Biomassa-productie*: bladgrootte, vegetatiehoogte en houtigheid van gewassen zijn bijvoorbeeld eigenschappen die in de veerkrachtanalyse van het bosecosysteem zijn onderzocht die bijdragen aan de biomassa-productie.
- *Waterzuivering*: helofyten filters van moerassen dragen bij aan waterzuivering.
- *Watervasthoudend vermogen*: kan regionaal worden bevorderd door aanwezigheid van moerassen.
- *Bestuivers*: bestuivers zijn belangrijk voor landbouwgewassen.
- *Nectarplanten*: nectarplanten leveren voedsel aan bestuivers. Bestuivers zijn belangrijk voor landbouwgewassen.
- *Tonglengte dagvlinders*: sommige plantensoorten zijn voor de bestuiving afhankelijk van insecten met lange tong.
- *Natuurlijke predatoren*: plaagregulatie in de landbouw.

Voor de eigenschappen waar een directe relatie gelegd kan worden met een ecosysteemdienst is een mogelijke lijn van onderzoek of de soorten die deze eigenschapswaarden vertegenwoordigen duurzaam voorkomen, zodat ook de ecosysteemdienst duurzaam gewaarborgd is. Door het koppelen van populatietrenddata van soorten (NEM-data) aan eigenschapsdatabases (bijvoorbeeld de LEDA-database voor planten), ontstaat inzicht in de populatietrends van soorten die door hun eigenschapswaarden bijdragen aan een bepaalde ecosysteemdienst. Bij stabiele of stijgende trends is de levering van de ecosysteemdienst goed gewaarborgd. Bij grote populatiefluctuaties in de tijd of afnemende trends is de levering van de ecosysteemdiensten onzeker. Een volgende onderzoeksstap

is om deze populatietrends ook te relateren aan de eigenschappen van het landschap, zoals de hoeveelheid geschikt habitat, de ruimtelijke samenhang en de heterogeniteit van het landschap.

Voor veel ecosysteemdiensten is echter de directe relatie tussen variatie in eigenschapswaarden, de functie in het ecosysteem en de bijdrage aan ecosysteemdiensten nog onvoldoende onderbouwd. Een uitzondering hierop vormt de productiviteit van de vegetatie: de productie van biomassa (Fargione *et al.*, 2007, zie kader). Voor de productiviteit van de vegetatie is aangetoond dat een hoge diversiteit aan eigenschappen die samenhangen met het gebruik van resources (met name het gebruik van nutriënten) leidt tot een hogere productiviteit van de vegetatie als geheel. Een directe koppeling tussen maximale biomassa-productie en de optimale variatie in eigenschapswaarden die daarmee samenhangt is echter ook voor biomassa nog niet beschikbaar. Om relaties tussen variaties in eigenschapswaarden en biomassa-productie te kwantificeren is langjarig experimenteel onderzoek nodig.

Fargione *et al.* (2007). *From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity-productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274(1611): 871-876.

In a 10-year (1996-2005) biodiversity experiment, the mechanisms underlying the increasingly positive effect of biodiversity on plant biomass production shifted from sampling to complementarity over time. The effect of diversity on plant biomass was associated primarily with the accumulation of higher total plant nitrogen pools (N g m⁻²) and secondarily with more efficient N use at higher diversity. The accumulation of N in living plant biomass was significantly increased by the presence of legumes, C4 grasses, and their combined presence. Thus, these results provide clear evidence for the increasing effects of complementarity through time and suggest a mechanism whereby diversity increases complementarity through the increased input and retention of N, a commonly limiting nutrient.

Indirecte relaties tussen eigenschappen en ecosysteemdiensten

Het is aannemelijk dat veerkrachtige ecosystemen bij zullen dragen aan de zekerheid van levering van ecosysteemdiensten nu en in de toekomst. Hier ligt een duidelijke relatie met de resultaten van het veerkrachtproject. In het veerkrachtproject zijn eigenschappen onderzocht die gerelateerd zijn aan de tolerantie van soorten tegen verstoringen en het herstelvermogen van soorten na een verstoring. Een ecosysteem met een goede vertegenwoordiging van deze eigenschapswaarden is minder gevoelig voor verstoringen en heeft daarmee een hoge veerkracht. In dergelijke ecosystemen zal ook de levering van ecosysteemdiensten beter gewaarborgd zijn.

In het veerkrachtproject zijn significante relaties gevonden tussen de heterogeniteit van het landschap en het voorkomen van eigenschappen die gerelateerd zijn aan een goed herstelvermogen en tolerantie voor verstoringen. De resultaten voor dagvlinders geven duidelijke aanknopingspunten met name voor moeras en in iets mindere mate voor bossen. De resultaten voor planten zijn onduidelijker, voor moeras bieden de resultaten aanknopingspunten maar dit geldt niet voor bossen.

De relatie tussen eigenschappen die de veerkracht van het ecosysteem bevorderen en de heterogeniteit van het landschap leveren aanknopingspunten voor verder onderzoek. Bijvoorbeeld een ruimtelijke analyse naar de heterogeniteit rond moeras- en bosccosystemen geeft aan waar de levering van ecosysteemdiensten gewaarborgd is door een hoge heterogeniteit en waar dit niet het geval is.

Literatuur

- Altermatt, F. (2010). Tell me what you eat and I'll tell you when you fly: diet can predict phenological changes in response to climate change. *Ecology Letters* 13: 1475–1484.
- Atauri, J.A. & J.V. de Lucio (2001). The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* 16: 147–159, 2001.
- Bengtsson, J., P. Angelstam, T. Elmqvist, U. Emanuelsson, C. Folke, M. Ihse, F. Moberg & M. Nyström (2003). Reserves, resilience and dynamic landscapes. *Ambio* 32: 389-396.
- Carpenter, S.R., B. Walker, J.M. Anderies & N. Abel (2001). From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems* 4: 765-781.
- Elmqvist, T., C. Folke, M. Nyström, G. Peterson, J. Bengtsson, B. Walker, J. Norberg (2003). Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Front Ecol Environ* 1(9): 488-494.
- Bink, F.A. (1992). *Ecologische atlas van de dagvlinders van Noordwest-Europa*. Schuyt & Co, Haarlem.
- Bos, F., M. Bosveld, D. Groenendijk, C. van Swaay, I. Wynhoff, De Vlinderstichting (2006). *De dagvlinders van Nederland, verspreiding en bescherming (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionidae)* Nederlandse Fauna 7, Leiden, nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey – Nederland.
- Burke, S., A.S. Pullin, R.J. Wilson, C.D. Thomas (2005). Selection for discontinuous life-history traits along a continuous thermal gradient in the butterfly *Aricia agestis*. *Ecological Entomology* 30: 613–619.
- Cadotte, M.W., K. Carscadden & Mirotnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079-1087.
- Corbet, S.A. (2000). Butterfly nectaring flowers: butterfly morphology and flower form. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 96: 289–298.
- Dennis, R.L.H., T.G. Shreeve and H. Van Dyck (2003). Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. *Oikos* 102: 417–426.
- Dennis, R.L.H., J.G. Hodgson, R. Grenyer, T.G. Shreeve, D.B. Roy (2004). Host plants and butterfly biology. Do host-plant strategies drive butterfly status? *Ecological Entomology* 29: 12-26.
- Diaz, S., S. Lavorel, F. De Bello, F. Quetier, M. Metthew & M. Robson (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *PNAS* 104: 20684-20689.
- Díaz, S. and M. Cabido (1997). Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8: 463-474.
- Doledec, S., D. Chessel, ter Braak, C.J.F. & Champely, S. (1996). Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3: 143-166.
- Dray, S. & P. Legendre (2008). Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89: 3400–3412.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulißen, D. (1992). *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*, *Scripta Geobot.* 18: 1-258. Goltze, Göttingen.

- Elmqvist, T., C. Folke, M. Nyström, G. Peterson, J. Bengtsson, B. Walker & J. Norberg (2003). Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Front. Ecol. Environ.* 19: 488-494.
- Fargione, J., D. Tilman, et al. (2007). "From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity-productivity relationships in a long-term biodiversity experiment." *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274(1611): 871-876.
- Grashof-Bokdam, C.J., P. Chardon, C.C. Vos, R.P.B. Foppen, M. WallisDeVries, M. van der Veen & H.A.M. Meeuwsen (2009). The synergistic effect of combining woodlands and green veining for biodiversity. *Landscape Ecology* 24:1105–1121.
- Grime, J.P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250, 26–31.
- Grime, J.P. (2001). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Chichester, Wiley.
- Hazeu, G.W. Oldengarm, J., Clement, J., Kramer, H., Sanders, M.E., Schmidt, A.M. & Woltjer, I. (2009). *Verfijning van de Basiskaart Natuur*. WOt-rapport 102, Wageningen.
- Heller, N.E., E.S. Zavaleta ES (2009). Biodiversity management in the face of climate change: a review of 22 years of recommendations. *Biological Conservation* 142:14–32.
- Hennekens, S.M. & Schaminée, J.H.J. (2001). TURBOVEG, Comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science* 12: 589-591.
- Hodgson, J.A., C.D. Thomas, Wintle & B.A., Moilanen, A. (2009). Climate change, connectivity and conservation decision making: back to basics. *Journal of Applied Ecology* 46: 964-969.
- Gunderson, L. (2000). Ecological resilience-in theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:425-439.
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P, Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Van Groenendael, J.M., Klimes, L., Klimesová, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bpssuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A-K., Kühn, I., Kumzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, 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 Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96: 1266-1274.
- Klimesova, J. & de Bello, F. (2009). CLO-PLA: the database of clonal and bud bank traits of Central European flora. *Journal of Vegetation Science* 20: 511-516.
- Klotz, S., I. Kühn & W. Durka (2002). *Biolflor: eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland*. Bundesamt für Naturschutz. Bonn.
- Kumar, S., S.E. Simonson & T.J. Stohlgren (2009). Effects of spatial heterogeneity on butterfly species richness in Rocky Mountain National Park, CO, USA. *Biodiversity Conservation* 18:739–763.
- Knaapen, J.P., M. van Eupen & J.W.J. van der Gaast (1999). *Ecologische Landschaps Index*. SC-Rapport 706, Wageningen UR.
- Kramer, K., R.J. Bijlsma, I. Geijzendorffer & C.C. Vos (2009). 'Ecologische veerkracht en natuurbeleid' In: K. Kramer & I. Geijzendorffer 'Ecologische Veerkracht; concept voor natuurbeheer en natuurbeleid', KNNV Uitgeverij, Zeist, pp. 84-90.
- Lavorel, S. & E. Garnier (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556.
- Lizée, M., J. Mauffrey, T. Taton, M. Deschamps-Cottin (2011). Monitoring urban environments on the basis of biological traits. *Ecological Indicators* 11: 353–361.

- Marini, L., R. Bommarco, P. Fontana & A. Battisti (2010). Disentangling effects of habitat diversity and area on orthopteran species with contrasting mobility. *Biological Conservation* 143: 2164–2171.
- McGarigal, K., B.J. Marks (1994). *Fragstats*, spatial pattern analysis for quantifying landscape structure.
- Öckinger, E., O. Schweiger, T.O. Crist, D.M. Debinski, J. Krauss, M. Kuussaari, J.D. Petersen, J. Pöyry, J. Settele, K.S. Summerville, R. Bommarco (2010). Life-history traits predict species response to habitat area and isolation: a cross-continental synthesis. *Ecology Letters* 13: 969–979.
- Oliver, T., D.B. Roy, Hill, J. K., Brereton, T. & Thomas, C.D. (2010). Heterogeneous landscapes promote population stability. *Ecology Letters* 13: 473–484.
- Oostermeijer, J.G.B., C.A.M. Van Swaay (1998). The relationship between butterflies and environmental indicator values: a tool for conservation in a changing landscape. *Biological Conservation* 86 (3): 271–280.
- Ozinga, W.A., 2008. Assembly of plant communities in fragmented Landscapes: The role of dispersal. Proefschrift Radboud Universiteit Nijmegen, Alterra Scientific Contributions 21: 1–240.
- Ozinga, W.A., Römermann, C., Bekker, R.M., Prinzing, A., Tamis, W.L.M., Schaminée, J.H.J., Hennekens, S.M., Thompson, K., Poschlod, P., Klever, M., Bakker, J.P. & van Groenendael, J.M. (2009). Dispersal failure contributes to plant losses in NW Europe. *Ecology Letters*, 12: 66–74.
- PBL (2012). *Natuurverkenning 2010-2040; Visies op de ontwikkeling van natuur en landschap*. PBL-publicatienummer: 500414008. Planbureau voor de leefomgeving, Den Haag.
- Piha, H., M. Luoto, M. Piha & J. Merilä (2007). Anuran abundance and persistence in agricultural landscapes during a climatic extreme. *Global Change Biology* 13:300–311.
- Porter, K., C. A. Steel, J. A. Thomas (1992). Butterflies and communities. In: R. L. H. Dennis (ed), *The Ecology of Butterflies in Britain*. Oxford University Press, Oxford: 138–177.
- Pouwels, R., J.G.M. van der Gref, M.H.C. van Adrichem, H. Kuipers, R. Jochem & M.J.S.M. Reijnen (2008). *Larch Status A. Wageningen : Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu, (WOT-werkdocument 107) - p. 72.*
- Pöyry, J., M. Luoto, R.K. Heikkinen, M. Kuussaari, K. Saarinen (2009) Species traits explain recent shifts in Finnish butterflies. *Global Change Biology* 15: 732–743.
- Royal Botanic Gardens Kew (2008). Seed Information Database — SID (release 7.1, May 2008). Available from: <http://data.kew.org/>
- Schaminée, J.H.J., S.M. Hennekens & W.A. Ozinga (2007). Use of the ecological information system SynBioSys for the analysis of large datasets. *Journal of Vegetation Science* 18: 463–470.
- Settele, J., O. Kudrna, A. Harpe, I. Kühn, C. Van Swaay, R. Verovnik, M. Warren, M. Wiemers, J. Hanspach, T. Hickler, E. Kühn, I. Van Halder, K. Veling, A. Vliegthart, I. Wynhoff, O. Schweiger (2008). *Climatic risk atlas of European butterflies*. Pensoft, Sofia – Moscow.
- Shreeve, T.G., R.L.H. Dennis, D.B. Roy, D. Moss (2001). An ecological classification of British butterflies: Ecological attributes and biotope occupancy. *Journal of Insect Conservation* 5: 145–161.
- Sterk, M., G. Gort, A. Klimkowska, J. van Ruijven, A.J.A. van Teeffelen, G.W.W. Wamelink (2013). Assess ecosystem resilience: Linking response and effect traits to environmental variability. *Ecological indicators* 30: 21–27.

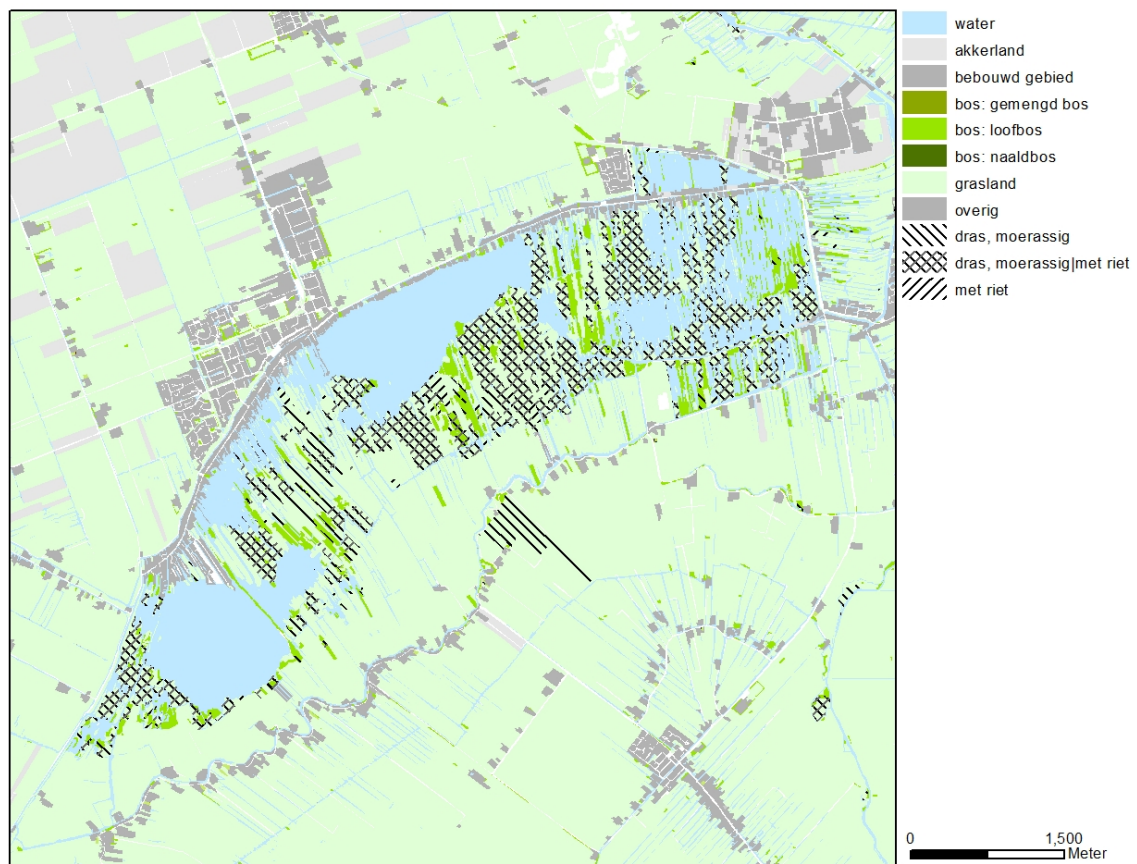
- Van Groenendael, J.M., Kliimeš, L., Klimešová, J., Hendriks, R.J.J. (1996). Comparative ecology of clonal plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 351: 1331-1339.
- Van der Meijden, R., Odé, B., Groen, C.L.G., Witte, J.-P.M. & Bal, D. (2000). Bedreigde en kwetsbare planten in Nederland. Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. *Gorteria* 26: 85–208.
- Verboom, J., R. Foppen, P. Chardon, P. Opdam, P. Luttikhuisen (2001). Standards for persistent habitat networks for vertebrate populations: the key patch approach. An example for marshland bird populations. *Biological Conservation* 100:89–102.
- Verboom, J. & R. Pouwels (2004). Ecological functioning of ecological networks: a species perspective In: *Ecological networks and greenways; concept, design, implementation* (Eds. Jongman, Dr R.H.G., G. Pungetti) - Cambridge University Press, (Studies in landscape ecology) - p. 4 - 72.
- Viard-Crétata, F., F. de Belloa, O. Erikssonc, M.P. Colacea & S.Lavore (2011). Filtering of seed traits revealed by convergence and divergence patterns in subalpine grasslands. *Basic and Applied Ecology* 12: 423–431.
- Vonk, M., C.C. Vos & D.C.J. van der Hoek (2010). Adaptatiestrategie voor een klimaatbestendige natuur. PBL, Bilthoven.
- WallisDeVries, M.F.,C.A.M. Van Swaay (2006) Global warming and excess nitrogen may induce butterfly decline by microclimatic cooling. *Global Change Biology* 12 (9): 1620–1626.
- Wamelink, G.W.W., J.Y. Frissel, R.M.A. Wegman, P.A. Slim & H.F. van Dobben (2008). Prediction of soil conditions and critical loads based on species and association responses for measured abiotic soil parameters In: *Frontiers of Vegetation Science - An Evolutionary Angle. Proceedings of the 51st Annual Symposium of the International Association for Vegetation Science, 7-12 September 2008, Stellenbosch, South Africa.. - Somerset West : Keith Phillips Images, - p. 200 - 201. 51st Annual Symposium of the International Association for Vegetation Science, 2008-09-07/2008-09-12.*
- Wu, J. R. Hobbs (editors) (2007). *Key topics in landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Bijlage 1 Bruikbaarheid GIS-bestanden voor berekenen heterogeniteit

Top10NL

Dit is de nieuwste versie van de topografische kaart. De extra classificatie 'Voorkomen' die is toegevoegd aan de terreintypen, geeft extra informatie. Daarbij wordt onderscheiden gemaakt in 'dras, moerassig', 'dras, moerassig I met riet' en 'met riet'. Voordelen van Top10NL zijn:

- recent;
- onderscheid in 'dras, moerassig', 'dras, moerassig I met riet' en 'met riet';
- bevat ook alle andere typen die we nodig hebben, dus geen complicaties bij het combineren van bestanden (overlap);
- goed gedocumenteerd.



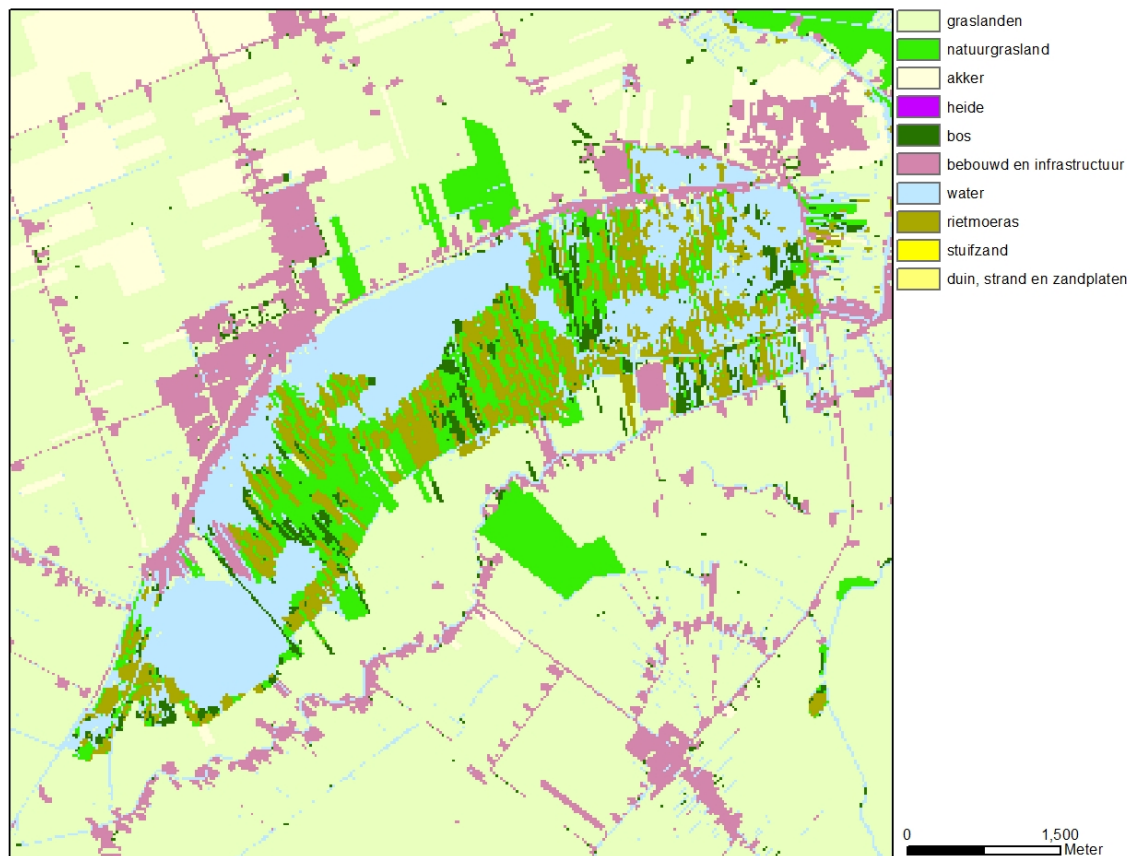
Voorbeeld: Nieuwkoop Top10NL Terrein (met vereenvoudigde legenda)

Basiskaart Natuur

Rasterbestand met een resolutie van 25 meter op basis van topografische data. Legenda-eenheden:

- graslanden;
- natuurgrasland;
- akker;
- heide;
- bos;
- bebouwd en infrastructuur;
- water;
- rietmoeras;
- stuifzand;
- duin, strand en zandplaten.

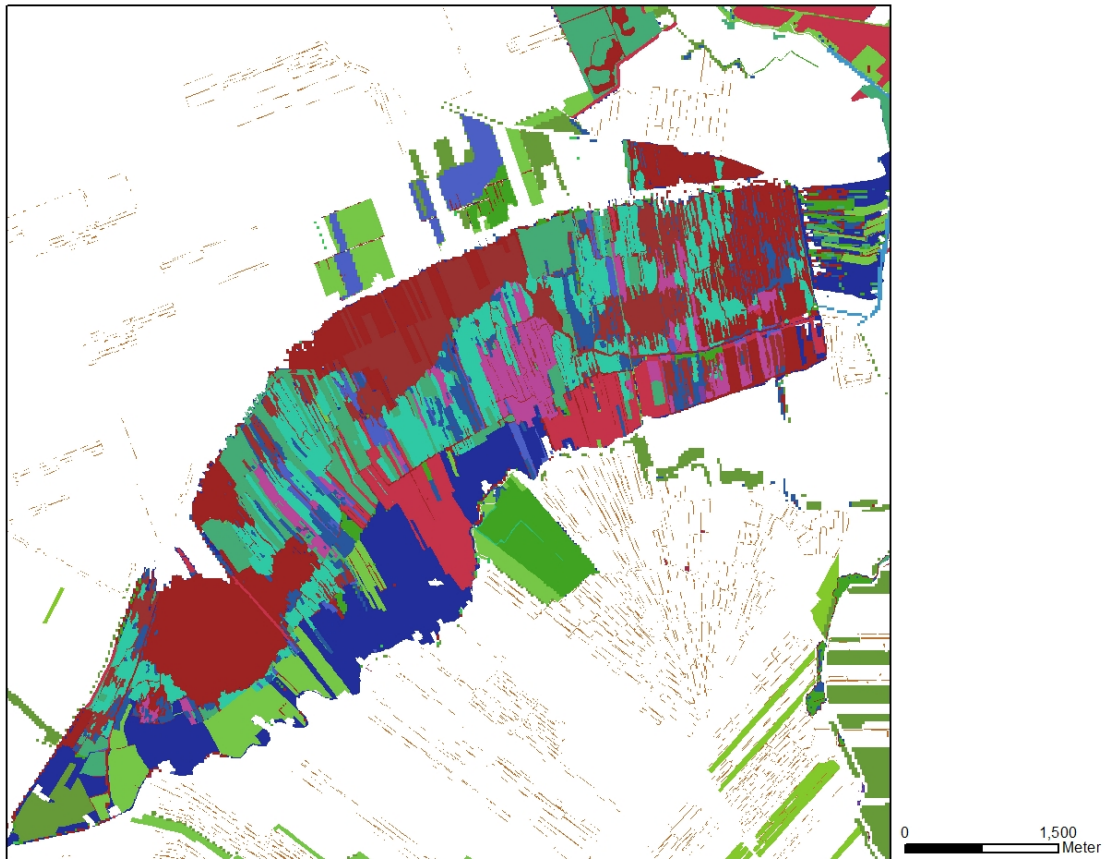
Versie 2004 is beschikbaar via Geodesk. Versies 2006 (2.1) en 2009 (3) zijn beschikbaar via Jan Clement (Alterra Wageningen UR). Bestand is vrij grof en mogelijk niet geschikt om de ligging van het moeras te achterhalen. Met name onbetrouwbaar bij kleine oppervlakken die juist voor de heterogeniteit van belang zijn. Geen onderscheid tussen bebouwing en infrastructuur en geen onderscheid in bostypen. Het onderscheid tussen 'grasland en 'natuurgrasland' is een interessante aanvulling op Top10NL.



Voorbeeld: Nieuwkoop Basiskaart Natuur

Beheertypenkaart natuur

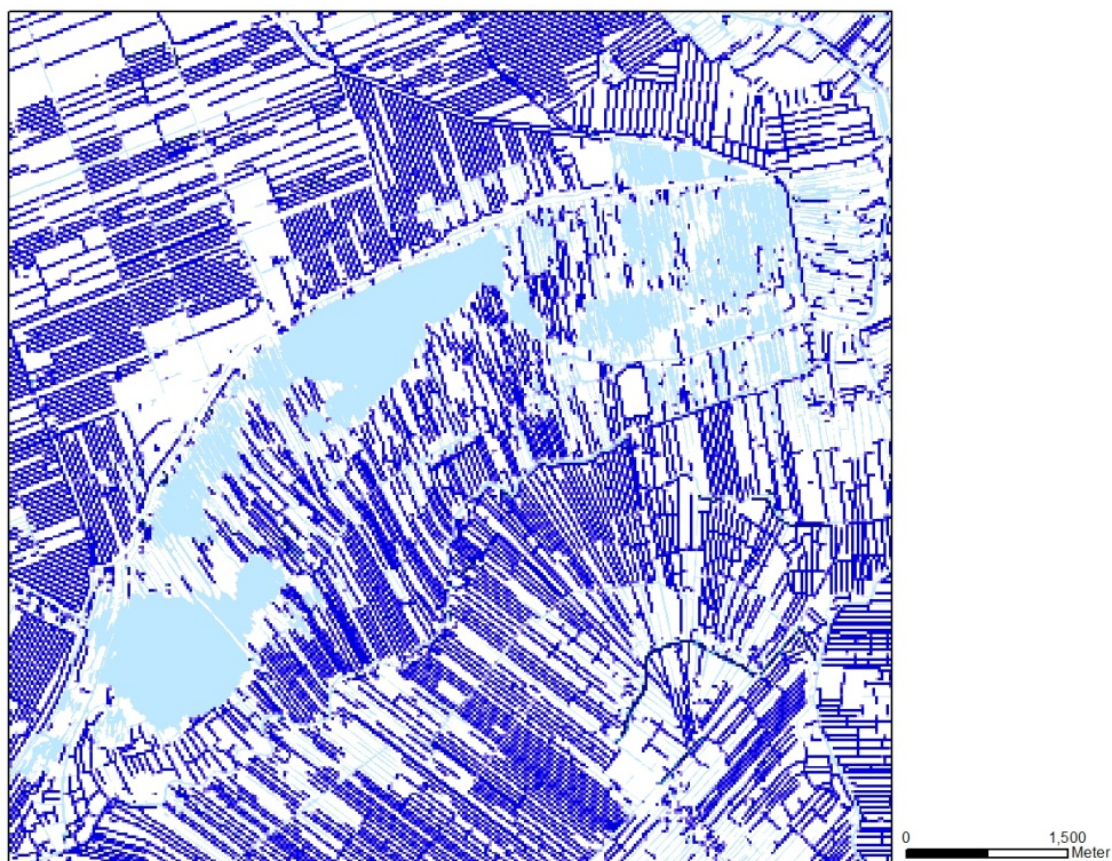
Polygonen met natuurtypen. In kleinere gebieden worden allerlei typen onderscheiden die voor ons veel differentiatie geven. In grotere gebieden, zoals de Biesbosch, wordt minder onderscheid gemaakt en worden grote complexen geclassificeerd als type N01.03 (Rivier- en moeraslandschap). Het gebrek aan nadere detaillering maakt dit bestand voor ons onbruikbaar. Interessant zijn de SAN-typen die in het bestand zijn opgenomen en kunnen dienen voor een verbeterde classificatie van het omliggende, veelal agrarische, gebied.



Voorbeeld: Nieuwkoop Beheertypenkaart natuur

Viris

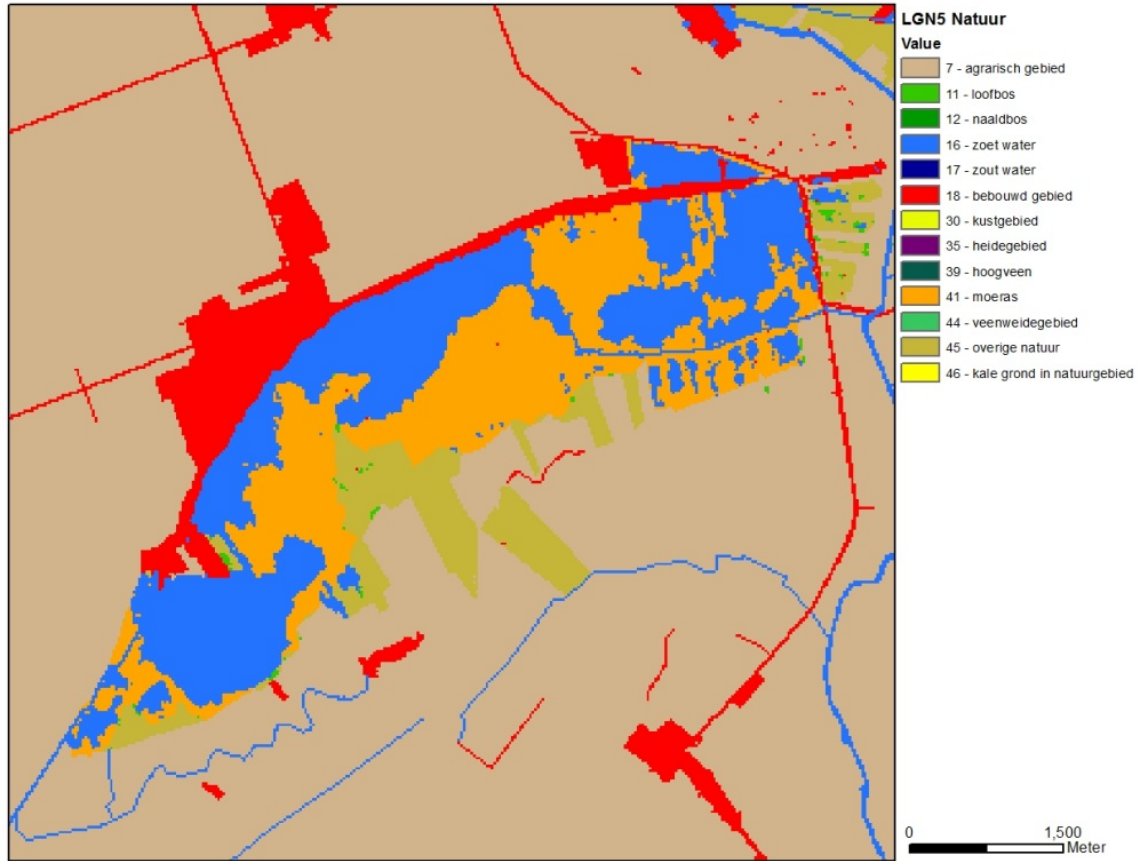
Thematisch raster met lengten en oppervlakten per cel met een resolutie van 25 m. Er is geen aparte categorie moeras, dus het bestand kan niet gebruikt worden om de moerassen op te sporen. Viris kan wel worden gebruikt om de mate van groene en blauwe dooradering te achterhalen. Interessante categorieën in dit verband zijn: sloten tot 3 m, sloten tussen 3 en 6 m, greppels, groot water en klein water (eventueel voor de oevers), bomenrijen en heggen. Probleem is echter dat bos vanaf drie meter breed ook als polygonen in het bestand zijn opgenomen en er dus een bewerking moet worden uitgevoerd om de smalle en kleine bossen te classificeren als dooradering.



Voorbeeld: Nieuwkoop Virisbestand blauwe dooradering

LGN5 Natuur

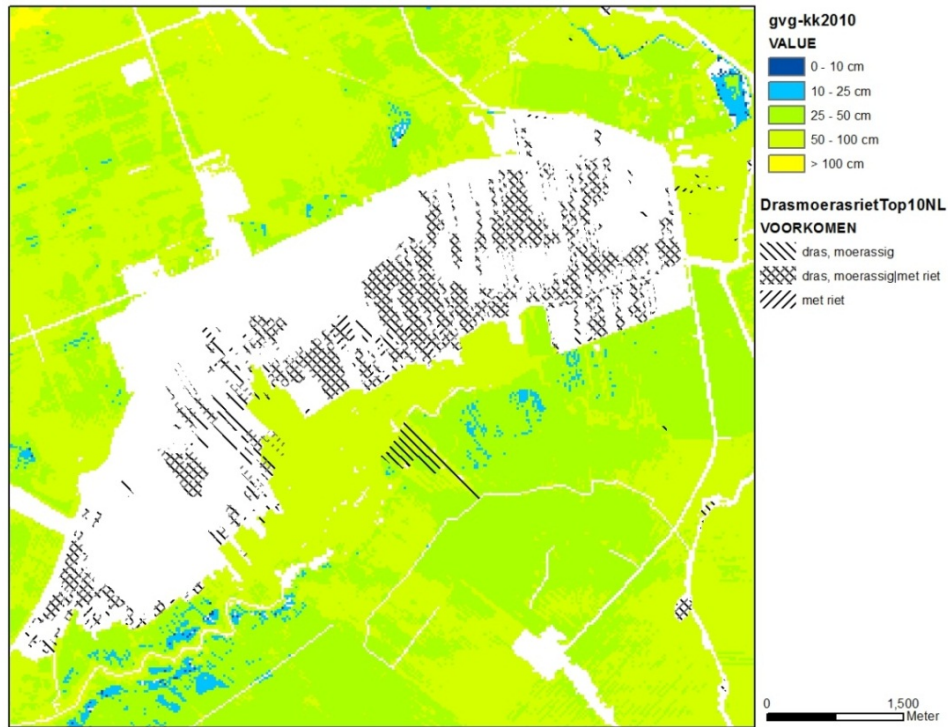
Apart bestand van Landelijk Grondgebruik Nederland, LGN (resolutie 25 m) met de typen agrarisch gebied, loofbos, naaldbos, zoet water, zout water, bebouwd gebied, kust, heide, hoogveen, moeras, veenweide, overige natuur, kale grond in natuurgebied. Zoals op de kaart van Nieuwkoop is te zien is het loofbos hier opgegaan in het moeras. Dit bestand bevat te weinig categorieën om heterogeniteit goed te kunnen beschrijven. Kleine elementen worden voor ons doel te vaak gemist.



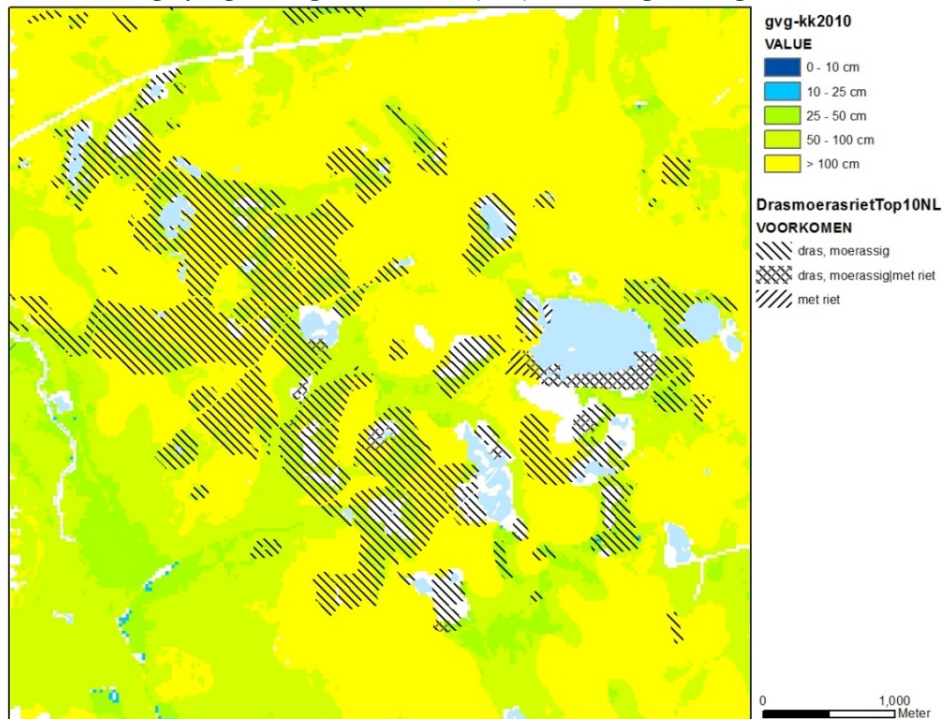
Voorbeeld: Nieuwkoop LGN5 Natuur

Grondwaterkaart

Kaart met de gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand. Dit bestand zou extra informatie kunnen geven over de mate van drassigheid. De informatie komt slecht overeen met de symbolen in Top10NL. De Top10NL informatie lijkt beter overeen te komen met de werkelijke situatie (geschat op basis van een steekproef van enkele bekende gebieden met Google Earth).



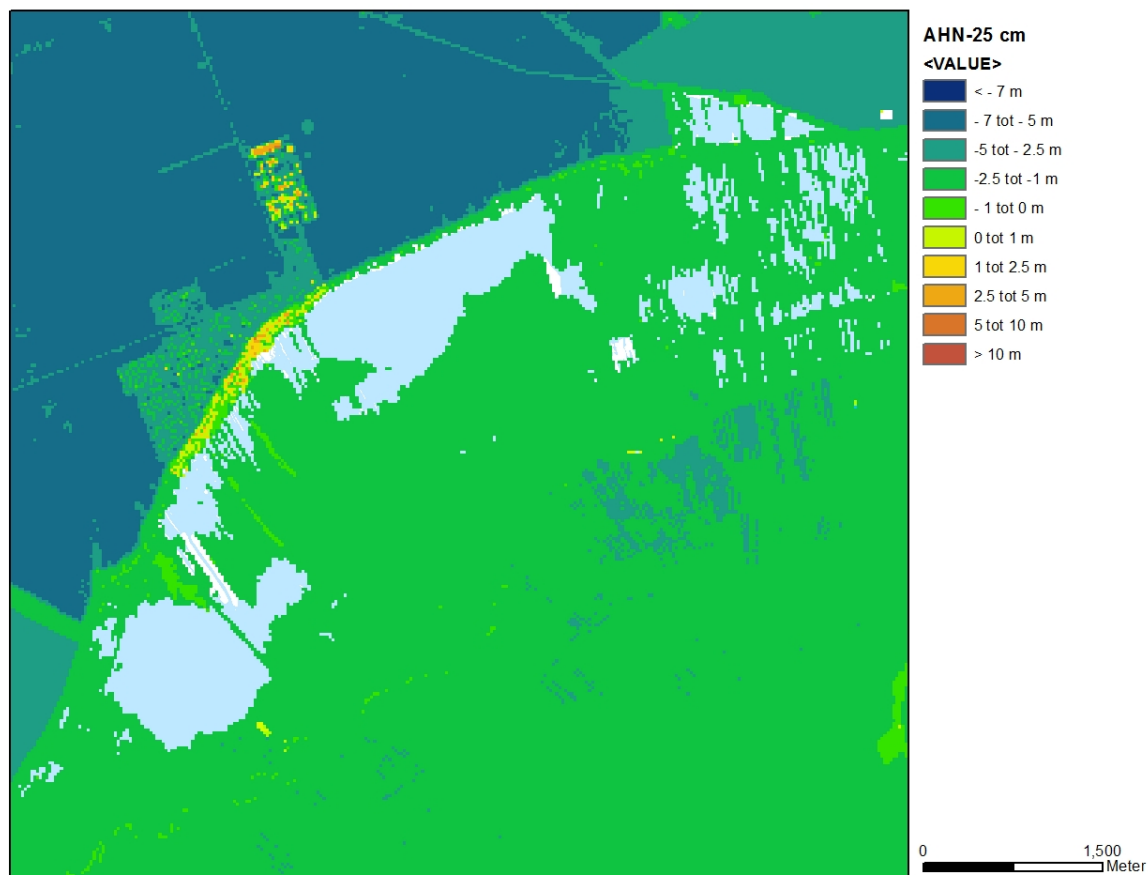
Voorbeeld: Vergelijking drassigheid Nieuwkoopse plassen volgens de grondwaterkaart en Top10NL



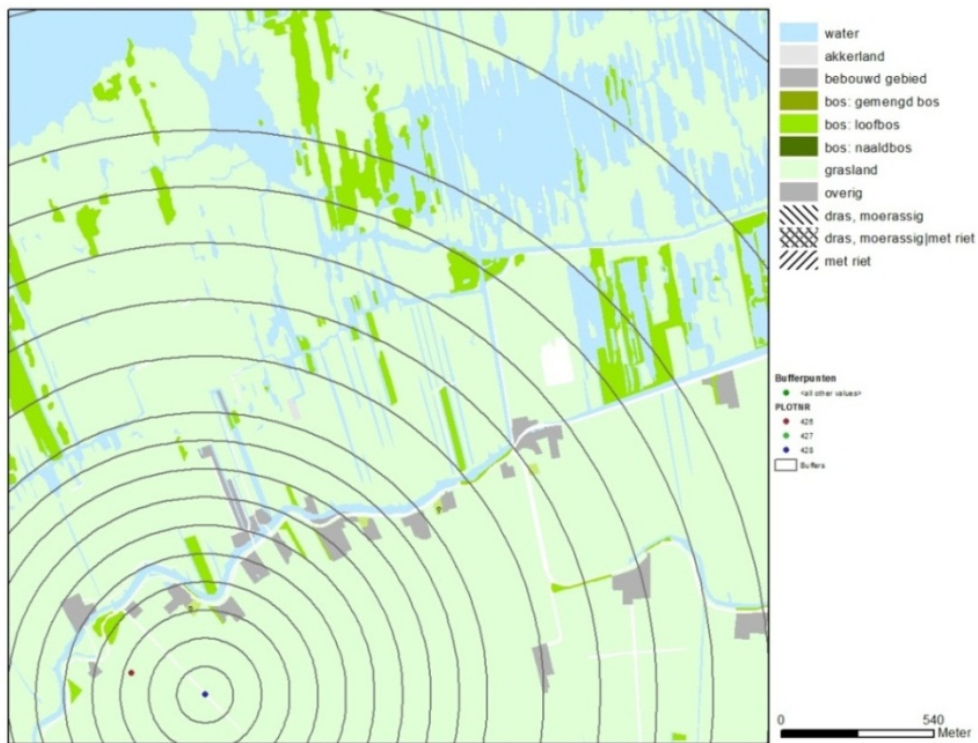
Voorbeeld: Vergelijking drassigheid Strabrechtse heide volgens de Grondwaterkaart en Top10NL

Actueel Hoogtebestand Nederland (AHN)

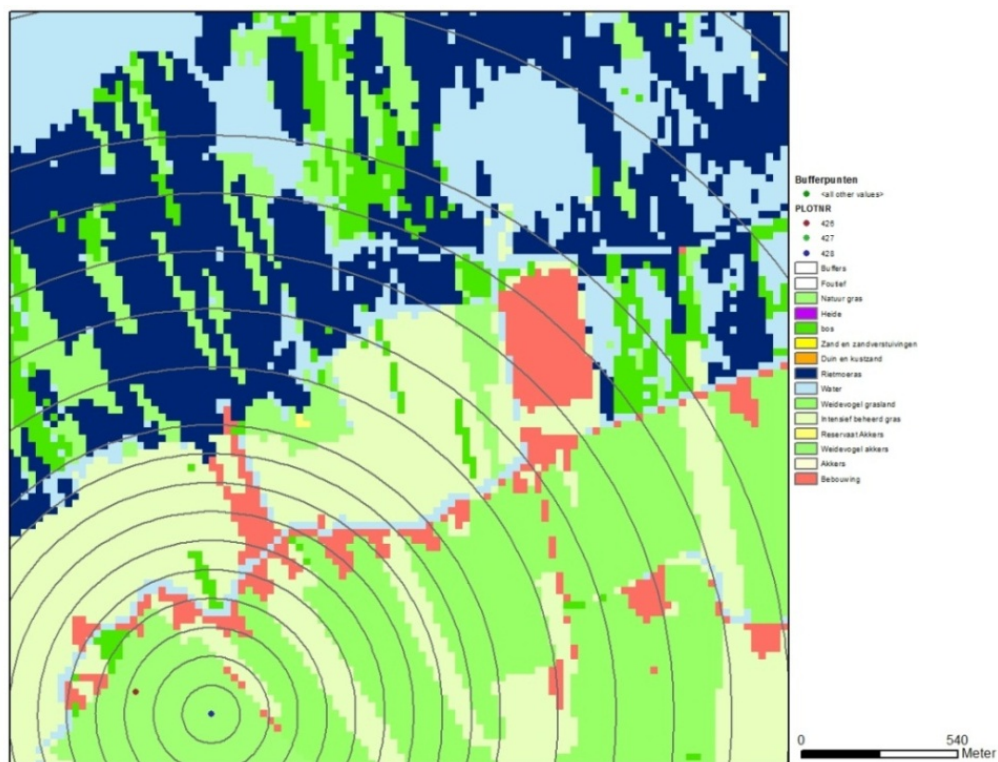
Hoogteligging met een resolutie van 25 meter. Eventueel te gebruiken om nattere en drogere delen te onderscheiden. Kijkend naar de moerasgebieden zijn de hoogteverschillen te gering en leveren geen aanvullende informatie.



Voorbeeld: Nieuwkoop AHN



Detail Top10NL-bestand



Detail BKN-rasterbestand

In het BKN-rasterbestand is het detailniveau een stuk lager. Bovendien kunnen smalle elementen die op de Top-kaart een geheel zijn in de BKN in meerdere cellen uiteenvallen en in de analyse als meerdere patches worden gezien. Aangezien rietmoeras in BKN volledig afkomstig is uit Top10NL voegt het BKN voor moeras niets toe. De enige bruikbare aanvullende informatie van de BKN is het onderscheid in agrarisch en natuurlijk grasland.

Omdat de resolutie van BKN-laag is ontstaan 'rafels' van agrarisch grasland en dat zou extra heterogeniteit tot gevolg hebben die in feite niet bestaat. Daarom is besloten om een verrasterd bronbestand van natuurlijke graslanden (resolutie 2,5 m) te gebruiken en te aggregeren tot een resolutie van 5 meter. Elke cel van 5 meter die minimaal 1 cel van 2,5 meter natuurlijk grasland bevat is geclassificeerd als natuurlijk grasland. Daarbij bleken er nog stroken van een enkele cel breed tussen percelen te bestaan die zijn weggewerkt door het natuurlijke grasland met één cel uit te breiden en weer in te krimpen. Dit bestand is gebruikt om grasland uit Top10NL om te coderen.

Het Top10NL bestand bestaat uit meerdere kaartlagen waarvan voor ons doel de lagen Terrein en Water van belang zijn. Binnen die lagen is met een extra attribuut aangegeven of er riet aanwezig is en voor Terrein of het eventueel 'dras, moerassig' is. Om te komen tot een rasterbestand met relevante typen zijn de verschillende Top10NL-lagen verrasterd en met elkaar gecombineerd. Onderstaande tabel geeft een overzicht van de Top10NL-typen en hun nieuwe classificatie voor het onderzoek naar heterogeniteit.

Terreinlaag en Waterlaag van het bestand Top10NL

Top10NL Kaartlaag Terrein	Omschrijving	Heterogeniteit hele landschap	Heterogeniteit alleen bos
Vlakvormig			
0	Geen terrein	Geen terrein	Rest
1	Aanlegsteiger	Geen terrein	Rest
2	Akkerland	Akker	Rest
3	Basaltblokken, steenglooiing	Geen terrein	Rest
4	Bebouwd gebied	Bebouwd	Rest
5	Boomgaard	Gras	Rest
6	Boomkwekerij	Akker	Rest
7	Bos: gemengd bos	Loofbos	Loofbos
8	Bos: griend	Loofbos	Loofbos
9	Bos: loofbos	Loofbos	Loofbos
10	Bos: naaldbos	Naaldbos	Naaldbos
11	Dodenakker	Bebouwd	Rest
12	Dodenakker met bos	Loofbos	Loofbos
13	Fruitekwekerij	Akker	Rest
14	Grasland	Gras	Rest
15	Heide	Heide	Rest
17	Onbekend	Onbekend	Rest
18	Overig	Bebouwd	Rest
19	Populieren	Loofbos	Loofbos
20	Spoorbaanlichaam	Geen terrein	Rest
21	Zand	Heide	Rest
Nadere onderverdeling	Dras, moerassig	Niet onderscheiden	Niet onderscheiden
Nadere onderverdeling	Riet	Niet onderscheiden	Niet onderscheiden
Nadere onderverdeling	Dras, moerassig en riet	Niet onderscheiden	Niet onderscheiden

Top10NL Kaartlaag Water			
Vlakkormig			
1	Zee	Zee	Rest
2	Droogvallend	Zee	Rest
3	Meer, plas, ven, vijver	Water	Rest
4	Waterloop	Water	Rest
5	Onbekend	Onbekend	Rest
Nadere onderverdeling	Dras, moerassig en riet	Niet onderscheiden	Niet onderscheiden
Nadere onderverdeling	Overig	Niet onderscheiden	Niet onderscheiden

Moeras

Top10NL Kaartlaag Terrein	Omschrijving	Heterogeniteit
0	Geen terrein	Geen terrein
1	Aanlegsteiger	Geen terrein
2	Akkerland	Akker
3	Basaltblokken, steenglooiing	Geen terrein
4	Bebouwd gebied	Bebouwd
5	Boomgaard	Gras
6	Boomkwekerij	Akker
7	Bos: gemengd bos	Loofbos
8	Bos: griend	Griend
9	Bos: loofbos	Loofbos
10	Bos: naaldbos	Naaldbos
11	Dodenakker	Bebouwd
12	Dodenakker met bos	Loofbos
13	Fruitekwekerij	Akker
14	Grasland	Gras
15	Heide	Heide
17	Onbekend	Onbekend
18	Overig	Bebouwd
19	Populieren	Loofbos
20	Spoorbaanlichaam	Geen terrein
21	Zand	Heide
Nadere onderverdeling	Dras, moerassig	Dras, moerassig
Nadere onderverdeling	Riet	Riet
Nadere onderverdeling	Dras, moerassig en riet	Dras, moerassig en riet
Top10NL Kaartlaag Water		
1	Zee	Zee
2	Droogvallend	Droogvallend
3	Meer, plas, ven, vijver	Meer, plas, ven, vijver
4	Waterloop	Waterloop
5	Onbekend	Onbekend
Nadere onderverdeling	Dras, moerassig en riet	Dras, moerassig en riet
Nadere onderverdeling	Overig	Overig

Code Virus-bestand (2009)	Omschrijving	Heterogeniteitsmaat
lyn_wat03	Sloten tot 3 meter breed	Lengte sloten
lyn_wat36	Sloten tussen 3 en 6 meter breed	Lengte sloten
lyn_heg	heggen en houtwallen (m)	Lengte opgaande begroeiing
lyn_bomen	Bomenrijen (m)	Lengte opgaande begroeiing

Naast het grondgebruik vermeldt Top10NL in het attribuut 'Voorkomen' of het terrein 'dras, moerassig' is, (deels) begroeid met riet, of beide. Voor de watervlakken in Top10NL worden vijf typen onderscheiden en in een extra attribuut wordt aangegeven of er riet in het water groeit.

De Top10NL-terrein en –water zijn verrasterd met een resolutie van vijf meter. Dezelfde vlakken zijn tevens verrasterd op het attribuut dat iets zegt over drassigheid en begroeiing met riet. De vier op deze manier verkregen rasters zijn met elkaar gecombineerd. Elke unieke combinatie heeft een eigen viercijferige code gekregen: het eerste cijfer staat voor het grondgebruik, het tweede voor drassigheid en riet, het derde voor het type water en het vierde voor eventuele rietbegroeiing in het water. Voor elke viercijferige code is gekeken tot welke klasse het gerekend moet worden om de heterogeniteit van het landschap te berekenen. Onderstaande tabel geeft een overzicht van de klassen die we hiervoor onderscheiden.

De tabel laat zien welk 'heterogeniteitstype' is toegekend aan welke viercijferige code voor de combinatie van grondgebruik en water. In de kolommen 'Combi' en 'Combi2' staan de viercijferige codes. In de kolom 'Moeras' staat de code die het voor de berekening van de heterogeniteit is toegekend aan alle waardes tussen 'Combi' en 'Combi2'.

'Heterogeniteitstype' toegekend aan viercijferige code voor de combinatie van grondgebruik en water

COMBI	COMBI2	MOERAS
1000	1399	61
2000	2099	40
2100	2199	41
2200	2399	21
3000	3099	71
3100	3399	31
4000	4399	31
5000	5399	81
6000	6399	101
7000	7199	91
7200	7399	21
8000	8000	0
8001	8030	11
8031	8031	21
8032	8040	11
8041	8041	21
8042	8042	11
9000	9000	101
9001	9030	11
9031	9031	21
9032	9040	11
9041	9041	21
9042	9042	11

In principe zou alleen de codeCOMBI beginnend met '90' op de eerste twee posities een 9 (geen terrein) gevolgd te kunnen worden door de codes voor water (laatste twee posities). Toch blijken er ook combinaties van grondgebruik en water voor te komen. Dit kan alleen gaan om cellen op de overgang van land naar water of om sporadische (digitaliseer-)fouten in Top10NL. Bij de herclassificatie van die situaties zijn de volgende keuzes gemaakt: altijd de eerste twee posities van het veld COMBI gebruikt voor de nieuwe classificatie. Waar COMBI gelijk is aan 9000 is er geen terrein en ook geen water en hebben we, de systematiek van Top10NL volgend, te maken met infrastructuur. Die wordt voor de heterogeniteitsberekening geclassificeerd als bebouwing en tot een breedte van acht cellen uit de kaart 'geknepen'. Waar COMBI begint met een 8 ('onbekend') gebruiken we de laatste twee cijfers voor het geval er wel water is gekarteerd. Bij akkers, graslanden, bos, heide en onbekend (1xxx, 2xxx, 3xxx, 7xxx en 8xxx) is gebruik gemaakt van de laatste twee posities. Randcellen zijn dus toegekend volgens het water dat in de cel aanwezig is. Grienden, naaldbos en bebouwing (4xxx, 5xxx en 6xxx) zijn altijd als zodanig geclassificeerd.

Tot slot zijn er nog twee laatste bewerkingen uitgevoerd. Het grasland is opgesplitst in agrarisch en natuurlijk grasland. Daar waar grasland (code 40) samenvalt met natuurlijk grasland in BKN wordt het gras geclassificeerd als natuurlijk grasland (code 41). Er bleken smalle stroken en losse snippers agrarisch grasland te blijven bestaan op overgangen van natuurlijk grasland naar andere typen. Die zijn verwijderd door het agrarische grasland met één cel in te krimpen en weer uit te breiden.

Bijlage 2 Pythonscript voor het genereren van de heterogeniteitskaart

```
# -----  
# Extractrasters_shrink_agra.py  
#  
# Description:  
# -----  
  
# Import arcpy module  
import arcpy  
  
from arcpy import env  
from arcpy.sa import *  
  
# Check out any necessary licenses  
arcpy.CheckOutExtension("spatial")  
  
arcpy.env.cellSize = "5"  
arcpy.env.overwriteOutput = "True"  
  
punten = "E:\\Veerkracht\\Analyse\\Buffers\\Analysepunten.shp"  
# punten = "E:\\Veerkracht\\Analyse\\Buffers\\Analysepunten.shp"  
# Identify the geometry field  
#  
desc = arcpy.Describe(punten)  
shapefieldname = desc.ShapeFieldName  
  
# Create search cursor  
#  
rows = arcpy.SearchCursor(punten)  
  
# Enter for loop for each feature/row  
#  
  
print "defining stralen"  
Stralen = ["100", "200", "500", "1000", "2000", "5000", "10000"]  
  
for row in rows:  
    # Create the geometry object 'feat'  
    #  
    feat = row.getValue(shapefieldname)  
    pnt = feat.getPart()  
    afko = row.getValue("afko")  
    print " bezig met ",afko  
    print " calculating extent"  
  
    # Print x,y coordinates of current point  
    #
```

```

X = int(pnt.X)
Y = int(pnt.Y)

X5 = divmod(X+2.5,5)[0]*5
Y5 = divmod(Y+2.5,5)[0]*5

Midpunt = str(X5)+" "+str(Y5)

Diam = 10050

Xmin = X5 - Diam
Xmax = X5 + Diam
Ymin = Y5 - Diam
Ymax = Y5 + Diam
print str(Xmin), str(Ymin), str(Xmax), str(Ymax)

# Set Geoprocessing environments
arcpy.env.snapRaster = ""
arcpy.env.extent = str(Xmin)+" "+str(Ymin)+" "+ str(Xmax)+" "+str(Ymax)

# Local variables:
Terrein_vlakken = r"\WUR\dfs-
root\ESG\Shares\Arc\GeoDataBase_11\OSA11_to_SCOMP0283.sde\TOP10NL1009.TERREIN"
Water_vlak = r"\WUR\dfs-
root\ESG\Shares\Arc\GeoDataBase_11\OSA11_to_SCOMP0283.sde\TOP10NL1009.WATERDEEL_VLAK"
ReclassCombi_dbf = "E:\Veerkracht\Analyse\ReclassCombi.dbf"
ReclassTerrein = "E:\Veerkracht\Analyse\ReclassTerrein.dbf"
ReclassNietMoeras = "E:\Veerkracht\Analyse\ReclassNietMoeras.dbf"
ReclassBKN_dbf = "E:\Veerkracht\Analyse\ReclassBKN.dbf"
Terrein = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\Temp\terrein"
Water = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\Temp\water"
TRriet = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\Temp\triet"
Wriet = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\Temp\wriet"
Terrein0 = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\Temp\terrein0"
V_Terrein = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\Temp\v_terrein"
Vk_terriet = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\Temp\vk_terriet"
Triet0 = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\Temp\triet0"
Water0 = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\Temp\water0"
Wriet0 = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\Temp\wriet0"
Combi = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\Temp\combi"
moeras0 = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\Temp\moeras0"
moeras_enBKN = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\Temp\moeras_enbkn"
MoerasBKNmin = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\Temp\Moerasbknmin"
Moeras = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\moeras"
moerasdef = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\moerasdef"
Moerasalleen = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\moerasalleen"
BKNVK = "E:\Veerkracht\Analyse\Rasters\Temp\bknvk"
Natuuras = "E:\Veerkracht\Databestanden\Natuurlijkgras\natugas5m"

# Process: Polygon to Raster
print " Rasterizing Terrein"

```



```

    arcpy.PolygonToRaster_conversion(Terrein_vlakken, "TYPELANDGEBRUIK_C1", Terrein,
"MAXIMUM_COMBINED_AREA", "NONE", "5")

# Process: Raster Calculator (2)
print " Removing NoData"
Con0 = Con(IsNull(Terrein), "0", Terrein, "VALUE = 1")
Con0.save(Terrein0)

# Process: Reclass by Table
print " Reclassing Terrein"
Reclass1 = ReclassByTable(Terrein0,ReclassTerrein,"Top10NL", "Top10NL", "Veerkracht", "NODATA")
Reclass1.save(V_Terrein)

# Process: Polygon to Raster (3)
print " Rasterizing Terrein dras en riet"
arcpy.PolygonToRaster_conversion(Terrein_vlakken, "VOORKOMEN_CODE", TRriet,
"MAXIMUM_COMBINED_AREA", "NONE", "5")

# Process: Raster Calculator
print " Removing NoData"
Con1 = Con(IsNull(TRriet), "0", TRriet, "VALUE = 1")
Con1.save(Triet0)

# Process: Polygon to Raster (2)
print " Rasterizing Water"
arcpy.PolygonToRaster_conversion(Water_vlak, "TYPEWATER_CODE", Water, "MAXIMUM_COMBINED_AREA",
"NONE", "5")

# Process: Raster Calculator (3)
print " Removing NoData"
Con2 = Con(IsNull(Water), "0", Water, "VALUE = 1")
Con2.save(Water0)

# Process: Polygon to Raster (4)
print " Rasterizing Water dras en riet"
arcpy.PolygonToRaster_conversion(Water_vlak, "VOORKOMENWATER_CODE", Wriet,
"MAXIMUM_COMBINED_AREA", "NONE", "5")

# Process: Raster Calculator (4)
print " Removing NoData"
Con3 = Con(IsNull(Wriet), "0", Wriet, "VALUE = 1")
Con3.save(Wriet0)

# Process: Combine (2)
print " Combining rasters"
Combine1 = Combine([V_Terrein, Triet0, Water0, Wriet0])
Combine1.save(Vk_terriet)

# Process: Add Field
print " Adding field"
arcpy.AddField_management(Vk_terriet, "Combi", "LONG", "6", "", "", "", "NULLABLE", "NON_REQUIRED", "")

```

```

# Process: Calculate Field
print " Calculating field"
arcpy.CalculateField_management(Vk_terriet, "Combi", "[V_TERREIN] * 1000 + [TRIETO] * 100 + [WATERO] *
10 + [WRIETO]", "VB", "")

# Process: Lookup
print " Looking up combi"
Lookup2 = Lookup(Vk_terriet, "COMBI")
Lookup2.save(Combi)

# Process: Reclass by Table (2)
print " Reclassing combi"
Reclass2 = ReclassByTable(Combi, ReclassCombi_dbf, "COMBI", "COMBI2", "Moeras", "NODATA")
Reclass2.save(moeras0)

# Process: Raster Calculator (5)
print " Finding natuurlijk grasland"
Con4 = Con((Raster(Natugras) == 1) & (Raster(moeras0) == 40), "41", moeras0, "VALUE = 1")
Con4.save(moeras_enBKN)

# Process: Shrink
print " Shrinking infra"
arcpy.gp.Shrink_sa(moeras_enBKN, MoerasBKNmin, "4", "101")

# Process: Expand
print " Expanding infra"
arcpy.gp.Expand_sa(MoerasBKNmin, Moeras, "4", "101")

# Process: Shrink
print " Shrinking grasland"
arcpy.gp.Shrink_sa(Moeras, MoerasBKNmin, "1", "40")

# Process: Expand
print " Expanding grasland"
arcpy.gp.Expand_sa(MoerasBKNmin, Moeras, "1", "40")

# Process: Reclass by Table (3)
print " Reclassing moeras"
Reclass4 = ReclassByTable(Moeras, ReclassNietMoeras, "Moeras", "Moeras", "Moeras2", "NODATA")
Reclass4.save(Moerasalleen)
print " Extracting by circles"
for R in Stralen:
    print " "+R
    # Process: Extract by Circle (2)
    arcpy.gp.ExtractByCircle_sa(Moerasalleen, Midpunt, R, "E:\\Veerkracht\\Analyse\\Rasters\\"+afko+"M"+R,
"INSIDE")
    arcpy.gp.ExtractByCircle_sa(Moeras, Midpunt, R, "E:\\Veerkracht\\Analyse\\Rasters\\"+afko+"L"+R,
"INSIDE")

```

Bijlage 3 Beschrijving landschapsindices heterogeniteit

Shannon's Diversity Index	
$SHDI = -\sum_{i=1}^m (P_i \cdot \ln P_i)$	$P_i =$ proportion of the landscape occupied by patch type (class) i .
<i>Description</i>	SHDI equals minus the sum, across all patch types, of the proportional abundance of each patch type multiplied by that proportion. Note, P_i is based on total landscape area (A) excluding any internal background present.
<i>Units</i>	Information
<i>Range</i>	$SHDI \geq 0$, without limit SHDI = 0 when the landscape contains only 1 patch (i.e., no diversity). SHDI increases as the number of different patch types (i.e., patch richness, PR) increases and/or the proportional distribution of area among patch types becomes more equitable.
<i>Comments</i>	<i>Shannon's diversity index</i> is a popular measure of diversity in community ecology, applied here to landscapes. Shannon's index is somewhat more sensitive to rare patch types than Simpson's diversity index.

Simpson's Diversity Index	
$SIDI = 1 - \sum_{i=1}^m P_i^2$	$P_i =$ proportion of the landscape occupied by patch type (class) i .
<i>Description</i>	SIDI equals 1 minus the sum, across all patch types, of the proportional abundance of each patch type squared. Note, P_i is based on total landscape area (A) excluding any internal background present.
<i>Units</i>	None
<i>Range</i>	$0 \leq SIDI < 1$ SIDI = 0 when the landscape contains only 1 patch (i.e., no diversity). SIDI approaches 1 as the number of different patch types (i.e., patch richness, PR) increases and the proportional distribution of area among patch types becomes more equitable.

<i>Comments</i>	<i>Simpson's diversity index</i> is another popular diversity measure borrowed from community ecology. Simpson's index is less sensitive to the presence of rare types and has an interpretation that is much more intuitive than Shannon's index. Specifically, the value of Simpson's index represents the probability that any 2 pixels selected at random would be different patch types.
-----------------	---

Contagion-index	
$\text{CONTAG} = \left[1 + \frac{\sum_{i=1}^m \sum_{k=1}^m \left[(P_i) \left(\frac{g_{ik}}{\sum_{k=1}^m g_{ik}} \right) \right] \cdot \left[\ln (P_i) \left(\frac{g_{ik}}{\sum_{k=1}^m g_{ik}} \right) \right]}{2 \ln(m)} \right] (100)$	
<p>P_i =proportion of the landscape occupied by patch type (class) i. g_{ik} =number of adjacencies (joins) between pixels of patch types (classes) i and k based <i>double-count</i> method. m =number of patch types (classes) present in the landscape, including the landscape if present.</p>	
<i>Description</i>	CONTAG equals minus the sum of the proportional abundance of each patch type multiplied by the proportion of adjacencies between cells of that patch type and another patch type, multiplied by the logarithm of the same quantity, summed over each unique adjacency type and each patch type; divided by 2 times the logarithm of the number of patch types; multiplied by 100 (to convert to a percentage). In other words, the observed contagion over the maximum possible contagion for the given number of patch types. Note, CONTAG considers all patch types present on an image, including any present in the landscape border, if present, and considers like adjacencies (i.e., cells of a patch type adjacent to cells of the same type). All background edge segments are ignored, as are landscape boundary segments if a border is not provided, because adjacency information for these edge segments is not available and the intermixing of the classes with background is assumed to be irrelevant. Cell adjacencies are tallied using the <i>double-count</i> method in which pixel order is preserved, at least for all internal adjacencies (i.e., involving cells on the inside of the landscape). If a landscape border is present, adjacencies on the landscape boundary are counted only once as are all adjacencies with background. Note, P_i is based on the total landscape area (A) excluding any internal background present.
<i>Units</i>	Percent
<i>Range</i>	$0 < \text{CONTAG} \leq 100$

	CONTAG approaches 0 when the patch types are maximally disaggregated (i.e., every cell is a different patch type) and interspersed (equal proportions of all pairwise adjacencies). CONTAG = 100 when all patch types are maximally aggregated; i.e., when the landscape consists of single patch. CONTAG is undefined and reported as “N/A” in the “basename”.land file if the number of patch types is less than 2, or all classes consist of one cell patches adjacent to only background.
<i>Comments</i>	<i>Contagion</i> is inversely related to edge density. When edge density is very low, for example, when a single class occupies a very large percentage of the landscape, contagion is high, and vice versa. In addition, note that contagion is affected by both the dispersion and interspersion of patch types. Low levels of patch type dispersion (i.e., high proportion of like adjacencies) and low levels of patch type interspersion (i.e., inequitable distribution of pairwise adjacencies) results in high contagion, and vice versa.

Shape Index	
$SHAPE = \frac{p_{ij}}{\min p_{ij}}$	p_{ij} = perimeter of patch ij in terms of number of cell surfaces. $\min p_{ij}$ = minimum perimeter of patch ij in terms of number of cell surfaces (see below).
<i>Description</i>	<p>SHAPE equals patch perimeter (given in number of cell surfaces) divided by the minimum perimeter (given in number of cell surfaces) possible for a maximally compact patch (in a square raster format) of the corresponding patch area. If a_{ij} is the area of patch ij (in terms of number of cells) and n is the side of a largest integer square smaller than a_{ij}, and $m = a_{ij} - n^2$, then the minimum perimeter of patch ij, $\min-p_{ij}$ will take one of the three forms (Milne 1991, Bogaert et al. 2000):</p> <p>$\min-p_{ij} = 4n$, when $m = 0$, or $\min-p_{ij} = 4n + 2$, when $n^2 < a_{ij} \leq n(1+n)$, or $\min-p_{ij} = 4n + 4$, when $a_{ij} > n(1+n)$.</p>
<i>Units</i>	None
<i>Range</i>	<p>SHAPE ≥ 1, without limit.</p> <p>SHAPE = 1 when the patch is maximally compact (i.e., square or almost square) and increases without limit as patch shape becomes more irregular.</p>
<i>Comments</i>	<i>Shape index</i> corrects for the size problem of the perimeter-area ratio index (see previous description) by adjusting for a square (or almost square)

standard and, as a result, is the simplest and perhaps most straightforward measure of overall shape complexity. Note, the minimum perimeter for an aggregate of like-valued square pixels (a_{ij}) is calculated as above. For large patches, say $a_{ij} > 100$ pixels, the minimum perimeter asymptotically approaches $4\sqrt{a_{ij}}$, the perimeter of an exact square of size a_{ij} . Previous versions of FRAGSTATS used this large patch approximation in the shape index. Thus, the results will not agree exactly with previous runs, although the differences will be nontrivial only in cases involving very small patches.

Verschenen documenten in de reeks Werkdocumenten van de Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu vanaf 2010

Werkdocumenten zijn verkrijgbaar bij het secretariaat van Unit Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu, te Wageningen. T 0317 – 48 54 71; E info.wnm@wur.nl

De werkdocumenten zijn ook te downloaden via de Wot-website www.wageningenUR.nl/wotnatuurenmilieu

2010

- 174** *Boer de, S., M.J. Bogaardt, P.H. Kersten, F.H. Kistenkas, M.G.G. Neven & M. van der Zouwen.* Zoektocht naar nationale beleidsruimte in de EU-richtlijnen voor het milieu- en natuurbeleid. Een vergelijking van de implementatie van de Vogel- en Habitatrichtlijn, de Kaderrichtlijn Water en de Nitraatrichtlijn in Nederland, Engeland en Noordrijn-Westfalen
- 175** *Jaarrapportage 2009.* WOT-04-001 – Koepel
- 176** *Jaarrapportage 2009.* WOT-04-002 – Onderbouwend Onderzoek
- 177** *Jaarrapportage 2009.* WOT-04-003 – Advisering Natuur & Milieu
- 178** *Jaarrapportage 2009.* WOT-04-005 – M-AVP
- 179** *Jaarrapportage 2009.* WOT-04-006 – Natuurplanbureauafunctie
- 180** *Jaarrapportage 2009.* WOT-04-007 – Milieuplanbureauafunctie
- 181** *Annual reports for 2009;* Programme WOT-04
- 182** *Oenema, O., P. Bikker, J. van Harn, E.A.A. Smolders, L.B. Sebek, M. van den Berg, E. Stehfest & H. Westhoek.* Quickscan opbrengsten en efficiëntie in de gangbare en biologische akkerbouw, melkveehouderij, varkenshouderij en pluimveehouderij. Deelstudie van project 'Duurzame Eiwitvoorziening'
- 183** *Smits, M.J.W., N.B.P. Polman & J. Westerink.* Uitbreidingsmogelijkheden voor groene en blauwe diensten in Nederland; Ervaringen uit het buitenland
- 184** *Dirkx, G.H.P. (red.).* Quick responsefunctie 2009. Verslag van de werkzaamheden
- 185** *Kuhlman, J.W., J. Luijt, J. van Dijk, A.D. Schouten & M.J. Voskuilen.* Grondprij斯卡arten 1998-2008
- 186** *Slangen, L.H.G., R.A. Jongeneel, N.B.P. Polman, E. Lianouridis, H. Leneman & M.P.W. Sonneveld.* Rol en betekenis van commissies voor gebiedsgericht beleid
- 187** *Temme, A.J.A.M. & P.H. Verburg.* Modelling of intensive and extensive farming in CLUE
- 188** *Vreke, J.* Financieringsconstructies voor landschap
- 189** *Slangen, L.H.G.* Economische concepten voor beleidsanalyse van milieu, natuur en landschap
- 190** *Knotters, M., G.B.M. Heuvelink, T. Hoogland & D.J.J. Walvoort.* A disposition of interpolation techniques
- 191** *Hoogeveen, M.W., P.W. Blokland, H. van Kernebeek, H.H. Luesink & J.H. Wisman.* Ammoniakemissie uit de landbouw in 1990 en 2005-2008
- 192** *Beekman, V., A. Pronk & A. de Smet.* De consumptie van dierlijke producten. Ontwikkeling, determinanten, actoren en interventies.
- 193** *Polman, N.B.P., L.H.G. Slangen, A.T. de Blaeij, J. Vader & J. van Dijk.* Baten van de EHS; De locatie van recreatiebedrijven
- 194** *Veeneklaas, F.R. & J. Vader.* Demografie in de Natuurverkenning 2011; Bijlage bij WOT-paper 3
- 195** *Wascher, D.M., M. van Eupen, C.A. Mûcher & I.R. Geijzendorffer.* Biodiversity of European Agricultural landscapes. Enhancing a High Nature Value Farmland Indicator
- 196** *Apeldoorn van, R.C., I.M. Bouwma, A.M. van Doorn, H.S.D. Naeff, R.M.A. Hoefs, B.S. Elbersen & B.J.R. van Rooij.* Natuurgebieden in Europa: bescherming en financiering
- 197** *Brus, D.J., R. Vasat, G. B. M. Heuvelink, M. Knotters, F. de Vries & D. J. J. Walvoort.* Towards a Soil Information System with quantified accuracy; A prototype for mapping continuous soil properties
- 198** *Groot, A.M.E. & A.L. Gerritsen, m.m.v. M.H. Borgstein, E.J. Bos & P. van der Wielen.* Verantwoording van de methodiek Achtergronddocument bij 'Kwalitatieve monitor Systeeminnovaties verduurzaming landbouw'
- 199** *Bos, E.J. & M.H. Borgstein.* Monitoring Gesloten voer-mest kringlopen. Achtergronddocument bij 'Kwalitatieve monitor Systeeminnovaties verduurzaming landbouw'
- 200** *Kennismarkt 27 april 2010;* Van onderbouwend onderzoek Wageningen UR naar producten Planbureau voor de Leefomgeving
- 201** *Wielen van der, P.* Monitoring Integrale duurzame stallen. Achtergronddocument bij 'Kwalitatieve monitor Systeeminnovaties verduurzaming landbouw'
- 202** *Groot, A.M.E. & A.L. Gerritsen.* Monitoring Functionele agrobiodiversiteit. Achtergrond-document bij 'Kwalitatieve monitor Systeeminnovaties verduurzaming landbouw'
- 203** *Jongeneel, R.A. & L. Ge.* Farmers' behavior and the provision of public goods: Towards an analytical framework
- 204** *Vries, S. de, M.H.G. Custers & J. Boers.* Storende elementen in beeld; de impact van menselijke artefacten op de landschapsbeleving nader onderzocht
- 205** *Vader, J. J.L.M. Donders & H.W.B. Bredenoord.* Zicht op natuur- en landschapsorganisaties; Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011
- 206** *Jongeneel, R.A., L.H.G. Slangen & N.B.P. Polman.* Groene en blauwe diensten; Een raamwerk voor de analyse van doelen, maatregelen en instrumenten
- 207** *Letourneau, A.P., P.H. Verburg & E. Stehfest.* Global change of land use systems; IMAGE: a new land allocation module
- 208** *Heer, M. de.* Het Park van de Toekomst. Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011
- 209** *Knotters, M., J. Lahr, A.M. van Oosten-Siedlecka & P.F.M. Verdonschot.* Aggregation of ecological indicators for mapping aquatic nature quality. Overview of existing methods and case studies
- 210** *Verdonschot, P.F.M. & A.M. van Oosten-Siedlecka.* Graadmeters Aquatische natuur. Analyse gegevenskwaliteit Limnodata
- 211** *Linderhof, V.G.M. & H. Leneman.* Quickscan kosteneffectiviteitsanalyse aquatische natuur
- 212** *Leneman, H., V.G.M. Linderhof & R. Michels.* Mogelijkheden voor het inbrengen van informatie uit de 'KRW database' in de 'KE database'
- 213** *Schrijver, R.A.M., A. Corporaal, W.A. Ozinga & D. Rudrum.* Kosteneffectieve natuur in landbouwgebieden; Methode om effecten van maatregelen voor de verhoging van biodiversiteit in landbouwgebieden te bepalen, een test in twee gebieden in Noordoost-Twente en West-Zeeuws-Vlaanderen
- 214** *Hoogland, T., R.H. Kemmers, D.G. Cirkel & J. Hunink.* Standplaatsfactoren afgeleid van hydrologische model uitkomsten; Methode-ontwikkeling en toetsing in het Drentse Aa-gebied
- 215** *Agricola, H.J., R.M.A. Hoefs, A.M. van Doorn, R.A. Smidt & J. van Os.* Landschappelijke effecten van ontwikkelingen in de landbouw
- 216** *Kramer, H., J. Oldengarm & L.F.S. Roupioz.* Nederland is groener dan kaarten laten zien; Mogelijkheden om 'groen' beter te inventariseren en monitoren met de automatische classificatie van digitale luchtfoto's
- 217** *Raffe, J.K. van, J.J. de Jong & G.W.W. Wamelink (2011).* Kostenmodule Natuurplanner; functioneel ontwerp en software-validatie

- 218 Hazeu, G.W., Kramer, H., J. Clement & W.P. Daamen (2011). Basiskaart Natuur 1990rev
- 219 Boer, T.A. de. Waardering en recreatief gebruik van Nationale Landschappen door haar bewoners
- 220 Leneman, H., A.D. Schouten & R.W. Verburg. Varianten van natuurbeleid: voorbereidende kostenberekeningen; Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011
- 221 Knegt, B. de, J. Clement, P.W. Goedhart, H. Sierdsema, Chr. van Swaay & P. Wiersma. Natuurkwaliteit van het agrarisch gebied
- 2011**
- 222 Kamphorst, D.A. & M.M.P. van Oorschot. Kansen en barrières voor verduurzaming van houtketens
- 223 Salm, C. van der & O.F. Schoumans. Langetermijneffecten van verminderde fosfaatgiften
- 224 Bikker, P., M.M. van Krimpen & G.J. Remmelink. Stikstofverteerbaarheid in voeders voor landbouwhuisdieren; Berekeningen voor de TAN-excretie
- 225 M.E. Sanders & A.L. Gerritsen (red.). Het biodiversiteitsbeleid in Nederland werkt. Achtergronddocument bij Balans van de Leefomgeving 2010
- 226 Bogaart, P.W., G.A.K. van Voorn & L.M.W. Akkermans. Evenwichtsanalyse modelcomplexiteit; een verkennende studie
- 227 Kleunen A. van, K. Koffijberg, P. de Boer, J. Nienhuis, C.J. Camphuysen, H. Schekkerman, K.H. Oosterbeek, M.L. de Jong, B. Ens & C.J. Smit (2010). Broedsucces van kustbroedvogels in de Waddenzee in 2007 en 2008
- 228 Salm, C. van der, L.J.M. Boumans, D.J. Brus, B. Kempen & T.C. van Leeuwen. Validatie van het nutriëntenemissiemodel STONE met meetgegevens uit het Landelijk Meetnet effecten Mestbeleid (LMM) en de Landelijke Steekproef Kaarteenheden (LSK).
- 229 Dijkema, K.S., W.E. van Duin, E.M. Dijkman, A. Nicolai, H. Jongerius, H. Keegstra, L. van Egmond, H.J. Venema & J.J. Jongsma. Vijftig jaar monitoring en beheer van de Friese en Groninger kwelderwerken: 1960-2009
- 230 Jaarrapportage 2010. WOT-04-001 – Koepel
- 231 Jaarrapportage 2010. WOT-04-002 – Onderbouwend Onderzoek
- 232 Jaarrapportage 2010. WOT-04-003 – Advisering Natuur & Milieu
- 233 Jaarrapportage 2010. WOT-04-005 – M-AVP
- 234 Jaarrapportage 2010. WOT-04-006 – Natuurplanbureaufunctie
- 235 Jaarrapportage 2010. WOT-04-007 – Milieuplanbureaufunctie
- 236 Arnouts, R.C.M. & F.H. Kistenkas. Nederland op slot door Natura 2000: de discussie ontrafeld; Bijlage bij WOT-paper 7 – De deur klemt
- 237 Harms, B. & M.M.M. Overbeek. Bedrijven aan de slag met natuur en landschap; relaties tussen bedrijven en natuurorganisaties. Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011
- 238 Agricola, H.J. & L.A.E. Vullings. De stand van het platteland 2010. Monitor Agenda Vitaal Platteland; Rapportage Midterm meting Effectindicatoren
- 239 Klijn, J.A. Wisselend getij. Omgang met en beleid voor natuur en landschap in verleden en heden; een essayistische beschouwing. Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011
- 240 Corporaal, A., T. Denters, H.F. van Dobben, S.M. Henneken, A. Klimkowska, W.A. Ozinga, J.H.J. Schaminée & R.A.M. Schrijver. Stenoeciteit van de Nederlandse flora. Een nieuwe parameter op grond van ecologische amplitudo's van de Nederlandse plantensoorten en toepassings-mogelijkheden
- 241 Wamelink, G.W.W., R. Jochem, J. van der Greff-van Rossum, C. Grashof-Bokdam, R.M.A. Wegman, G.J. Franke & A.H. Prins. Het plantendispersiemodel DIMO. Verbetering van de modellering in de Natuurplanner
- 242 Klimkowska, A., M.H.C. van Adrichem, J.A.M. Jansen & G.W.W. Wamelink. Bruikbaarheid van WNK-monitoringgegevens voor EC-rapportage voor Natura 2000-gebieden. Eerste fase
- 243 Goossen, C.M., R.J. Fontein, J.L.M. Donders & R.C.M. Arnouts. Mass Movement naar recreatieve gebieden; Overzicht van methoden om bezoekersaantallen te meten
- 244 Spruijt, J., P.M. Spoorenberg, J.A.J.M. Rovers, J.J. Slabbekoorn, S.A.M. de Kool, M.E.T. Vlaswinkel, B. Heijne, J.A. Hiemstra, F. Nouwens & B.J. van der Sluis. Milieueffecten van maatregelen gewasbescherming
- 245 Walker, A.N. & G.B. Woltjer. Forestry in the Magnet model.
- 246 Hoefnagel, E.W.J., F.C. Buisman, J.A.E. van Oostenbrugge & B.I. de Vos. Een duurzame toekomst voor de Nederlandse visserij. Toekomstscenario's 2040
- 247 Buurma, J.S. & S.R.M. Janssens. Het koor van adviseurs verdient een dirigent. Over kennisverspreiding rond phytophthora in aardappelen
- 248 Verburg, R.W., A.L. Gerritsen & W. Nieuwenhuizen. Natuur meekoppelen in ruimtelijke ontwikkeling: een analyse van sturingsstrategieën voor de Natuurverkenning. Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011
- 249 Kooten, T. van & C. Klok. The Mackinson-Daskalov North Sea EcoSpace model as a simulation tool for spatial planning scenarios
- 250 Bruggen van, C., C.M. Groenestein, B.J. de Haan, M.W. Hoogeveen, J.F.M. Huijsmans, S.M. van der Sluis & G.L. Velthof. Ammoniakemissie uit dierlijke mest en kunstmest 1990-2008. Berekeningen met het Nationaal Emissiemodel voor Ammoniak (NEMA)
- 251 Bruggen van, C., C.M. Groenestein, B.J. de Haan, M.W. Hoogeveen, J.F.M. Huijsmans, S.M. van der Sluis & G.L. Velthof. Ammoniakemissie uit dierlijke mest en kunstmest in 2009. Berekeningen met het Nationaal Emissiemodel voor Ammoniak (NEMA)
- 252 Randen van, Y., H.L.E. de Groot & L.A.E. Vullings. Monitor Agenda Vitaal Platteland vastgelegd. Ontwerp en implementatie van een generieke beleidsmonitor
- 253 Agricola, H.J., R. Reijnen, J.A. Boone, M.A. Dolman, C.M. Goossen, S. de Vries, J. Roos-Klein Lankhorst, L.M.G. Groenemeijer & S.L. Deijl. Achtergronddocument Midterm meting Effectindicatoren Monitor Agenda Vitaal Platteland
- 254 Buiteveld, J. S.J. Hiemstra & B. ten Brink. Modelling global agrobiodiversity. A fuzzy cognitive mapping approach
- 255 Hal van R., O.G. Bos & R.G. Jak. Noordzee: systeemodynamiek, klimaatverandering, natuurtypen en benthos. Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011
- 256 Teal, L.R.. The North Sea fish community: past, present and future. Background document for the 2011 National Nature Outlook
- 257 Leopold, M.F., R.S.A. van Bemmelen & S.C.V. Geelhoed. Zeevogels op de Noordzee. Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011
- 258 Geelhoed, S.C.V. & T. van Polanen Petel. Zeezoogdieren op de Noordzee. Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011
- 259 Kuijs, E.K.M. & J. Steenbergen. Zoet-zoutovergangen in Nederland; stand van zaken en kansen voor de toekomst. Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011
- 260 Baptist, M.J. Zachte kustverdediging in Nederland; scenario's voor 2040. Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011
- 261 Wiersinga, W.A., R. van Hal, R.G. Jak & F.J. Quirjns. Duurzame kottervisserij op de Noordzee. Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011
- 262 Wal J.T. van der & W.A. Wiersinga. Ruimtegebruik op de Noordzee en de trends tot 2040. Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011
- 263 Wiersinga, W.A. J.T. van der Wal, R.G. Jak & M.J. Baptist. Vier kijkrichtingen voor de mariene natuur in 2040. Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011

- 264** *Bolman, B.C. & D.G. Goldsborough.* Marine Governance. Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011
- 265** *Bannink, A.* Methane emissions from enteric fermentation in dairy cows, 1990-2008; Background document on the calculation method and uncertainty analysis for the Dutch National Inventory Report on Greenhouse Gas Emissions
- 266** *Wyngaert, I.J.J. van den, P.J. Kuikman, J.P. Lesschen, C.C. Verwer & H.H.J. Vreuls.* LULUCF values under the Kyoto Protocol; Background document in preparation of the National Inventory Report 2011 (reporting year 2009)
- 267** *Helming, J.F.M. & I.J. Terluin.* Scenarios for a cap beyond 2013; implications for EU27 agriculture and the cap budget.
- 268** *Wolter, G.B.* Meat consumption, production and land use. Model implementation and scenarios.
- 269** *Knegt, B. de, M. van Eupen, A. van Hinsberg, R. Pouwels, M.S.J.M. Reijnen, S. de Vries, W.G.M. van der Bilt & S. van Tol.* Ecologische en recreatieve beoordeling van toekomstscenario's van natuur op het land. Achtergrond-document bij Natuurverkenning 2011.
- 270** *Bos, J.F.F.P., M.J.W. Smits, R.A.M. Schrijver & R.W. van der Meer.* Gebiedsstudies naar effecten van vergroening van het Gemeenschappelijk Landbouwbeleid op bedrijfseconomie en inpassing van agrarisch natuurbeheer.
- 271** *Donders, J., J. Luttkik, M. Goossen, F. Veeneklaas, J. Vreke & T. Weijsschede.* Waar gaat dat heen? Recreatiemotieven, landschapskwaliteit en de oudere wandelaar. Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011.
- 272** *Voorn G.A.K. van & D.J.J. Walvoort.* Evaluation of an evaluation list for model complexity.
- 273** *Heide, C.M. van der & F.J. Sijtsma.* Maatschappelijke waardering van ecosysteemdiensten; een handreiking voor publieke besluitvorming. Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011
- 274** *Overbeek, M.M.M., B. Harms & S.W.K. van den Burg (2012).* Internationale bedrijven duurzaam aan de slag met natuur en biodiversiteit.; voorstudie bij de Balans van de Leefomgeving 2012.
- 275** *Os, J. van; T.J.A. Gies; H.S.D. Naeff; L.J.J. Jurissen.* Emissieregistratie van landbouwbedrijven; verbeteringen met behulp van het Geografisch Informatiesysteem Agrarische Bedrijven.
- 276** *Walsum, P.E.V. van & A.A. Veldhuizen.* MetaSWAP_v7_2_0; Rapportage van activiteiten ten behoeve van certificering met Status A.
- 277** *Kooten T. van & S.T. Glorius.* Modeling the future of het North Sea. An evaluation of quantitative tools available to explore policy, space use and planning options.
- 279** *Bilt, W.G.M. van der, B. de Knegt, A. van Hinsberg & J. Clement (2012).* Van visie tot kaartbeeld; de kijkrichtingen ruimtelijk uitgewerkt. Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011
- 280** *Kistenkas, F.H. & W. Nieuwenhuizen.* Rechtsontwikkelingen landschapsbeleid: landschapsrecht in wording. Bijlage bij WOt-paper 12 – 'Recht versus beleid'
- 281** *Meeuwse, H.A.M. & R. Jochem.* Openheid van het landschap; Berekeningen met het model ViewScape.
- 282** *Dobben, H.F. van.* Naar eenvoudige dosis-effectrelaties tussen natuur en milieucondities; een toetsing van de mogelijkheden van de Natuurplanner.
- 283** *Gaaff, A.* Raming van de budgetten voor natuur op langere termijn; Achtergronddocument bij Natuurverkenning 2011.
- 285** *Vries, P. de, J.E. Tamis, J.T. van der Wal, R.G. Jak, D.M.E. Slijkerman and J.H.M. Schobben.* Scaling human-induced pressures to population level impacts in the marine environment; implementation of the prototype CUMULEO-RAM model.
- 2012**
- 286** *Keizer-Vlek, H.E. & P.F.M. Verdonschot.* Bruikbaarheid van SNL-monitoringgegevens voor EC-rapportage voor Natura 2000-gebieden; Tweede fase: aquatische habitattypen.
- 287** *Oenema, J., H.F.M. Aarts, D.W. Bussink, R.H.E.M. Geerts, J.C. van Middelkoop, J. van Middelaar, J.W. Reijs & O. Oenema.* Variatie in fosfaatopbrengst van grasland op praktijkbedrijven en mogelijke implicaties voor fosfaatgebruiksnormen.
- 288** *Troost, K., D. van de Ende, M. Tangelder & T.J.W. Ysebaert.* Biodiversity in a changing Oosterschelde: from past to present
- 289** *Jaarrapportage 2011.* WOT-04-001 – Koepel
- 290** *Jaarrapportage 2011.* WOT-04-008 – Agromilieue
- 291** *Jaarrapportage 2011.* WOT-04-009 – Natuur, Landschap en Platteland
- 292** *Jaarrapportage 2011.* WOT-04-010 – Balans van de Leefomgeving
- 293** *Jaarrapportage 2011.* WOT-04-011 – Natuurverkenning
- 294** *Bruggen, C. van, C.M. Groenestein, B.J. de Haan, M.W. Hoogeveen, J.F.M. Huijsmans, S.M. van der Sluis & G.L. Velthof.* Ammoniakemissie uit dierlijke mest en kunstmest in 2010; berekeningen met het Nationaal Emissiemodel voor Ammoniak (NEMA).
- 295** *Spijker, J.H., H. Kramer, J.J. de Jong & B.G. Heusinkveld.* Verkenning van de rol van (openbaar) groen op wijk- en buurtniveau op het hitte-eilandeffect
- 296** *Haas, W. de, C.B.E.M. Aalbers, J. Kruit, R.C.M. Arnouts & J. Kempenaar.* Parknatuur; over de kijkrichtingen beleefbare natuur en inpasbare natuur
- 297** *Doorn, A.M. van & R.A. Smidt.* Staltypen nabij Natura 2000-gebieden.
- 298** *Luesink, H.H., A. Schouten, P.W. Blokland & M.W. Hoogeveen.* Ruimtelijke verdeling ammoniakemissies van beweiden en van aanwenden van mest uit de landbouw.
- 299** *Meulenkamp, W.J.H. & T.J.A. Gies.* Effect maatregelen reconstructie zandgebieden; pilotgemeente Gemert-Bakel.
- 300** *Beukers, R. & B. Harms.* Meerwaarde van certificeringsschema's in visserij en aquacultuur om bij te dragen aan het behoud van biodiversiteit
- 301** *Broekmeyer, M.E.A., H.P.J. Huiskens, S.M. Hennekens, A. de Jong, M.H. Storm & B. Vanmeulebrouk.* Gebruikershandleiding Audittrail Natura 2000.
- 302** *Bruggen van, C., C.M. Groenestein, B.J. de Haan, M.W. Hoogeveen, J.F.M. Huijsmans, S.M. van der Sluis & G.L. Velthof.* Ammonia emissions from animal manure and inorganic fertilisers in 2009. Calculated with the Dutch National Emissions Model for Ammonia (NEMA)
- 303** *Donders, J.L.M. & C.M. Goossen.* Recreatie in groene blauwe gebieden. Analyse data Continu Vrijtijdsonderzoek: bezoek, leeftijd, stedelijkheidsgraad en activiteiten van recreanten
- 304** *Boesten, J.J.T.I. & M.M.S. ter Horst.* Manual of PEARLNEQ v5
- 305** *Reijnen, M.J.S.M., R. Pouwels, J. Clement, M. van Esbroek, A. van Hinsberg, H. Kuipers & M. van Eupen.* EHS Doelrealisatiegraadmeter voor de Ecologische Hoofdstructuur. Natuurkwaliteit van landecosysteemtypen op lokale schaal.
- 306** *Arnouts, R.C.M., D.A. Kamphorst, B.J.M. Arts & J.P.M. van Tatenhove.* Innovatieve governance voor het groene domein. Governance-arrangementen voor vermaatschappelijking van het natuurbeleid en verduurzaming van de koffieketen.
- 307** *Kruseman, G., H. Luesink, P.W. Blokland, M. Hoogeveen & T. de Koeijer.* MAMBO 2.x. Design principles, model, structure and data use
- 308** *Koeijer de, T., G. Kruseman, P.W. Blokland, M. Hoogeveen & H. Luesink.* MAMBO: visie en strategisch plan, 2012-2015
- 309** *Verborg, R.W.* Methoden om kennis voor integrale

- beleidsanalyses te combineren.
- 310** *Bouwma, I.M., W.A. Ozinga, T. v.d. Sluis, A. Griffioen, M.P. v.d. Veen & B. de Knegt.* Dutch nature conservation objectives from a European perspective.
- 311** *Wamelink, G.W.W., M.H.C. van Adrichem & P.W. Goedhart.* Validatie van MOVE4.
- 312** *Broekmeyer, M.E.A., M.E. Sanders & H.P.J. Huijskes.* Programmatische Aanpak Stikstof. Doelstelling, maatregelen en mogelijke effectiviteit.
- 313**
- 314** *Pouwels, P. C. van Swaay, R. Foppen & H. Kuipers.* Prioritaire gebieden binnen de Ecologische Hoofdstructuur voor behoud doelsoorten vlinders en vogels.
- 315** *Rudrum, D., J. Verboom, G. Kruseman, H. Leneman, R. Pouwels, A. van Teeffelen & J. Clement.* Kosteneffectiviteit van natuurgebieden op het land. Eerste verkenning met ruimtelijke optimalisatie biodiversiteit.
- 316** *Boone, J.A., M.A. Dolman, G.D. Jukema, H.R.J. van Kernebeek & A. van der Knijff.* Duurzame landbouw verantwoord. Methodologie om de duurzaamheid van de Nederlandse landbouw kwantitatief te meten.
- 317** *Troost, K., M. Tangelder, D. van den Ende & T.J.W. Ysebaert* From past to present: biodiversity in a changing delta
- 318** *Schouten, A.D., H. Leneman, R. Michels & R.W. Verburg.* Instrumentarium kosten natuurbeleid. Status A.
- 319** *Verburg, R.W., E.J.G.M. Westerhof, M.J. Bogaardt & T. Selnes.* Verkennen en toepassen van besluitvormingsmodellen in de uitvoering van natuurbeleid.
- 2013**
- 320** *Woltjer, G.B.* Forestry in MAGNET; a new approach for land use and forestry modelling.
- 321** *Langers, F., A.E. Bujs, S. de Vries, J.M.J. Farjon, A. van Hinsberg, P. van Kampen, R. van Marwijk, F.J. Sijtsma, S. van Tol.* Potenties van de Hotspotmonitor om de graadmeter Landschap te verfijnen
- 322** *Verburg, R.W., M.J. Bogaardt, B. Harms, T. Selnes, W.J. Oliemans.* Beleid voor ecosysteemdiensten. Een vergelijking tussen verschillende EU-staten
- 323** *Schouten, M.A.H., N.B.P. Polman & E.J.G.M. Westerhof.* Exploring green agricultural policy scenarios with a spatially explicit agent-based model.
- 324** *Gerritsen, A.L., A.M.E. Groot, H.J. Agricola, W. Nieuwenhuizen.* Hoogproductieve landbouw. Een verkenning van motivaties, knelpunten, condities, nieuwe organisatiemodellen en de te verwachten bijdragen aan natuur en landschap
- 325** *Jaarrapportage 2012.* WOT-04-008 – Agromilieue
- 326** *Jaarrapportage 2012.* WOT-04-009 – Informatievoorziening Natuur (IN)
- 327** *Jaarrapportage 2012.* WOT-04-010 – Balans van de Leefomgeving (BvdL)
- 328** *Jaarrapportage 2012.* WOT-04-011 – Natuurverkenning (NVK)
- 329** *Goossen, C.M., F. Langers, T.A. de Boer.* Relaties tussen recreanten, ondernemers en landschap
- 330** *Bruggen, C. van, P. Bikker, C.M. Groenestein, B.J. de Haan, M.W. Hoogeveen, J.F.M. Huijsmans, S.M. van der Sluis & G.L. Velthof.* Ammoniakemissie uit dierlijke mest en kunstmest in 2011. Berekeningen met het Nationaal Emissiemodel voor Ammoniak (NEMA).
- 331** *Dirkx, G.H.P. & W. Nieuwenhuizen.* Histland. Historisch-landschappelijk informatiesysteem
- 332** *Ehler, P.A.I., T.A. van Dijk & O. Oenema.* Opname van struviet als categorie in het Uitvoeringsbesluit Meststoffenwet. Advies.
- 334** *Verdonschot R.C.M., J.H. Vos J.H. & P.F.M. Verdonschot.* Exotische macrofauna en macrofyten in de Nederlandse zoete wateren; voorkomen en beleid in 2012.
- 336** *Ehler, P.A.I., L. Posthuma, P.F.A.M. Römkens, R.P.J.J. Rietra, A.M. Wintersen, H. van Wijnen, T.A. van Dijk, L. van Schöll, J.E. Groenenberg.* Appraising fertilisers: Origins of current regulations and standards for contaminants in fertilisers. Background of quality standards in the Netherlands, Denmark, Germany, United Kingdom and Flanders
- 337** *Greft-van Rossum, J.G.M. van der, M.J.S.M. Reijnen, W.A. Ozinga, R. Pouwels, M. van Eupen, A.M.G. de Bruijn, H. Kuipers, S.M. Hennekens & A.H. Malinowska.* Water-, milieu- en ruimtecondities vaatplanten; Implementatie in Model for Nature Policy MNP 2.0.
- 338** *Vos, C.C., R. Pouwels, M. van Eupen, T. Lemaris, H.A.M. Meeuwse, W.A. Ozinga, M. Sterk & M.F. Wallis de Vries.* Operationalisering van het begrip 'veerkracht van ecosystemen'. Een empirische verkenning voor planten en dagvlinders.



Thema Natuurverkenning
Wettelijke Onderzoekstaken
Natuur & Milieu
Postbus 47
6700 AA Wageningen
T (0317) 48 54 71
E info.wnm@wur.nl

[www.wageningenUR.nl/
wotnatuurenmilieu](http://www.wageningenUR.nl/wotnatuurenmilieu)



De WOT Natuur & Milieu voert wettelijke onderzoekstaken uit op het beleidsterrein natuur en milieu. Deze taken worden uitgevoerd om een wettelijke verantwoordelijkheid van de minister van Economische Zaken te ondersteunen. De WOT Natuur & Milieu werkt aan producten van het Planbureau voor de Leefomgeving, zoals de Balans van de Leefomgeving en de Natuurverkenning. Verder brengen we voor het ministerie van Economische Zaken adviezen uit over (toelating van) meststoffen en bestrijdingsmiddelen, en zorgen we voor informatie voor Europese rapportageverplichtingen over biodiversiteit.

De WOT Natuur & Milieu is onderdeel van de internationale kennisorganisatie Wageningen UR (University & Research centre). De missie is 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'. Binnen Wageningen UR bundelen 9 gespecialiseerde onderzoeksinstituten van stichting DLO en Wageningen University hun krachten om bij te dragen aan de oplossing van belangrijke vragen in het domein van gezonde voeding en leefomgeving. Met ongeveer 30 vestigingen, 6.000 medewerkers en 9.000 studenten behoort Wageningen UR wereldwijd tot de aansprekende kennisinstellingen binnen haar domein. De integrale benadering van de vraagstukken en de samenwerking tussen verschillende disciplines vormen het hart van de unieke Wageningen aanpak.
