

32/uu6 (62a)  
2<sup>ex</sup>

## Conceptueel Raamwerk voor een Ecologische Landschapsindex

Vista, eindrapportage, 20 december 1997 in opdracht van IKC-natuurbeheer

S.R.J. Jansen (Vista)  
m.m.v. W.B. Harms en J.P. Knaapen (SC-DLO)

BIBLIOTHEEK "DE HAAFF"  
Droevendaalsesteeg 34  
6708 PB Wageningen



Rapport 624

Onderzoekreeks Nota Landschap nr. 11

DLO-Staring Centrum, Wageningen, 1998

lg n 957135

## REFERAAT

Jansen, S.R.J., W.B. Harms, J.P. Knaapen, 1998. Conceptueel Raamwerk voor een Ecologische Landschapsindex; *Vista, eindrapportage, 20 december 1977 in opdracht van IKC-Natuurbeheer*, Wageningen, DLO-Staring Centrum. Rapport 624. 45 blz. 10 fig.; 57 ref.

Ten behoeve van het landschapsecologische meetdoel in het Meetnet Landschap is een conceptueel raamwerk ontwikkeld, dat dienst doet als theoretische achtergrond bij de methodische uitwerkingen en verkenningen, welke in een vervolgfase zullen worden uitgevoerd. Zowel proces- als patroonparameters worden aangegeven, waarbij de nadruk in de uitwerking in de eerste plaats ligt bij de biogeografische en ecohydrologische procesparameters. Daarnaast wordt een aanzet gegeven voor parameters betreffende de stromen van materie en energie door het landschap en de patroonparameter 'heterogeniteit'. Het geheel van parameters wordt in een samenhangend landschapsecologisch kader geplaatst, waarbij de auteurs zich hebben laten inspireren door ruimtelijke kaartbeelden, waarin patroon- en procesparameters zijn geïntegreerd, van verschillende landschapsecologen in binnen en buitenland.

Trefwoorden: biogeografie, ecohydrologie, nutriëntenstromen, Meetnet Landschap, landschapsecologie, ruimtelijke samenhang, ruimtelijke heterogeniteit

© 1998 DLO Staring Centrum, Instituut voor Onderzoek van het Landelijk Gebied (SC-DLO),  
Postbus 125, NL-6700 AC Wageningen.  
Tel.: (0317) 474200; fax: (0317) 424812; e-mail: postkamer@sc.dlo.nl

Niets uit deze uitgave mag worden veelevoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van DLO-Staring Centrum.

DLO-Staring Centrum aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

## Inhoud

1	Inleiding	7
	1.1 Aanleiding en doel	7
	1.2 Werkwijze	7
2	Concepten in de landschapsecologie	9
	2.1 Beleidsinvalshoek: een index	9
	2.2 Landschapsecologie	10
3	Ruimtelijke samenhang en connectiviteit	13
	3.1 Landschapsecologische achtergrond	13
	3.2 Ontwikkeling van parameters	15
4	Ecohydrologie	17
	4.1 Landschapsecologische achtergrond	17
	4.2 Ontwikkeling van parameters	20
5	Stromen van materie en energie	21
	5.1 Landschapsecologische achtergrond	21
	5.2 Ontwikkeling van parameters	23
6	Heterogeniteit	25
	6.1 Landschapsecologische achtergrond	25
	6.2 Ontwikkeling van parameters	26
7	Van proces naar patroon	29
	7.1 Inleiding	29
	7.2 Patronen bij migratie van soorten: kernen en corridors	29
	7.3 Patronen bij water- en nutriëntenstromen: bronnen, putten en grenzen	29
	7.4 Patronen bij alle stromen te zamen: entrances, corridors en buffers	32
	7.4.1 Biogeografie	33
	7.4.2 Water	34
	7.4.3 Energie en materie	34
	7.4.4 Resumé natural frame	35
8	Op weg naar graadmeters	37
	8.1 Waar zijn we in geïnteresseerd bij fluxen in een mozaïek?	37
	8.2 Van patroon naar proces en weer terug	37
	8.2.1 De processen zelf als graadmeter	37
	8.2.2 De patronen als resultante van de processen als graadmeter	38
	8.2.3 Tot slot	39
9	Literatuur	41

# 1 Inleiding

## 1.1 Aanleiding en doel

In het natuur- en landschapsbeleid worden thans meetnetten opgezet, waarin de veranderingen van kwaliteit en daarmee de effectiviteit van het beleid moeten worden gevolgd. Het meetnet Landschap vormt één van de onderdelen. Hierin moeten o.a. de veranderingen van landschapsecologische kwaliteit zichtbaar worden gemaakt. De ontwikkeling van een ecologische landschapsindex (ELI) is daarbij een essentiële stap. In de studie van Salden is een aanzet voor de ontwikkeling van een dergelijke index gegeven. Hij heeft zich daarbij beperkt tot a) de kwaliteitsbegrippen *kenmerkendheid* en *variatie* op b) het *ecosectie*-niveau uit het LKN-bestand 'Landschappen'. In deze studie wordt nagegaan in hoeverre een inhoudelijke verbreding van de index mogelijk is. Hierbij is behoefte aan een schets van de inhoudelijke en beleidsmatige overwegingen en het aangeven van oplossingsrichtingen. Hiertoe zal in het eerste onderdeel een conceptueel raamwerk worden opgesteld.

Doel van de studie is na te gaan in hoeverre het mogelijk is in het meetnet landschap behalve aan de kwaliteiten van landschappelijke patronen ook aandacht te geven aan de kwaliteit van de landschapsecologische relaties en de functionele aspecten van landschapskenmerken. Een ecologische landschapsindex zal naast een patroonindex een procesindex moeten zijn. In het conceptueel raamwerk zal de theoretische achtergrond van deze brede benadering van landschapsecologie worden gegeven. De notitie kan als kader dienen voor de te ontwikkelen graadmeters en monitoringsmethodiek.

## 1.2 Werkwijze

In de eerste fase wordt een conceptueel raamwerk ontwikkeld, dat dient als theoretisch achtergrondrapport bij de methodische uitwerkingen in fase 2 en de in fase 3 op te stellen verkenningen. Het conceptueel raamwerk schetst in de eerste plaats het kader van de biogeografische en ecohydrologische graadmeters, die in de methodische uitwerkingen aan bod komen. In de tweede plaats dient het raamwerk als kader voor cruciale landschapsecologische fenomenen die eigenlijk als graadmeter niet mogen ontbreken, maar nog niet operationeel zijn. In deze voorstudie zal het hoe-en-waarom van deze extra graadmeters worden toegelicht en onderzocht in hoeverre met deze toegevoegde graadmeters inderdaad een betere balans wordt gevonden in wat we theoretisch weten en wat we kunnen meten in de landschapsecologie. Behalve dat deskundigen van het SC-DLO worden geraadpleegd, zal ten behoeve van de methodische verkenningen een korte literatuurstudie worden uitgevoerd. Deze literatuurstudie dient als basis voor fase 3.

In recente kennisontwikkeling is veel gewerkt met proceskenmerken, die samenhangen met biogeografische stromen (dispersie) enerzijds en stromen van

grond- en oppervlaktewater anderzijds. Daarnaast hebben stromen van stoffen en energie invloed op bovenbeschreven patronen en biotische processen. In het conceptueel raamwerk zal nagegaan worden in hoeverre zij bruikbaar zijn in het Meetnet Landschap.

## 2 Concepten in de landschapsecologie

### 2.1 Beleidsinvalshoek: een index

Vanuit het beleid bestaat de behoefte om ecologische en landschappelijke fenomenen te waarderen en te volgen. Achterliggende beleidsnota's als het Natuurbeleidsplan en de Nota Landschap gaven hiertoe het startschot. Deze korte studie gaat in hoeverre landschapsecologie andere kwaliteitskenmerken genereert dan thans al in de ecologische kwaliteitsindex worden ontwikkeld.

Dit onderzoek kan geen definitief uitsluitsel over het begrip landschapsecologische kwaliteit opleveren. De kwaliteitsdefinitie is en blijft een kwestie van afspraken maken, waarbij het beleid het laatste woord heeft. Wel kunnen parameters worden ontwikkeld nadat er afspraken zijn gemaakt over de kwaliteitsdefinitie.

Bij het natuurbeleid en de ontwikkeling van graadmeters, zoals bij de ontwikkeling van de ecologische kwaliteits index (EKI), wordt thans volstaan met een waardering aan de hand van soorten en begroeiingstypen. In analogie hiermee zou men ook bij het Meetnet Landschap (en het ontwikkelen van een ELI) kunnen volstaan met het meten en volgen van patroonparameters (bijv. ruimtelijke rangschikking van ecotopen, mate van variatie in landschapselementen, zeldzame landschapstypen). De achterliggende processen worden dan gezien als noodzakelijke voorwaarden, maar niet als kwaliteitskenmerken.

In de opdracht is echter gevraagd deze proceskenmerken –naast relevante patroonkenmerken– wel mee te nemen als kwaliteitskenmerk op zich. Zoals hierboven aangegeven kan deze vraag gebillijkt worden vanuit de aandachtsvelden van de landschapsecologie.

Dit vatten we op als een voorlopige kwaliteitsdefinitie van de opdrachtgever: *Landschapsecologische kwaliteit moet zowel uitspraken doen over patronen als processen op landschapschaal.* De onderzoeksvraag kan dan nader worden geprecisieerd: Stel we willen naast een aantal patroonkenmerken een aantal landschapsbepalende proceskenmerken in het meetdoel verwerken:

- welke kenmerken zijn dan aan de orde?
- welke zijn daarvan ook operationaliseerbaar?

Ook vragen zijn aan de orde als 'welke van de operationaliseren kenmerken zijn thans al meetbaar?' en: 'welke van de operationaliseren kenmerken zijn in de nabije toekomst met relatief beperkte middelen meetbaar?', maar deze zullen in deze studie gezien de beperkte tijd slechts zijdelings aan de orde worden gesteld.

Een ruimtelijke vertaling is daarbij essentieel: uiteindelijk moeten er kaarten worden gemaakt waarop landschapsecologisch waardevolle terreinen zijn opgenomen.

## 2.2 Landschapsecologie

Volgens de grondlegger van de landschapsecologie, Carl Troll, is deze studierichting niet bedoeld als een nieuwe tak van wetenschap, maar als een 'specific outlook of integrated research' (1966). In het landschapsecologisch standaardwerk 'Changing Landscapes' (Zonneveld & Forman, 1990) wordt het onderzoeksveld beschreven in het onderdeel dat wordt genoemd: '*Energy, nutrient and species fluxes in a mosaic*', waarbij zowel de fluxen als het mosaïek onderwerp van onderzoek is. In termen van patroon- en proceskenmerken valt daarbij op dat beide dus onderwerp van onderzoek zijn in de landschapsecologie.

Er kunnen vanaf het begin twee stromingen worden onderscheiden (mond. med. Harms):

1. de Duits-Europese stroom, die van huis uit geografisch geïoriënteerd is en sterke wortels heeft in remote sensing en luchtfoto-interpretaties. Ze is in hoge mate interdisciplinair (zie Leser en Naveh & Lieberman);
2. de anglo-amerikaanse stroom (Forman & Godron), die sterk reductionistisch en biogeografisch is georiënteerd.

De Nederlandse landschapsecologie heeft zich altijd door beide benaderingen laten inspireren. Het vakgebied is daarbij vanouds het domein van geografen, vegetatiekundigen, bodemkundigen, hydrologen, zoölogen, e.d.<sup>1</sup> In Nederland lijkt echter het specialisme ook de overhand te krijgen, hetgeen leidt tot veel aandacht voor ecologische infrastructuur en ecohydrologie, maar weinig interdisciplinair onderzoek van biotici en abiotici.

Studies vanuit de landschapsecologische invalshoek kunnen dus een veelheid van onderzoek op landschapschaal betreffen. Voor een state-of-the-art in Nederland is het tijdschrift voor landschapsecologie, *Landschap* gebruikt. Onderzoeken en toepassingen in de biogeografie, ecohydrologie, nutriëntenhuishouding en landschapspatronen komen veelvuldig en naast elkaar voor. Voor Nederlands onderzoek lijkt dus eigenlijk meer te gelden: '*Water, nutrient and species fluxes in a mosaic*'. Vrijwel geen landschapsecologisch onderzoek wordt verricht onder de noemer energie-onderzoek als zodanig. Des te meer wordt er ecohydrologisch onderzoek gedaan. In het waterrijke Nederland ligt dit voor de hand: water wordt vaak als sleutelfactor aangewezen. Strikt genomen heeft de 'flux van water' echter een energie- en een materie-component. De energiecomponent heeft veel met de kwantiteitskant van het hydrologisch onderzoek te maken en de materiecomponent meer met de kwaliteitskant. Zo behoren variatie en fluctuatie in waterstromen –of juist het ontbreken daarvan– tot de belangrijke landschapsvormende fenomenen in

---

<sup>1</sup> Vos en Stortelder (1992) geven de oorspronkelijke aandachtsvelden van het vakgebied van de landschapsecologie aan door het vermelden van de studies van:

- algemeen ecologen (E.P. Odum, H.T. Odum, Margalef en Van Leeuwen);
- fysisch geografen (Neef, Schmithusen en Leser);
- biogeografen (MacArthur & Wilson);
- vegetatiekundigen (Braun-Blanquet, Ellenberg, Whittaker en Westhoff & V.d. Maarel).

ons land. De aard en mate van de in het water opgeloste stoffen bepalen in hoge mate de samenstelling van de in en rond het water aanwezige levensgemeenschappen.

De volgende hoofdstukken geven allereerst een overzicht van deze vakgebieden, alvorens in het laatste hoofdstuk tot voorstellen voor de gewenste onderdelen van een landschapsecologische index wordt gekomen.

De hoofdstukken beschrijven achtereenvolgens de aspecten 'ruimtelijke samenhang en connectiviteit', 'ecohydrologie', 'stromen van materie en energie' en 'heterogeniteit' alvorens in te gaan op de operationalisering daarvan.

De aspecten in de volgende vier hoofdstukken kunnen in beginsel op de volgende wijze opgedeeld worden in patroon- en proceskenmerken:

Patroonkenmerken	Proceskenmerken
Ruimtelijke samenhang Heterogeniteit	connectiviteit: stromen van organismen stromen van water stromen van energie stromen van materie

Niettemin heeft elke proceskenmerk ook een patrooncomponent en andersom. Zo hangt ruimtelijke samenhang en connectiviteit met elkaar samen en worden ze in het volgende hoofdstuk gezamenlijk behandeld.



### 3 Ruimtelijke samenhang en connectiviteit

#### 3.1 Landschapsecologische achtergrond

In de jaren zestig legden twee biologen in een theorie neer dat op eilanden een dynamisch evenwicht tussen immigratie en uitsterven (extinctie) van soorten zou bestaan. De oppervlakte van het eiland en de afstand tot het vasteland en/of andere eilanden beïnvloeden dit evenwicht. Deze eilandtheorie van MacArthur en Wilson (1969) had een enorme invloed op het denken over natuurbeheer.

In de midden jaren tachtig kon de eerste balans worden opgemaakt. Vooraanstaande onderzoekers als Opdam en Den Boer deden in verschillende publikaties de evenwichtstheorie als onbewezen van de hand. Het oppervlakte- en isolatie-effect beschouwden zij echter als zeer bruikbaar. Zij concentreerden zich bij hun vervolgonderzoeken naar broedvogels en amfibieën (Opdam) of naar loopkevers (Den Boer) geheel op deze effecten en lieten het evenwichtsfenomeen verder links liggen.

Brussaard (1984) constateerde in de midden jaren tachtig nog een andere tendens bij het toenmalige biogeografische onderzoek. Het model van MacArthur & Wilson dat globaal en grootschalig van karakter was, werd meer en meer vervangen door een benadering die verklarend en kleinschalig was. Er wordt daarbij meer de nadruk gelegd op de identiteit van soorten en op afzonderlijke processen en milieufactoren dan oorspronkelijk het geval was. Klijn (1983) stelde dat al deze regels met betrekking tot grootte en isolatie alleen hout snijden voor biogeografisch gezien kwetsbare soorten. Dat zijn soorten die:

- gevoelig zijn voor areaalverkleining;
- aan de rand van hun areaal voorkomen;
- uitsluitend in grote populaties kunnen voortbestaan;
- afhankelijk zijn van een zekere vorm van isolatie;
- grote kans lopen op verlies van genetische variatie van geïsoleerde populaties;
- bekend staan als moeilijke verbreiders;
- gevoelig zijn voor aanwezige barrières.

Beide ontwikkelingen hebben zich in de tweede helft van de jaren tachtig en de jaren negentig voortgezet. Radicaal vernieuwende inzichten leverden deze onderzoeken niet meer op, wel een steeds grotere verfijning en nuancering. Voorbeelden daarvan zijn de onderzoeken van wederom Opdam naar het verschijnsel metapopulaties. Hierin toonde hij aan dat in populaties onderscheid kan worden gemaakt tussen deelpopulaties en metapopulaties. Het lokaal uitsterven van een populatie kan niet altijd aan de mens worden geweten. Ook bij weinig door de mens beïnvloede omstandigheden treedt dit verschijnsel op. De factor toeval kan daarbij een belangrijke rol spelen. Het cruciale moment zit hem eerder daarna, namelijk: de mate waarin de soort in staat is weer terug te keren en te blijven in de landschapselementen waar het eerder was uitgestorven. Op dat moment spelen afstand, barrières en grootte van het element een belangrijke rol (zie bijv. Opdam, 1987 en Verboom et al., 1991).

Steeds meer onderzoeken over effecten van verbindingen, barrières en oppervlakte verlieten daarmee het oorspronkelijke MacArthur & Wilson model, waarin soortenaantallen centraal stonden. In plaats daarvan werd één soort gemodelleerd. Zo ontstonden in de jaren negentig modellen voor dassen, boomklevers, roerdompen, boomkikkers etc. Hiermee werd eigenlijk de oorspronkelijke eilandtheorie in de wilgen gehangen, maar werden met fenomenen als verbindingen en omvang verder gegaan.

### ***Toepassingen***

Terwijl de wetenschappelijke discussie in de jaren tachtig nog in volle gang was, verschenen er steeds meer pleidooien om de eilandtheorie in de ruimtelijke ordening en natuurbeleid toe te passen. Parallel met de wetenschappelijke discussie stond in de eerste publicaties het streven naar een zo hoog mogelijk soortenaantal voorop. Daarna ging de discussie ook daar steeds meer uit van het scheppen van gunstige voorwaarden voor afzonderlijke 'biogeografisch-gevoelige' soorten.

Diamond (1975) opende de discussie met een aantal, op de eilandtheorie gebaseerde, regels. Deze regels zijn in de figuur op de volgende pagina samengevat.

doel thema	nu	toekomst
1. omvang vergroten	●	●●●●
2. verbinden	● ● ●	●—●—●

*Figuur 1 Algemene regels voor inrichting van natuurgebieden (vrij naar Diamond, 1975).*

- 1: Een groot reservaat zal grotere populaties herbergen met kleinere uitsterfkans dan een klein reservaat.*
- 2: Als fragmentatie een voldongen feit is, dan moet er gestreefd worden naar mogelijkheden om de immigratie tussen fragmenten zo optimaal mogelijk te maken.*

Het totaal van plannen die in Nederland in de tachtiger jaren met behulp van deze 'Diamond'-principes werden gemaakt kunnen in analogie met de figuur worden onderverdeeld in twee -niet strikt te scheiden- categorieën:

- a. plannen over de omvang van het natuurgebied en over uitbreiding van kerngebieden
- b. plannen m.b.t. corridors, stepping stones, overbrugbare afstanden en barrières.

Reeds in de jaren zeventig wijzen auteurs op het belang van landschappelijke verbindingen bij het natuurbehoud. Vroege voorbeelden daarvan zijn Pollard et al. (1977) en in Nederland Saris (1979). Weldra kwamen er inrichtingsvoorstellen om de mate van isolatie van natuurgebieden te verminderen. Hiertoe zouden natuurgebieden met elkaar moeten worden verbonden met behulp van corridors, of als dat niet mogelijk is, met discontinue stepping stones. Forman & Godron (1981)

onderscheiden daarbij *lijncorridors*, die hoofdzakelijk dienen als trekroute en *strookcorridors*, waarbinnen soorten een volledig milieu vinden.

Een factor, die het isolatie-effect van natuurgebieden kan versterken, is de barrière. Nijland et al. (1982) beschrijven de invloed van wegen en verkeer op de natuur. Daaruit blijkt dat van wegen een sterke barrièrewerking op dierpopulaties kan uitgaan.

Alle denkbare landschapstypen kunnen een bepaalde hindernis vormen voor één of meerdere soorten levende organismen, die niet in dit type kunnen overleven. Vaak kunnen organismen een bepaalde afstand over 'vijandig' gebied overbruggen. Natuurlijk is er ook weer een verschil in gradaties van 'vijandigheid' aan te geven tussen verschillende terreintypen. Harms et al. (1987) noemen dit de mate van dispersieweerstand van het terrein voor een bepaalde soort.

Het aantal plannen dat 'verbinding' en 'mitigeren van barrières' als ecologische opgave centraal stellen is thans ontelbaar. Ook hier zette het Natuurbeleidsplan (1990) de trend door introductie van de ecologische hoofdstructuur van Nederland: 'het samenstellend netwerk van kerngebieden, natuurontwikkelingsgebieden en verbindingzones'. Juist het verbindingsthema bleek in de uitwerkingsfase van het Natuurbeleidsplan door de provincies het snelst te worden opgepikt, zodat provinciaal thans imposante netwerken op kaart zijn gebracht.

In het toegepaste onderzoek vindt aan het einde van de jaren tachtig en het begin van de jaren negentig een modelmatige verdieping plaats van het thema versnippering. De onderzoeksgroep van Opdam op het RIN (later IBN) concentreert zich op het modelleren van metapopulaties, waarbij een sterke nadruk ligt op demografische processen in populaties (geboorte sterfte, e/immigratie). In de groep van Harms op de Dorschkamp (en later Staring Centrum) wordt bij de ontwikkeling en evaluatie van ruimtelijke scenario's voor natuurontwikkeling de connectiviteit van het landschap voor verschillende diergroepen bepaald met dispersiemodellen (Knaapen et al., 1992; Bakker et al., 1997). Hierbij wordt een methodiek ontwikkeld die het mogelijk maakt om plannen en scenario's als geheel te vergelijken, maar ook om barrières, corridors en verbredingszones te identificeren en op hun effecten te evalueren.

### **3.2 Ontwikkeling van parameters**

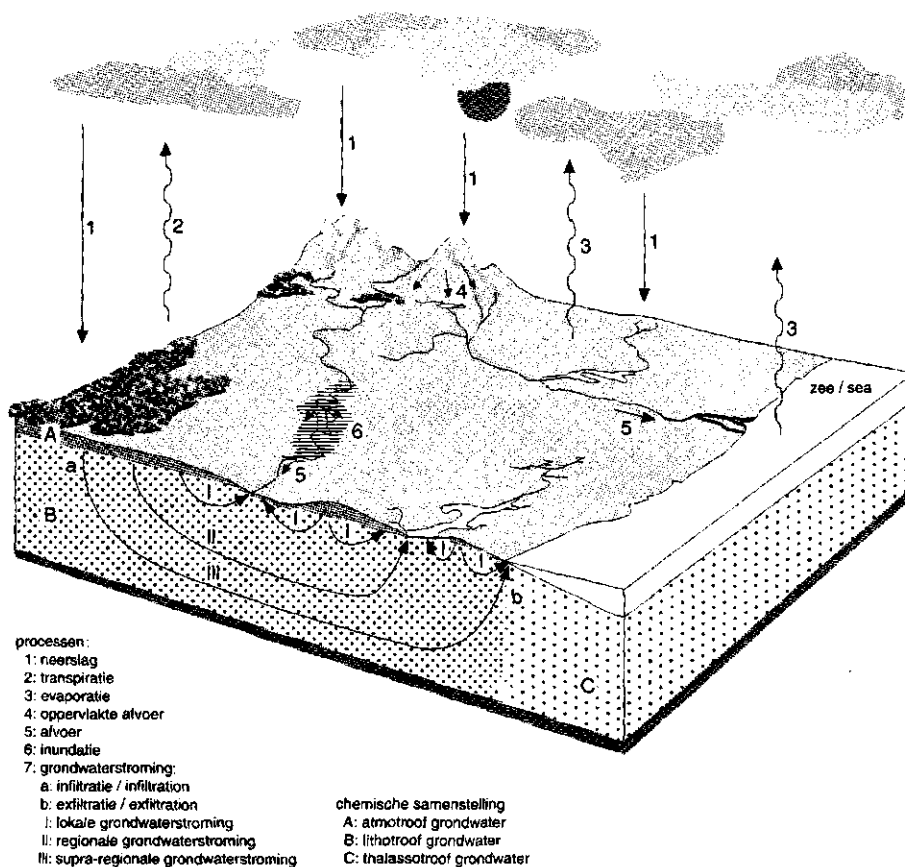
Bij de ontwikkeling van graadmeters moet onderscheid gemaakt worden tussen enerzijds een patroonmatige benadering waarbij ruimtelijke samenhang van gelijksoortige systemen wordt bepaald, en anderzijds een procesgerichte benadering waarbij de connectiviteit (uitwisselingsmogelijkheden) voor dieren worden geëvalueerd. Ruimtelijke samenhang van gelijksoortige systemen is op basis van GIS-analyses relatief eenvoudig te bepalen. Mogelijke parameters van ruimtelijke samenhang zijn: de grootte van de afzonderlijke ecosystemen (korrelgrootte), de oppervlakte van samenhangende stelsels van gelijksoortige ecosystemen (bv. na toepassing van een fusieafstand) en de oppervlakte/omtrek-verhouding van ecosystemen en stelsels.

Connectiviteit zou onderzocht kunnen worden met de op het SC ontwikkelde modellen GRIDWALK en POLYWALK. Eerst wordt het voorkomen van de potentiële leefgebieden van faunagroepen (daar waar aan de habitateisen is voldaan) in kaart gebracht. Door een verstandige keuze van diergroepen kan daarmee een skala van versnipperingsgevoelige ecosysteemtypen worden gedekt. Met behulp van een robuust (d.w.z. niet soort-specifiek) geparameteriseerde dispersiemodel kan per systeemtype een connectiviteitsindex berekend worden. De aldus verkregen maat houdt rekening met zowel afstanden als weerstanden (van het tussenliggende gebied) tussen overeenkomstige systemen. Hij geeft als het ware de potenties van het landschap voor verbreiding van dieren weer, zonder dat het daadwerkelijk voorkomen van de soorten wordt geëvalueerd. Het laatste is meer een zaak van het NEM.

## 4 Ecohydrologie

### 4.1 Landschapsecologische achtergrond

De hydrologie vormt een onmisbaar onderdeel in de verklaring van een landschappelijke verschijningsvorm. Hydrologische processen in het landschap kunnen als kringlopen worden beschreven. Neerslag, transpiratie/evaporatie, afvoer, inundatie en grondwaterstroming vormen de onderdelen van de kringloop. De watersamenstelling verandert navenant: regenwaterachtig, grondwaterachtig, zeewaterachtig. De hydrologische processen leiden tot karakteristieke landschappelijke patronen. Hieronder is dit schematisch weergegeven (Van Buuren, 1997). In de landschapsecologie is al decennia lang deze relatie onderwerp van studie.



Figuur 2 De hydrologische kringloop (Van Buuren, 1997)

In Nederland kan Van Leeuwen als een vroege hydrologisch georiënteerde ecooloog worden beschouwd (Pedroli, 1992). In zijn gradiëntenkaart (zie afbeelding) uit 1966 spelen hydrologische aspecten een doorslaggevende rol. Sinds 1979 is de term 'ecohydrologie' in zwang.



*Figuur 3 Gradiëntenkaart (Van Leeuwen, 1966)*

Internationaal is het begrip ecohydrologie nauwelijks ingeburgerd. Hydrologie is daar lang als een op zich staand vak bestudeerd en niet vanuit een landschapsecologische invalshoek. Bij bestudering van hydrologische processen op landschapsschaal stuit men ook in het buitenland op tal van relaties met landschapspatronen. Zo zorgt de grondlegger van de grondwaterhydrologie, Hubbert, ook voor de ecohydrologie voor een belangrijke verankering door zijn theoretische en mathematische beschouwingen over grondwaterstromingen, over in- en exfiltratiezones (Hubbert, 1940). Hierop voortbouwend komt Tóth (1963) tot het stromingsconcept, waarin grondwaterstelsels hiërarchisch gerangschikt worden (stelsels van lokale, intermediaire en regionale orde). Daarnaast is er al een eeuw lang sprake van internationaal onderzoek naar de relatie tussen grondwater en vegetatiepatronen (voor een overzicht zie Tüxen en Grootjans, 1978).

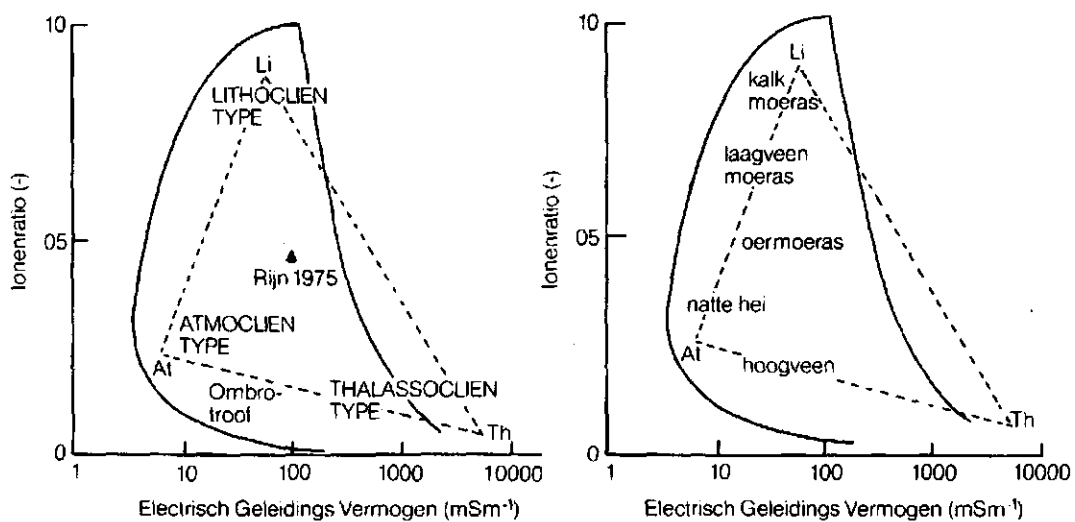
Behalve voor grondwaterrelaties neemt binnen de Nederlandse ecohydrologie de interesse voor oppervlaktewater een voorname plaats in. Dit wordt in de midden jaren tachtig nog eens extra gestimuleerd door de nieuwe ideeën die ontstaan over natuurontwikkeling in het riviergebied.

Pedroli (1992) onderscheidt in de ontwikkeling van de Nederlandse ecohydrologie een pionierfase tot de midden jaren tachtig, waarin Van Wirdum, Grootjans en Kemmers de toon zetten. De ecohydrologische samenhangen (bijv. van kwel of

overstromingsduur enerzijds en bepaalde vegetaties anderzijds) krijgen de meeste aandacht. Daarna volgt de acceptatiefase waarin de onderbouwing van het vakgebied volgt met proefschriften van o.a. Koerselman, Pedroli, Wassen en Van Wirdum. Belangrijke eye-catchers zijn de relatief simpele schemaatjes (de ecocode van Van Leeuwen, de ionenratio-toepassingen van Van Wirdum, fig. 4 en de Stuyfzand-classificatie, fig. 5). Ook de hydro-ecologische voorspellingsmodellen gaan daarbij een steeds belangrijke rol spelen, zoals CML-ecotopensysteem, DEMNAT, NTM (incl. WAFLO), ICHORS, HYVEG en ECAM.

In het buitenland volgt men deze ontwikkelingen met de nodige scepsis. De Nederlandse ecohydrologen maken bij buitenlandse landschapsecologisch georiënteerde hydrologen de indruk nogal lokaal en specialistisch bezig te zijn (Grootjans, 1992). Wat betreft een groot aantal internationale hydro-ecologische publikaties en publikaties in 'Landschap' valt de hoge graad van specialisme inderdaad op.

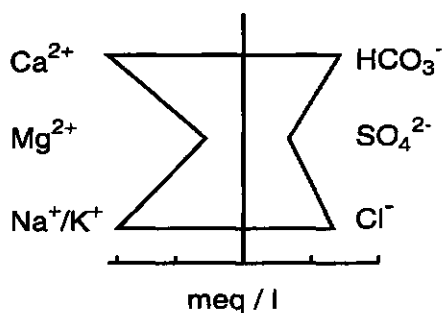
Gelukkig zorgen recente publikaties van meer generalistisch en planologisch georiënteerde onderzoekers voor enig tegengewicht. Zo past Van Buuren (1997) in zijn dissertatie de kennis van watersystemen toe op de landschapsplanning in Oost-Nederland. Tjallingii (1996) is sterk stedelijk georiënteerd en presenteert in zijn 'ecological conditions' zijn ecologische strategieën benadering, waarin hydrologie een belangrijke bouwsteen vormt tot een meer ecologisch georiënteerd milieugebruik. Ook hij benadrukt het belang van het ecocode concept om interacties van stromen en plaatsen te begrijpen.



Figuur 4: Grafische weergave van watertypen en bijbehorende levensgemeenschappen (Van Wirdum, 1991)

## 4.2 Ontwikkeling van parameters

Wezenlijk voor de operationalisering van de ecohydrologische studies op landschapsschaal zijn de bron-put relaties. Engelen (1989) heeft de grondwaterstelsels van Nederland beschreven. Aan de hand van de kaart kunnen alle bronnen en putten worden opgespoord. In combinatie met kwelkaarten, die door vele instanties zijn gemaakt, geven ze belangrijke informatie over de relatie tussen ecohydrologische processen en patronen.



*Figuur 5: Zogenoemde Stiff-diagram, waarin watersamenstelling aan de hand van zes belangrijke kationen en anionen wordt weergegeven (Stuyfzand, 1986).*

Bronnen en putten kunnen op kwaliteit en kwantiteit worden beoordeeld. Waterkwantiteit kan bijvoorbeeld aan de hand van stijghoogtes in kwelgebieden worden vastgesteld, watersamenstelling aan de hand van concentraties van de voorkomende stoffen. Deze kunnen weer worden gevisualiseerd in de diagrammen als die van Stuyfzand (1986, zie fig. 5).

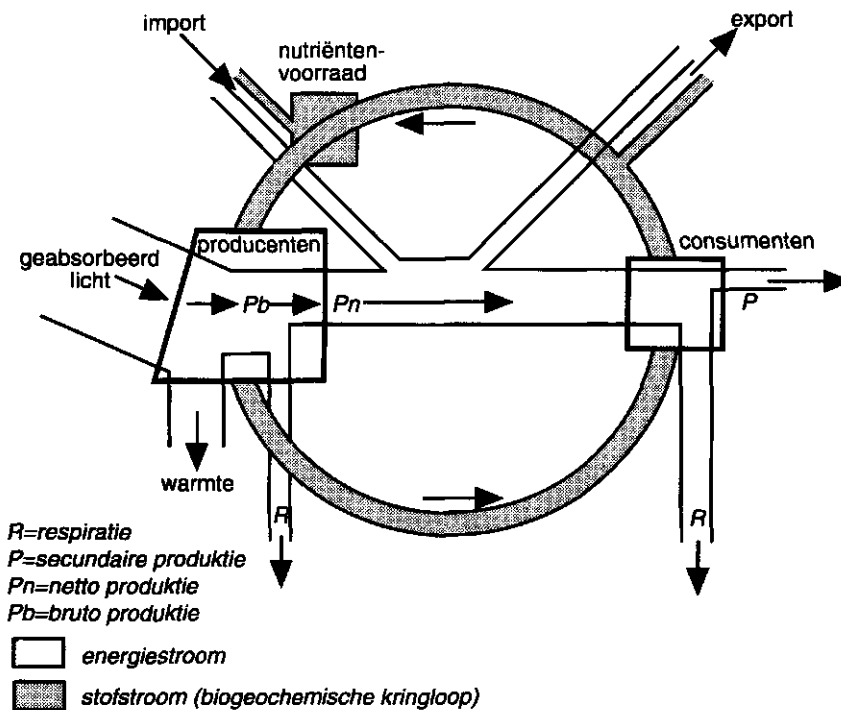
Oppervlaktewater kan worden gecategoriseerd op grond van mate van dynamiek (debieten e.d.), aan- of afwezigheid van stuwen, mate van normalisatie of de afwezigheid daarvan. De chemische en biologische waterkwaliteit van ons oppervlaktewater wordt keurig bijgehouden in tal van meetnetten en levert weinig hiaten op.



## 5 Stromen van materie en energie

### 5.1 Landschapsecologische achtergrond

Energie- en materiestromen vormen essentiële onderdelen van de landschapsecologie. Zonder kennis van energiekringlopen en biogeochemische kringlopen kan de ecologie in het algemeen en de landschapsecologie in het bijzonder niet worden begrepen. Deze wetenschap is al zo oud als de ecologie. In de jaren vijftig en zestig werd er tal van energie-materie-modellen opgesteld met name door H.T. Odum en E.P. Odum. Onderstaand model is van laatstgenoemde en afkomstig uit 1963.



Figuur 6 Kringloopmodel van energie en materie (E.P. Odum, 1963)

In feite is dit schema de afgelopen decennia in al zijn onderdelen uitgebreid bestudeerd. Amerikaans onderzoek naar ecosystemen en natuurbehoud was er in de jaren zestig en zeventig grotendeels op gerangschikt. In 'Conservation Ecology' van Cox (1969) werden de problemen die samenhangen met natuurbescherming in twee delen ondergebracht: 'Problems related to ecosystem energy flow' en 'Problems related to ecosystem nutrient cycling processes'. Ook de kernachtige samenvatting van het de aandachtsvelden binnen de landschapsecologie met 'Energy, nutrient and species fluxes in a mosaic' van Zonneveld & Forman (1990) benadrukt 20 jaar later nog steeds het belang van energiestromen in het landschap.

In Nederland hebben de energiestromen daarbij in de landschapsecologie nooit veel aandacht gehad. Hooguit was er sprake van enkele pogingen in de begin van de jaren

tachtig door Boezeman & Meuleman (1981) en Jansen, Van Hooff & Smeets (1985). Zij bestudeerden agro-ecosystemen en kwantificeerden de energiestromen door het bedrijf. Zij maakten gebruik van de modellen van H.T. Odum en de eco-energetische analyse van Déléage (1979). Hoewel zij in staat bleken verschil in landschapspatronen statistisch in verband te brengen met verschillende energiehuishoudingen, kreeg dit type onderzoek weinig navolging.

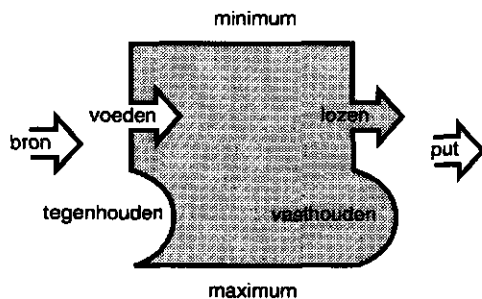
Toch kan het ook eenvoudiger: veel energie wordt opgeslagen in levend materiaal. Gebieden met een hoge biomassa-productie in combinatie met een bescheiden antropogene winning zijn energetische bronnen. In Nederland kan dat fraai worden geïllustreerd aan ons waddengebied. Dit gebied zorgt door zijn enorme voorraden bulkvoedsel voor zeer rijke vogelstanden. Ook verlaten landbouwgronden geven een dergelijk beeld: muizenplagen hebben een enorme roofvogelstand tot gevolg.

Twintig jaar geleden hadden fysisch geografen als Vink en Vos nog sterke invloed op de landschapsecologie in Nederland. Biogeografie en ecohydrologie stonden nog in de kinderschoenen. Daarentegen werden fysische en chemische bodemprocessen, historisch landgebruik, stofstromen te zamen gebruikt om een analyse van het landschap te maken. Gradiënten, zwaktezones en degradatiegebieden waren belangrijke landschapsecologische fenomenen (Vink, 1980).

Thans worden de stofstromen vergeleken met connectiviteit en ecohydrologie in de Nederlandse landschapsecologie meer impliciet dan expliciet ontwikkeld. Vanzelfsprekend zijn binnen de bodemkunde, agro-ecologie en milieukunde tal van studies uitgevoerd, die men als landschapsecologisch zou kunnen typeren. Meestal wordt de studie gedaan om randvoorwaarden voor natuurbescherming of leefmilieu vast te stellen, bijvoorbeeld in het kader van een verzurings- of vermistingsonderzoek. Voorbeelden zijn er te over en sterk door het ministerie van VROM gestimuleerd. Veel studies gebruiken de landschapsecologische ingang om tot normen voor maximale emissies te komen. Voorbeelden zijn er van Latour & Reiling (1991) met hun model waarmee voor nutriëntenbelasting ecologische normen kunnen worden opgesteld. Veel onderzoek is afkomstig uit het landbouwkundig onderzoek, zoals recentelijk van Van der Molen en Breeuwsma (1995) en Van Eck (red., 1995), waarin nutriëntenoverschotten en -verliezen al of niet bij evenwichtsbemesting wordt onderzocht. Vaak ook is de achteruitgang van flora en fauna in relatie tot verzuring en vermisting onderwerp van studie: in Nederland een optocht van treurige beschouwingen. Daarnaast is in veel ecohydrologisch onderzoek waterkwaliteit naast kwantiteit een hoofdonderwerp. Hierin wordt wel vaak de stofstroom als onderdeel van de waterkwaliteitsstudie opgenomen.

Niet alle onderzoek is milieuhygiënisch geïntereerd. Interessant is recent onderzoek van Koerselman & Meuleman (1996). Zij zijn op zoek naar de ecologische betekenis van stikstof-fosfor-ratio's en de betekenis van de verandering van N-beperkte naar P-beperkte omstandigheden voor soortenrijkdom en natuurbeheer. Dergelijk onderzoek kan een ver reikende betekenis krijgen in onderzoek van nutriëntenstromen als patroonbepalende factoren. Ook het onderzoek van Melman naar de stikstofbalans in slootoevers en voorstellen tot een ander landgebruik is een voorbeeld van landschapsecologisch onderzoek: de relatie met een andere bemestingwijze en een

beheersregeling op percelen maken onderdeel uit van de studie. Ook het perceelonderzoek van Oomes zit erg in die richting.



*Figuur 7 Ecodevice (Van Leeuwen, 1981 )*

Interessant vanuit een landschapsecologische optiek is het begrip 'ecodevice' van Van Leeuwen en Van Wirdum. Men kan onze omgeving opgebouwd zien uit een serie apparaten die als selector en regulator werken. Elk apparaat bevindt zich tussen twee polen namelijk een bron die voor de voeding zorgt en een put waarop afvalprodukten, niet gebruikte stoffen, energie e.d. geloosd worden.

Interessant wordt het wanneer een ecooloog als Baaijens (1985) suggereert dat er een relatie moet bestaan tussen het functioneren van het ecodevice en de kwaliteit van overgangsmilieus. Deze overgangsmilieus hebben niet alle dezelfde kwaliteit. Sommige blijken soortenrijk en geleidelijk, andere scherp en soortenarm. Zolang de 'zwakke' partij domineert over de 'sterke' zijn er kansen op soortenrijke overgangen. Dit zou een ander licht werpen op de relatie tussen stofstromen en gradiënten.

## 5.2 Ontwikkeling van parameters

De bepaling van input en output van energie op landschapsschaal is geen landschapsecologisch onderzoekveld meer in Nederland. Het ligt dan ook voor de hand om in het kader van deze studie niet met nieuwe voorstellen in die richting te komen. Echter, zonder beschouwing over de energiehuishouding zijn landschapsecologische fenomenen nauwelijks te beschrijven. Tot nu toe gebeurt dan ook vooral impliciet in termen van 'stroming', 'dynamiek', 'migratie', 'biomassa', 'chaos', 'voedselaanbod', 'intensiteit van gebruik', 'extensiviteit van beheer', etc. Zonder deze termen is het onmogelijk ecologie te bezigen.

Toch laten energiekringlopen zich goed kwantificeren. Studies in het verleden zoals van Boezeman & Meuleman (1981) en Jansen, Van Hooff & Smeets (1985) hebben aangetoond dat kwantificering van energiestromen mogelijk is. Immers, zonne-energie wordt deels opgeslagen in levend materiaal en gaat deels als warmte verloren. Dit is per eenheid van oppervlakte of systeem uit te rekenen. Per oppervlakte-eenheid is tevens de biomassa te bepalen. Biomassabepalingen van natuurlijke en agrarische systemen worden dan ook veel uitgevoerd, maar in Nederland niet meer in het kader

van onderzoek naar de energiehuishouding van een landschap. Graadmeters in ELI-verband zouden kunnen zijn: de biomassa-kaart van Nederland, de kaart van antropogeen toegevoegde energie per oppervlakte-eenheid. Deze getallen laten zich afleiden door een groot aantal bestaande gegevens te combineren.

Blijkbaar kan het landschapsecologisch onderzoek beter overweg met stofkringlopen. Nutriënten en ionen in lucht, bodem en water worden al decennia gemeten. Het meeste onderzoek gebeurt in het kader van milieugerichte studies. In het kader van het volgen van de verzuring, vermesting en verspreiding in het landschap zijn hele meetnetten opgezet. Voor de landschapsecologie relevante parameters zijn dan waterkwaliteitsgegevens, zure depositiegegevens, bufferend vermogen van bodem en water, gegevens over nutriënten aanbod per oppervlakte-eenheid en de verhoudingen daartussen, zoals de N-P-verhoudingen, etc.

Zeer interessant zou het afleiden van landschapsecologische parameters van het ecodevice-model zijn. Tjallingii (1996) geeft voorbeelden van hoe een dergelijke operationalisering zou kunnen plaatsvinden door aan onderdelen van de kringloopssystemen ecodevices op te hangen en telkens in- en output vast te stellen.

## 6 Heterogeniteit

### 6.1 Landschapsecologische achtergrond

De onderzochte procesparameters hebben alle een min of meer voorwaardelijke functie: zij leveren de condities waaronder patronen en processen kunnen bestaan. Zij zijn daarmee ook bepalend voor de ruimtelijke structuur en verschijningsvorm van het landschap, het landschap zoals dat door mensen ervaren wordt. Deze structuur is op zich ook een belangrijke voorwaarde voor het functioneren van het landschap en de ecosystemen die er deel van uitmaken. Eén belangrijk element hiervan is ruimtelijke samenhang/ connectiviteit (zie aldaar). Een tweede is heterogeniteit.

In een uitgebreide literatuurstudie van Ten Houte de Lange (1987) wordt duidelijk dat er in landschapsecologisch opzicht meer over patronen valt te melden dan oppervlakte en mate van verbondenheid of isolatie. Het begrip heterogeniteit heeft te maken met ruimtelijke verschillen in structuur. In de literatuur wordt er naast heterogeniteit over dit onderwerp gesproken in termen van ruimtelijke variatie, patroon, mozaïek, complexiteit, structuurvariatie, structuurdiversiteit en habitatdiversiteit. In de angelsaksische literatuur wordt vaak de term 'patchiness' gebruikt. Deze term is echter niet synoniem met heterogeniteit. Heterogeniteit kan zich namelijk niet alleen kan manifesteren in een mozaïek van afgegrenste plekken of 'patches', maar ook in een situatie met veel ruimtelijke verschillen maar met vage grenzen (gradiënten). Bovendien vormt de afwisseling van ecologische inhoud tussen structuurelementen onderdeel van het heterogeniteitsonderzoek. Verschillende ecosystemen behoeven zich niet altijd in verschillende 'patches' te manifesteren.

De mate van heterogeniteit is wellicht het meest in het oog springende aspect van landschappen: de verschillen tussen landschapscomponenten, die het landschap structuur en herkenbaarheid geven. Hier wordt drie aspecten van deze heterogeniteit onderscheiden: 1) de (mate van) aanwezigheid van ruimtelijke discontinuïteit op zich, 2) de aard van deze discontinuïteit (de configuratie) en 3) de aard van de samenstellende delen: de structuurelementen (ecosystemen of ecotopen) die tezamen de heterogeniteit op landschapsniveau dragen.

Het eerste aspect, de mate van ruimtelijke discontinuïteit, heeft alles te maken met schaal. Wat op het laagste schaalniveau zeer heterogeen is, kan op een hoger schaalniveau uiterst uniform zijn. In deze studie is het belangrijk om in het oog te houden dat het gaat om het ontwikkelen van graadmeters op landschapsniveau: heterogeniteit zal dus ook op dit niveau moeten worden gedefinieerd. De landschapsecologische betekenis van heterogeniteit is groot, zoveel is wel zeker. Maar over de mate waarin heterogeniteit bijdraagt aan, bijvoorbeeld, de persistentie ('duurzaamheid') of uitwendige stabiliteit van landschappen is nog lang niet genoeg bekend om algemeen bruikbare wetmatigheden uit af te leiden. Homogeniteit wordt veelal gezien als bevorderend voor de kwetsbaarheid voor verstoringen en daarmee voor een verlies aan diversiteit. Maar omgekeerd kan ook heterogeniteit gebiedsvreemde bronnen van verstoring met zich meebrengen (Risser, 1987). Wel

kan gesteld worden dat, binnen bepaalde grenzen van ruimte en tijd, ruimtelijke heterogeniteit in het algemeen een positieve invloed heeft op de biotische diversiteit.

Het tweede aspect, de ruimtelijke configuratie, benadrukt de ruimtelijke verdeling van plekken. Het gaat hier om ecologische kwaliteiten die het gevolg zijn van het specifieke patroon van de ruimtelijke verdeling van ecosystemen in een bepaald landschap, en die afwezig zouden zijn bij eenzelfde oppervlakteverdeling van ecosystemen maar een ander patroon. Ter verduidelijking van dit aspect het volgende. Stel een vierkante kilometer bestaat uit 60 ha grasland, 30 ha bos, 5 ha lijnvormige houtige elementen en 5 ha aan wegen en bermen. Met deze ingrediënten is een aantal heel verschillende landschappen samen te stellen. Immers, het is denkbaar dat het bos en het grasland in aaneengesloten rechthoekige blokken liggen, de houtwallen op en klein deel van het grasland bijeen en de wegen in de vorm van één brede rechte snelweg. Er is sprake van een totaal ander landschap als het bos verspreid ligt in grotere en kleinere eenheden, afgewisseld door kleine graslandpercelen met wisselende dichtheden aan houtwallen, en de wegen smal zijn en de perceelsgrenzen volgen. In het betreffende voorbeeld zijn een heel aantal plante- en diersoorten specifiek gebaat bij de tweede situatie, een veel geringer aantal bij de eerste. Geprobeerd zal worden dit aspect concreet te maken aan de hand van ruimtelijke analyses van Nederlandse gegevens over het voorkomen van plante- en/of diersoorten in landschappen met verschillende configuraties.

Het derde aspect betreft de ecologische inhoud van de ecosystemen waaruit het landschap is samengesteld. De landschapsecologische implicaties liggen daar vooral in de meerwaarde die deze inhoud kan hebben voor de aanwezigheid van kwaliteiten op het landschapsniveau.

## **6.2 Ontwikkeling van parameters**

Bovenstaande biedt de basis voor een karakterisering van de heterogeniteit van landschappen. De vraag hoe deze heterogeniteit moet worden gewaardeerd is geen taak van het onderzoek maar van het beleid. Alvorens graadmeters afgeleid worden uit de verzamelde gegevens, zal in overleg met de opdrachtgever een waarderingsgrondslag gekozen moeten worden. Door Salden (1997) is hier een eerste verkennende studie gedaan naar de methode om kwaliteitsbegrippen als *kenmerkendheid* en *variatie* als onderdelen van de index mee te nemen. Zijn benadering dekt echter lang niet het gehele heterogeniteitsbegrip, zoals in hoofdstuk 6 is beschreven. Ten Houte de Lange zei het al in 1987: 'Hoewel we dus kunnen vaststellen dat ruimtelijke variatie een belangrijke factor is voor het behoud van biologische verscheidenheid, is deze vaststelling nog moeilijk te vertalen in concrete recepten in de praktijk'. Ook de afgelopen tien jaar is daar maar weinig in veranderd.

Salden concentreerde zich bij de operationalisering van deze begrippen op het *ecosectie*-niveau uit het LKN-bestand 'Landschappen'. Voorstel is zijn verkennende studie voor de index als heterogeniteitskenmerken mee te nemen. Hiermee zijn echter niet alle bovenstaande aspecten van heterogeniteit gedekt. Zo kan de aard van de overgang, de fijnheid van de korrel, de configuratie van de korrels en de inhoud van

de korrels kwaliteitskenmerken opleveren. Al in het begin van de jaren tachtig zijn er patroonanalyseprogramma's ontwikkeld, die bruikbaar kunnen zijn. Fijnkorreligheid zou wijzen op geleidelijke, soortenrijke overgangen: limes divergens in tegenstelling tot de minder na te streven grofkorrelige limes convergens.

## **7 Van proces naar patroon**

### **7.1 Inleiding**

Als we op zoek zijn naar ecologische landschapsindexen dan komt vroeger of later de ruimtelijke vertaling aan de orde. Een ruimtelijke vertaling is essentieel: uiteindelijk moeten er van landschappen bepaald worden of ze als landschapsecologisch waardevol moeten worden opgenomen. Als we dit naar een vraag vertalen dan luidt die: is het mogelijk een ruimtelijke vertaling van '*Energy, nutrient, (water) and species fluxes in a mosaic*' te maken? Wij gaan in dit hoofdstuk op zoek naar een ruimtelijke vertaling van de 'fluxen in het mozaïek'. Oftewel naar patronen die de processen zichtbaar maken. We denken daarbij aan verschijnselen als kwel, kernen, grenzen, bronnen van stoffen of energie, etc. Aan de hand van een aantal kaartbeelden illustreren we de wijze waarop getracht wordt dit zichtbaar te maken en daarop kwaliteiten te baseren.

### **7.2 Patronen bij migratie van soorten: kernen en corridors**

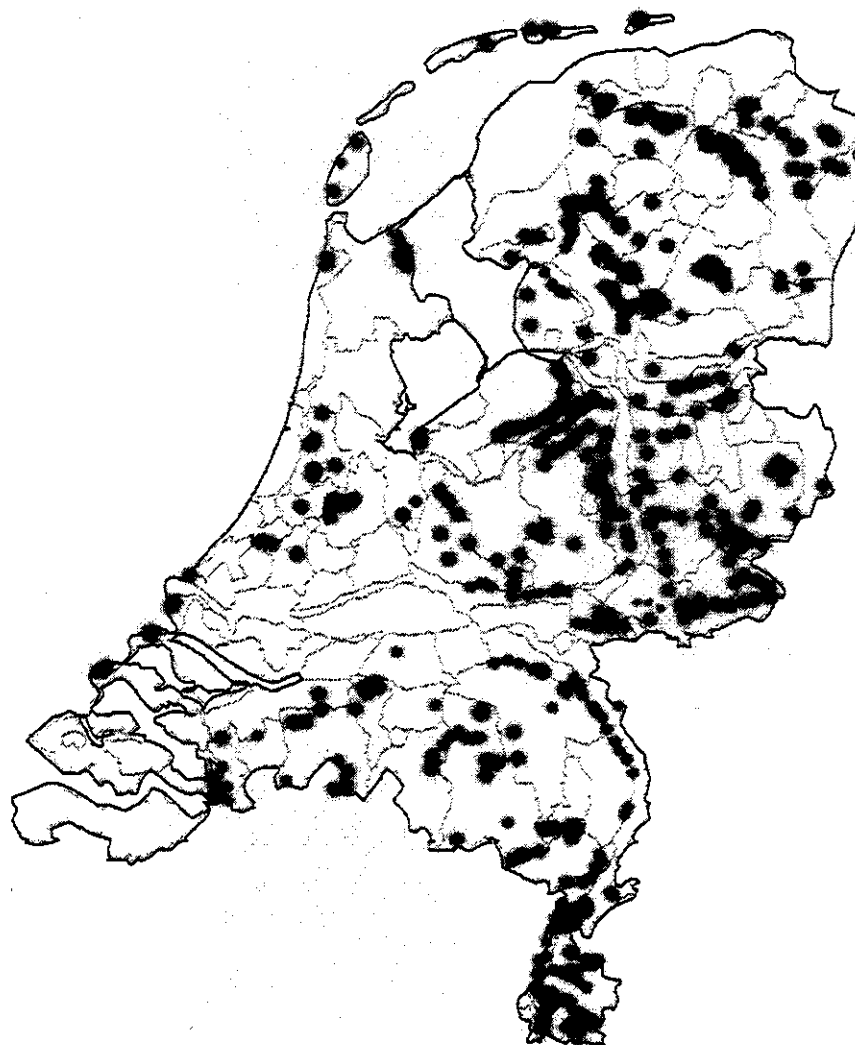
Zoals al eerder opgemerkt heeft migratie van soorten de laatste tien jaar veel aandacht gekregen binnen de landschapsecologie. Veel studies hadden als onderwerp de betekenis van kernen en corridors voor bepaalde soorten of levensgemeenschappen na te gaan. Een goed voorbeeld is onze nationale ecologische hoofdstructuur. De ecologische hoofdstructuur (EHS) kan door zijn ondertitel (samenhangend netwerk van [...] ecosystemen) en de vele pijlen als een kaart worden beschouwd, die op biogeografische leest is geschoeid. Kernen en verbindingen staan er centraal. Veel andere kaarten en rapporten zijn in navolging hiervan verschenen en benadrukken alle de grote betekenis van de twee landschapsecologische fenomenen kernen en corridors.

### **7.3 Patronen bij water- en nutriëntenstromen: bronnen, putten en grenzen**

Een tweede belangrijke landschapsecologische ingang vormen de water- en stofstromen. Er zijn vele voorbeelden van beschreven kwel- en brongebieden en van zones met grote en lage nutriënteninstroom. Een van de vele voorbeelden is hieronder afgebeeld. Het is een samengestelde kansrijkdomkaart op grond van de kaarten van Farjon et al. (1994). Met behulp van gegevens uit de Landelijke Kartering Nederland zijn voor een aantal verschillende natuurtypen kansrijkdomkaartbeelden verkregen. Geomorfologische en bodemkundige verscheidenheid, waterkwantiteit en -kwaliteit, alsmede nutriënten afkomstig uit vermistings- en verzuringsgegevens zijn alle verwerkt. Hieruit blijken grote verschillen met de EHS. In onderstaande kaart zijn de meest kansrijke plaatsen uit zeven van de acht kaarten uit het Handboek Natuurdoeltypen samengevoegd. Voor de zand- en lössgebieden blijken kansrijke zones voor te komen langs de randen van de plateaus. Voor de zandverstuivingen en duingebieden is de verzuringsgraad zeer bepalend. Voor de duinen zijn daarnaast



afwisseling, kwel, verdroging en vermesting ook belangrijk. In het holoceen zijn voor laagveenmoerassen kansen op de overgangen naar het pleistoceen en in diep gelegen droogmakerijen met goede kwaliteit kwel. In het riviergebied zijn goede kansen langs de Limburgse Maas, Gelderse Poort en noordoever van de Neder Rijn. Daar is hetzij de rivierdynamiek, hetzij de kwel het hoogst.

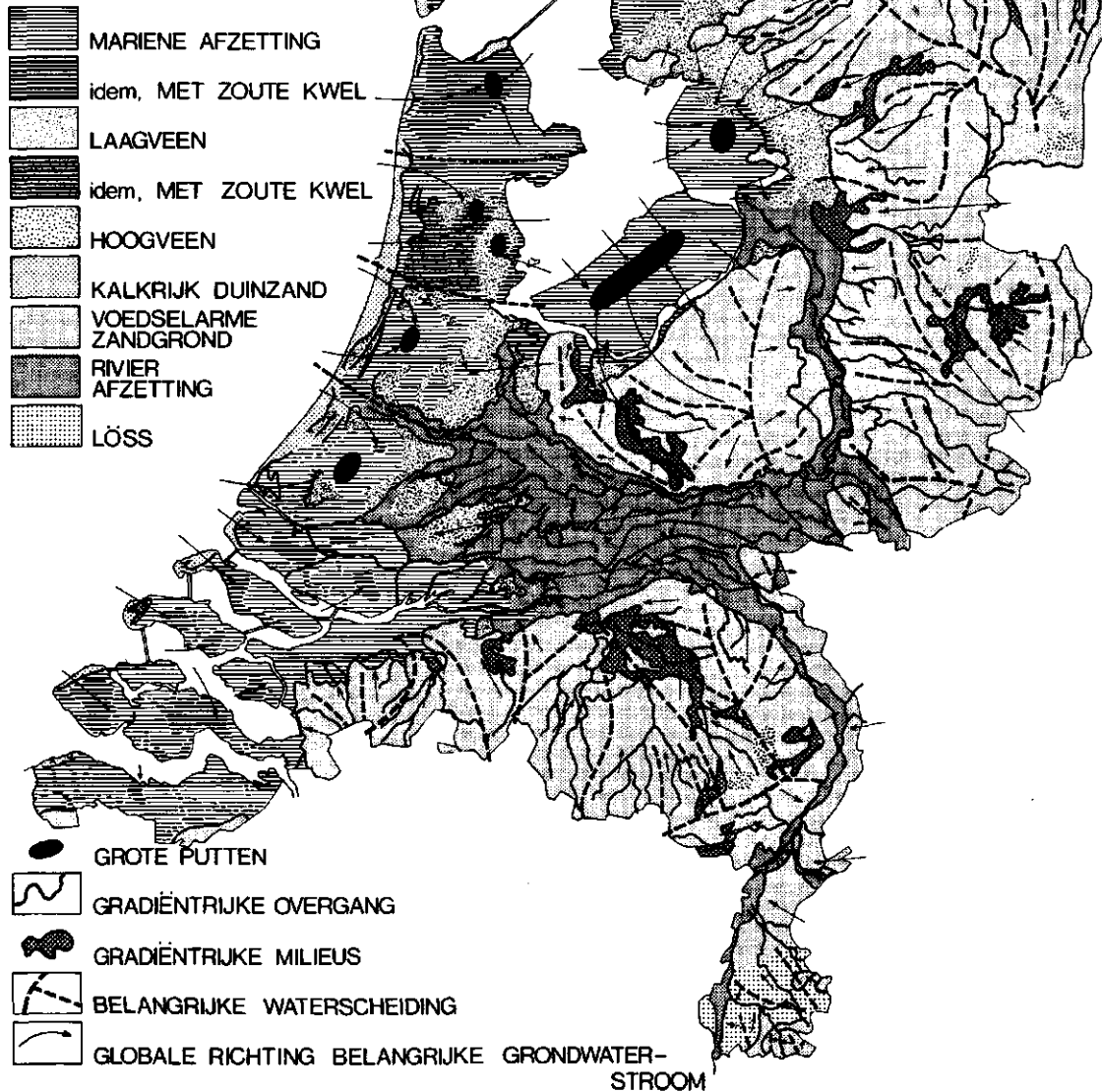


*Figuur 8 Meest kansrijke plaatsen (Vrij naar Farjon e.a., 1994 )*

In figuur 8 zijn de kansen voor oermoerassen weggelaten, omdat deze een groot deel van laag-Nederland blijken te betreffen: aanvoer van oppervlaktewater van een goede kwaliteit bleek erbij de meest discriminerende factor. In het kaartbeeld valt de hoog ingeschatte kansrijkdom van de vele overgangsmilieus op.

Hiermee wordt weer eens het belang van gradiënten benadrukt, zoals dat al eerder op kaarten van Van Leeuwen, of de aangevulde versies van Baaijens werd gedaan. Op onderstaande kaart zijn de rijke overgangen benadrukt.

# VEREENVOUDIGDE BODEMKAART MET DE BELANGRIJKSTE GRADIËNTEN



*Figuur 9 Ecologisch belangrijke overgangmilieus (Baaijens, 1985 )*

Baaijens geeft tevens een toelichting bij de functies die de overgangmilieus vervullen. Hij onderscheidt namelijk bronnen en putten in het Nederlandse landschap. Daarnaast is er sprake van een intermediair tussen bronnen en putten, tussen input en output. Als er immers bronnen en putten kunnen worden onderscheiden dan moet er tevens sprake zijn van een intermediair tussen bronnen en putten, tussen input en output.

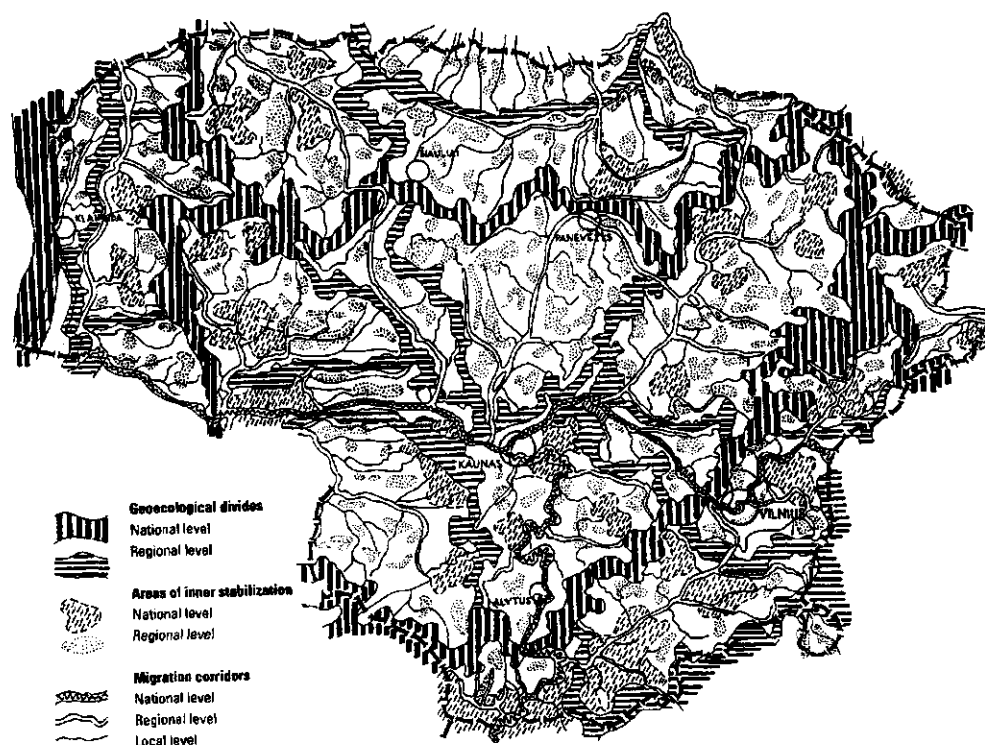
Deze zone laat als een filter stoffen door en houdt stoffen tegen. Baaijens verwijst daarbij naar het modelapparaat of ecodivice van Van Wirdum en Van Leeuwen dat ook werkt op het niveau van het Nederlandse landschap. Zie paragraaf 5.1.

#### 7.4 Patronen bij alle stromen te zamen: entrances, corridors en buffers

Een voorbeeld waar gepoogd wordt de ruimtelijke exponent te beschrijven van zowel stromen van stoffen, water, soorten en mogelijk zelfs energie is de Litouwse indeling van hun ecologische hoofdstructuur: 'the natural frame' (Kavaliauskas, 1995).

De kaart die de EHS van Litouwen voorstelt maakt gebruik van biogeografische, ecohydrologische en milieukundige principes. De ingrediënten wijken in principe dus niet veel af van de in Nederland gebruikte onderdelen van de EHS. Anders is de rangschikking en hiërarchie. De kaart maakt veel meer gebruik van bron-put-relaties dan de EHS. Omdat ook migratie van soorten een rol blijven spelen is de kaart meer een kruising tussen de EHS, de gradiëntenkaart en de kaart van Farjon.

Opvallend is overigens dat Kavaliauskas als geograaf de sterke 'bio-oriëntatie' van de Europese natuurnetwerkplannen veroordeelt en een pleidooi houdt voor een brede geografische aanpak.



Figuur 10: The natural frame van Litouwen (Kavaliauskas, 1995).

Door Kavaliauskas wordt onderscheid gemaakt in:

'Entrances' of 'windows' (hierna aangeduid met 'entrances') in geofysische en geochemische processen (bijv. bovenlopen, venen, kwelzones).

'Corridors' voor migratie en/of materiestromen (bijv. rivieren en valleien).

'Buffers', 'stabilizers' of 'filters' (hierna aangeduid met 'buffers') in intermediaire zones die laterale migratie en/of materiestromen opvangen en omzetten (bijv. bossen, graslanden en wetlands).

De aldus ontstane ruimtelijke eenheden zijn wezenlijk voor elk proces en kunnen theoretisch per proces verschillen. Waarschijnlijk valt er een aantal stromen samen in functionele aggregatiezones. De ruimtelijke eenheden zijn zodoende te classificeren naar aard, omvang en intensiteit van functie. Er is niet uitputtend gezocht naar vergelijkbare oplossingen als die van Kavaliauskas. De benadering uit Litouwen moet als inspirerend voorbeeld worden gezien en niet als het ultieme landschapsecologische kaartbeeld.

Samenvattend lijkt Kavaliauskas een poging te doen:

het concept van een ecologische infrastructuur overeind te laten.

de netwerkgedachte met proceskenmerken, procesgerichte termen als 'entrances', 'windows', 'buffers', 'stabilizers' en 'filters' wijzen in die richting.

De poging van Kavaliauskas beantwoordt oppervlakkig gezien aan de eisen die aan een ruimtelijk landschapsecologisch concept mogen worden gesteld. Met als kanttekening dat hij heterogeniteit als kwaliteit onbesproken laat. Maar is een dergelijk Litouwse benadering ook vertaalbaar voor de Nederlandse situatie? En: kunnen we er daadwerkelijk een landschapsecologische kwaliteitindex mee invullen? Laten we hieronder eens voor energie, materie, water en het mozaiek (biogeografie, heterogeniteit) het concept langslopen.

#### **7.4.1 Biogeografie**

*Entrances:* Als soortenbronnen kunnen alle biotopen worden beschouwd waar een duurzame populatie van een soort aanwezig is. Kerngebieden herbergen relatief veel van dergelijke soorten en komen grotendeels overeen met de kerngebieden van de ecologische hoofdstructuur. Kavaliauskas noemt als voorbeelden bovenlopen van waterlopen, venen en kwelzones.

*Corridors:* In Nederland besteden we relatief veel aandacht aan corridors voor organismen. De belangrijkste toekomstige corridors op landschapsschaal zijn in de ecologische hoofdstructuur opgenomen. Deze verbindingen zijn relatief simpel en pragmatisch tot stand gekomen: een zo kort mogelijke afstand tussen twee kerngebieden. Vaak bestaan ze thans nog niet en hebben dan ook lang niet altijd een actuele landschapsecologische betekenis. Kavaliauskas noemt als voorbeelden rivieren en valleien, maar ook .

*Buffers:* Aan deze zones wordt geen specifieke biogeografische invulling gegeven. In feite zijn het weer kerngebieden van een andere samenstelling: Kavaliauskas noemt bossen, wetlands en graslanden als voorbeeld.

## 7.4.2 Water

*Entrances:* Vanzelfsprekend kunnen gebieden worden onderscheiden die als brongebieden fungeren in ecohydrologisch opzicht. Alle gebieden die als inziggebieden van regionale waterstelsels gelden zijn landschapsecologisch van belang. Ook brongebieden waaruit beken ontspringen horen hierbij.

*Corridors:* De in Nederland op kaart gezette toekomstige ecologische verbindingen vallen slechts gedeeltelijk samen met wat Kavaliauskas bedoelde: de hoofdrichtingen voor geodynamiek en bio-informatie. Hij neemt vervolgens vooral rivieren en beken en hun dalen op. Veel waterwegen hebben in ons land hebben inderdaad een belangrijke rol als biogeografische verbinding voor waterorganismen en als aan- en afvoer van materie. Er valt veel voor te zeggen al dergelijke waterwegen als landschapsecologische verbinding op te nemen en niet alleen stukjes van de meest gave, zoals thans is gedaan.

*Buffers:* In plaats van corridors als rivieren en beken kunnen ook zones worden onderscheiden, waar water stagneert. Dit kan zowel regenwater of grondwater zijn. Hier worden niet zozeer de typische bovenstroomse situaties bedoeld als wel de meer voedselrijkere midstroomse en benedenstroomse situaties beoogd. Dus niet zozeer hoogvenen of kalkvenen, maar rietmoerassen en overstromingsvlakten.

## 7.4.3 Energie en materie

*Entrances:* Kavaliauskas beschrijft naast de veengebieden en de kwelgebieden de kustgebieden als 'entrance'. Ook voor Nederland gaat dit op. Onze kustwateren zijn een onuitputtelijke bron van nutriënten- en energie, bijvoorbeeld voor de miljoenen trekvogels en vissen die onze kustsystemen bezoeken. De kustgebieden dienen als bronnen in energetisch opzicht. Op landschapsschaal wordt deze energiebron meestal niet beschouwd. Dat is vreemd: Nederland heeft niet aan zijn kwelgebiedjes, maar aan deze bronnen zijn internationale natuurbeschermingbetekenis te danken.

*Corridors:* Tussen bron en put zorgen corridors voor de geleiding van materie en energie. Het zijn doorgaans waterstromen, of andere migratieroutes waarlangs zich veel stoffen en organische stoffen verplaatsen.

*Buffers:* Tussen bron en put zorgen buffers juist voor het tegenhouden van materie en energie. Het zijn zones die weerstand bieden en waar zich veel biomassa en stoffen ophopen.

#### 7.4.4 Resumé natural frame

In onderstaande tabel is de bruikbaarheid van onderdelen van de natural frame-benadering voor landschapsecologische concepten nog een op een rij gezet. Hieruit kan worden opgemaakt dat het concept relevant is voor de biogeografie, ecohydrologie en energie- en materiestromen. Voor de heterogeniteit levert het nauwelijks een bijdrage: hooguit het verschil tussen natuur en gebruikruimte wordt weergegeven.

	'Entrances'	'Corridors'	'Buffers'
biogeografie	kern	verbinding	kern
ecohydrologie	brongebieden	waterlopen	stagnatiezones
energie&materie	input	throughput	throughput

Benaderingen als die van Kavaliauskas en Van Leeuwen benadrukken het belang van het onderscheiden van input, output en de aard van de throughput (regulatie, selectie). Tussen bron en put kunnen in plaats van corridors waar soorten, materie en energie gemakkelijk worden doorgelaten ook zones worden onderscheiden, die weerstand bieden. Deze zones worden door Kavaliauskas 'filters', 'stabilizers' of 'buffers' genoemd: zones die stromen transformeren. Hier komt het verhaal van Van Leeuwen, Baaijens en Tjallingii weer om de hoek kijken. Ook zij kennen in hun ecodevice-concept een belangrijke rol toe aan gebieden die een selecterende en regulerende functie hebben. Kavaliauskas heeft hierbij 'nodes' of 'belts' voor ogen die erg doen denken aan de overgangmilieus van Baaijens en Van Leeuwen. In hoeverre Kavaliauskas met zijn buffers hetzelfde op het oog heeft als Baaijens met zijn soortenrijke grensmilieus of dat dit laatste hiervan alleen maar een bijzondere variant is wordt niet geheel duidelijk. Opvallend is wel dat de terminologie erg overeenkomstig is. Kavaliauskas spreekt echter niet over output, putten of eindpunten. Hij brengt de putten onder bij de buffers of de corridors.

## **8 Op weg naar graadmeters**

### **8.1 Waar zijn we in geïnteresseerd bij fluxen in een mozaïek?**

Als de landschapsecologie inderdaad kan worden samengevat met '*Energy, nutrient, (water) and species fluxes in a mosaic*' lijkt het voor de hand te liggen in een landschapsecologische index zowel de ruimtelijke component (de patroonkant) als de fluxen (proceskant) een onderdeel te laten vormen.

Conclusie uit de voorgaande hoofdstukken is dat binnen de landschapsecologie aan de proceskant energie- en stofstromen, hydrologische relaties, soortenstromen de belangrijkste thema's zijn. Aan de patroonkant komen we de landschappelijke verscheidenheid (heterogeniteit) tegen. In het vorige hoofdstuk hebben we echter gezien dat daarnaast elke proces eveneens een patroonkant heeft. Zo richtte Kavaliauskas zich op bronnen, corridors en buffers. Baaijens richtte zich op bronnen, putten en gradiënten/grenzen. De EHS beschrijft corridors en kernen en Farjon beschrijft de kernen.

De centrale vraag is alleen de stromen van energie, van nutriënten, van water en van soorten zelf of ook de bijbehorende bronnen, putten, kernen, corridors en grenzen in een index moet worden opgenomen. In de volgende paragraaf gaan we hierop verder in.

Dat daarnaast in de index de heterogene gebieden van Nederland worden opgenomen laten we in dit hoofdstuk verder buiten discussie. De 'patchiness' van een landschap kan op vele manieren worden vastgesteld. Behalve de best professional judgement-methoden (kleinschalige landschappen versus grootschalige landschappen) is door Forman e.a. regels opgesteld. Ook programmatuur van patroonanalyses is beschikbaar en is tevens het rapport van Salden bruikbaar.

### **8.2 Van patroon naar proces en weer terug**

#### **8.2.1 De processen zelf als graadmeter**

Indien de index de fluxen zelf als onderdeel moeten krijgen staat de mate waarin water, energie, nutriënten en soorten stromen centraal. Een grote stroom water of soorten door een systeem of een landschap zouden dan anders moeten scoren dan een kleine stroom. Dit zal nog aardig wat discussie opleveren omdat er veel meer ervaring is met waarderingssystemen voor patronen (soorten, doeltypen, vegetatietypen, ecotopen, landschappelijke verscheidenheid). Wat is er op dit moment dan wel bruikbaar?

Bij de fluxen van water, energie, nutriënten en soorten hebben we enige ervaring met de volgende procesparameters in relatie tot waarderingssystemen:

1. energiestromen  $\Leftrightarrow$  mate van antropogeen toegevoegde energie (gebruiksintensiteit)
2. nutriëntenstromen  $\Leftrightarrow$  mate van zure neerslag en van mestinstroom
3. waterstromen  $\Leftrightarrow$  mate van kwel, van inzijing, van verdamping en van stroming
4. soortenstromen  $\Leftrightarrow$  mate van passerende soorten en individuen, emi- en immigratie

Bij de invulling van een index zouden deze combinaties een plaats moeten krijgen. Hieronder gaan we daarop nader in.

1. energiestromen  $\Leftrightarrow$  mate van antropogeen toegevoegde energie (gebruiksintensiteit)  
Gebruiksintensiteit is een zeer wezenlijk ecologisch gegeven op landschapsschaal en uit te drukken in een energiemaat. Een hoge gebruiksintensiteit wordt meestal als negatief beoordeeld.

2. nutriëntenstromen  $\Leftrightarrow$  mate van zure neerslag en van mestinstroom  
Zure depositie en mestinstroom is kwantificeerbaar en ecologisch relevant op landschapsschaal. Een hoge instroom van nutriënten wordt in het algemeen als negatief beschouwd.

3. waterstromen  $\Leftrightarrow$  mate van kwel, van inzijing, van verdamping en van stroming  
Kwel, inzijing, verdamping en oppervlaktewaterstroming worden als belangrijke ecologische gegevens op landschapsschaal beschouwd. Met name kwel en stroming worden veel gebruikt bij kansrijkdombepalingen en worden daarbij als positief beoordeeld.

4. soortenstromen  $\Leftrightarrow$  mate van passerende soorten en individuen, emi- en immigratie  
De hoeveelheid passerende soorten worden thans al bij verschillende passages als ecoducten bijgehouden. Migratie wordt als een zeer belangrijk landschapsecologisch fenomeen gezien. Een hoge mate van passeren van soorten wordt meestal als positief ervaren.

### **8.2.2 De patronen als resultante van de processen als graadmeter**

Processen leveren patronen op. Bronnen, grenzen, putten verwijzen naar een achterliggend proces<sup>2</sup>. Zo komt een waterbron vaak niet overeen met een nutriëntenbron. Relevant lijken de volgende combinaties:

1. energiestromen  $\Leftrightarrow$  bronnen
2. nutriëntenstromen  $\Leftrightarrow$  bronnen, grenzen en putten
3. waterstromen  $\Leftrightarrow$  bronnen, grenzen en putten
4. soortenstromen  $\Leftrightarrow$  kernen en corridors

---

<sup>2</sup> Buffers (Kavaliauskas) zijn moeilijk nader te operationaliseren en worden als begrip niet meegenomen. Aangenomen wordt dat de lading door 'grenzen' enigermate wordt gedekt.



Bij de invulling van een index zouden deze combinaties een plaats moeten krijgen. Hieronder gaan we daarop nader in.

#### 1. energie $\Leftrightarrow$ bronnen

De index zou een parameter voor energetische bronnen moeten bevatten. Onze kleigebieden, kusten en wadden dienen als belangrijke energiebronnen. Grote hoeveelheden bulkvoedsel (wormen, schaaldieren, plankton, etc.) zorgen bijvoorbeeld voor het feit dat Nederland een zeer belangrijk trekvogelland is. Ook op kleinere schaal zijn energetische bronnen aanwezig (uiterwaarden, bemeste hooilanden). Ze komen deels overeen met de nutriëntenbronnen, maar een te veel aan nutriënten levert waarschijnlijk weer een afname aan energetische bronfunctie op. In de praktijk zal de nodige creativiteit nodig zijn om een dergelijke graadmeter operationeel te krijgen. Een denkbare graadmeter is bijvoorbeeld de hoeveelheid biomassa per bodem- of watereenheid.

#### 2. nutriënten $\Leftrightarrow$ bronnen, grenzen en putten

De index zou parameters voor nutriëntenbronnen en grenzen moeten opnemen. Onderscheid tussen bronnen en putten lijkt weinig zinvol. De natuurlijke nutriëntenbronnen zijn gelijktijdig putten, daar er sprake is van opeenhoping van nutriënten, die weer dienst doen als bron. Het zijn op landschapsschaal vaak plaatsen waar (slibrijke) sedimentatie plaatsvindt, kwel optreedt of waar opeenhoping van organisch materiaal plaatsvindt. In de index kunnen daarnaast de belangrijkste overgangsmilieus tussen nutriëntenrijk en nutriëntenarm worden opgenomen. Graadmeters zijn bijvoorbeeld de hoeveelheid N,P of K per bodem- of watereenheid, de verhouding N - P, etc.

#### 3. water $\Leftrightarrow$ bronnen, grenzen en putten

In de index worden wat het grond- en oppervlaktewater betreft de inzigggebieden opgenomen die de bron vormen van regionale stromingsstelsels. Verder worden de grondwaterputten (kwelplekken) en de overgangsmilieus tussen kwel en inzijing (poikilotrofe zones) opgenomen. Graadmeters zijn bijvoorbeeld de hoeveelheid kwel, stroomsnelheid, watersamenstelling, etc.

#### 4. soorten $\Leftrightarrow$ kernen en corridors

De index behoort parameters voor biogeografische fenomenen als corridors en kerngebieden te bevatten. Graadmeters zijn bijvoorbeeld de afmeting van een kerngebied, de mate van geleidbaarheid van het landschap, de omvang van de corridor, etc. Belangrijk zijn de corridors via oppervlaktewater, waarin de waterlopen zijn opgenomen met een afvoer- of verdeelfunctie. Niet alleen stromende beken en rivieren, maar ook het netwerk van boezemwateren spelen een belangrijke corridorfunctie en worden opgenomen.

### 8.2.3 Tot slot

Het is mogelijk een aantal graadmeters van processen af te leiden die mogelijk perspectief hebben voor een ecologische landschapsindex. In de thans volgende studie is het belangrijk naast de praktische meetbaarheid en de ecologische relevantie

het waarderingsaspect in de gaten te houden. Wat is de betekenis van veel of weinig stroming of dynamiek? Veelal daarom een gewenst patroonkenmerk (biodiversiteit, zeldzaamheid, kenmerkendheid, variatie) de uitspraak over een gewenst of niet gewenst proces dicteren. De vraag in hoeverre we dat erg moeten vinden moet aan het begin van het project aan de opdrachtgever worden voorgelegd. Moet namelijk het proces ook als intrinsieke waarde worden meegenomen dan levert dit een aantal gecompliceerde kwesties op. Vragen doemen dan op als: 'Waarom is weinig stroming minder goed dan veel stroming?' 'Waarom is veel migratie beter dan weinig migratie?' 'Waarom is grote stofstroom slechter dan een kleine stofstroom?'. Beantwoording van dergelijke vragen vormen geen vrolijk vooruitzicht als het patroon er niet toe doet.

## 9 Literatuur

Abott, I. & P.R. Grant,. Non-equilibrial bird faunas on islands. In: American Naturalist 110: 507-528. 1976.

Baaijens, G.J. Over grenzen In: De Levende Natuur (86), nr 3, 102-110. 1985

Bakker, J., J.P. Knaapen & P. Schippers, Connectivity analysis and evaluation of measures by means of fauna dispersal. In: Canters, K. (ed.) : Habitat fragmentation & Infrastructure – Proceedings of the international conference on habitat fragmentation, infrastructure and the role of ecological engineering, September 1995, Maastricht and The Hague, the Netherlands, 1997

Boer, P.J. den; De betekenis van dispersie voor de overleving van loopkeversoorten in een kultuurlandschap. Wijster : [Biologisch Station], 1975

Boer, P.J. den; De vestigingshypothese: een alternatief voor de eiland-theorie? In: WLO-mededelingen 10(4), Themanummer: Ecologische infrastructuur: 172-178. 1983.

Boezeman, A.B.M. ; Meuleman, A.A.M. ; Een energetische evaluatie van landbouwbedrijven in twee ruilverkavelingsgebieden in de Achterhoek. Wageningen De Dorschkamp, (Rapport. Rijksinstituut voor Onderzoek in de Bos- en Landschapsbouw ' De Dorschkamp ' ; no. 260, Gevolgen van ruilverkaveling voor het landschap ; no. 9) 1981

Brussaard, L.,; Recente ontwikkeling in de eiland-biogeografie. In: Vakblad voor Biologen 64(7): 121-125. 1984

Buuren, M. van ; Landschapsplanning en watersystemen in de zandgebieden van Nederland : naar een watersysteembenadering voor landschapsplanning, toegespitst op de ruimtelijke problematiek van de Nederlandse zandgebieden, dissertatie LU Wageningen, 1997

Cox, G.W. ; Readings in conservation ecology. New York : Meredith, 1969

Cultuur, Recreatie en Maatschappelijk Werk, Ministerie van, & Ministerie van Volkshuisvesting en Ruimtelijke Ordening, 1981. Structuurschema Natuur en Landschapsbehoud. Deel a. Beleidsvoornemen. 's-Gravenhage.

Déléage, J.P. , J.M.. Julien, N. Sauget-Naudin en C. Souchon; Eco-energetics analysis of an agricultural system: the French case in 1970. In: Agro-Ecosystems 5: 345-365. 1979.

Diamond, J.M., The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. In: Biological Conservation 7: 129-146. 1975

Eck, G. van ; Technische Werkgroep Toelaatbaar Stikstofoverschot Stikstofverliezen en stikstofoverschotten in de Nederlandse landbouw : rapport van de Technische Werkgroep Toelaatbaar Stikstofoverschot. [Den Haag etc.] : Ministerie van LNV [etc.], 1995

Engelen, G.B. ; Gieske, J.M.J. ; Los, S.O. ; Grondwaterstromingsstelsels in Nederland. (Achtergrondreeks natuurbeleidsplan ; nr. 2) 's-Gravenhage : SDU, 1989

Farjon, J.M.J. ; Prins, A.H. ; Bulens, J.D. ; Abiotische kansrijkdom natuurontwikkeling van grote begeleid-natuurlijke eenheden in Nederland : een landelijke verkenning. Wageningen : DLO-Staring Centrum [etc.]. 1994

Forman, R.T.T. & M. Godron; Patches and structural components for a landscape ecology. *Bioscience* (31): 733-740. 1982

Grootjans, A.P. Toekomst hydro-ecologie. Een persoonlijke visie op ontwikkelingen. In: *Landschap '92*, nr. 2, 149-158. 1992.

Harms, W.B. (red.),. Ecologische infrastructuur en bosontwikkeling in de Randstad. Wageningen. 1987

Houte de Lange, S.M. ten; Ruimtelijke heterogeniteit en fauna, een literatuurstudie. In: *Landschap* nr.3, jg.4. 196-215. 1987.

Hubbert, M.K. The theory of groundwater movement. In: *Journal of Geology* (48), nr. 8., part I, 785-944. 1940.

Jansen, S.R.J. ; Hooff, W.C.M. van ; Smeets, P.J.A.M. ; Processen en structuren in het agrarische landschap van Terschelling en Schiermonnikoog. Wageningen : Rijksinstituut voor onderzoek in de Bos- en Landschapsbouw 'De Dorschkamp', (Rapport. Rijksinstituut voor Onderzoek in de Bos- en Landschapsbouw 'De Dorschkamp' no. 405) 1985

Jongman, R.H.G.,. WLO-studiedag Ecologische infrastructuur: conclusies en discussie. In: *WLO-mededelingen* 10(4), Themanummer: Ecologische infrastructuur: 197-198. 1983

Kavaliauskas, P.; Towards the theory of landscape planning and protection. In: *Geography in Lithuania*, Vilnius: 28-43. 1992

Kavaliauskas, P.; Land management in Lithuania: Past and Future. In: *GeoJournal* 33 (1): 97-106. 1994

Kavaliauskas, P.; The nature frame. Lithuanian experience. In: *Landschap '95-3*. 17-26. 1995

Klijn, J.A., Biogeografische inzichten en het ruimtelijk beleid. In: WLO-mededelingen 10(4), Themanummer: Ecologische infrastructuur: 172-178. 1983

Knaapen, J.P., M.Scheffer and W.B. Harms, Estimating habitat isolation in landscape planning. *Landscape and Urban Planning* 23: 1-16. 1992

Koerselman, W. en A.F.M. Meuleman; N-P-ratio's en nutriëntenbeperking. In: *Landschap '96-4*. 273-284. 1996

Latour, J.B. ; Reiling, R. ; On the move : concept voor een nationaal effecten model voor de vegetatie (MOVE). Bilthoven : RIVM, 1991

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

Leeuwen, C.G. van; From Ecosystem to Ecodevice. In: S.P. Tjallingii & A.A. de Veer (eds) *Perspectives in Landscape Ecology*; Int. Congr. Netherlands Society for Landscape Ecology, Veldhoven, Pudoc Wageningen. 1981

MacArthur, R.H. ; Wilson, E.O. ; The theory of island biogeography. Princeton : Princeton University Press, 1967

Molen, Van der en Breeuwsma (1995)

Nederland. Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij ('s-Gravenhage) *Natuurbeleidsplan : regeringsbeslissing*. Den Haag : MLNV, 1990

Nijland, G. ; Weinreich, J.A. ; Wiertz, J. ; De invloed van wegen en verkeer op de natuur. Leersum : R.I.N., 1982

Odum, E.P. ; *Ecology*. London [etc.] : Holt, Rinehart and Winston, 1963

Odum, E.P. ; *Fundamentals of ecology*. . - 3rd ed. Philadelphia [etc.] : Saunders, 1971

Odum, H.T. ; *Environment, power and society*. New York [etc.] : [s.n.], 1971

Odum, H.T. ; Odum, E.C. ; *Energy basis for man and nature*. New York [etc.] : McGraw-Hill, 1976

Opdam, P., De metapopulatie: model van een populatie in een versnipperd landschap. In: *Landschap nr.4*: 289-306. 1987

Pedroli, G.B.M.; *The nature of landscape. A contribution to landscape ecology and ecohydrology with examples from the Strijper Aa landscape, The Netherlands*. Proefschrift Universiteit van Amsterdam.1989

- Pedroli, G.B.M.; Ecohydrologie, the state of the art. In: *Landschap* '92, nr. 2, 73-82. 1992
- Pollard, E. ; Hooper, M.D. ; Moore, N.W. ; Hedges. . - 4th ed. London : Collins, 1979
- Risser, P.G. Landscape ecology: State of the art. In M.G. Turner, ed. *Landscape heterogeneity and disturbance*, Springer Verlag, New York, pp. 3-14. 1987.
- Salden, W.L.C. ; Naar een ecologische landschapsindex : een verkenning naar de methode om variatie en kenmerkendheid van landschappen te bepalen. Wageningen : DLO-Staring Centrum, 1997
- Saris, F.,. De betekenis van lijnvormige elementen voor het natuurbeheer. *Biogeografie van eilanden*. In: *Het Vogeljaar* 27, no. 5: 260-265. 1979.
- Stuyfzand, P.J. Een nieuwe hydrochemische classificatie van watertypen met Nederlandse voorbeelden en toepassingen. In: *H<sub>2</sub>O* (19), nr. 23, pp 562-568.
- Tjallingii, S.P. ; *Ecological conditions : strategies and structures in environmental planning*. Wageningen : IBN-DLO, 1996
- Tóth, J.; A theoretical analysis of groundwater flow in small drainage basins. In: *Journal of Geophysical Research* (68), nr. 1, 4795-4812. 1963.
- Troll, C. ; *Landscape ecology*. Delft, 1966
- Tüxen, R., A.P. Grootjans; *Bibliographie der Arbeiten über Grundwasserganglinien unter Pflanzengesellschaften*. In *Excerpta Bot. Sectio B* 17: 50-68. 1978
- Verboom, J., P. Opdam & A. Schotman; *Kerngebieden en kleinschalig landschap. Een benadering met een metapopulatiemodel*. In: *Landschap* 1: 3-14. 1991
- Vink, A.P.A.; *Landschapsecologie en landgebruik*. Utrecht : Bohn, Scheltema & Holkema, 1980
- Vos, C.C. ; Opdam, P. ; *Landscape ecology of a stressed environment*. London [etc.]: Chapman & Hall, 1993
- Vos, W. ; Harms, W.B. ; Stortelder, A.H.F. ; *Vooronderzoek naar landschapsecologische relaties tussen ecosystemen*. Wageningen : Rijksinstituut voor Onderzoek in de Bos- en Landschapsbouw 'De Dorschkamp', 1982
- Vos, W. ; Stortelder, A. ; *Vanishing Tuscan landscapes : landscape ecology of a Submediterranean - Montane area (Solano Basin, Tuscany, Italy)*. Wageningen : Pudoc, 1992

Wassen, M.J. Water flow as a major landscape ecological factor in fen development. Proefschrift RUU. 1990.

Wassen, M.J. ; Grootjans, A.P. ; Wirdum, G. van ; Consequences of changes in the water cycle for ground water and surface water fed ecosystems : eco-hydrological approaches. Dordrecht [etc.] : Kluwer, 1996

Wirdum, G. van; Vegetation and hydrology of floating richfens. Proefschrift UvA. Datawyse Maastricht. 1991

Zonneveld, I.S. ; Forman, R.T.T. ; Baudry, J. ; Burel, F. ; Changing landscapes : an ecological perspective. New York [etc.] : Springer, 1990