

Effectgerichte maatregelen voor het herstel en beheer van faunagemeenschappen van heideterreinen

*Evaluatie en ontwerp van bestaande en
nieuwe herstelmaatregelen (2006-2010)*

Joost Vogels
Arnold van den Burg
Eva Remke
Henk Siepel

Radboud Universiteit Nijmegen




Stichting Bargerveen

 Voor systeemgericht natuurherstel



Ministerie van Economische Zaken,
Landbouw en Innovatie

© 2011 Directie Kennis en Innovatie, Ministerie van Economische Zaken,
Landbouw en Innovatie

Rapport nr. 2011/OBN152-DZ
Den Haag, 2011

Deze publicatie is tot stand gekomen met een financiële bijdrage van het
Ministerie van Economische Zaken, Landbouw en Innovatie.

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

Deze uitgave kan schriftelijk of per e-mail worden besteld bij het Bosschap
onder vermelding van code 2011/OBN152-DZ en het aantal exemplaren.

Oplage 150 exemplaren

Samenstelling J.J. Vogels, A. van den Burg, E. Remke, H. Siepel
Foto's omslag Heidelandschap: Jap Smits, vervellende Veldkrekel: Joost
Vogels

Druk Ministerie van EL&I, directie IFZ/Bedrijfsuitgeverij

Productie Bosschap, bedrijfschap voor bos en natuur
Bezoekadres : Princenhof Park 9, Driebergen
Postadres : Postbus 65, 3970 AB Driebergen
Telefoon : 030 693 01 30
Fax : 030 693 36 21
E-mail : algemeen@bosschap.nl

Voorwoord

Het doel van het Kennisnetwerk Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit (O+BN) is het ontwikkelen, verspreiden en benutten van kennis voor terreinbeheerders over natuurherstel, Natura 2000, leefgebiedenbenadering en ontwikkeling van nieuwe natuur. In dit netwerk formuleren onderzoekers en terreinbeheerders samen onderzoekideeën om tot concrete beheermaatregelen voor natuurherstel te komen.

Nederland is een van de kleinere lidstaten van Europa. Toch heeft Nederland binnen Europa een relatief groot areaal heidelandschap en ook een belangrijke internationale verantwoordelijkheid vanwege het voorkomen van een aantal zeer bijzondere heide typen (zoals HT 2140*, HT 2310, HT 2320, HT 4010, HT 4030). Door verzuring, vermesting en verdroging zijn veel soorten van heideterreinen achteruitgegaan. Terreinbeheerders willen weten welke herstel- en beheermaatregelen nodig zijn om heidelandschappen met hun karakteristieke biodiversiteit te behouden.

Dit onderzoek naar effectgerichte maatregelen voor het herstel en beheer van fauna gemeenschappen van het heidelandschap is opgezet en begeleid door het Kennisnetwerk OBN. Het rapport dat voor u ligt is daarvan het resultaat. Ik raad elke heidebeheerder aan om in ieder geval hoofdstuk 8 en 9, "Conclusies en Aanbevelingen aan beheerders voor effectgericht beheer", maar eigenlijk het hele rapport te lezen. In dit rapport is veel aandacht besteed aan het ontrafelen van doorwerkende effecten van verzuring en vermesting, via de bodem en vegetatie, op fauna. Dat deze effecten op fauna aanwezig zijn, werd tot op heden alleen vermoed. Dit rapport levert voor het eerst bewijzen dat dergelijke effecten inderdaad optreden. Dit is onder meer inzichtelijk gemaakt met uitgebreid onderzoek naar bodem, vegetatie en bijbehorende fauna, en verder uitgewerkt door middel van experimenten met vlinderrupsen en veldkrekels. Dit rapport bevat daarom innovatieve vuistregels en adviezen voor het beheer van heidegebieden op landschapschaal, zowel in Nederland als internationaal.

Drs. E.H.T.M. Nijpels
Voorzitter Bosschap

Inhoudsopgave

Voorwoord	3
Inhoudsopgave	5
1 Kaderstelling en leeswijzer	7
1.1 OBN problematiek in heidegebieden	7
1.2 Doel van het onderzoek	8
1.3 Onderzoeksvragen	9
1.4 Onderzoeksopzet	9
1.5 Leeswijzer	11
1.6 Dankwoord	12
2 Het heidelandschap in historische context	13
2.1 Veranderende kijk op heidehistorie	13
2.2 Ontstaansgeschiedenis van het heidelandschap	14
2.3 Antropogeen beïnvloede nutriëntrijkere elementen in het heidelandschap: historische en huidige ligging	20
2.4 Voor fauna relevante eigenschappen van de verschillende landschapsonderdelen	21
2.5 Koppeling van habitatkarakteristieken en eigenschappen van dagvlinders	25
2.5.1 Biologische groep 3: Popoverwintersaars	28
2.5.2 Biologische groep 4: ei-overwintersaars	29
2.5.3 Biologische groep 7: nuchtere rups-overwintersaars	30
2.5.4 Biologische groep 8: rups-overwintersaars met meerdere generaties per jaar	31
2.5.5 Biologische groep 12: rups-overwintersaars met traag groeiende rupsen	32
2.5.6 Biologische groep 14: variabele groeiers	33
2.6 Koppeling habitatkarakteristieken en eigenschappen van sabelsprinkhanen (Orthoptera: Tettigonioidae)	34
2.6.1 Overzicht van soorteigenschappen	34

2.6.2	Ei-fase	34
2.6.3	Nymfen en adulten: Optimumtemperatuur en temperatuurstolerantiegrenzen.	35
2.6.4	Verschillen in voedselvoorkeur en benodigde groeisnelheid	36
2.6.5	Mobiliteit	36
2.6.6	Koppeling van soorten met de habitattypen	36
2.7	Hoofdconclusies uit de koppeling tussen landschapsonderdelen en soorten	42
2.8	Effecten van ontginning, versnippering en ver-factoren op het model	42
2.8.1	Selectieve ontginning	42
2.8.2	Aantasting door Ver-factoren.	43
2.8.3	Verdwijnen van de interactie tussen heide en rijkere gronden	43
2.9	Synthese	45
3	Overzicht van bemonsteringslocaties en proefopzet	47
3.1	Bemonsteringslocaties in Oost-Nederland, België en Duitsland	47
3.1.1	Onderzoekslocaties en gebiedskarakterisering	47
3.1.2	Overzicht van bemonsteringen en metingen	50
3.1.3	Statistische uitwerking	51
3.2	Proefopzet Strabrechtse Heide en Dwingelderveld bemonsteringen	52
3.2.1	Gebiedskarakterisering	52
3.2.2	Bemonsteringslocaties	57
3.2.3	Overzicht van bemonsteringen en metingen	58
3.2.4	Statistische uitwerking	59
4	Patroonanalyse van bemonsteringen op de Strabrechtse Heide en het Dwingelderveld	61
4.1	Doelstellingen en scope van dit hoofdstuk	61
4.2	Microklimaat	61
4.2.1	Temperatuursom van bodem, bodemoppervlak en kroonlaag van de vegetatie	61
4.2.2	Conclusies met betrekking tot microklimaat	64
4.3	Patronen op basis van beheertype	65
4.3.1	Bodemactieve ongewervelden: loopkevers en spinnen	65
4.3.2	Diptera families: voedselgilden	67
4.3.3	Verhouding tussen voedselgilden over beheertypen	68
4.3.4	Conclusies wat betreft beheertypen	69
4.4	Patronen op basis van standplaats en beheertype	70
4.4.1	Aanleiding	70
4.4.2	Beheermaatregelen	72
4.4.3	Soortenrijkdom en diversiteit van vegetatie	72
4.4.4	Relatie tussen soortenrijkdom en diversiteit van vegetatie en soortenrijkdom van loopkevers en spinnen	73
4.4.5	Soortenrijkdomcurves van loopkevers en spinnen op basis van vegetatieclusters	77

4.4.6	Diptera families: voedselgilden	77
4.5	Soorteigenschappenanalyse van loopkevers	79
4.5.1	Voortplantingsstrategie	79
4.5.2	Voedselgilden	82
4.5.3	Gewichtsklassen	84
4.6	Veldkrekels	86
4.6.1	Verschillen in dichtheid	86
4.6.2	Verschillen in dichtheid binnen de alternatieve beheervormen	88
4.6.3	Verschillen in dichtheid tussen de vegetatieclusters	88
4.6.4	Verschillen in grootte	89
4.7	Synthese van de onderzoeksresultaten	89
4.8	Belangrijkste conclusies op basis van dit hoofdstuk	91
5	Bottum-up effecten van verzuring en vermisting in de bodem- en plantchemie	93
5.1	De gevolgen van verzuring en vermisting op de bodem- en plantchemie van heidevegetatie, met in het bijzonder Struikheide (<i>Calluna vulgaris</i>).	93
5.1.1	Inleiding	93
5.1.2	Aanpak	94
5.1.3	Resultaten van bodeminteracties	96
5.1.4	Discussie van de bodemchemie	97
5.1.5	Resultaten van bodem-plant en plant-plant interacties	100
5.1.6	Discussie van de bodem-plantchemie interacties	105
5.1.7	Resumé en beantwoording onderzoeksvragen.	108
5.2	Vergelijkingen tussen plantensoorten: in welke mate verschillen planten in plantchemische relaties en welke gevolgen heeft dit voor de kwaliteit?	109
5.2.1	Inleiding	109
5.2.2	Aanpak	110
5.2.3	Resultaten en discussie	110
5.2.4	Resumé en terugkoppeling met de onderzoeksvragen	117
5.3	Effecten van extra stikstof en mineralenbemesting (Fe, Ni) op de voedselkwaliteit bij Struikheide	118
5.3.1	Inleiding	118
5.3.2	Aanpak	119
5.3.3	Resultaten en discussie	120
5.3.4	Resumé en terugkoppeling met de onderzoeksvragen	122
5.4	Synthese nutriëntenkringloop in droge heide	122
5.4.1	Nutriënten-kringloop in een niet-aangetast systeem	122
5.4.2	De effecten van verzuring en vermisting op de kringloop	126
5.5	Hoofdpunten uit dit hoofdstuk	127
6	P en N-P co-limitatie in Nederlandse heideterreinen	129
6.1	Inleiding	129

6.2	N en P limitatie: effecten op vegetatiepatronen en – samenstelling.	129
6.3	N:P ratio's van Nederlandse heiden	131
6.4	Additionele bodemfactoren die bijdragen aan hoge N:P ratio's	134
6.5	Verschillen in N/P ratio in relatie tot beheer	136
6.5.1	Verschillen in N:P ratio van vegetatie in relatie tot het uitgevoerde beheer	136
6.5.2	Verschillen in N:P ratio in relatie tot vegetatieclusters	137
6.5.3	Opbouw van P en N na plaggen tot op de minerale bodem	140
6.6	Resultatendiscussie	144
6.6.1	P en plaggen tot op de minerale bodem	144
6.6.2	Resumé en beantwoording onderzoeksvragen	145
7	Het doorwerken van chemische bodem- en planteigenschappen op de fauna.	147
7.1	P als limiterende voedselcomponent voor de entomofauna	147
7.1.1	Inleiding	147
7.1.2	Aanpak	148
7.1.3	Abundantie van Diptera in relatie tot C:N:P stoichiometrie van de vegetatie	148
7.1.4	Interpretatie van de potvalbemonsteringen met betrekking tot vegetatiebedekking	149
7.1.5	Activiteit van Loopkevers , bodemactieve spinnen en Velkrekels (<i>Gryllus campestris</i>) in relatie tot C:N:P stoichiometrie van de vegetatie	150
7.1.6	Activiteit van spinnen naar jaagstrategieën in relatie tot CNP stoichiometrie	151
7.1.7	Resumé en terugkoppeling met de onderzoeksvragen	154
7.2	Experimenteel onderzoek naar de effecten van beheer en mineralenrijkdom op een polyfage soort: de Veldkrekel <i>Gryllus campestris</i> .	156
7.2.1	Inleiding	156
7.2.2	Aanpak	157
7.2.3	Resultaten van het veldexperiment	159
7.2.4	Resultaten van het kweekexperiment	161
7.2.5	Discussie van de resultaten	161
7.2.6	Resumé en terugkoppeling met de onderzoeksvragen	161
7.3	Experimenteel onderzoek naar de plantkwaliteit van Struikheide voor herbivoren, aan de hand van de Kleine nachtpauwoog <i>Saturnia pavonia</i> .	162
7.3.1	Inleiding	162
7.3.2	Aanpak	163
7.3.3	De experimenten	165
7.3.4	De koppeling met chemische analyses	169
7.3.5	Verklarende variabelen voor aminozuren en NPN.	170
7.3.6	De combinatie van factoren	172
7.3.7	Resumé en terugkoppeling met de onderzoeksvragen	174
7.4	Hoofdpunten van dit hoofdstuk	175

7.4.1	De belangrijkste onderzoeksbevindingen	175
7.4.2	Van modelsoorten naar heidefauna	175
8	Conclusies en aanbevelingen	177
8.1	Conclusies: welk beeld van knelpunten in Nederlandse heideterreinen ontstaat wanneer we alle gegevens samenvoegen?	177
8.2	Aanbevelingen voor brongerichte maatregelen, regulier en effectgericht beheer van heidelandschappen	179
8.3	Nieuwe maatregelen die kansrijk geacht worden en nader onderzoek behoeven	180
8.4	Kennislacunes, anders dan het ontwerpen en evalueren van boven geschetste beheervormen	181
9	Aanbevelingen aan beheerders voor effectgericht beheer van heidelandschappen	183
9.1	Belangrijke vuistregels op landschapsschaal	183
9.1.1	Landschapsecologische systeemanalyse: een zinvol startpunt	183
9.1.2	Identificeer kansrijke gebiedsdelen	183
9.1.3	Benut de mogelijkheden van natuurontwikkeling maximaal	184
9.1.4	Streef naar het herstel van het heidelandschap: koppel rijkere gronden met arme heide	185
9.2	Belangrijke vuistregels op standplaatsschaal	185
9.2.1	Doorwerking van de bodemchemie naar flora en fauna	185
9.2.2	Knelpunten voor de fauna	186
9.2.3	Verdere verslechtering indien geen maatregelen worden genomen	186
9.3	Algemene adviezen voor maatregelen	187
9.3.1	Meer rijkere gronden en graduele overgangen	187
9.3.2	Verwijder selectief stikstof, behoud andere nutriënten zo veel mogelijk in het systeem	187
9.3.3	Advies voor maatregel plaggen/ chopperen	189
9.3.4	Een toekomstige andere benadering?	189
10	Literatuur	191
11	Bijlagen	200
11.1	Samenvatting output Twinspan analyse vegetatie van monsterpunten	200
11.2	Overzicht geteste responsvariabelen	208
11.3	Resultaten multiple lineaire regressie bodem parameters	209
11.4	Resultaten multiple lineaire regressie: interactie bodem en plant chemie	211

11.5	Resultaten van multiple lineaire regressie analyse tussen onderlinge plant chemische interacties.	214
11.6	Onderlinge relatie van plantchemische parameters	215
11.7	Supradynkweek 2009	216
11.8	Opgave van stoffen die zijn onderzocht in de vergelijking in plantkwaliteit tussen De Heide en de Ginkelse Heide.	217
11.9	Protocol labanalyses Veldkrekels	218

1 Kaderstelling en leeswijzer

1.1 OBN problematiek in heidegebieden

In het OBN-basisdocument 'Gevolgen van verzuring, vermesting en verdroging en invloed van herstelbeheer op de heidefauna' (Stuijzand *et al.* 2004) zijn een aantal kennislacunes genoteerd waaraan in vervolgonderzoek aandacht zou moeten worden besteed. De rode draad met betrekking tot de ontbrekende kennis is te karakteriseren met enkele grote hoofdlijnen. De eerste hoofdlijn is de onzekerheid voor vrijwel alle diergroepen hoe de referentiesituatie eruit zou moeten zien. Moet er worden gezocht naar de beste huidige situatie in Nederland, een referentie in het buitenland, of een historische referentie? Een tweede hoofdlijn in de gesignaleerde kennislacunes is die van de terreinheterogeniteit. Er bestaat een brede notie dat voor een hoge biodiversiteit in het heidesysteem een bepaalde mate van terreinheterogeniteit nodig is om te zorgen voor gradiënten, rijkere en armere plekken, open plekkjes, etc. Een derde hoofdlijn is die van de beperking van voldoende auto-ecologische kennis van de diergroepen die in het heidesysteem hun biotoop hebben. Een vierde hoofdlijn is tenslotte een gebrek aan kennis over hoe verzuring en vermesting doorwerken op de kwaliteit van voedselplanten voor herbivoren.

Veel soorten van heideterreinen kennen een verspreiding die voor een deel in heidegebieden, maar ook in andere systemen ligt. Daarnaast zijn er veel soorten die naast heide-ecotopen andere ecotopen gebruiken voor de voltooiing van hun levenscyclus. Voor deze soorten is een heideterrein *alleen* niet voldoende om een stabiele populatie te vormen. Deze "rand-ecotopen" zijn veelal systemen die vaak in ruimtelijke samenhang met heidesystemen gevonden worden, zoals stuifzanden en (overgangen naar) extensieve akkers op arme zandgronden.. Het vraag is echter welke ecosystemen in welk aandeel nodig zijn als habitat voor karakteristieke heidefauna en welke knelpunten die zich blijktbaar in de heide voordoen in de rand-ecotopen worden opgeheven.

Onder de VER-factoren hebben vooral verzuring en vermesting van heidebodems belangrijke negatieve effecten op bodem-plant interacties en het functioneren van planten. Voor de fauna treden via deze bodem-plant interacties mogelijk eveneens negatieve effecten op. Mogelijke negatieve effecten van deze aantastingen zijn een afname in de voedselkwaliteit van planten voor karakteristieke heidefauna, zoals tekorten in micronutriënttekorten (sporenelementen, aminozuren, vitaminen) of veranderingen in de balans tussen verschillende voedselcomponenten.

Er zijn een aantal hypothesen die het mogelijke mechanisme van de relatie tussen verzuring en vermesting enerzijds en een afnemende plantkwaliteit anderzijds proberen te verklaren:

- 1) verzuring bevordert de versnelde uitspoeling van sporenelementen, die vaak in lage concentraties voor planten beschikbaar moeten zijn onder andere voor het laten functioneren van enzymen,
- 2) er treedt een verminderde opnamecapaciteit van de wortels op door toxische effecten van opgeloste metalen als gevolg van verzuring van de bodem,
- 3) het als gevolg van bodemverzuring en vermesting veranderen van functionele aspecten van de mycorrhiza-plant interactie
- 4) door een overschot aan stikstof wordt het stikstofmetabolisme van planten verstoord, met veranderingen in aminozuursamenstelling als gevolg
- 5) door een overschot aan stikstof maken planten veel stikstofrijke 'ballaststof' aan, waardoor de opname van andere nutriënten door herbivoren tekort schiet.

Ook allerlei combinaties van deze mechanismen zouden op kunnen treden. Voor de fauna kan ook het wegvallen van veel kruidachtige planten uit het heidesysteem geleid hebben tot tekorten in (micro)nutriënten, omdat zij hiervan afhankelijk waren om voldoende (micro)nutriënten op te nemen.

Nu de stikstofdepositie, maar met name de zuurbelasting in Nederland gedaald zijn, is het misschien mogelijk om met een gericht herstelbeheer de uitgangskondities te herstellen die nodig zijn voor het laten ontstaan van een volledig functionerend heide-ecosysteem, zonder dat het systeem direct weer afglijdt naar een gedegenereerde situatie.

Het herstel van de nutriëntenbalans (inclusief sporenelementen) in de bodem kan mogelijk leiden tot een herstel van de nutriëntenbalans in planten, waardoor de draagkracht van het heidesysteem voor dieren wordt vergroot. Tot op heden is echter nog geen onderzoek uitgevoerd die zich heeft gericht op veranderingen in voedselkwaliteit als gevolg van verzurende en vermestende depositie. In dit onderzoek is gekeken of er inderdaad aanwijsbare verschillen in voedselkwaliteit optreden, in welke mate deze het gevolg zijn van verzuring en vermesting, en welke kwaliteitsaspecten van het voedsel verslechterd zijn. Zonder deze kennis is het niet mogelijk om te komen tot een gericht herstelbeheer.

1.2 Doel van het onderzoek

Het huidige beheer is gebaseerd op methoden zoals die vroeger ook toegepast werden. Zo wordt plaggen (historisch toegepast beheer) vaak gebruikt als herstelmaatregel tegen vermesting. Om voldoende effect te sorteren moeten deze maatregelen echter op grote schaal uitgevoerd worden, wat als neveneffect vaak een homogenisatie van het systeem als gevolg heeft. Ook is het de vraag of plaggen een effectieve maatregel is om de voedselkwaliteit van heide te verbeteren. Deze potentiële problemen met het grootschalig plagbeheer hebben ertoe geleid dat deze beheervorm met nadruk de aandacht zal krijgen.

Het doel van het onderzoek is te achterhalen hoe het komt dat de fauna van droge heidegebieden nog steeds achteruit gaat, ondanks de inspanningen die in het kader van EGM zijn verricht. Er zijn drie elkaar niet uitsluitende hypothesen die in dit project onderzocht worden: 1) de ecotopen waarin de oorspronkelijke karakteristieke heidefauna voorkwam zijn nu te weinig vertegenwoordigd in het heidelandschap, 2) de voedselkwaliteit in heide-

ecosystemen is slechter geworden waardoor faunasoorten zich niet meer kunnen ontwikkelen en 3) het herstelbeheer tegen verzuring en stikstofdepositie heeft zelf nadelige gevolgen voor de fauna.

Belangrijk aandachtspunt blijft de referentie: met behulp van de focus die kan worden aangebracht vanuit de cultuurhistorie is aan te geven welke biotooptypen in de hedendaagse heide extra aandacht verdienen. In een tweede thema zal aandacht worden besteed aan de procesmatige kant van de knelpunten in het voorkomen van faunasoorten in het heidesysteem anno nu, waarbij inzichten vanuit de fysiologie van zowel planten als dieren zullen worden gebruikt om effecten van ver-factoren op het functioneren van voedselketens inzichtelijk te maken. Tenslotte zal in een derde thema ingegaan worden op de effecten van verschillende typen van heidebeheer en zullen tezamen met de inzichten vanuit de eerste twee thema's voorstellen worden gedaan om het heidebeheer ook voor de fauna te verbeteren.

1.3 Onderzoeksvragen

Thema 1 – referentie kader

- Welke delen van het oorspronkelijke brede heide-ecosysteem zijn nu nog als zodanig aanwezig of te herstellen?
- Welke soorten planten en dieren kwamen daar voor en hoe is die status nu?
- Welke overeenkomsten in overlevingsstrategieën zijn er bij de verdwenen of sterk in aantal en verspreiding teruggelopen soorten?
- Zijn hieruit verklaringen voor de achteruitgang af te leiden, zoals een beheersinvloed of meer generieke (bv. klimaatverandering) of ruimtelijke (areaalgrootte of areaalflexibiliteit) invloeden?

Thema 2 – invloed van VER-factoren op voedselkwaliteit

- Is er sprake van tekorten aan vitaminen, aminozuren en mineralen voor plant- en diersoorten in droge heiden, zoals uit eerder onderzoek in bossen op arme gronden is gebleken?
- In welke mate heeft de geaccumuleerde zuurbelasting geresulteerd in uitspoeling van essentiële mineralen? In welke mate heeft de N-belasting de fysiologie van planten beïnvloed? Heeft er een verschuiving in de kwaliteit van planten (aminozuren, sporenelementen, beschikbaarheid van macronutriënten) plaatsgevonden en in welke mate leidt dit tot knelpunten voor karakteristieke fauna?

Thema 3 – nieuwe richtlijnen voor herstelbeheer

- Wat is het effect van verschillende beheervormen op de huidige samenstelling van de heidefaunagemeenschappen?
- Gegeven de haalbare referentie (thema 1) en de veronderstelde onbalans in samenstelling van voor fauna belangrijke nutriënten (thema 2), zijn er dan maatregelen te formuleren die het heide-ecosysteem inclusief de fauna kunnen herstellen?

1.4 Onderzoeksoptzet

Allereerst is er een goed onderbouwd historisch referentiebeeld van het heidelandschap nodig, om te achterhalen hoe het landschap er vroeger uit zag (welke ecotopen en met welke voor fauna relevante omgevingsvariabelen kwamen er vroeger voor) en in welke ecotopen welke heidekarakteristieke

faunasoorten voorkwamen. Dit kunnen we dan vergelijken met de nog aanwezige ecotopen om zo vast te stellen welke fauna we nog kunnen verwachten en welke ecotopen vooral hersteld moeten worden om de fauna die van oudsher als 'karakteristiek' wordt aangemerkt te behouden of herstellen.

In het onderzoekstraject naar de invloed van de VER-factoren op de voedselkwaliteit worden de bodemcondities (bodemchemie) van gedegenerende heidesysteem met die van intacte heidesystemen vergeleken en wordt onderzocht welke gevolgen dit heeft voor de nutriëntenvoorziening van planten en ongewervelden. De respons van soorten op de bodemcondities en de beschikbaarheid aan nutriënten wordt op drie manieren geëvalueerd: (i) chemisch (mineralen, aminozuren, enkele vitaminen), (ii) ecologisch (ontwikkeling van vegetatie en fauna) en (iii) door middel van bio-assay (hier: testen van de ontwikkeling van rupsen op planten die verschillende experimentele behandelingen hebben ondergaan en van veldkrekels in habitats met verschillende voedselkwaliteit).

Hoewel de VER-problematiek voor het hele heide-ecosysteem geldt, kunnen niet alle soorten planten en dieren op hun nutriëntenstatus onderzocht worden. Daarom zullen we in dit thema het onderzoek concentreren op een klein aantal soorten die in het droge heidelandschap van grote betekenis zijn. Voor de planten richt het onderzoek zich op Struikheide, als dominante plantensoort waarvan veel herbivore insecten afhankelijk zijn. Hiernaast zullen ook een gras en een kruidachtige onderzocht worden, namelijk Fijn Schapegras (*Festuca ovina*) en Schapezuring (*Rumex acetosella*). Omdat fundamentele fysiologische processen in planten bepalend zijn voor de nutriëntenbeschikbaarheid hogerop in de voedselketen, kunnen we de gegevens van de geselecteerde plantensoorten extrapoleren naar andere plantensoorten van het heidesysteem. Voor de dieren richt het onderzoek zich op vlinderrupsen en Veldkrekels. Deze herbivoren vormen een belangrijke link naar de vegetatie en zijn tegelijkertijd ook belangrijk voedsel voor hogere niveaus in de voedselketen. Bovendien kunnen veel vlinderrupsen als volwassen vlinder veel micronutriënten niet meer opnemen en zijn dus afhankelijk van de micronutriëntenopslag uit de rupsperiode. Dit maakt vlinders erg kwetsbaar voor tekorten en daarmee goede onderzoekssoorten binnen dit thema. De overlap in essentiële micronutriënten tussen vlinders, andere insecten en ook gewervelde dieren is zeer groot (>85%), waardoor de resultaten van de vlinderstudies ook naar andere insectengroepen en zelfs gewervelde dieren doorgetrokken kunnen worden. Voor struikheide willen we werken met de Kleine nachtpauwoog (*Saturnia pavonia*). Daarnaast wordt als tweede modelsoort de Veldkrekel (*Gryllus campestris*) onderzocht. Voor deze soort is gekozen omdat de ecologie van deze soort aanleiding gaf om te veronderstellen dat het optimale habitat van deze soort niet zozeer in heidevegetaties in strikte zin gezocht moet worden, maar eerder in overgangen naar nutriëntrijkere condities. Dit maakt deze soort een goede modelsoort voor een evaluatie van het nut en de noodzaak voor een beheer gericht op het herstellen van gradiënten in bodemcondities, waarin de overgangen van voedselarme naar voedselrijke situaties centraal staan.

Onderzoek naar de huidige faunasamenstelling zal gebeuren in interactie met vegetatiekenmerken en beheervormen. De beheervormen die aan bod komen zijn niet alleen de grootschalig toegepaste maatregelen als plaggen en begrazen, maar ook een selectie van kleinschaliger uitgevoerde maatregelen die al of niet gevolgen hebben voor de nutriëntensamenstelling van de bodem (o.a. branden, heideakkerbeheer). De fauna wordt in deze analyses ingedeeld in een aantal functionele groepen, die indicatief zijn voor o.a. het herstel van bodemcondities, structuurvariatie en voedselbeschikbaarheid. Bijzondere aandacht zal uitgaan naar verschillende typen voedselgildes en overlevingsstrategieën. Op deze wijze kan relatief makkelijk worden

gecontroleerd waar en op welke manier knelpunten optreden als gevolg van aantastingen en welke invloed het herstelbeheer op deze processen heeft.

1.5 Leeswijzer

In hoofdstuk 2 wordt een beschrijving van de historische achtergronden van het ontstaan en afbraak van het Nederlandse heidelandschap gekoppeld aan de uit de literatuur beschikbare kennis over de eigenschappen van twee ongewervelde groepen: vlinders en sabelsprinkhanen. Vanuit de meest recente kennis over de ontstaansgeschiedenis en historie van het heidelandschap kan een grove typologie worden opgesteld van verschillende eenheden in het heidelandschap (landschapsonderdelen). Van elk van deze landschapsonderdelen kan vervolgens een inschatting gemaakt worden in welke mate deze geschikt waren om als habitat te fungeren voor de heidekarakteristieke soorten. Deze inschatting wordt uitgevoerd op basis van de eigenschappen van ieder landschapsonderdeel en van de eigenschappen van de behandelde soorten. Door van iedere soort en landschapsonderdeel vast te stellen of beide sets van eigenschappen "matchen" dan wel "mismatchen" kunnen we komen tot een overzicht, die een beter inzicht geeft in het specifieke draagvlak van ieder type en kan bovendien een functionelere opdeling in ecologie van het heidelandschap gemaakt worden dan het nog steeds te vaak gebruikte containerbegrip: "de heide". In hoofdstuk 3 worden de ligging van de onderzoeksgebieden, de experimentele opzet en de in dit onderzoek gebruikte methoden beschreven. Hoofdstuk 4 gaat vervolgens in op huidige patronen in de verspreiding van entomofauna, op basis van vegetatiekarakteristieken en beheervormen. In plaats van de theoretische aanpak in hoofdstuk 2 worden hier in het veld gemeten verschillen in voorkomen, abundantie en soortenrijkdom van entomofauna beschreven en functioneel opgedeeld over beheervormen. Daarnaast is een indeling gebaseerd op vegetatietypen gemaakt; hiervan zijn eveneens de verschillen in samenstelling van de entomofauna vastgesteld. In dit hoofdstuk is vervolgens gezocht naar mogelijke verklaringen voor de waargenomen verschillen. Ook hier is weer gebruik gemaakt van de eigenschappen van soorten. Door de soortgroepen te verdelen in functionele groepen en patronen in de verdeling te identificeren konden een aantal hypothesen worden opgesteld die in de daaropvolgende hoofdstukken volop de aandacht krijgen. Hoofdstuk 5 behandelt vervolgens de interactie tussen bodemchemie en plantchemie. Hier is met name aandacht gegeven hoe ammonium, zuurgraad en hiermee samenhangende bodemchemische processen invloed uitoefenen op de plantchemische samenstelling. In deze analyse worden ook de processen binnen de plant behandeld. Uiteindelijk zijn de belangrijkste voor fauna relevante verschillen in plantchemie geïdentificeerd. In hoofdstuk 6 is met name de relatieve beschikbaarheid van fosfor in relatie tot stikstof uitgelicht en diepgaander behandeld. Hier wordt ook teruggegrepen op het gevoerde beheer en de vegetatietypen zoals die in hoofdstuk 4 zijn beschreven. Hoofdstuk 7 gaat vervolgens in op de effecten van de waargenomen kwaliteitsverschillen van de vegetatie. Plantchemische eigenschappen worden gekoppeld aan de in het veld vastgestelde abundantie, soortenrijkdom en verdeling van functionele groepen. Daarnaast zijn in dit hoofdstuk de resultaten van de experimenten met de modelsoorten beschreven. In hoofdstuk 8 worden alle resultaten uit de voorgaande hoofdstukken samengevat en worden de hoofdconclusies punt voor punt behandeld. Ook wordt hier stilgestaan bij de implicaties van de resultaten voor het beheer van heidegebieden en van het beleid inzake stikstof en zure emissies. Hoofdstuk 9 is een hoofdstuk dat primair gericht is op beheerders.

De onderzoekers hebben hier bewust gekozen om “meer in de breedte” aanbevelingen te geven die bruikbaar zijn voor beheerders. In dit hoofdstuk wordt aangegeven waar beheerders in hun beheerplanning rekening kunnen houden met de in deze rapportage beschreven problematiek en op welke manier beheerders in de praktijk maatregelen kunnen treffen die leiden tot een verbetering van de kwaliteit van heidelandschappen ten opzichte van de huidige situatie.

1.6 Dankwoord

We zijn de terreinbeherende organisaties zeer erkentelijk voor het beschikbaar stellen van hun natuurgebieden voor het uitvoeren van dit onderzoek: Vereniging Natuurmonumenten, Stichting het Nationaal park Hoge Veluwe en Staatsbosbeheer. Met naam mogen de beheerders genoemd worden die ons in hun terreinen hebben rondgeleid en ons het overzicht van het in de laatste drie decennia van uitgevoerd beheer konden verschaffen: Ronald Popken, Jacob Leidekker en Jap Smits. In de Duitse referentiegebieden kregen we veel hulp van Reinhard Bayer (Natur & Text), die ons daar wegwijs wist te maken.

Het inzetten van veldwerk, verzamelen van monsters, uitsorteren en determineren van soortgroepen en uitvoeren van experimenten was niet mogelijk geweest zonder de hulp van assistenten, specialisten en studenten: Kees Alders, Theo Peeters, Jan Kuper, Ankie de Vries-Brock, Stef Waasdorp, Marten Geertsma, Wanda Floor-Zwart, Albert Dees, Jaap Willems, Marjan van Hulsel, Nick Rossen, Gijs Clements, Kim Lotterman, Michiel Verhofstad, Evi Verbaarschot, Niels Bohnen en Daan Custers.

Hans Turin stelde ons zijn gegevensbestanden van de soorteigenschappen van loopkevers tot onze beschikking, een waardevolle dataset die ons geholpen heeft om ons onderzoek verder vorm te geven.

Dit rapport is tot stand gekomen in nauw overleg met het Deskundigenteam Droog Zandlandschap en de Expertisegroep Fauna. Bij deze willen wij de leden van deze teams bedanken voor hun adviezen gedurende de loop van het onderzoek.

2 Het heidelandschap in historische context

Het sterk antropogene karakter van Nederlandse heidesystemen maakt een modelmatige evaluatie van de historische ecologie van heidesystemen tot enkele eeuwen terug mogelijk. Een analyse van de (agrarische) gebruiksgeschiedenis van heidelandschappen kan kennis opleveren over het functioneren van het heidelandschap over zowel lange tijdsperioden als binnen één bepaald tijdsraam. Dit hoofdstuk dient niet om een volledig nieuw beeld te leveren van het uiterlijk van het heidelandschap. Het is opgesteld om aan de eerder onderkende noodzaak tegemoet te komen om een voor fauna relevante functionele opdeling van het voormalige heidelandschap op te stellen. Hierbij is gretig gebruik gemaakt van een aantal belangrijke publicaties die zijn verschenen over de ontstaansgeschiedenis van de heidelandschappen. De landbouwhistoricus Jan Bieleman reconstrueerde de bedrijfsvoering van Drentse Boeren (Bieleman 1987) en van de landbouw in Nederland (Bieleman 1992), wat de aanleiding gaf om de vermeende continuïteit in het gebruik en uiterlijk van de Nederlandse heidelandschappen opnieuw te onderzoeken. Het proefschrift van Theo Spek (2004) geeft een uitvoerige beschrijving van de landschapsontwikkeling in het Drentse esdorpenlandschap en levert belangrijke inzichten op in de ontstaansgeschiedenis van de heidevelden zoals wij die nu kennen. In dit hoofdstuk wordt dit landschapsbeeld dat uit deze werken naar voren komt gekoppeld met een aantal heidekarakteristieke faunasoorten. De belangrijkste vraag die in dit hoofdstuk wordt behandeld is waar deze soorten in dit geschetste landschap te plaatsen zijn, en of op grond van de huidige situatie inzichtelijk gemaakt kan worden waarom deze soorten sterk achteruit gegaan zijn, of relatief stabiel zijn gebleven in hun verspreiding.

Het in dit hoofdstuk geschetste "landschapsmodel" pretendeert geen strikte reconstructie van het historische heidelandschap te zijn. Lokale en regionale verschillen in zowel de opbouw en samenstelling van de ondergrond, maar ook in de vormen van het heidegebruik zijn in belangrijke mate bepalend voor de status van de desbetreffende heide. Het vastleggen van "het heidelandschap" in een enkel model doet aan deze verscheidenheid geen recht. Wel kan het gebruikt worden als denkraam waarin de verschillende ecologisch relevante habitattypen behorende tot het heidelandschap geplaatst kunnen worden. Hier kan het een waardevolle bijdrage leveren aan het verhogen van de kennis over de specifieke plek die verschillende karakteristieke soorten van het heidelandschap in het verleden ingenomen hebben. Op basis van dit denkraam kan hier in de de onderzoeksoepzet rekening mee gehouden worden.

2.1 Veranderende kijk op heidehistorie

In de tijd waarin heidesystemen voor het eerst als natuurgebieden beschouwd en beschreven werden, werd er vanuit gegaan dat de agrariërs eeuwenlang een en dezelfde gebruiksinvloed op dit systeem uit hadden geoefend (de

Smidt, 1975). Het heidelandschap werd gezien als een uniek, maar ook eenvormig, statisch landschap dat eeuwenlang onveranderd standgehouden had. Deze veronderstelling was gebaseerd op de toen geldende notie van een even statische agrarische bedrijfstak. Recentere werken over de landbouwgeschiedenis van onder andere Bieleman (1987, 1992) en Spek (2004) schetsen een veel dynamischer beeld van de agrarische geschiedenis en daarmee samenhangend, die van de (ontstaans-) geschiedenis van de heide. De agrarische gemeenschap bleek net zoals elke andere bedrijfstak te voldoen aan de economische principes van groei, stilstand en achteruitgang. De cyclus waarin deze fasen optraden waren echter beduidend langer dan de economische golfbewegingen zoals wij die nu kennen. Vaak besloegen deze golven perioden van meer dan 100 jaar. De agrarische hoofdactiviteit van de boeren op de zandgronden bleek in belangrijke mate bepaald te zijn door het economische klimaat op een gegeven punt in de tijd. Perioden waarin de nadruk lag op het voeren van een gemengd bedrijf wisselden af met een sterke specialisatie naar enkele activiteiten, zoals bijvoorbeeld graanproductie. De aard en de mate van het gebruik van de heidevelden hangt dan ook samen met deze veranderingen in de bedrijfsvoering. Zo wordt door Spek (2004) in zijn analyse van de ontstaansgeschiedenis van het heidelandschap een chronologie voorgesteld waarin het heidelandschap, zoals wij dat nu kennen over een tijdschaal van meerdere millennia, geleidelijk is ontstaan. Dit landschap is ontstaan vanuit een langzame omgekeerde successie van primair bos naar halfopen landschap, vervolgens van halfopen landschap naar een door grassen gedomineerd landschap, en uiteindelijk, als gevolg van het verder verintensiveren van het landgebruik naar een door dwergstruiken gedomineerd landschap. De "eeuwenoude plaggencultuur" zoals door de Smidt (1975) nog werd verondersteld bleek op veel plaatsen pas vanaf de middeleeuwen en vroege nieuwe tijd ingevoerd te zijn in het heidelandbouwsysteem, en markeerde een periode van intensivering van het heidelandbouwbedrijf (Spek, 2004).

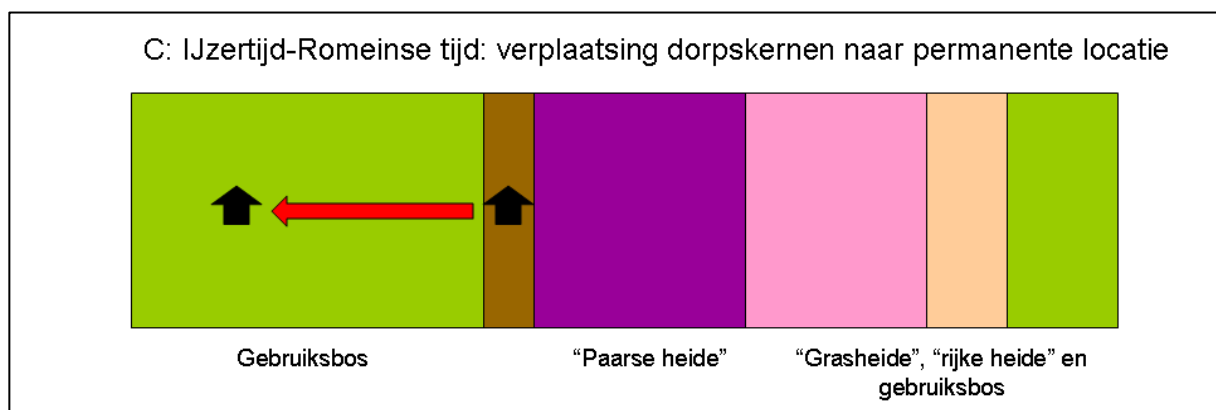
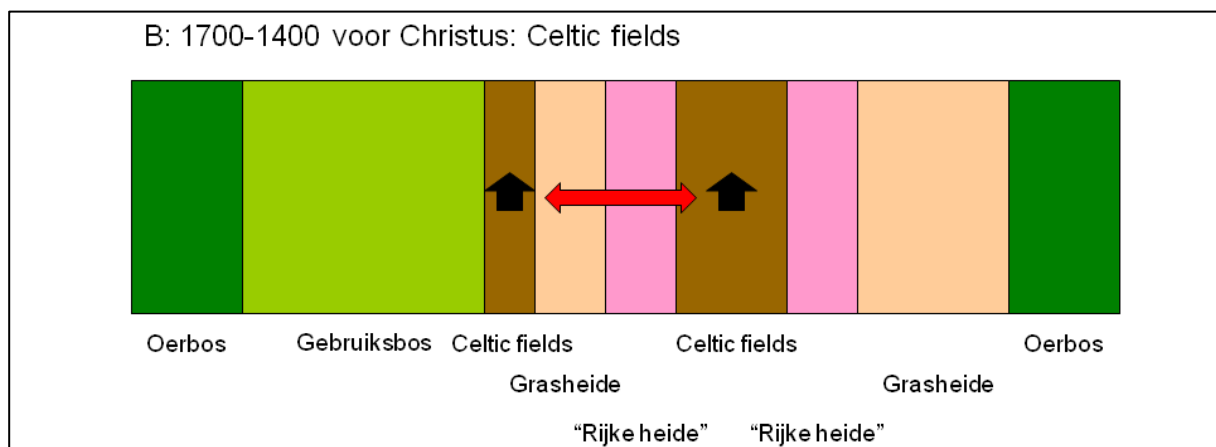
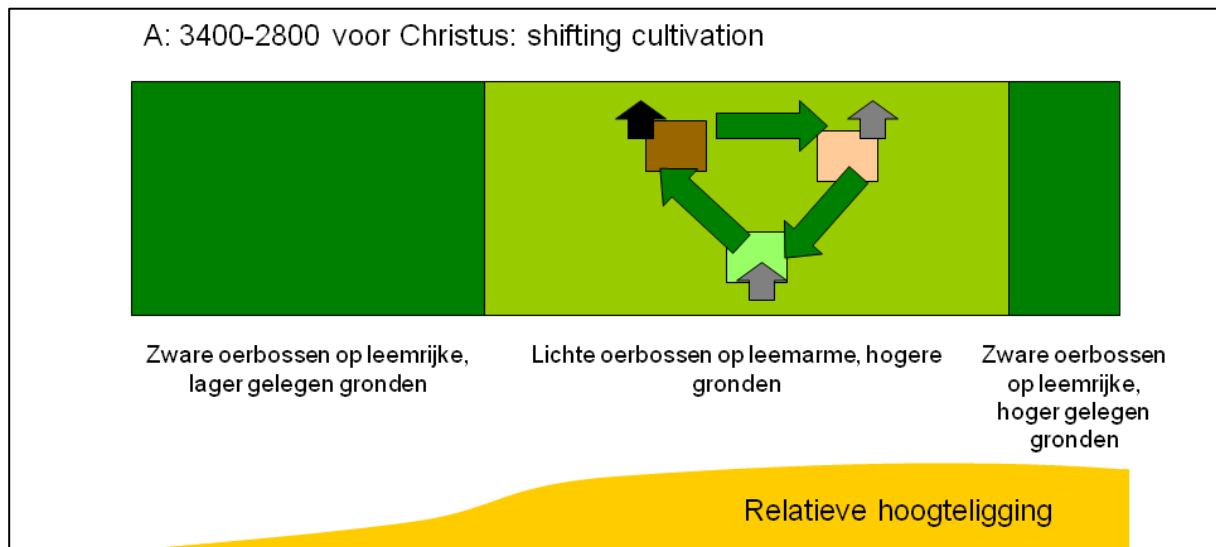
De onderkenning van deze verschuivingen in gebruik van de heidevelden betekent dat een eenkennige typering van het beheer van de heide (bijvoorbeeld: heide is een "plag-cultuur") in historische context niet juist is. Beter is dan ook om een algemener beeld voor te stellen, waarin het heidelandschap diende als de nutriëntenbron voor het uitvoeren van het landbouwbedrijf, waarbij verschillende technieken voor nutriënt-vergaring naast elkaar plaatsvonden en gedurende de eeuwen in intensiteit veranderden.

2.2 Ontstaansgeschiedenis van het heidelandschap

Theo Spek (2004) omschrijft in zijn probleemstelling van zijn proefschrift de "mythe van het tijdloze landschap". Hierin omschrijft hij het traditionele esdorpenmodel dat aan het heidelandschap gekoppeld was. Deze werd volgens de oude opvattingen gekenmerkt door een hoge mate van continuïteit en stabiliteit van landschap en landgebruik. Deze zou haar oorsprong hebben gekend vanaf de vestiging van de eerste pre-historische culturen die landbouw bedreven. Deze nederzettingen zouden het landschap zoals dit in de tweede helft van de 19e eeuw aanwezig was gevormd hebben. Het Drentse esdorp werd hier als "oervorm van alle andere nederzettingvormen" beschouwd.

De huidige inzichten over de ontstaansgeschiedenis van het heidelandschap zijn dynamischer van karakter. Het meest gedetailleerde overzicht is

beschreven voor de Drentse situatie door Spek (2004). De hieronder geschetste voorgeschiedenis geeft een samenvatting van hetgeen hij heeft opgetekend. Het wordt in dit hoofdstuk geïllustreerd met een schematisch overzicht van de situatie in verschillende tijdsvakken (fig. 2.1). De eerste prehistorische nederzettingen uit de Swifterbantcultuur (4900-3400 voor Christus) waren hoofdzakelijk gelegen op de hogere dekzandgronden. De invloed van de mens op de toenmalige vegetatie was nog zeer gering. Deze gronden waren in die periode nog hoofdzakelijk met oerbos bedekt, die de toenmalige bewoners slechts kleinschalig konden omvormen tot open vegetatietypen. De nederzettingen uit de daaropvolgende trechterbekercultuur (3400-2800 voor Christus; Fig. 2.1 A) lagen eveneens hoofdzakelijk op de hoge dekzandgronden. Ook in die tijd waren deze gronden nog grotendeels met bos bedekt en waren de bodems hoofdzakelijk nog



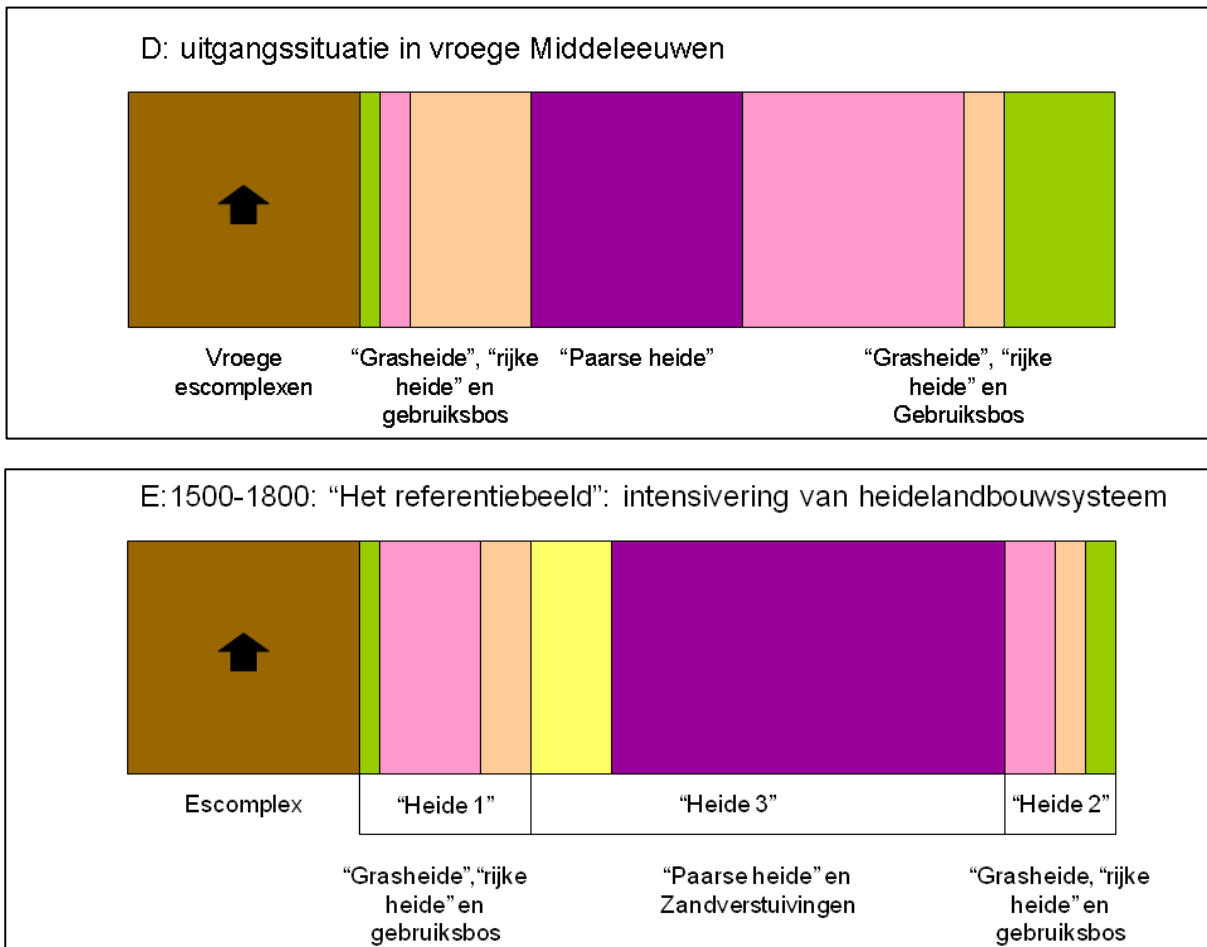


Fig.2.1: Illustratie van de ontstaansgeschiedenis van het heidelandschap, ontleend uit Spek (2004). A (vorige pagina): de prehistorische situatie. Nederzettingen concentreerden zich op de hogere zandruggen en verplaatsten zich regelmatig binnen dit landschap (shifting cultivation). Grote delen van het landschap, met name op de leemrijke bodems bestaan nog uit onaangestaste oerbossen. B (vorige pagina): Situatie in de brons- en ijzertijd. Akkerbouwcomplexen (celtic fields) lagen ten dele op de hogere dekzandgronden, maar verschuiven gaandeweg meer naar de overgang tussen dekzand en de rijkere keileemplateaus. Bodems op de leemarme gronden degraderen tot podzolen. Delen van het oerbos zijn veranderd in "gebruiksbossen". C (vorige pagina): Situatie in de late ijzertijd en Romeinse tijd. De akkercomplexen op de hogere dekzandgronden zijn grotendeels verlaten, akkercomplexen concentreren zich op de overgang naar de leemrijkere gronden. Uiteindelijk verplaatsen de nederzettingen zich naar de locaties waar de huidige essen gelegen zijn. De hogere gronden zijn verder gedegradeerd tot open landschappen, maar kennen nog grote delen relatief rijke "grasheide". D: Uitgangssituatie in de vroege middeleeuwen. De nederzettingen zijn gelegen op de huidige escomplexen. Grote delen van de oerbossen hebben plaatsgemaakt voor de huidige escomplexen, maar zijn lokaal nog wel aanwezig. Het gebruik van het heidelandschap is nog relatief extensief, nutriënten worden hoofdzakelijk in de vorm van strooiselvergaring verzameld E: Het "referentiebeeld" dat in de huidige tijd overheerst. In Nederland vindt op verschillende tijdstippen een overgang plaats van overwegend strooiselvergaring naar het steken van zandhoudende plaggen. Deze overgang markeert een versnelde bodemverarming van de heidegebieden en resulteren in de grote oppervlakken "paarse heide". Heide 1, 2 en 3 zijn ontleend uit Bijlsma *et al.* (2009a) en Clercx & Bijlsma, (2003). Zie voor verder uitleg de tekst en Tab. 2.1. De in A geïllustreerde relatieve hoogteligging is geldig voor alle illustraties.

ongepodzoleerde moderpodzolgronden. Door de hogere ligging en de lagere leemfractie in de bodem waren deze bostypen minder dicht ontwikkeld en daardoor makkelijker te ontginnen dan de bossen op gronden met hogere leemfracties. Akkerbouw kreeg een prominentere rol, maar vond in deze

periode nog niet permanent plaats. Het werd gekenmerkt door eenherhaaldelijke verplaatsing van de nederzettingen en bewerkte akkers binnen een gebied (shifting cultivation). In de periode waarop een nederzetting (tijdelijk) verlaten werd kon de bosvegetatie zich hier weer herstellen. Heide en halfnatuurlijk grasland was in slechts kleine oppervlakken aanwezig en konden ook vrij gemakkelijk weer regenereren in bos.

In het Laat-neolithicum en de vroege en midden bronstijd (2800-1300 voor Christus) nam de invloed op deze hoger gelegen bostypen verder toe. De armere hooggelegen gronden werden opener van karakter en successie richting primair oerbos trad niet meer op. Heidebegroeiing nam in deze periode een grotere plaats in, wat wijst op een voortgaande verarming van de hogere gronden. Het vegetatietype op de hogere zandgronden werd in die periode gekenmerkt als een open parklandschap. Door de ontbossing trad podzolformatie op deze gronden op en ontstonden hier veld- en haarpodzolgronden. De bossen op de leemrijkere gronden werden nog niet voor akkerbouw benut, maar werden wel door de toenmalige bewoners gebruikt en veranderden gedeeltelijke in een opener "gebruiksbos".

In de late brons- en ijzertijd (1300-250 voor Christus: Fig. 2.1 B) versnelde de bodemdegradatie van de hogere dekzandgronden. De locatiekeuze voor de nederzettingen begint in die periode gaandeweg te verschuiven. Uit een analyse van de ligging van celtic fields valt op te maken dat deze slechts ten dele op de hogere dekzandgronden gelegen waren (25%), voor een deel (31%) op de overgangsgebieden van dekzandgronden en keileemplateau, en voor een deel (46%) op de keileembodems gesitueerd waren. De hypothese die gesteld wordt is dat de oudste celtic fields hoofdzakelijk op de hogere gronden gelegen waren, en dat in latere perioden de locatiekeuze verschoof naar de lager gelegen overgangszones en keileemplateaus. Dit proces werd waarschijnlijk medegestuurd door de voorschrijdende degradatie van de bodems op de hogere zandgronden, waardoor het draagvlak voor akkerbouw op deze bodems afnam. Hierdoor werd het lucratiever om op de lager gelegen keileemgronden te vestigen, waar de daar aanwezige vruchtbaardere keileemverweringsgronden en moderpodzolgronden betere kansen boden voor akkerbouw. Eenzelfde proces heeft zich in een iets later tijdvak ook op de Brabantse zandgronden voorgedaan, waar het verlaten van de nederzettingen op de hogere zandgronden zich voordeed in de late ijzertijd.

In de late ijzertijd en Romeinse tijd (250 voor Christus tot 400 na Christus: Fig. 2.1 C) werden de nederzettingen nog plaatsvaster. Ze lagen hoofdzakelijk op de sterk lemige moderpodzolgronden. Deze nederzettingen lagen vaak op de locatie van de huidige esdorpen. In de vroege middeleeuwen (Fig. 2.1 D) trad vaak nog enige lokale verplaatsing op van de boerderijen binnen dit gebied, maar de nederzettingen komen in deze periode uiteindelijk vast te liggen op de locatie van de huidige dorpskernen.

In de eeuwen die hierop volgen kan zeker niet gesteld worden dat de wijze van bedrijfsvoering en bevolkingsdichtheid van deze esdorpen hetzelfde gebleven is. Boeren pasten hun bedrijfsvoering in die periode voorturend aan naar veranderingen in de markt (Bieleman 1987, 1992), waardoor perioden van relatieve rust en intensief landgebruik van het heideareaal elkaar afwisselden. In de Drentse situatie leidde een sterke daling van de landbouwprijzen en stijgende arbeidskosten in de 17e eeuw tot een intensivering van de akkerbouw, en daarmee een intensivering van de plaggenbemesting. Waar voorheen hoofdzakelijk strooiselplaggen werden gebruikt waren de boeren nu genooddaakt om meer en meer zandhoudende plaggen te gebruiken voor hun bemesting. Alleen zandhoudende plaggen leiden tot een ophoging van het maaiveld, organische plaggen vergaan volledig en dragen niet bij aan het ophogen van de bodems. Op basis van uitvoerig onderzoek aan de leeftijd van de plaggenbodems in Drenthe concludeert Spek (2004) dan ook een betrekkelijk jonge leeftijd van de

drentse plaggenbodems: tussen 1500 en 1600 na Christus. Deze omslag trad in Drenthe betrekkelijk laat op in vergelijking met de andere kerngebieden in Nederland. De gebieden in Brabant schakelden rond 1350-1450 om, de gebieden op de Veluwe rond 1400-1600 en Salland rond 1500-1600. In de Brabantse situatie worden demografische factoren als belangrijke motor achter deze relatief vroege ontwikkeling genoemd. De bevolkingsdichtheid in de Brabantse regio lag aan het einde van de 15e eeuw gemiddeld op 45 personen per vierkante kilometer. In de Drentse situatie was de bevolkingsdichtheid in de 17^e eeuw 7 personen per vierkante kilometer (Bieleman, 1992).

De duur en intensiteit waarin op de heide minerale plaggen gestoken zijn, is van grote invloed geweest op de status van de bodem en vegetatie binnen de heidelandschappen. Onder invloed van intensieve begrazing en het steken van strooiselplaggen zal een deel van de oorspronkelijke grasheiden en heidevegetaties op de moderpodzol- en haarpodzolbodems langzaam zijn gedegradeerd tot voedselarmere bodemtypen. Dit proces verliep echter beduidend langzamer in vergelijking met de periode waarin overgeschakeld werd in het steken van minerale plaggen. Deze vorm van heidegebruik had een aanzienlijk grotere invloed op de snelheid van bodemdegradatie. Het is niet ondenkbaar dat als gevolg van deze periode van intensieve minerale plagcultuur veel van de leemarmere moderpodzolbodems en in die tijd nog voedselrijkere haarpodzolbodems zijn gedegradeerd tot zeer voedselarme haarpodzolbodems. Overexploitatie, overbegrazing en overbetreding door het vee leidde op de sterkst verarmde haarpodzolen op de dekzandgronden tot het ontstaan van kleine zandverschuivingen (schapendriften). De invloed van de mens op het ontstaan van de grootschalige stuifzanden wordt tegenwoordig slechts indirect geacht. Een belangrijkere rol wordt toegedicht aan klimaatveranderingen. Het ontstaan van de grote zandverstuivingen valt samen met een relatief warme en droge periode in de periode 950-1250 na Christus, een periode waarin het gebruik van de heide beduidend minder intensief was dan aan het einde van de 18e en 19e eeuw (Riksen *et al.*, 2011). De grote oppervlakken paarse heide zijn volgens Spek (2004) dan ook terug te voeren op deze periode van intensief landgebruik en overexploitatie. Grasheide, mineraalrijkere heidevegetaties en strubbenbossen namen in de periode tussen 1500 en 1800 dan ook geleidelijk af (Fig. 2.1 E), maar de mate waarin dit proces heeft opgetreden is in sterke mate afhankelijk geweest van regionale verschillen in historische ontwikkelingen (Noord – Midden – Zuid Nederland). Regionale verschillen in de duur en intensiteit van de periode waarop overgegaan werd tot minerale plaggenbemesting zijn mogelijk ook een goede verklaring voor verschillen in vegetatiesamenstelling tussen de heidelandschappen in noord, midden en zuid-Nederland. Planten die meer gebufferde omstandigheden vereisen, zoals Valkruid (*Arnica montana*), Rozenkransje (*Antennaria dioica*), Blauwe knoop (*Succissa pratensis*) waren tot eind jaren '70 nog op veel plaatsen in de Drentse en Veluwe heidelandschappen te vinden. In de Brabantse gebieden waren deze soorten ook in die tijd slechts op een paar locaties aanwezig.

Van het bestaan van verschillende kwaliteitstypen van heide zijn ook duidelijke aanwijzingen gevonden in archieven van de eerste grondbelastingkaarten (Bijlsma *et al.*, 2009a, Clerkx & Bijlsma, 2003). Bijlsma *et al.* (2009a) en Clerkx & Bijlsma (2003) geven aan dat er drie

Tab. 2.1: Omschrijvingen van drie tariefklassen van heide in 1832 volgens de kadastrale gemeenten Beekbergen en Apeldoorn, overgenomen uit Clerkx & Bijlsma (2003). Merk op dat heide van klasse 1 zowel met betrekking tot "bodemkwaliteit" wordt ingeschat als ook voor andere doeleinden (steken van turf), en dat ook expliciet vermeld wordt dat deze "voor ontginning zeer geschikt zijn". Heide van klasse 2 wordt vaak anders ingeschat vanwege hun ongunstiger ligging voor ontginningsdoeleindendoeleinden. Heide van klasse 3 omvat zowel zandverstuivingen en heuvelachtige delen, maar ook gebieden die zo ver weg gelegen zijn, dat zij volgens de grondschatters ook weinig tot niet gebruikt werden voor het steken van plaggen. Tarief: belastingtarief in Gulden per hectare.

Klasse	Gemeente	Omschrijving	tarief
1	Beekbergen	De heidegronden der 1 ^e klasse uitmakende van verschillende aard deels met gras hier en daar doormengd deels van eene veenachtige aard en voor het steken van turf geschikt.	0.70
1	Apeldoorn	Goede heidegronden, zeer gunstig gelegen, en tot ontginning zeer geschikt. Zijn ook heidegronden met eenig opslag van struellen die eenigen opbrengst hebben.	0.70
2	Beekbergen	Heidegronden van eene zeer gelijke ligging voor bebouwing zeer geschikt doch heeft door dezzelver uitgestrektheid weinig waarden. Wordende alleen tot het maaijen van plaggen en schaapsweide gebezigd.	0.30
2	Apeldoorn	Heide gronden van eene mindere gerieflijke ligging tot de ontginning, dienende alleen tot brandsteking en afmaaijen van plaggen voor de bemesting..	0.30
3	Beekbergen	Bergachtige heide van eene groote uitgestrektheid die niets dan eenige plaggen kunnen afleveren, hetgeen van eene groote massa, door de verre ligging en overvloedige hoeveelheid niet genoten wordt. Zijnder onder deze klasse ook woesten of onbruikbaren zanden voorkomen welke ingevolge de wet aan het minimum onderworpen zijn.	0.25
3	Apeldoorn	Schrale, zandachtige en heuvelachtige heidegronden en zandstuiven die niet de minste opbrengsten leveren.	0.25

belastingsklassen voor heide bestonden. Clerkx en Bijlsma, (2003) geven ook een omschrijving volgens de kadastrale gemeenten Apeldoorn en Beekbergen van de verschillende typen (Tab. 2.1). Hieruit blijkt dat er zowel naar de geografische ligging, maar ook naar de bodemgesteldheid werd gekeken bij de inschatting van tariefklassen. Hierbij valt op dat heide "klasse 3" vaak niet meer als heide geschikt voor plaggen werd beschouwd, deels als gevolg van de verre ligging, maar ook als gevolg van het uiterst arme karakter van dit heidetype. In Bijlsma *et al.* (2009a) wordt dit schijnbare kwaliteitsverschil verder uitgewerkt: "Heide 3" blijkt met name op leemarm stuwalmateriaal, dekzand en overstoven gronden te liggen, "Heide 1" met name op lemig stuwalmateriaal en andere leemgronden te liggen. "Heide 2" neemt een tussenpositie in, of lag op ongunstige, verafgelegen plaatsen en was daardoor minder waardevol dan de "Heide 1" typen.

Als gevolg van de geringere gebruiksactiviteit op verder af gelegen rijkere moderpodzolen (heide 2) is het aannemelijk dat hier vaak sprake is geweest van bosontwikkeling, welke door de agrarische gemeenschap zo eens in de

tijd geoogsd werd. Centraal op de heide zal de bedrijfsvoering sterker gericht zijn geweest op begrazing. Hier heeft het branden van heide meer de nadruk gehad dan het plaggen. Heide werd gebrand ter bevordering van de voedingswaarde voor grazers, aangezien de vegetatie enige jaren na branden hogere gehalten aan K, P en N bevatten (Burny & Lejeune, 1999; Gimingham, 1972). Branden leidt tot een minder sterke mate van bodemverarming dan het steken van plaggen. Branden zal hebben bijgedragen aan een continu aanbod van voor fauna relatief voedselrijke vegetatietypen.

2.3 Antropogeen beïnvloede nutriëntrijkere elementen in het heidelandschap: historische en huidige ligging

In het verleden waren (naar de huidige maatstaven) extensief gebruikte en bemeste akkers ruimtelijk direct gekoppeld aan de armere heidegebieden. De auteurs beschouwen deze nutriëntrijkere elementen als onderdeel van het heidelandschap, onder meer omdat een aantal soorten die als tegenwoordig karakteristiek voor heidegebieden gelden, hun optimum zullen hebben gehad in de overgang tussen nutriëntrijke akkers en nutriëntarme heide.

Op de essen was ieder jaar slechts een deel van het bouwland permanent in gebruik. Andere (armere) delen van het bouwland waren veel minder intensief in gebruik en bleven een groot deel van de tijd onbewerkt liggen. Men noemde dergelijk land driesland, naar de Drentse term "dries leggen", wat betekent dat het bouwland voor meerdere jaren niet beploegd werd. Dit gebruik is wezenlijk verschillend van het meer bekende braak leggen. Braak leggen is een methode om de zaadbank van akkeronkruiden uit te putten, om zo een hogere gewasopbrengst te verkrijgen. Braakleg duurt om die reden nooit meer dan enkele jaren, vaak maar 1 seizoen. Driesland werd slechts eens in de vele jaren geploegd en beteeld. De overige jaren werd het gebruikt als veeweide en kon het begroeid raken met allerlei kruiden, grassen en heide. Het gebruik maken van dries leggen in combinatie met begrazing had als doel om vegetatie, organisch materiaal en uitwerpselen op het land te laten accumuleren. Na enige jaren werd dit geheel omgeploegd en werd dan benut als groenbemester. De reden voor dit zeer extensieve gebruik was dat dit type bouwland vaak marginale gronden waren, waar men niet al te veel mest aan wilde spenderen (Bieleman, 1987; Spek, 2004). Vaak waren het de meest jonge ontginningsblokken die in de eerste decennia slechts dan werden gebruikt, wanneer de graanprijzen gunstig waren, of in jaren waar de mestopbrengsten hoog genoeg waren dat er een "overschot" overbleef die op de meest marginale gronden gebracht kon worden. Als gevolg waren er op de randen tussen heide en bouwland continu extensief gebruikte, gras- en nutriëntrijkere habitattypen aanwezig, die een geschikt leefgebied vormden voor die soorten die een hogere voedselbehoefte hebben dan de voedselarme heidevelden konden bieden. Naast de aanwezigheid van deze semi-permanente dries-akkers waren er op de heide zelf ook geregeld kleine "keuterveldjes" aanwezig.

Zoals eerder aangegeven waren boeren gevoelig voor de perioden van expansie en contractie van de markten (Bieleman, 1987; Bieleman, 1992). In tijden van economische neergang nam de druk op het heideareaal in termen van verarming af. De graasdruk nam af en er werd minder plagsel aan de heide onttrokken. Tegelijkertijd leidde de krapte op de arbeidsmarkt voor de landarbeiders in deze periode vaak tot een wildgroei aan keuterboeren op de heide. Zij probeerden hun bestaan te verzekeren door op de heide te gaan boeren. Deze keuters vestigden zich veelal op de gemeenschappelijke

gronden, met name in de grensgebieden tussen verschillende marken, waar vaak enige wetteloosheid heerste als gevolg van grensdisputen tussen de verschillende gemeenten. Dit fenomeen van "heidekeuters" trad in verhevigde mate op in de 19e eeuw (Bieleman *et al.*, 1995), toen de bevolkingsgroei sterk toenam en het heidelandbouwsysteem haar laatste fase inging.

2.4 Voor fauna relevante eigenschappen van de verschillende landschapsonderdelen

Wanneer we de verschillen in bodemgesteldheid (welke ontstaan zijn door oorspronkelijke verschillen in bodemgesteldheid en het historisch landgebruik in de voorafgaande eeuwen) naast elkaar zetten kunnen een aantal verschillende landschapsonderdelen binnen het heidelandschap onderscheiden worden (zie Tab. 2.2). In dit landschap zijn verschillende vegetatietypen aanwezig. Onder andere pioniersgemeenschappen op kaal zand (Spergulo-Corynephorum), droge en natte heide begroeiingen (Genisto-Callunetum en Ericion tetralicis), heischrale graslanden (Nardetalia) en jonge, ontwikkelende bostypen, hakhoutbosjes en strubbenbosjes (Berken-Eikenbos en Beuken-Eikenbos; Bijlsma *et al.*, 2009b).

Het sterkst door menselijk handelen gedegenererde landschapsonderdeel zijn de zandverstuivingen (Tab. 2.2: landschapsonderdeel I). Het dominant voorkomende vegetatietype zijn de pioniersgemeenschappen op kaal zand (Spergulo-Corynephorum), hier en daar vergezeld van droge heidevegetatie (Genisto-Callunetum).

Deze zandverstuivingen zijn veelal vergezeld van het armste heidetype, de "paarse heide" (heide 3). Heischrale graslanden (Nardetalia) zijn in dit landschapsonderdeel slechts marginaal aanwezig. Daarnaast waren op de minder verarmde bodemtypen (een groot aandeel moderpodzolbodems in verhouding tot haar- en veldpodzolen) heidevegetaties aanwezig die meer gekenmerkt zijn als een mix tussen "groene" en "paarse" heide. Het was een afwisseling tussen heischrale graslanden op de rijkere bodems, met relatief soortenrijke droge en natte heidevegetaties op de wat armere bodems. Één van de omschrijvingen in Tab. 2.1 van "heide 1" spreekt dan ook boekdelen: "De heidegronden der 1e klasse uitmakende van verschillende aard deels met gras hier en daar doormengd..." Tenslotte waren op deze moderpodzolbodems ook successiestadia naar bos aanwezig. Dit bos heeft deels bestaan uit spontane opslag, deels uit oudere, begraasde strubbenbosjes.

Het gebruik van deze landschapsonderdelen is een tweede belangrijk onderscheid. De leeftijd en vegetatiestructuur was afhankelijk van de tijdsduur waarop voor het laatst door de bewoners de aanwezige vegetatie terug in successie werd gezet. Gimingham (1972) heeft voor struikheidevegetaties een onderscheid in vier successiestadia gemaakt. Deze vier successiestadia verschillen vaak sterk in vegetatiesamenstelling, microklimaat, biomassa en productiviteit:

a) Pioniersfase:

- 0 tot 6(10) jaar oud
- Kieming uit zaad met piramidevormige planten
- Vegetatieve regeneratie met clusters van vertakkende planten
- *Calluna* weinig dominant (10% bedekking); weinig bloemen dragend
- Maximale bedekking andere vaatplanten en relatief hoge kruidenrijkdom
- Microklimaat extreem tot op de bodem
 - o hoge zoninstraling bodemoppervlak
 - o extreem warme en koude temperaturen tot op bodemoppervlak
 - o uitdroging sterk, precipitatie interceptie laag: zeer droge tot waterverzadigde bodem
- Nutriëntengehalte (N, P, Ca, Mg, K) in jonge scheuten hoog, tot tweemaal zo hoog als in andere successiestadia
- Netto biomassaproductie laag
- Totale biomassa laag

b) Opbouw fase

- 6 tot 15 jaar oud
- *Calluna* sterk dominant (90% bedekking). Maximale bloei
- Minimale bedekking andere vasculaire planten
- Microklimaat maximaal gebufferd
 - o Zoninstraling bodemoppervlak sterk gereduceerd (slechts 2%)
 - o Demping van zowel hoge als lage temperatuursextremen maximaal
 - o Uitdroging minimaal, precipitatie interceptie maximaal: nooit sterke uitdroging of waterverzadiging bodem
- Netto biomassaproductie maximaal
- Totale biomassa hoog

c) Volwassen fase

- 15 tot 25 jaar oud
- *Calluna* sterk dominant (75% bedekking); uitbundige bloei
- Lage bedekking andere vaatplanten
- Microklimaat sterk gebufferd
 - o Zoninstraling bodemoppervlak gereduceerd (tot 20%)
 - o Demping van zowel hoge als lage temperatuursextremen
 - o Uitdroging laag, precipitatie interceptie hoog: nooit sterke uitdroging of waterverzadiging bodem
- Netto biomassaproductie hoog
- Totale biomassa maximaal

- d) Degeneratieve fase
- 25 tot 40 jaar oud
 - Vorming van gat in centrum heidestruik door afsterven centrale takken.
 - *Calluna* co-dominant (40% bedekking); bloei-activiteit gereduceerd
 - Ontwikkeling van dichte moslaag, korstmossen sterk vertegenwoordigd
 - Hoge bedekking andere vaatplanten; bosopslag mogelijk
 - Microklimaat benadert pioniers fase
 - o Zoninstraling tot 57% op bodemoppervlak
 - o Temperatuursamplitude op de bodem benadert pioniersfase, maximale temperaturen zelfs hoger dan in pioniersfase
 - o Versterkte uitdroging bodem, precipitatie-interceptie als pioniersfase: Droge tot waterverzadigde bodem
 - Netto biomassa-productie sterk gereduceerd
 - Totale biomassa gereduceerd

Dit onderscheid is voor fauna relevant, aangezien dit van invloed is op onder meer het plaatselijke microklimaat, de opbouw van de strooisellaag (voor een aantal soorten van belang als overwinteringslocatie), de voedingswaarde van de heide en de aanwezigheid van open zand. Het effect op voedingswaarde van pionierstadia van heide dat door Gimingham (1972) omschreven is, is waarschijnlijk een gevolg van de manier waarop deze vegetaties terug werden gezet in successie. In de Britse heidevegetaties waarop hij deze indeling gebaseerd heeft, was branden van heide de meest uitgevoerde maatregel. Branden leidt tot een verlaging van de C/element ratio's van de vegetatie in de eerste jaren na branden (Britton *et al.*, 2008), waarschijnlijk als gevolg van het verhogen van de root:shoot ratio van opnieuw uitlopende heidestruiken.

Wanneer we deze landschapsonderdelen en de plaats in de successie naast elkaar leggen kunnen een zestal "landschapsonderdelen" worden gedefinieerd, die elk hun eigen set van habitatkarakteristieken hebben (tabel 2.2). Deze landschapsonderdelen zijn slechts ten dele statisch van karakter. Het successiestadium van de heidebegroeiingstypen is immers afhankelijk van het tijdstip waarop dit door de mens is teruggezet. Om eerder genoemde redenen zijn deze wel apart gedefinieerd.

In de volgende paragraaf zullen een aantal karakteristieke soorten van het heidelandschap op basis van hun specifieke eigenschappen gekoppeld worden aan deze landschapsonderdelen. Deze koppeling maakt gebruik van de uit de literatuur bekende eigenschappen van soorten. De groepen (dagvlinders en sabelsprinkhanen) zijn gekozen omdat van deze groepen veel data over soortspecifieke eigenschappen in de literatuur voorhanden is. Hierdoor is het van deze groepen mogelijk om op basis van de soorteigenschappen en *life-history* een inschatting te maken van de geschiktheid van habitat- en landschapsonderdelen. Door de soortspecifieke eigenschappen en *life-history* te "matchen" met de specifieke eigenschappen van de verschillende landschapsonderdelen kan een beeld gevormd worden van de plaats waar deze soorten binnen het heidelandschap voor kunnen komen. Hierdoor is het ook mogelijk om te reconstrueren waar de soorten die in de tegenwoordige tijd zeer zeldzaam geworden zijn, in het verleden het zwaartepunt van hun verspreiding hebben gehad.

Tab. 2.2: Overzicht van voor fauna relevante habitatkarakteristieken van de verschillende landschapsonderdelen in het heidelandschap. De leeftijdsklasse van de heide refereert naar de indeling volgens Gimingham (1972). Heidetypen 1,2 en 3 refereren naar Clerkx & Bijlsma (2003); zie ook tab. 2.1 in dit hoofdstuk.

Landschaps- onderdeel	I	II	III	IV	V	VI
Omschrijving	Zandverstuiving	Pionier paarse heide	"Oude" paarse heide	Pionier grasheide en rijke heide	Oude grasheide en rijke heide	Rijke heide en strubbenbossen
	Zandverstuiving ("Heide 3")	"Arme" heide: "Heide 3"		Grasheiden en rijke heide ("Heide 1 en 2")		Heide en strubbenbossen ("heide 1 en 2")
Bodemtypen	Vaaggronden	Haar- en veldpodzolen en vaaggronden		Moder-, haar- en veldpodzolen en vaaggronden		Moder-, haar- en veldpodzolen
Dominante vegetatietypen	Corynephorum	Callunetum en Ericion tetralicis		Nardetalia		Berken-Eikenbos Beuken-Eikenbos
	Callunetum	Corynephorum		Callunetum en Ericion tetralicis		Callunetum en Ericion tetralicis
						Nardetalia
Leeftijdsklasse heide	pionier-degeneratief	pionier/opbouw	opbouw/volwassen/degeneratief	pionier/opbouw	opbouw/volwassen/degeneratief	opbouw/volwassen/degeneratief
Kruidenrijkdom	-	-	-	++	++	+
Voedingswaarde heide	+/-?	+	-	++	+	+/-
Dikte strooisellaag	afwezig tot zeer dun	zeer dun	dun-dik	dun	dik	dik
Microklimaat	extreem	extreem tot matig extreem	matig extreem tot gebufferd	matig extreem	gebufferd	gebufferd
Open zand	in overmaat	aanwezig	sporadisch	sporadisch	afwezig	afwezig
Stuivend zand	in overmaat	aanwezig	sporadisch	sporadisch	sporadisch tot afwezig	sporadisch tot afwezig

2.5 Koppeling van habitatkarakteristieken en eigenschappen van dagvlinders

De soorteigenschappen behorende tot de heidekarakteristieke dagvlinderfauna volgen grotendeels Bink (1992). Wanneer andere bronnen zijn gebruikt, zijn deze apart vermeld. Voor de bepaling van de geschiktheid van een landschapsonderdeel als biotoop voor de karakteristieke vlindersoorten is onder meer een inschatting gemaakt van de mate van voorkomen van de waardplant in het landschapsonderdeel. Of de waardplant in een landschapsonderdeel voorkomt, is gebaseerd op het voorkomen van verschillende vegetatietypen binnen dit landschapsonderdeel. Voor de heideeters is naast het voorkomen van de waardplant ook geselecteerd op de productiviteit en de voedselkwaliteit van de waardplant.

De vlindersoorten zijn gerangschikt op de biologische groep waartoe zij behoren (Bink, 1992). De term biologische groep is te interpreteren als de algemene *life-history strategy* van de desbetreffende soorten en kan daardoor fungeren als een eerste, ruwe filter tussen de in de landschapsonderdelen aanwezige habitatkarakteristieken en de soorteigenschappen. Daarnaast kunnen door het hanteren van deze rangschikking de gemeenschappelijke kenmerken van deze soorten per biologische groep beschreven worden.

De ecologische typering uit Bink (1992) is gebruikt als maat voor de specialisatiegraad en geeft een algemeen beeld van de strategie die de soort gebruikt om haar populatie in stand te houden (tabel 2.3).

Verdere verfijning van deze grove filtering is vervolgens gemaakt op basis van soortspecifieke eigenschappen. Zwaarwegende selectiecriteria die gebruikt zijn:

- Hardheid van de soort: bepaling of microklimatologische omstandigheden van het landschapsonderdeel beperkend zijn voor de soort of niet;
- Ruimtebeslag en gedrag mannetjes en vrouwtjes als maat voor het minimale oppervlak aan geschikt habitat dat aanwezig moet zijn in het desbetreffende landschapsonderdeel;
- Overwinteringswijze: maatgevend voor de gevoeligheid voor de gebruiksactiviteit van het landschapsonderdeel,
- Trekgedrag: aantal generaties per jaar en voortplanting als maat voor de snelheid van herkolonisatie die mogelijk is nadat er door landgebruik grote veranderingen zijn opgetreden.
- Voedsel: type waardplant dat door de rupsen benut wordt.

Naast het voorkomen van de waardplanten is in een aantal gevallen ook geselecteerd op de eisen die de imago's stellen ten behoeve van hun voedselvoorziening (naar Bink in Stuijzand *et al.*, 2004). Het "matchen" en "mismatchen" tussen (soort)strategieën en landschapsonderdelen zijn in onderstaande kruistabel (Tab. 2.3) samengevat.

Tab. 2.3: Inschatting van de geschiktheid van de verschillende landschapsonderdelen op het voorkomen van karakteristieke dagvlindersoorten van het heidelandschap. -1: landschapsonderdeel niet geschikt, 1: landschapsonderdeel geschikt; 0: landschapsonderdeel matig geschikt, op zichzelf staand niet voldoende om de populatie in duurzaam in stand te houden ½ landschapsonderdeel voorziet slechts een deel van de levenscyclus en dient in combinatie met andere landschapsonderdelen aanwezig te zijn. Biologische groepen naar Bink (1992): 3=popoverwinteraars; 4= ei-overwinteraars; 7= nuchtere rups overwinteraars; 8=rupsoverwinteraars met meerdere generaties per jaar; 12=rupsoverwinteraars met traag groeiende rupsen; 14=variabele groeiers. Ecologische typering uit Bink (1992): F: gefixeerd; N: nomadisch, W: gewiekst, H: gehard, K: kwetsbaar. Mintekens geven aan dat de strategie minder sterk ontwikkeld is.

Nederlandse Naam	Wet. Naam	Biologische groep	Ecologische typering	Waardplant(en)	Geschiktheid landschapsonderdeel					
					I Zandverstuiving	II Pionier paarse heide	III Oude, paarse heide	IV Pionier grasheide en rijke heide	V Oude grasheide en rijke heide	VI Rijke heide en strubbenbossen
Aardbeivlinder	<i>Pyrgus malvae</i>	3	F-	<i>Potentilla spp.</i>	-1	-1	-1	0	1	1
Boomblauwtje	<i>Celastrina argiolus</i>	3	N-	oa. <i>Ericacea</i> ; <i>Frangula</i>	-1	-1	0	1	0	1
Groentje	<i>Callophrys rubi</i>	3	W-	<i>Ericacea</i> ; <i>Genista spp</i> ; <i>Frangula</i>	-1	1	-1	1	0	1
Heideblauwtje	<i>Plebeius argus</i>	4	H	<i>Ericacea</i>	-1	1	-1	1	1	0
Vals heideblauwtje	<i>Plebeius idas</i>	4	H-	<i>Ericacea</i>	-1	-1	-1	1	1	0
Kommavlinder	<i>Hesperia comma</i>	4	H	<i>Corynephorus</i> , <i>Festuca</i>	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	-1
Duinparelmoervlinder	<i>Argynnis niobe</i>	4	H-	<i>Viola spp.</i>	-1	-1	-1	1	1	-1
Grote parelmoervlinder	<i>Argynnis aglaja</i>	7	H-	<i>Viola spp.</i>	-1	-1	-1	1	1	-1
Kleine heivlinder	<i>Neohipparchia statilinus</i>	7	H	<i>Festuca</i> , <i>Corynephorus</i>	1	0	-1	-1	-1	-1
Bruine vuurvlinder	<i>Lycaena tityrus</i>	8	H-	<i>Rumex acetosella</i> , <i>R. acetosa</i>	-1	0	0	1	1	-1
Kleine vuurvlinder	<i>Lycaena phlaeas</i>	8	H/W	<i>Rumex acetosella</i> , <i>R. acetosa</i>	0	1	1	1	1	-1
Heivlinder	<i>Hipparchia semele</i>	12	H/W	<i>Lage grassen</i> ; <i>Corynephorus</i> , <i>Festuca</i> , <i>Agrostis</i>	1	1	1	1	-1	-1

Tab. 2.3 (vervolg)					Geschiktheid landschapsonderdeel					
Nederlandse Naam	Wetenschappelijke Naam	Biologische groep	Ecologische typering	Waardplant(en)	I Zandverstuiving	II Pionier heide	III Oude, paarze heide	IV Pionier grasheide en rijke heide	V Oude grasheide en rijke heide	VI Rijke heide en struubebossen
Tweekleurig hooibeestje	<i>Coenonympha arcania</i>	12	K	Wintergroene grassen	-1	-1	-1	-1	1	1
Bruin zandoogje	<i>Maniola jurtina</i>	12	W-	<i>Festuca, Agrostis, Danthiona, Deschampsia</i>	-1	-1	0	1	1	1
Hooibeestje	<i>Coenonympha pamphilus</i>	14	H/W	Wintergroene grassen	0	1	1	1	1	1
Totale geschiktheid landschapsonderdeel (potentiele soortenrijkdom)					2-4	5-8	3-7	11-13	10-13	6-8

2.5.1 Biologische groep 3: Popoverwintersaars

Deze groep overwintert als pop in de strooisellaag. Hierdoor zijn de pionierbegroeiingen, waarvan de strooisellaag recentelijk verwijderd zijn, niet geschikt. Minder destructieve ingrepen, zoals maaien, of branden, die tijdens de winter uitgevoerd worden hoeven niet meteen te leiden tot de destructie van de overwinteringsstadia. Wanneer de heide gemaaid wordt, of in de winter gebrand wordt, is de kans groot dat de poppen overleven. Popoverwintersaars kunnen vervolgens tot het vlinderstadium komen en nabijgelegen geschikte vegetaties koloniseren. Ei-overwintersaars of rups-overwintersaars zullen eerder negatieve invloed van plaggen, maaien of branden ondervinden, aangezien de waardplanten die nodig zijn om tot ontwikkeling te komen, verdwenen zijn. Karakteristieke soorten van het heidelandschap (Stuijzand *et al.*, 2004) die tot deze groep behoren zijn de Aardbeivlinder (*Pyrgus malvae*), Boomblauwtje (*Celastrina argiolus*) en het Groentje (*Callophrys rubi*). Deze worden hieronder per soort behandeld.

Aardbeivlinder (*Pyrgus malvae*)

Geschikte landschapsonderdelen: (IV), V en VI.

De waardplanten voor deze soort zijn verschillende soorten Ganzerik (*Potentilla* spp.). Deze plantensoorten hebben hun zwaartepunt in hun verspreiding in het heischrale grasland. Tormentil (*Potentilla erecta*) is daarnaast in de kruidenrijkere Genisto-Calluneta te vinden.

De poppen bevinden zich in de strooisellaag, de dunne strooisellaag in de pionier landschapsonderdelen II en IV maken deze typen minder geschikt voor deze soort. De soort is tamelijk gefixeerd, en is in staat om op kleine oppervlakken duurzaam stand te houden. Kruidenrijkere heide in landschapsonderdeel IV zijn op basis van het voorkomen van de waardplant een geschikt habitat voor deze soort, maar gezien het extreme microklimaat en dunne strooisellaag in deze pioniersvegetaties is dit landschapsonderdeel niet optimaal geschikt. In vegetatietype V en VI zijn naast plaatselijk voorkomende kruidenrijke heidevegetaties heischrale graslanden aanwezig. De strooisellaag is in deze typen vaak ook goed ontwikkeld en het microklimaat kent een sterke buffering. Deze landschapsonderdelen zullen derhalve optimaal zijn geweest voor deze soort.

Boomblauwtje (*Celastrina argiolus*)

Geschikte landschapsonderdelen: IV, (V) en VI

De waardplanten voor deze soort zijn struiken, in het heidelandschap voornamelijk Ericaceae. De rupsen leven voornamelijk van de groeiknoppen en vruchten van Struikhei en Sporkehout (*Frangula alnus*). Jonge heideloten van gebrande heide in de pioniersfase zijn een geschikte voedselbron voor deze soort. De snelle ontwikkelingsduur van de rupsen verhinderen de rupsen tot het benutten van heideloten van lagere voedselkwaliteit als voedselbron. In landschapsonderdeel VI kwam Sporkehout als gevolg van verstruweling relatief veel voor. Door de tamelijk nomadische levenswijze en het voorkomen in meerdere generaties kunnen geschikte habitats snel gekoloniseerd worden. De gevoeligheid voor het intensieve landgebruik is derhalve lager dan andere soorten behorende tot deze groep. De soort is slecht aangepast aan extreme hitte, koude en droogte, de extreme microklimatologische omstandigheden maken landschapsonderdeel I en II ongeschikt als habitat voor deze soort.

Groentje (*Callophrys rubi*)

Geschikte landschapsonderdelen: II, IV, (V) en VI.

De waardplanten zijn onder andere Ericaceae, vlinderbloemigen (Fabaceae) en Sporkehout (*Frangula alnus*). De rupsen voeden zich voornamelijk met groeipunten van de planten. Ook van deze soort ontwikkelen de rupsen zich

snel, wat hun voedselspectrum wat betreft heidesoorten beperkt tot hoogproductieve en/of voedingsrijkere heide. De soort wordt verder getypeerd als tamelijk gewiekst. Zij maakt slim gebruik van verschillende, verspreid voorkomende onderdelen van het heidelandschap (verspreide voedselkeuze, spreiding in verschijnen, vrij honkvaste levenswijze, maar mogelijk sterk verkennende levenswijze van vrouwtjes (Bink in Stuijzand *et al.*, 2004)) Mannetjes kennen samenscholingsgedrag. Dit heeft als voordeel dat vrouwtjes van deze soort ook mannetjes kunnen vinden wanneer de populatie in lage dichtheden, verspreid over een groot gebied leeft. Herkolonisatie van tijdelijk ongeschikte habitats kan daardoor snel plaatsvinden. De poppen overwinteren in de strooisellaag, in het stadium dat de vinder hierin al bijna ontwikkeld is. De rups en pop van deze soort is vrij hard, (hoge tolerantie voor extreme omstandigheden) en is daarom minder afhankelijk van een sterk ontwikkelde strooisellaag. Door de verkennende levenswijze van de vrouwtjes zullen alle typen van het heidegebied met geschikte waardplanten van voldoende kwaliteit (in type II voornamelijk *Calluna vulgaris* en *Erica tetralix*, in IV *Calluna vulgaris*, *Erica tetralix* en *Genista* spp., in V en VI Ericaceae, *Genista* spp en Sporehout) voldoende mogelijkheden bieden voor het voltooien van de levenscyclus.

2.5.2 Biologische groep 4: ei-overwinteraars

Deze groep benut haar waardplanten vanaf het vroege voorjaar. In het heidelandschap zijn dit veelal planten die hun maximale groei in deze periode kennen (*Calluna vulgaris*, *Corynephorus canescens*, *Viola* spp). Alle karakteristieke heidesoorten zijn vrij precies in het afzetten van de eieren, honkvast en behoren tot de geharden of de tamelijk geharden (meer algemene benamingen zijn K-strategen of stress-tolerators) en kenmerken zich door hun sterke afstemming op de waardplant en de fysische omstandigheden waarin deze voorkomen (veelal extreem tot gematigd extreem). Karakteristieke soorten van het heidelandschap (Stuijzand *et al.*, 2004) die tot deze groep behoren zijn het Heideblauwtje (*Plebeius argus*), Vals heideblauwtje (*Plebeius idas*), Kommavlinder (*Hesperia comma*) en de Duinparelmoervlinder (*Argynnis niobe*). Deze worden hieronder per soort behandeld.

Heideblauwtje (*Plebeius argus*)

Geschikte landschapsonderdelen: II, IV, V en (IV)

Calluna vulgaris is in het droge heidelandschap de belangrijkste waardplant voor deze soort. Daarnaast kunnen de rupsen ook andere planten die in het Genisto-Callunetum te vinden zijn gebruiken als waardplant, onder andere *Genista anglica*.

De soort is zeer goed bestand tegen extreme warmte, droogte en koude wat haar in staat stelt om onder de meest extreme microklimatologische omstandigheden te overleven. De groei van de rupsen is vrij snel, voor een waardplant als *Calluna vulgaris* heeft dit als consequentie dat de voedingswaarde van de planten hoog moet zijn. Derhalve is het landschapsonderdeel III in de regel niet geschikt voor deze soort. De soort heeft haar optimum in type IV en V, als gevolg van de goede voedselkwaliteit van de waardplant in deze typen. In type II zullen dit alleen locaties waar brandbeheer is toegepast als habitat kunnen fungeren. Geplagde arme heide is niet geschikt voor de soort. In type VI is de voedselkwaliteit van de waardplant lager, maar in verhouding tot de arme landschapsonderdelen nog relatief gunstig. Myrmecofylie van deze soort is goed ontwikkeld. Predatie van de rupsen is, als gevolg van actieve bescherming door mieren, gereduceerd en de rupsen kunnen mierennesten als schuilplaats benutten. De rupsen kunnen als gevolg hiervan in hogere dichtheden voorkomen, zonder dat ze als interessante voedselbron gezien worden door predatoren. Bovendien hebben

de rupsen toegang tot een schuilplaats tijdens ongunstige microklimatologische omstandigheden.

Vals heideblauwtje (*Plebeius idas*)

Geschiede landschapsonderdelen: IV, V en (VI)

Calluna vulgaris is in het droge heidelandschap de belangrijkste waardplant voor deze soort. Daarnaast kunnen de rupsen ook andere planten die in het Genisto-Callunetum te vinden zijn gebruiken als waardplant, onder andere *Genista anglica*.

De levensstrategie van deze soort komt sterk overeen met die van het heideblauwtje (*Plebeius argus*), maar verschilt hierin door de minder sterke bestandheid tegen extreme warmte en droogte en de lagere specialisatiegraad in myrmecofylie. Het Vals heideblauwtje wordt actief beschermd door mieren, maar kan waarschijnlijk geen mierennesten als schuilplaats benutten. Als gevolg hiervan kan deze soort zich alleen in minder extreme microklimaat omstandigheden handhaven dan het Heideblauwtje. De condities in landschapsonderdeel II zijn derhalve te extreem voor deze soort om zich hier te kunnen handhaven.

Kommavlinder (*Hesperia comma*)

Geschiede landschapsonderdelen: Combinatie van landschapsonderdeel I, II en III met IV en V

De waardplanten van de rupsen zijn laagproductieve, pollenvormende grassen zoals Zandstruisgras (*Agrostis vinealis*), Buntgras (*Corynephorus canescens*) en *Festuca* spp. (Hermann & Steiner, 1997) vonden in Baden-Württemberg dat de meeste eieren op *Festuca ovina* werden afgezet. De vlinders hebben daarentegen kruidenrijke vegetaties nodig die in hun nectarbehoefte kunnen voorzien (Bink, in Stuijzand *et al.*, 2004), maar kunnen ook op Struikheide foerageren. De Kommavlinder is dus een soort die haar plaats in overgangen tussen de verschillende biotopen inneemt. Het leefgebied van de Kommavlinder kan gedefinieerd worden als de combinatie van arme heidevegetatie waarin het Spergulo-Corynephorretum (het habitat waarin de waardplanten van de rupsen talrijk te vinden zijn) vertegenwoordigd was, en rijkere heidevegetaties, waarin de heischrale graslanden (een habitat met een hoge kruidenrijkdom en nectaraanbod) sterke vertegenwoordiging kenden.

Duinparelmoervlinder (*Argynnis niobe*)

Geschiede landschapsonderdelen: IV en V

De waardplanten voor deze soort zijn soorten van de viooltjesfamilie (Violaceae). Dit is in het heide-landschap voornamelijk hondsviooltje (*Viola canina*). Deze plantensoort is in het heide-landschap hoofdzakelijk te vinden in het heischrale grasland en in soortenrijke heidegemeenschappen. Voor de ei-productie hebben de vlinders een hoge nectarbehoefte en dient het aanbod van nectarproducerende kruiden hoog te zijn. Dit is in dezelfde landschapsonderdelen die van belang zijn voor de rupsen aanwezig. De vlinders zijn sterk bestand tegen extreme microklimatologische omstandigheden, vooral tegen extreem warme omstandigheden. Dit is mogelijk een aanpassing op de het microklimaat dat in de heischrale graslanden heerst, maar stelt de soort ook in staat om in pioniersituaties in droge heide te overleven.

2.5.3 Biologische groep 7: nuchtere rups-overwintersaars

Deze groep is in termen van levenscyclus verwant aan de ei-overwintersaars. Ook deze soorten hebben hun levenscyclus afgestemd op de groei-cyclus van de waardplanten van de rupsen en de fysische omstandigheden waarin deze planten voorkomen. Deze soorten kunnen net iets vroeger dan de ei-overwintersaars beginnen met hun ontwikkeling, aangezien deze soorten hun

ontwikkeling van ei naar rups al in het najaar doorlopen hebben. Het verschil tussen deze twee strategieën kan in dit opzicht gezien worden als een trade-off tussen de overlevingskans in het winterseizoen, (hoger bij ei-overwintersaars), en het tijdstip waarop de rupsen hun voedselplant kunnen benutten (ontwijking van concurrentie en/of synchronisatie met de groeiperiode van de waardplant). Een tweede voordeel van overwintering als nuchtere rups is dat deze zich voor aanvang van de winter kunnen verplaatsen naar het meest gunstige microhabitat, wat de overlevingskansen van de rupsen verhoogt ten opzichte van een immobiel ei. De karakteristieke soorten van deze groep kenmerken zich net als de ei-overwintersaars door een hoge tot redelijk hoge weerstand tegen extreme microklimatologische omstandigheden. Karakteristieke soorten van het heidelandschap (Stuijzand *et al.*, 2004) die tot deze groep behoren zijn de Grote parelmoervlinder (*Argynnis aglaja*) en de Kleine heivlinder (*Neohipparchia statilinus*). Deze worden hieronder per soort behandeld.

Grote parelmoervlinder (*Argynnis aglaja*)

Geschiede landschapsonderdelen: IV en V

De waardplanten voor deze soort zijn soorten van de viooltjesfamilie (Violaceae). Dit is in het heidelandschap voornamelijk hondsviooltje (*Viola canina*). Net als de Duinparelmoervlinder is deze soort dus sterk afhankelijk van het voorkomen van heischrale graslanden en/of heidevegetaties die rijk aan *Viola* spp zijn. De specifieke eigenschappen van deze soort zijn grotendeels vergelijkbaar met die van de Duinparelmoervlinder. Verschillen bestaan in de hardheid van de vlinder (De Grote parelmoervlinder is beter bestand tegen extreme omstandigheden) en het verspreid in de tijd verschijnen van de adulten.

Kleine heivlinder (*Neohipparchia statilinus*)

Geschiede landschapsonderdelen: I en (II)

De waardplanten voor deze soort zijn Buntgras (*Corynephorus canescens*) en *Festuca* spp. De soort is zeer sterk aangepast aan een extreem microklimaat. De rupsen kenmerken zich door een lange ontwikkelingsduur. Ook het popstadium, ingegraven in de bodem, duurt lang. Als gevolg is de vliegperiode van de adulten relatief laat. De adulten hebben nauwelijks aanvullende voedselbronnen nodig voor eiproductie. De energie- en voedselbronnen worden grotendeels in het rupsenstadium opgenomen. Deze soort heeft haar optimum dan ook in de landschapsonderdelen waar de Spergulo-Corynephoreta goed vertegenwoordigd zijn, en is daarom de enige soort die in Nederland een sterke associatie met stuifzanden heeft.

2.5.4 Biologische groep 8: rupsoverwintersaar met meerdere generaties per jaar

Deze groep bestaat uit twee soorten die een geharde en/of gewiekste levenswijze bezitten. Beide karakteristieke soorten hebben Zuring (*Rumex* spp.) als waardplant, die zij voor lange tijd in het jaar kunnen benutten. Door als halfwas rups te overwinteren en te vliegen in meerdere generaties, kunnen deze soorten over de gehele beschikbare periode van hun waardplanten gebruik maken. De mannetjes van deze soorten zijn territoriaal, waardoor de kans op voortplanting in lage dichtheden groter is. Karakteristieke soorten van het heidelandschap (Stuijzand *et al.*, 2004) die tot deze groep behoren zijn de Bruine vuurvlinder (*Lycaena tityrus*) en Kleine vuurvlinder (*Lycaena phlaeas*). Deze worden hieronder per soort behandeld.

Bruine vuurvliinder (*Lycaena tityrus*)

Geschikte landschapsonderdelen: (II), (III), IV en V.

De waardplanten (*Rumex acetosella* en *R. acetosa*) zijn zowel in het oudere successiestadium van het Spergulo-Corynephoretum te vinden als in droge heide en heischraal grasland. Het aantal potentieel geschikte landschapsonderdelen is dus hoog. De leeftijd van de vlinder is vrij kort en de voortplanting van de vrouwtjes is vrij laag en weinig precies. De overlevingskans van de rupsen is door de weinig precieze afzet relatief laag. Het lage aantal eieren maakt dat stabiele populaties afhankelijk zijn van waardplantpopulaties van relatief hoge voedselkwaliteit.

Kleine vuurvliinder (*Lycaena phlaeas*)

Geschikte landschapsonderdelen: (I), II, III, IV en V.

De waardplanten (*Rumex acetosella* en *R. acetosa*) zijn zowel in het oudere successiestadium van het Spergulo-Corynephoretum te vinden als in droge heide en heischraal grasland. De vlinder is sterk bestand tegen een extreem microklimaat, sterker dan de Bruine vuurvliinder. Ze is vrij precies in haar eifzet en heeft door haar langere levensduur een grotere dispersie-capaciteit. De soort is dus naast gehard ook gewiekst. Hierdoor zijn voor deze soort landschapsonderdelen I, II en III ook een geschikt habitat.

2.5.5 Biologische groep 12: rupsoverwintersaars met traag groeiende rupsen

Deze soorten zijn allen graseters en kunnen goed leven van grassen met een lage voedingswaarde door zowel het najaar als het voorjaar te gebruiken voor hun ontwikkeling. De hiertoe behorende heidekarakteristieke soorten behoren tot geharden en zijn daardoor goed bestand tegen extreme omstandigheden in de winterperiode, of tot gewieksten waardoor ze in staat zijn om tijdelijke ongunstige omstandigheden te omzeilen. Het in Nederland uitgestorven Tweekleurig hooibeestje (*Coenonympha arcania*) bezat geen van beide eigenschappen. Daardoor was de soort afhankelijk van de in het heidelandschap zeldzame matig xerotherme, overstaande langproductieve grazige vegetatie. Waarschijnlijk heeft dit gebrek aan bijsturingsgedrag in combinatie met habitatvernietiging en -aantasting bijgedragen aan het al in een vroeg stadium uitsterven van de Nederlandse populaties. Karakteristieke soorten van het heidelandschap (Stuijzand *et al.*, 2004) die tot deze groep behoren zijn de Heivliinder (*Hipparchia semele*), Tweekleurig hooibeestje (*Coenonympha arcania*) en het Bruin zandoogje (*Maniola jurtina*). Deze worden hieronder per soort behandeld.

Heivliinder (*Hipparchia semele*)

Geschikte landschapsonderdelen: I, II, III en IV.

Waardplanten zijn een aantal grassen als Buntgras (*Corynephorus canescens*), *Festuca spp.*, Helm (*Ammophila arenaria*), en anderen. De soort is bestand tegen extreme microklimatologische omstandigheden en is goed in staat zich te verplaatsen. De mannetjes gedragen zich territoriaal en gebruiken daarvoor open zandige plaatsen. Dit stelt de vrouwtjes in staat om zich meer vrijelijk te verplaatsen in het gebied, waardoor geschikte habitats makkelijk gekoloniseerd kunnen worden. De aanwezigheid van voldoende waardplanten en aanwezigheid van open (zandige) plaatsen in het gebied, die gebruikt worden voor opwarming, zijn de belangrijkste vereisten voor deze soort.

Tweekleurig hooibeestje (*Coenonympha arcania*)

Geschikte landschapsonderdelen: V en VI.

Waardplanten zijn grassen: *Festuca* spp, Tandjesgras (*Danthonia decumbens*), Kamgras (*Cynosurus cristatus*), en anderen. De soort is weinig hard en heeft daardoor een gebufferd microklimaat nodig. De vlinders zijn kortlevend, nectarvoorzienig is van weinig belang. De voorplantingscapaciteit is zeer laag. Deze soort heeft als gevolg hiervan een habitat nodig dat een hoge mate van continuïteit bezit. Een tijdelijke ongeschiktheid van het habitat wordt slecht verdragen, herkolonisatie verloopt uiterst traag. In het heidelandschap waren de heischrale graslanden in landschapsonderdeel V en VI geschikte habitats voor deze soort.

Bruin zandoogje (*Maniola jurtina*)

Geschikte landschapsonderdelen: (III), IV, V en VI

Waardplanten zijn een scala aan grassoorten, waarvan Struisgrassen (*Agrostis* spp.), zwenkgrassen (*Festuca* spp.) en Tandjesgras (*Danthonia decumbens*) binnen het heidelandschap de belangrijkste soorten zijn. De soort heeft een relatief hoge ei-productie en is afhankelijk van een hoog nectaraanbod. De soort is goed in staat nieuwe geschikte habitats te koloniseren door een lange levensduur van de vlinder en de goede vliegcapaciteit van de vlinders. De rupsen hebben een gebufferd microklimaat nodig. In het heidelandschap zijn de gebufferde grassen- en kruidenrijke heidevegetaties en heischrale graslanden geschikte biotopen voor deze soort.

2.5.6 Biologische groep 14: variabele groeiers

Deze groep overwintert als pop of halfwasrups. De rupsen kunnen zowel op hoogproductieve als laagproductieve grassen leven en hebben afhankelijk van hun waardplant een snelle of trage groeisnelheid. De ecologische amplitude is om deze reden zeer breed. De begrenzing ligt bij de extreemheid van de habitats (in dit geval zandverstuivingen). De karakteristieke soort van het heidelandschap (Stuijzand *et al.*, 2004) die tot deze groep behoort is het Hooibeestje (*Coenonympha pamphilus*) Deze soort wordt hieronder behandeld.

Hooibeestje (*Coenonympha pamphilus*)

Geschikte landschapsonderdelen: (I), II, III, IV, V en VI.

Waardplanten van deze soort zijn zowel laagproductieve grassen als Buntgras (*Corynephorus canescens*) als hoogproductievere grassen als Reukgras (*Anthoxanthum odoratum*) en Tandjesgras (*Danthonia decumbens*). De soort is zeer gehard en heeft meerdere generaties per jaar. Door het overwegend territoriale gedrag van de mannetjes kan de soort ook in relatief lage dichtheden stand houden. In landschapsonderdeel I, II en III kan Buntgras en in mindere mate *Festuca* spp, *Agrostis* spp en Tandjesgras als waardplant benutten. In landschapsonderdeel IV, V en VI zijn de laatstgenoemde soorten de belangrijkste waardplanten. In zandverstuivingen is een facultatief geharde levenswijze niet de meest geschikte aanpassing. De mogelijkheid tot omschakeling tot snelle groei is in dit altijd extreme milieu enkel fysiologische ballast.

2.6 Koppeling habitatkarakteristieken en eigenschappen van sabelsprinkhanen (Orthoptera: Tettigoniidae)

2.6.1 Overzicht van soorteigenschappen

In tegenstelling tot de vlinders bestaat voor de sprinkhanen nog geen compleet overzicht van relevante soorteigenschappen. Publicaties over soorteigenschappen van sprinkhanen behandelen vaak maar een beperkt aantal soorten. Daarnaast gaan ze vaak maar over één of enkele eigenschappen van deze soorten. Met name binnen de groep van Veldsprinkhanen is de beschikbare kennis vaak nog niet op het nivo om soorten in te delen in functionele groepen of overlevingsstrategieën. Vaak is de overlap binnen de beschikbare gegevens dermate groot, dat de soorten op basis van deze data ogenschijnlijk allen tot dezelfde functionele groep behoren, wat uiteraard geen goede afspiegeling van de werkelijkheid is. Door gebruik te maken van verschillende publicaties over sprinkhanen is hier wel een aanzet gegeven tot de samenstelling van een soorteigenschappen analyse van de sabelsprinkhanen (en aanvullend de Veldkrekkel (*Gryllus campestris*)) van de droge heide. Deze groep is sterker gedifferentieerd in een aantal belangrijke parameters in hun levensstrategie. Daardoor het voor deze soortgroep wel mogelijk om een koppeling met de verschillende habitattypen te maken. Bij de behandeling van de soortspecifieke eigenschappen wordt een aantal keren verwezen naar verschillen in eigenschappen tussen veldsprinkhanen en sabelsprinkhanen. Deze verwijzingen zijn gemaakt om de implicaties van soorteigenschappen van de behandelde soorten inzichtelijker te maken. De koppeling tussen de landschapsonderdelen en de soorten is weergegeven in tabel 2.4.

2.6.2 Ei-fase

Er is relatief veel bekend over soortspecifieke verschillen in ei-ontwikkeling van sprinkhanen (Ingrisch, 1986a; Ingrisch, 1986b; Ingrisch, 1986c; Ingrisch & Köhler, 1998; van Wingerden *et al.*, 1991). Duur en tijdstip van de diapauze, verschillen in tolerantie voor droogte en de snelheid van de embryonale ontwikkeling zijn belangrijke soorteigenschappen voor het bepalen van mogelijke bottlenecks voor het voorkomen van sprinkhaansoorten.

Voor alle soorten kan gesteld worden dat de eieren tijdens de ontwikkeling water nodig hebben. Hier staat tegenover dat sprinkhanen voor hun fysiologie warmtebehoevende soorten zijn. Microsites die gekenmerkt zijn door een warme omgevingstemperatuur hebben in gematigde streken vaak een droger karakter. Te droge condities op het tijdstip waarop de eieren tot ontwikkeling overgaan zijn desastreus voor de ei-overleving. Binnen de sprinkhanen zijn dan ook talloze strategieën ontwikkeld om de kans op droogtestress in de ei-fase te verkleinen. Deze aanpassingen zijn bij sabelsprinkhanen voornamelijk fenologisch, in de vorm van timing van diapauze en uitstellen van doorbreken van diapauze (risico-spreiding). Bij veldsprinkhanen zijn het vaak morfologische (variatie in de vorm van eicocons) en fysiologische aanpassingen. Een duidelijk voorbeeld van het laatste is beschreven in van Wingerden *et al.*, (1991). Veldsprinkhaansoorten kunnen zich voor hun ei-ontwikkeling slechts specialiseren op één van de twee stressvolle condities: lage omgevingstemperatuur óf lage vochtgraad (droogte). Sprinkhanen zijn koudbloedig. Dit betekent dat de snelheid van het metabolisme (en ontwikkeling) afhankelijk is van de omgevingstemperatuur. Tussen soorten

zijn duidelijke verschillen in snelheid van metabolische activiteit als functie van de temperatuur aangetoond. Specialisatie op het succesvol kunnen ontwikkelen bij lage vochtgraad wordt bewerkstelligd door een trager metabolisme aan te houden. Hierdoor leidt een hoge omgevingstemperatuur onder droge condities minder snel tot een acuut tekort aan water doordat de ontwikkelingssnelheid beperkt blijft door deze lage basissnelheid van het metabolisme. Deze aanpassing heeft echter ook haar kosten. Bij een te lage temperatuur heeft het als gevolg dat de ontwikkeling dermate langzaam verloopt dat de eieren te laat in het seizoen uitkomen. Soorten die niet een dergelijke droogteaanpassing bezitten kunnen een hogere temperatuursafhankelijke ontwikkelingssnelheid aanhouden, waardoor deze hun levenscyclus ook in vochtiger, koeler microklimaat kunnen voltooien. Onder hogere temperaturen (en drogere condities) verloopt hun metabolisme echter dermate snel, dat de vochtvraag het aanbod overschrijdt, waardoor het embryo sterft.

Naast droogte kan de afwezigheid van het voorkeurssubstraat voor ovipositie voor een aantal soorten een limiterende factor zijn (Kleukers *et al.*, 1997). De potentiële ei-productie van een soort is tenslotte een maat voor de kans op succesvolle voortplanting.

2.6.3 Nymfen en adulten: Optimumtemperatuur en temperatuurs-tolerantiegrenzen.

Als algemeen geldend principe wordt aangenomen dat sprinkhanen in Noord-west Europa sterk afhankelijk zijn van de microklimatologische condities van het habitat, aangezien de optimum temperatuur voor ontwikkeling beduidend hoger ligt dan de gemiddelde luchttemperatuur (Kleukers *et al.*, 1997; Willott, 1997; Willott & Hassall, 1998). Sprinkhanen worden dan ook vaak microclimate-indicators genoemd. Desondanks is er weinig bekend over verschillen in het thermoregulerend vermogen, optimum temperaturen en temperatuurs-tolerantiegrenzen tussen de verschillende soorten sprinkhanen. Vaak zijn de in de literatuur vermelde optimale habitats voor soorten met betrekking tot microklimatologische omstandigheden vastgesteld op basis van waarnemingen van deze soorten in het veld. Dit soort gegevens zijn voor deze analyse echter niet bruikbaar, omdat deze waarnemingen geen onderscheid maken tussen bijvoorbeeld soorten die in het waargenomen habitat daadwerkelijk haar optimum met betrekking tot het microklimaat hebben en soorten die alleen tolerant zijn voor de heersende microklimatologische omstandigheden. Met betrekking tot microklimaat kan de laatste soort in andere habitats een hogere fitness bezitten. Soorten van de laatste groep kunnen mogelijk ook alleen in deze sub-optimale habitats gevonden worden, omdat er in andere habitats met een optimaler microklimaat andere beperkende factoren bestaan (bv voedsel-limitatie of limiterende factoren in ei-ontwikkeling), die het voorkomen in die habitats onmogelijk maken. Bij gebruik van veldwaarnemingen zou dus een foutieve conclusie getrokken kunnen worden met betrekking tot de optimumtemperatuur voor deze soort.

Naast het faciliteren van een hoge ontwikkelingssnelheid door de hoge temperaturen heeft een extreem microklimaat ook een ander voordeel. Extreem droge en warme condities remmen de ontwikkeling van parasitaire schimmels. Voor de Treksprinkhaan (*Locusta migratoria*) toonden Ouedraogo *et al.*, (2004) aan, dat individuen die geïnfecteerd waren door de pathogene schimmel *Metarhizium anisopliae* var. *Acridum*, vaker hun lichaamstemperatuur verhoogden door middel van het opzoeken van microsites met hogere temperaturen. De overleving van geïnfecteerde individuen die de mogelijkheid tot thermoreguleren aangeboden werd, was substantieel hoger dan geïnfecteerde individuen die deze mogelijkheid ontnomen was. Een habitat dat microsites met extreem hoge temperaturen

omvat, geeft sprinkhanen dus de mogelijkheid tot verhoging van hun weerstand tegen schimmelinfecties.

2.6.4 Verschillen in voedselvoorkeur en benodigde groeisnelheid

Voedselbeschikbaarheid wordt door veel auteurs niet als limiterende factor van belang gezien. Kleukers *et al.*, (1997) beschouwen de meeste sprinkhaansoorten als weinig selectieve gras-eters. Ingrisch & Köhler (1998) beschrijven voor een aantal veldsprinkhanen de ontwikkelingsduur, levensduur, mortaliteit, lichaamsgewicht en vruchtbaarheid bij aanbod van verschillende soorten grassen. Het soort gras dat werd aangeboden was van invloed op de hierbovengenoemde eigenschappen. De overleving van *Chortippus parallelus* was bijvoorbeeld het hoogst wanneer *Festuca rubra* werd aangeboden en was het laagst bij aanbod van *Anthoxantum odoratum* (*Arrhenatherum elatius* en *Dactylis glomerata* resp. daar tussen in vallend). *Gomphocerippus rufus* daarentegen had een hoogste overleving bij aanbod van *Dactylis glomerata*, en laagste overleving bij aanbod van *Arrhenatherum elatius*. (*Brachypodium pinnatum* en *Bromus erectus* resp. daar tussenin) Een eenzijdig dieet tenslotte leidde tot een lagere fitness dan een gevarieerd voedselaanbod. Hieruit kan geconcludeerd worden dat het soort voedselplant dat gegeten kan worden van belang is voor de fitness van sprinkhaansoorten. Verder is deze fitness niet bij iedere soort hetzelfde voor dezelfde plant. Er is dus wel degelijk sprake van een zekere specialisatie door sprinkhanen op bepaalde soorten of typen voedselplanten. Er bestaat dan ook een aanzienlijk aantal soorten die een voorkeur heeft voor voedselbronnen van hogere kwaliteit (kruiden of breedbladige grassoorten), of naast plantaardig voedsel ook dierlijk materiaal als voedselbron benutten (van Dam, 1963; Detzel, 1998; Ingrisch & Köhler, 1998; Kleukers *et al.*, 1997). Dit zijn met name relatief grote soorten of soorten die hun nymfale stadium relatief snel moeten doorlopen. Deze soorten zullen bijvoorbeeld relatief snel moeten groeien om op tijd tot het adulte stadium te komen en hebben derhalve een hogere voedselbehoefte dan traag groeiende soorten. Voor deze groep kan een lage beschikbaarheid van kruidachtige planten en/of prooidieren een limiterende factor zijn voor de verspreiding.

2.6.5 Mobiliteit

De mate van mobiliteit van soorten is van belang voor het vermogen tot kolonisatie van nieuwe habitats. Op kleinere schaal is mobiliteit een maat voor het ruimtegebruik van een individu. Mobiele soorten hebben de mogelijkheid om meerdere habitattypen te benutten voor verschillende fasen van hun levenscyclus. Weinig mobiele soorten zullen hun levenscyclus vaak in één en hetzelfde habitatype voltooien. Daarnaast zijn mobiele soorten beter in staat om extreme verstoring (zoals bijvoorbeeld brand) te overleven door het bezitten van de mogelijkheid tot vluchten. De snelheid waarmee herkolonisatie van plaatsen waar extreme storing heeft plaatsgevonden optreedt is uiteraard ook afhankelijk van de mobiliteit van de soorten.

2.6.6 Koppeling van soorten met de habitattypen

De heidekarakteristieke soorten van deze groep overwinteren twee tot meerdere jaren in de ei-fase en hebben twee diapauzes in hun ontwikkeling. Eieren worden los afgezet in de bodem of in planten en zijn in vergelijking met de eieren van Acridoidea slecht bestand tegen uitdroging (Ingrisch, 1986c; Ingrisch & Köhler, 1998; Kleukers *et al.*, 1997). De eerste diapauze vangt vroeg aan, na het doorlopen van de eerste 4 van de totaal 27 door Ingrisch & Köhler (1998) beschreven embryonale ontwikkelingsstadia. Dit 4e stadium embryo overwintert minimaal één maal. In het voorjaar en de zomer ontwikkelt het embryo zich tot stadium 23-24 en gaat daarna voor een tweede maal in diapauze. Deze terminale diapauze wordt in het volgende

voorjaar vervolgens beëindigd, waarna de nymf uitsluit. De hoogste activiteit in embryonale ontwikkeling vindt dus plaats tussen de eerste en tweede diapauze. In deze periode is de behoefte aan water en daarmee samenhangend, de gevoeligheid voor uitdroging het hoogst. Als aanpassing tegen de onvoorspelbaarheid van het habitat kunnen de eieren van heidekarakteristieke Tettigonoidea vaak meerdere winters in hun eerste diapauze blijven. Wanneer de omgevingsfactoren optimaal genoeg zijn ontwikkelen de eieren zich pas. Door de mogelijkheid tot verlenging van de eerste diapauze zijn deze soorten goed bestand tegen incidentele stressvolle condities van het habitat. In permanent droge habitats leiden deze eigenschappen echter niet tot een verhoogde overleving. Deze soorten blijven gebonden aan habitats met tenminste minste incidenteel optredende vochtige bodemcondities. Daarnaast is de ontwikkelingssnelheid van de soorten die karakteristiek zijn voor de heide, relatief langzaam in vergelijking tot andere sabelsprinkhanen. Mogelijk zijn de soorten daardoor beter bestand tegen uitdroging, maar behoeven zij daarnaast een hogere temperatuur om op tijd haar embryonale ontwikkeling te doorlopen dan andere Tettigonoidea. Het voedselspectrum van de heidekarakteristieke sabelsprinkhanen verschilt met die van de veldsprinkhanen. De meeste heidekarakteristieke veldsprinkhanen zijn strikte graminivoren, de heidekarakteristieke sabelsprinkhanen zijn omnivoor en eten vooral kruidachtige planten. Gemiddeld genomen zijn sabelsprinkhanen wat minder mobiel dan de veldsprinkhanen, de gemiddelde actieradius is ongeveer 15 m, tegen gemiddeld 23 m (berekend naar Ingrisch & Köhler, 1998) meter voor de veldsprinkhanen. De gemiddelde maximale actieradius verschilt niet met die van de veldsprinkhanen. (respectievelijk 141 en 143 meter, (Ingrisch & Köhler, 1998)) Het koloniserend (loop)vermogen van sabelsprinkhanen is dus gelijk aan die van de veldsprinkhanen, maar de capaciteit van deze groep tot het benutten van verschillende habitats (multi-habitat use) binnen één levenscyclus is voor de sabelsprinkhanen geringer.

Tabel 2.4: Inschatting van de geschiktheid van de verschillende landschapsonderdelen op het voorkomen van karakteristieke sabelsprinkhaansoorten van het historische heidelandschapsmodel. -1: landschapsonderdeel niet geschikt, 1: landschapsonderdeel geschikt; 0: landschapsonderdeel matig geschikt, maar op zichzelf staand niet voldoende om de populatie in duurzaam in stand te houden.

		I Zandverstuiving	II Pionier paarse heide	III Oude, paarse heide	IV Pionier grasheide en rijke heide	V Oude grasheide en rijke heide	VI Rijke heide en strubbenbossen
Soort	Wet. Naam						
Wrattenbijter	<i>Decticus verrucivorus</i>	-1	-1	-1	1	0	-1
Zadelsprinkhan	<i>Ephippiger ephippiger</i>	-1	-1	-1	-1	0	1
Kleine wrattenbijter	<i>Gampsocleis glabra</i>	-1	-1	-1	1	0	-1
Heidesabelsprinkhaan	<i>Metrioptera brachyptera</i>	-1	-1	0	0	0	0
Veldkrekkel	<i>Gryllus campestris</i>	-1	0	-1	1	0	-1
Totale geschiktheid landschapsonderdeel (potentiele soortenrijkdom)		0	0-1	0-1	3-4	1-5	1-2

Wrattenbijter (*Decticus verrucivorus*)

Geschiede landschapsonderdelen: IV en (V).

De eieren worden afgezet in kale, zandige bodem. De initiële diapauze van deze soort kan onder laboratoriumcondities tot 7 overwinteringen voortduren (Ingrisch, 1986c). Hierdoor zal de overleving van deze soort relatief weinig beïnvloed worden door periodes van (voorjaars-) droogte en kan de soort zich dus goed in periodiek uitdrogende habitats handhaven. De nymfen moeten een relatief hoge groeisnelheid behalen om op tijd het adulte stadium te bereiken. Om deze reden moet het voedsel voor de nymfen een relatief hoge voedingswaarde bezitten. Zowel de nymfen als de adulten zijn omnivoor. Plantaardige voedselbronnen zijn hoofdzakelijk blad- en bloeiwijzen van verschillende soorten kruiden, dierlijke voedselbronnen variëren in grootte van kleine Dipteren tot andere Orthoptera (Ingrisch & Köhler, 1998). Habitats met een lage kruidenrijkdom en/of laag aanbod van dierlijke voedselbronnen (dat wil zeggen habitats gekenmerkt door een lage productiviteit) zijn voor deze soort om die reden niet geschikt. Daarnaast hebben de nymfen een hoge omgevingstemperatuur nodig om tot het adulte stadium te komen (Ingrisch & Köhler, 1998). De soort kan zich zowel lopend als klimmend goed verplaatsen. De soort kan dus zowel op het horizontale vlak (zonbeschenen bodem) als op het verticale vlak (hoger in de vegetatie gaan zitten) thermoreguleren. Binnen de populatie kan de soort zich relatief goed verspreiden door het redelijk goed ontwikkelde loopvermogen en het vermogen om vliegend korte afstanden af te leggen. De soort kan geen grote afstanden afleggen en het koloniserend vermogen van de soort is daardoor gering. Hjermand & Ims (1996) berekenden een gemiddelde dispersie-afstand van ongeveer 40 m per generatie. Gebieden met een hoge mate van verstoring als gevolg van een hoge intensiteit van landgebruik zijn daarom minder geschikt.

Zadelsprinkhaan (*Ephippiger ephippiger*)

Geschiede landschapsonderdelen: (V) en VI

Eieren worden in verschillende soorten substraat afgezet: in de grond, maar ook in schors, moskussens of in plantestengels (Kleukers *et al.*, 1997). Eieren kunnen twee winters in initiële diapauze blijven. De eieren kunnen dus twee tot drie keer overwinteren voordat ze uitkomen. De soort kan dus één of twee voorjaren met ongunstige (droge) omstandigheden overleven. Het optreden van drie of meer achtereenvolgende voorjaren met extreem droge omstandigheden (waarbij geen van de eieren die uit de initiële diapauze komen erin slaagt om te ontwikkelen tot het tweede diapauze stadium) leidt echter tot uitsterven van de populatie. Eieren van deze soort zijn dus gevoeliger voor droogte dan *Decticus verrucivorus*. De hoge mate van spreiding in ei-afzetsubstraat kan een bijdrage leveren aan de overlevingskans van de populatie bij het herhaaldelijk optreden van droogte. Endofytisch geovisitioneerde eieren zullen minder last ondervinden van droge omstandigheden dan terrestrisch geovisitioneerde eieren.

De soort is omnivoor, het voedselspectrum van deze soort is zeer breed: Zowel jonge grassen als kruiden worden gegeten, maar ook moeilijk verteerbaar voedsel als eikeblad, brem-scheuten en zelfs tabaksbladeren kunnen tot het voedsel van deze soort behoren. In het heidelandschap zijn eik (*Quercus robur*), Sporehout (*Frangula alnus*) en Brem (*Cytisus scoparius*), naast verschillende soorten kruiden de belangrijkste voedselplanten. Daarnaast kan de soort verscheidene insecten zoals vliegen, rupsen, spinnen en keverlarven eten (Detzel, 1998; Ingrisch & Köhler, 1998; Kleukers *et al.*, 1997). Deze hoge mate van omnivorie verzekert deze soort van een afdoende voedselbeschikbaarheid in een breed scala van verschillende habitattypen.

De mobiliteit van deze soort is gering. De soort is kortvleugelig en heeft daarnaast een slecht ontwikkeld loopvermogen (Kleukers *et al.*, 1997). De

beschikbaarheid van voedsel moet in deze habitats hoog zijn, gezien de grote lichaamsomvang in combinatie met de beperkte actieradius van de soort. Daarnaast zijn veel planten die deze soort als voedselplant benut van lage kwaliteit of bevatten zij veel secundaire metabolieten. De soort heeft daardoor waarschijnlijk relatief veel tijd nodig om voldoende nutriënten te accumuleren om tot het adulte stadium te komen. Dit wordt deels gecompenseerd door het betrekkelijk lage aantal nymfenstadia. Door de slechte dispersie- en vluchtcapaciteit is de soort in haar nymfale en adulte stadium sterk gevoelig voor storing.

Het optimale landschapsonderdeel voor deze soort is het type waar naast heide ook bosopslag aanwezig is. In deze typen is de kans op uitdroging en door de mens veroorzaakte verstoring gering. Verder is de dichtheid aan kruiden en insecten hoog en komen naast kruiden ook bomen en struiken in hoge dichtheid voor.

Kleine Wrattenbijter (*Gampsocleis glabra*)

Geschiede landschapsonderdelen: IV en (V)

Eieren van de Kleine wrattenbijter kenmerken zich door een andere embryonale cyclus dan die van de andere heidekarakteristieke sabelsprinkhanen. Zo hebben de eieren hoogstwaarschijnlijk geen obligate eerste diapauze. Een deel van de eieren kan zich direct na de ovipositie ontwikkelen. Waarschijnlijk treedt dit alleen op bij zeer gunstige omstandigheden. Alleen wanneer de eieren relatief vroeg in het seizoen zijn afgezet en er sprake is van optimale vochtcondities van de bodem. De terminale diapauze van deze soort vindt relatief vroeg in de embryogenese plaats: in stadium 20 van de totaal 27 door Ingrisch & Köhler (1998) beschreven embryonale ontwikkelingsstadia. De post-diapause ontwikkelingsduur is daarom bij deze soort lang. Dit kan een goede verklaring zijn voor het late verschijningstijdstip van nymfen en imagines van de populatie in Nederland (van der Berg *et al.*, 2000). De imago's van meer centraal in haar verspreidingsgebied gelegen populaties verschijnen ongeveer een maand eerder dan de huidige Nederlandse populatie (Ingrisch & Köhler, 1998). Waarschijnlijk is dit een gevolg van de zuidelijkere ligging van deze populaties. De bodemtemperatuur zal daar vroeger in het seizoen hoog genoeg zijn om de terminale diapauze te breken. De laatste embryonale stadia zullen als gevolg van deze hogere temperaturen ook sneller doorlopen worden. In de Nederlandse populaties is de ontwikkelingssnelheid van de eieren tussen ei-stadium 20 tot uitkomen waarschijnlijk dus sterk afhankelijk van de temperatuur van de bodem.

Als gevolg van de facultatieve initiële diapauze komen eieren van deze soort één tot drie winters na ovipositie uit. Eieren die meteen in het voorjaar ontwikkelen tot de finale diapauze zijn gevoelig voor uitdroging in het hetzelfde najaar. Eieren die wel een initiële diapauze hebben zijn gevoelig voor uitdroging in het voorjaar van het daaropvolgende jaar. Ook bij deze soort geldt dus dat er een zekere mate van risicospreiding bestaat in het ei-stadium en kunnen incidentele droogteperioden ondervangen worden. Habitats die gekarakteriseerd worden door permanent droge omstandigheden zijn ongeschikt voor deze soort.

Een ander verschil tussen deze soort met de andere heide-karakteristieke sabelsprinkhanen is dat deze soort zich mogelijk ook kan handhaven in habitats die in het voorjaar droog zijn, maar in het najaar een voldoende hoge vochtigheid en temperatuur bezitten om een eenjarige cyclus van de eieren mogelijk te maken. De droge omstandigheden in het voorjaar maken een hogere temperatuur van de bodem in het voorjaar mogelijk. Dit heeft vervolgens een positief effect op de ontwikkelingssnelheid van de eieren. Eerder uitkomende eieren hebben als gevolg dat er eerder geslachtsrijpe imago's zijn en als gevolg kan ovipositie eerder plaatsvinden. Dit vergroot de

kans op het succesvol voltooiën van een eenjarige ei-cyclus. Een vereiste is dat de temperatuursom in het najaar hoog moet zijn. Populaties die zich in dergelijke situaties voordoen zijn echter zeer gevoelig voor het optreden van droogte. Slechts één extreem droog voorjaar kan leiden tot het uitsterven van de populatie. Deze levenscyclus is derhalve alleen levensvatbaar in habitats met een hoge mate van voorspelbaarheid ten aanzien van temperatuur en waterhuishouding. Het is niet bekend of deze soort in Nederland alleen in habitats voor kan komen waar alleen een eenjarige ei-cyclus, alleen een meerjarige ei-cyclus of een combinatie van deze cycli mogelijk is. Door de veronderstelde hoge warmtebehoefte (zie ook van der Berg *et al.*, 2000) kan de soort in haar verspreiding wellicht beperkt zijn tot habitats gekenmerkt door warme, maar daardoor ook droge bodemcondities in het voorjaar. Andersom geredeneerd kan het late verschijnen van imago's van *Gampsocleis glabra* in Nederland het doorlopen van een eenjarige cyclus wellicht onmogelijk maken.

Ook in voedselkeuze is deze soort bijzonder. Ingrisch & Köhler (1998) noemen struikheide en kruiden als voedselplanten en rupsen en sprinkhanen als prooi-soorten. Waarschijnlijk heeft de soort in Nederland, net als populaties op de Lüneburger Heide in Duitsland, een obligaate carnivore levenswijze (Kleukers *et al.*, 1997). Een hoge dichtheid aan prooiën is voor deze soort dus van groot belang voor de overlevingskans en het reproductiesucces. Habitats met een lage productiviteit en als gevolg daarvan een laag prooiaanbod zijn voor deze soort dus niet geschikt. Door de obligaate carnivore levenswijze zal de binding aan hoog-productieve habitats zoals heischrale graslanden en/of kruidenrijke heide sterker zijn dan die bij facultatieve carnivoren zoals *Decticus verrucivorus* en *Ephippiger ephippiger*.

Van de Kleine wrattenbijter is bekend dat een goed ontwikkelde verticale structuur van de vegetatie belangrijk is. Imago's zitten ondersteboven op enkele decimeters van de grond bovenin heidestruiken of grashalmen, van waaruit zij hun prooiën bespringen (Kleukers *et al.*, 1997; van der Berg *et al.*, 2000).

Binnen een populatie is de soort redelijk mobiel, de soort kan enkele meters vliegen en het loopvermogen is goed ontwikkeld. Vliegend kunnen geen lange afstanden worden afgelegd. Het koloniserend vermogen van de soort is net als bij *Decticus verrucivorus* gering. Habitats met een zeer hoge mate van storing zijn derhalve niet geschikt voor deze soort.

Landschapstype IV is, als gevolg van de combinatie van optimale condities voor de ontwikkeling van eieren en nymfen en de relatief hoge productiviteit en voedselrijkdom optimaal voor deze soort. Type V is sub-optimaal als gevolg van het slechts sporadisch optreden van kale zandige plaatsen en de dikkere strooisellaag, wat een bufferend effect heeft op de bodemtemperatuur en van negatieve invloed is op de ontwikkelingsduur van de eieren.

Heidesabelsprinkhaan (*Metrioptera brachyptera*)

Geschikte landschapsonderdelen: III, IV, V en VI

Evenals bij de Zadelsprinkhaan (*Ephippiger ephippiger*) kunnen eieren van deze soort twee overwinteringen doorbrengen in de initiële diapauze (Ingrisch & Köhler, 1998). Periodes van voorjaarsdroogte kunnen wanneer zij voor drie of meer jaren achtereen optreden leiden tot uitsterven van de populatie. In tegenstelling tot de andere Tettigonoidea, die als strategie voortplantingshabitats met een hoge bodemtemperatuur kiezen, heeft deze soort haar strategie gericht op habitats die een hoge mate van zekerheid met betrekking tot (bodem)vochtcondities hebben. Ei-afzet vindt plaats in bodems met een hoge vochtgraad of in (levende) plantenstengels (Ingrisch & Köhler, 1998). Het hogere vochtgehalte van de bodem betekent ook dat de eieren bij een lagere bodemtemperatuur hun embryonale ontwikkeling moeten doorlopen. De duur van de embryonale ontwikkeling zal daarom wellicht

langer zijn dan bij de andere soorten. De soort is in verhouding tot de andere heidekarakteristieke Tettigonoidea klein. De benodigde groeisnelheid van de nymfen om op tijd tot het adulte stadium te komen is daardoor lager dan bij de andere soorten. Hierdoor kunnen nymfen van deze soort mogelijk ook in habitats met een lagere warmtesom binnen de nymfale periode opgroeien tot adult.

Als voedingsbron heeft deze soort een voorkeur voor kruiden (*Galium* spp., *Hieracium* spp., *Hypochaeris radicata*, *Potentilla erecta*) en kleine insecten (Kleukers et al, 1997; Detzel, 1998; Ingisch & Köhler, 1998). Deze plantensoorten zijn relatief algemeen in heidevegetaties, met name in vochtige heide. De soort is brachypteer en kan zich dus niet vliegend verplaatsen. Deze soort heeft naar verwachting haar echte optimum binnen het heidelandschap in natte heide. Binnen de typen van droge heide zal de soort met name in overgangen tussen natte en droge heide zich voort kunnen planten, in zeer zandige, goed ontwaterde struikheivegetaties die geen alternatieve endofytische afzetmogelijkheden bezitten zal de soort haar levenscyclus niet kunnen voltooien.

Veldkrekkel (*Gryllus campestris*)

Geschiede landschapsonderdelen: (II), IV en (V)

Deze soort behoort niet tot de Sabelsprinkhanen, maar tot de krekels (Grylloidea). De eiontwikkeling van deze soort is zeer kort. Eiontwikkeling duurt slechts 2 weken en zonder diapauzestadia. De soort overwintert als halfwas nymf in een gegraven holletje in de bodem. Het aantal nymfenstadia is vrij groot en varieert tussen 9-12 stadia en is afhankelijk van de temperatuur en daglengte, maar verschilt ook tussen populaties (Ingisch & Köhler, 1998). Het aantal stadia tot het laatste nymfenstadium neemt af bij korte daglengte (licht/donker 10/14) en neemt toe bij lange daglengte (Licht/donker 16/8). Dit kan gezien worden als een aanpassing aan de overwinteringswijze. Bij een snelle groei in de zomer wordt de ontwikkeling naar volwassen individuen geremd door het inpassen van meerdere nymfenstadia. Korte daglengte (10/14) zet de soort aan om zich sneller te ontwikkelen tot het terminale nymfenstadium. De meeste nymfen overwinteren in het laatste nymfenstadium, een minderheid in het voorlaatste nymfenstadium. In dit stadium overwinteren de nymfen ondergronds om in het voorjaar het laatste stadium te doorlopen en worden in Nederland volwassen in de maand April-Mei. Eieren worden vrij diep in de bodem afgezet, zowel individueel of in kleine clusters. De eiproductie van deze soort is uitzonderlijk hoog. Vrouwtjes kunnen onder laboratoriumcondities tot 1000 eieren produceren. In de veldsituatie zullen dergelijke aantallen niet vaak voorkomen, en ligt deze tussen 300 en 700 eieren per vrouwtje. De eieren zijn relatief klein, de eerste stadium nymfen zijn derhalve ook klein en hebben weinig interne reserves bij uitsluipen. De mortaliteit onder deze eerste stadia is dan ook uitzonderlijk hoog en cannibalisme tussen soortgenoten komt regelmatig voor (persoonlijke observatie). Aangezien de kleine nymfen in de najaarsperiode moeten opgroeien tot laatste stadium nymf en deze soort een grote lichaamsgrootte heeft, is de voedselbehoefte groot. De soort is dan ook omnivoor. Ze leeft zowel van grassen en kruiden als kleine ongewervelden en aas. Door de snelle ontwikkeling is de warmtebehoefte voor ontwikkeling oveneens hoog, wat de soort beperkt tot open, xerotherme omgevingscondities. Binnen het heidelandschap zijn stabiele, relatief grasrijke Spergulo-Corynephoreta in landschapsonderdeel II en oudere stadia van rijkere heidevegetaties en heischrale graslanden (type V) suboptimaal, pioniertypen van rijkere heidevegetaties en heischrale graslanden (type IV) zijn optimale habitats.

2.7 Hoofdconclusies uit de koppeling tussen landschapsonderdelen en soorten

De eigenschappen van soorten zijn uiteindelijk de bepalende factoren voor de eisen die een soort stelt aan het habitat. Uit de hierboven beschreven koppeling blijkt een verschil in draagkracht voor soorten te bestaan tussen de verschillende habitattypen. Binnen zowel de heidekarakteristieke vlinders als sabelsprinkhanen zijn een groot aandeel van de soorten afhankelijk van het bestaan van de rijkere typen binnen het heidelandschap. Dit zijn met name de wat kritischer soorten: soorten die in hun levenscyclus afhankelijk zijn van specifieke waardplanten, afhankelijk zijn van voldoende nectaraanbod of een relatief hoog en kwalitatief goed voedselaanbod nodig hebben. Deze eigenschappen zijn in de "paarse, arme heide" slechts zeer marginaal aanwezig. De rijkere heidetypen en grasheiden (Heide van het type 1 en 2) voldoen wel aan deze voorwaarden. Om deze reden is het (potentiële) draagvlak van deze landschapsonderdelen voor de behandelde soorten hoger dan de arme typen (Heide 3). Dit landschapsonderdeel is armer aan soorten, maar kent wel een aantal soorten die juist in deze typen hun optimum vinden.

2.8 Effecten van ontginning, versnippering en ver-factoren op het model

2.8.1 Selectieve ontginning

Het heidelandgebruik heeft voortgeduurd tot aan het einde van de 19e eeuw en in sommige delen van het land tot na de tweede wereldoorlog. Met de groeiende bevolking en de vraag naar voedsel kwam steeds meer druk op het landbouwareaal te staan. De steeds hoger wordende productievraag leidde in de nadagen van het heidelandbouw-systeem tot het 'verzuren' van het bouwland, waarschijnlijk doordat er naar verhouding steeds meer en steeds zandiger heideplaggen over de akkers werd uitgestrooid bij gebrek aan dierlijke mest (Bieleman, 1987). In deze periode zal de druk op de heidevelden ongekend hoog zijn geweest. Met de import van guano (rond 1800) en, vlak daarna, de invoering van kunstmest werd de limitatie in de vorm van meststoffen uiteindelijk opgeheven. Gaandeweg begon de bedrijfsvorm van de boeren op de zandgronden richting intensieve veehouderij te bewegen. Het gebruik van heidelandschap was voor deze bedrijfsvorm een bijzonder inefficiënte vorm van landgebruik. Met de opheffing van meststoffenlimitatie en de vraag naar veevoeder nam de vraag naar landbouwgrond sterk toe, wat leidde tot het omvormen van grote arealen aan heidegrond naar bouwland. In parallel hiermee werden ook grote delen van het heideareaal beplant met naaldbos. Met name zandverstuivingen werden actief beplant om deze te stabiliseren, maar ook veel arme, zure heidegrond ("Heide 3") werd met naaldhout ingeplant om op deze manier nog enige opbrengst (productie van stuthout voor de mijnbouw) uit het land te kunnen halen. Kennelijk was deze grond dermate verarmd, dat het niet lonend was om deze gronden om te vormen tot akkers. Aan deze gebieden moesten grote hoeveelheden bufferstoffen en nutriënten aan de bodem worden toegevoegd om de productie tot een economisch aanvaardbaar niveau te krijgen.

Als gevolg van de ontginningen nam het Europese heideareaal in 100 jaar af tot minder dan 5% van haar oorspronkelijke omvang (Gimingham, 1972). De Lüneburger Heide in Duitsland besloeg in 1775 15.000 ha (80 % van het totale landoppervlak van het natuureservaat Lüneburger Heide). In 1960 was

het heideareaal afgenomen tot 4100 ha (20% van het totale landoppervlak van het natuurreservaat) (Buchwald, 1984). In Nederland nam het heideareaal af van 800.000 ha in 1800 naar 50.000 ha in 1983, een afname van meer dan 90%. 600.000 ha hiervan is omgezet in bouwland, 150.000 ha is met (naald)bos beplant (Diemont, 1996).

De differentiatie die is gemaakt tussen heidegrond die geschikt was voor akkerbouw en heidegrond, geschikt voor bosaanplant, leidt tot de hypothese dat er een selectief proces van ontginning heeft plaatsgevonden. De minder verarmde landschapsonderdelen van het historische model zijn naar verhouding veel meer omgevormd tot productiegrond (met andere woorden: de heides van tariefgroep 1 en 2 (Bijlsma *et al.*, 2009a; Clerkx & Bijlsma, 2003); type IV, V en VI). De armere delen (de heides van tariefgroep 3 (Bijlsma *et al.*, 2009a; Clerkx & Bijlsma, 2003); type I, II en III) zijn in oppervlakte relatief veel met naaldhout aangeplant. Het resterende areaal aan heide heeft in de huidige tijd derhalve een andere oppervlakteverhouding in habitattypen dan vroeger het geval was (Fig. 2.2 A). Voor de karakteristieke soorten van het heideareaal betekent dit, dat de eerste bottleneck waardoor deze soorten heen gegaan zijn het verdwijnen van habitat is geweest. In het basisdocument (Stuijzand *et al.*, 2004) zijn een aantal karakteristieke heidesoorten genoemd, waarvan het verdwijnen van geschikt habitat een belangrijke factor zal zijn geweest voor de afname van deze soorten. Voorbeelden zijn Aardbeivlinder (*Pyrgys malvae*), Duinparelmoervlinder (*Argynnis niobe*), Grote parelmoervlinder (*Argynnis aglaja*), Tweekleurig hooibeestje (*Coenonympha arcania*), Kleine Wrattenbijter (*Gampslocleis glabra*), Wrattenbijter (*Decticus verrucivorus*) en Zadelsprinkhaan (*Ephippiger ephippiger*).

2.8.2 Aantasting door Ver-factoren.

Het resterende areaal aan heide kreeg in toenemende mate te maken met de negatieve invloed van verzuring en vermisting. Deze factoren hebben op alle beschreven habitattypen van het heidemodel een negatieve invloed. De buntgrastypen krijgen in toenemende mate te maken met afname van korstmossen, open zandige plekken en een versnelde vastlegging door mossen, in het bijzonder door de neofyt Grijs kronkelsteeltje (*Campylopus introflexus*). Als gevolg hiervan wordt het xerotherme, zandige karakter van de zandverstuivingen en buntgrasheide aangetast. In de droge heide hebben heidekeverplagen en vergrassing door Bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) en Pijpestrootje (*Molinia caerulea*) geleid tot een verdere achteruitgang van de heidegebieden. De van oorsprong basenrijkere heide en heischrale graslanden kregen te maken met verzuring, waardoor het voor deze typen karakteristieke hoge aandeel van kruidachtige planten steeds meer afnam en ook deze gebieden meer en meer door laag-kwalitatieve grassen werden bezet (Fig. 2.2 B). Het uitsterven van de laatste populatie van het Tweekleurig hooibeestje wordt dan ook in verband gebracht met een als gevolg van zure depositie verzuren en verschralen van het gebied, waardoor het aandeel geschikte grassen als voedselplanten beneden een kritieke grenswaarde zou zijn gekomen (Bink in Stuijzand *et al.*, 2004). Mogelijk heeft het effect van verzuring ook een rol gespeeld bij de achteruitgang van populaties van de Wrattenbijter (*Decticus verrucivorus*), welke een hoog voedselaanbod in de vorm van kruiden en prooi-insecten nodig heeft.

2.8.3 Verdwijnen van de interactie tussen heide en rijkere gronden

Een andere aantasting die de ontginningen en intensivering van de landbouw met zich mee hebben gebracht is het verdwijnen van de overgangen tussen extensief gebruikt bouwland "drieslanden" en heidevegetaties. Als gevolg van

de ontginningen en naaldbeplantingen zijn veel voormalige escomplexen tegenwoordig vaak ruimtelijk gescheiden van de heiderelicten. Ook wanneer deze ruimtelijke samenhang nog intact is, heeft de verregaande intensivering van het agrarisch bedrijf er voor gezorgd dat deze overgangen niet meer als zodanig functioneren. Het bouwland is in de huidige situatie permanent in gebruik, extensief gebruikt bouwland is niet meer aanwezig.

De locaties waar, in potentie, deze overgangen nog aanwezig zijn of hersteld kunnen worden, liggen tegenwoordig binnen de heidereservaten. Binnen de heidereservaten zijn op veel locaties nog voormalige keuterontginningen en heideontginningen van latere datum aanwezig. Vaak zijn deze ontginningen na aankoop van de natuurbeherende organisaties uit beheer genomen en zijn deze beheerd met het doel deze weer om te vormen naar heidevegetaties. In een aantal van de onderzoeksgebieden wordt door de beheerders op deze locaties een beheer uitgevoerd dat gericht is op het herstellen van deze overgangen tussen extensieve akkers en heide. Op de Strabrechtse Heide wordt een aantal centraal in de heide gelegen oude akkercomplexen (Fig. 2.3) bewust in akkerbeheer gehouden. Deze akkers worden ondiep geploegd (diepte 25 cm) en worden bemest met plaggenmateriaal vermengd met schapenmest afkomstig van de in dit terrein rondlopende schaapskudde. Ieder jaar wordt op 1/3e van het oppervlak aan akkers niet geteeld. Delen van deze akkercomplexen zijn 23 jaar geleden uit het akkerbeheer genomen en worden nu als grasland voor de schaapskudde gebruikt. Hier heeft zich in de loop van de jaren een vegetatie ontwikkeld waarin soorten van heischrale milieus voorkomen, zoals Muizenootje (*Hieracium pilosella*), Mannetjesereprijs (*Veronica officinalis*) en Gewone veldbies (*Luzula campestris*). Daarnaast heeft ook struikheide (*Calluna vulgaris*) zich gevestigd en zijn Kleverige Aardtongen (*Geoglossum glutinosum*) talrijk aanwezig. De pH van deze bodems is als gevolg van het akkerverleden hoger dan de omringende heide. Ook zijn de gehalten aan bufferstoffen zoals calcium en magnesium in de bodem 30% hoger dan de naastgelegen heide. De direct nabijgelegen heide zelf heeft ook een relatief hoge bufferstatus en verhoogde Ca/Mg gehalten in vergelijking met andere punten op de Strabrechtse Heide. Een mogelijke verklaring hiervoor kan de aanwezigheid van wat leem in de bovenlaag zijn. Dit zijn in het verleden waarschijnlijk ook de meest geschikte locaties geweest voor de aanleg van (tijdelijke) akkers in de heide.

Geïnspireerd door de positieve ervaringen met beakkering en uitmijningsbeheer zijn recentelijk ook experimenten met nieuwe, tijdelijke beakkering opgestart. Vergraste, voormalige heidevegetaties zijn gebrand, een jaar als parkeerweide voor de schapen gebruikt (als voorbemesting) en vervolgens ondiep geploegd. Na enkele jaren teelt komt dit land vervolgens voor lange tijd braak (dries) te liggen en wordt het door schapen intensief begraasd. Doel is om de vegetatie langzaam weer om te vormen tot door Struikheide gedomineerde vegetatie, met in de daartussen liggende jaren overgangsfasen van matig voedselrijk grasland en/of heischraal grasland.

Op het Dwingelderveld wordt een oude keuterboerenclave, de "Bendersche berg" sinds enkele jaren met behulp van maaibeheer en runderbegrazing verschaald (fig. 2.3). De vegetatie op deze voormalige akkers bestaat tot op heden nog voornamelijk uit indicatoren voor eutrofe milieus, (met name Pitrus (*Juncus effusus*), maar ook soorten die minder eutrofe milieus indiceren zoals Tormentil (*Potentilla erecta*) en Gewone veldbies (*Luzula campestris*) hebben zich gevestigd.

Dit brengt ons tot een tweede hypothese: de voormalige akkerenclaves en locaties waar in het verleden door menselijk handelen de bodem verstoord is, fungeren onder de huidige situatie in veel opzichten homolog aan de rijkere heidetypen (Heide 1 en 2). De bodem is in deze locaties vaak omgewerkt, waardoor het oorspronkelijke podzolprofiel is omgevormd naar een gemengde, humeuze bovenlaag, die bovendien door bemesting in het



Fig. 2.3: Luchtfoto's van beide onderzoeksgebieden, links: Dwingelderveld; rechts: Strabrechtse Heide. Rood omcirkeld zijn in het terrein aanwezige voormalige landbouwenclaves. Oranje omcirkeld is de op Strabrecht extensief beheerde drieslag-akker. Bron: Google earth.

verleden een hogere nutriëntenrijkdom bezit. Dit is met name in het onderzoeksgebied op de Strabrechtse Heide relevant, aangezien dit heidegebied hoofdzakelijk bestaat uit zeer arme haarpodzolgronden. De aanwezigheid van rijkere heidetypen en moderpodzolgronden was ook al in het einde van de 19e eeuw op zijn best marginaal aanwezig, waardoor deze recente, door de mens verrijkte bodemtypen de enige resterende rijke "eilandjes" in een verder arme heidevegetatie representeren. Op het Dwingelderveld kwamen tot voor kort nog rijkere (veld)podzolbodems voor, maar deze zijn in de laatste decennia in sterke mate verzuurd geraakt. Ook hier zijn de rijkere vegetatietypen dan ook geselecteerd op basis van recente versturende invloed van de mens. In de volgende hoofdstukken wordt (onder meer) deze hypothese verder uitgewerkt.

2.9 Synthese

De huidige Nederlandse heidegebieden zijn het eindresultaat van een lange historie van heidelandbouw en van de ontginningsgeschiedenis van de vorige eeuw. Wanneer men de huidige heidegebieden vergelijkt met het vroegere heidelandschap, behoren deze met name tot de armere verschijningsvormen van "de heide". De rijkere gronden zijn in het verleden grotendeels ontgonnen. Wat overbleef is beplant met naaldbos of is blijven bestaan en is uiteindelijk als beschermd heidereservaat bestempeld. Als gevolg van verzuring en vermessing zijn deze heiderestanten vervolgens verder aangetast. De resterende rijkere, heischrale vegetaties en basenrijkere heidevegetaties zijn als gevolg van verzuring en vermessing sterk aangetast en nog verder in oppervlakte achteruit gegaan, wat onder meer duidelijk geïllustreerd is met de achteruitgang van Valkruid (*Arnica montana*) en Rozenkransje (*Antennaria dioica*) in de Drentse heiderestanten (Provincie Drenthe, 2010). Karakteristieke faunasoorten die het sterkst achteruit gegaan zijn, kennen vaak hun optimum in deze rijkere heidebegroeiingen, doordat juist op deze locaties voldoende waardplanten van goede kwaliteit aanwezig

zijn (Aardbeivlinder (*Pyrgus malvae*), verscheidene parelmoervlinders) of doordat de voedselkwaliteit van armere heidebegroeiingen niet voldoende draagvlak biedt voor een duurzaam behoud van populaties (zoals de Wrattenbijter (*Decticus verrucivorus*) en Veldkrekel (*Gryllus campestris*)). Het verdwijnen van overgangen tussen voedselrijkere extensief gebruikte akkers en heidevegetaties heeft, met name voor fauna van heideterreinen, verder bijgedragen aan de achteruitgang van deze groep karakteristieke soorten. In het basisrapport (Stuijzand *et al.*, 2004) wordt aangegeven dat er nog veel vragen bestaan over de precieze werkingsmechanismen van verzuring en vermesting op faunapopulaties. Verder is de vraag geformuleerd op welke manier deze een negatieve invloed uitoefenen op de overlevingskansen van deze soorten. De hier opvolgende hoofdstukken zijn dan ook specifiek gericht op het beantwoorden van deze kennisvragen. De onderzoeksopzet die daarvoor gebruikt is, is bovendien zo opgezet dat de resultaten ook gekoppeld kunnen worden met de hier beschreven veranderingen in de heide op landschapsschaal.

3 Overzicht van bemonsteringslocaties en proefopzet

Het onderzoek is verdeeld over twee hoofdlijnen. Om de effecten van verzuring en vermessing op heideterreinen zo goed mogelijk te kunnen duiden, zijn op verschillende locaties in Nederland, België en Duitsland bodem- en vegetatiemonsters genomen. De resultaten van deze bemonstering leveren een goed overzicht van de verschillen in bodemtype, vegetatietype en verschillende depositieniveaus. Daarnaast is op het Dwingelderveld en de Strabrechtse Heide in 2008 en 2009 een uitgebreid onderzoek uitgevoerd, waar in detail de verschillende beheermethoden zijn onderzocht. In dit onderdeel is naast bodem- en plantchemie ook een uitgebreide faunabemonstering uitgevoerd. Deze twee grote terreinen zijn gekozen omdat deze met verschillende depositieniveaus te maken hebben. Hierdoor zullen de resultaten uit dit onderzoek een bredere geldigheid hebben. De gegevens uit dit onderzoek lenen zich goed voor een analyse van de interacties tussen bodemchemie, plantchemie en faunagemeenschappen.

3.1 Bemonsteringslocaties in Oost-Nederland, België en Duitsland

3.1.1 Onderzoekslocaties en gebiedskarakterisering

In aanvulling op de uitgebreide bemonstering van de Strabrechtse Heide en het Dwingelderveld zijn op meerdere locaties in Oost-Nederland monsters verzameld (fig. 3.1). Deze monsters zijn verzameld om van een groter aantal typen heideterreinen gegevens te hebben, waarin ook onderzoek naar sporenelementen en aminozuren is uitgevoerd. De locaties in Nederland en België zijn verspreid over de gehele Noord - Zuid as van het pleistocene deel van Nederland gelegen. Hiervoor is gekozen om de variatie in zowel bodemcondities als vermestende en verzurende depositie zo groot mogelijk te houden, om de patronen in bodem- en plantchemische eigenschappen zo goed mogelijk te kunnen identificeren. Om koppeling van deze dataset met de gegevens van de bemonsteringen van het Dwingelderveld en de Strabrechtse Heide te vereenvoudigen, zijn deze terreinen in beide datasets bemonsterd. Naast Nederlandse heides is de Mechelse Heide bemonsterd (juist over de grens in België) en zijn referentiegebieden bezocht in de omgeving van Berlijn, waar de stikstofdepositie lager is dan in Nederland en het voedselweb op de heideterreinen nog beter intact lijkt te zijn (o.a. geïllustreerd door het voorkomen van Grauwe

Tab. 3.1: Ligging en omschrijving van de monsterlocaties verspreid over Nederland, België en Duitsland

Gebied en locatie	N	E	Omschrijving
Wapserveld	52'58"52	6'16"55	In een gradiënt naar natte heide. Pijpenstrootje (<i>Molinia caerulea</i>) gedomineerd heideveld. Buiten het raster voor begrazing.
Aekingerzand	52'55"52	6'17"46	Oude struikheivegetatie tegen het stuifzand aan (niet op de kapvlakte). Planten verzameld in de stabiele zone en niet in de met zand overstoven rand. Begrazing met schapen.
Sallandse Heuvelrug			
Salland heide	52'20"46	6'26"21	Oude structuurrijke heide (struikhei gedomineerd, in combinatie met vossenbes) op grindachtige bodem. Zuidelijk deel van de Sallandse heuvelrug.
Salland kapvlakte	52'20"49	6'26"26	Kapvlakte dat tegen de bemonsterde, oude structuurrijke heide aan ligt. Hier is zowel bos gekapt als geplagd.
Dwingelderveld	52'48"33	6'23"54	Gemengde vegetatie van Dopheide (<i>Erica tetralix</i>) en Struikheide (<i>Calluna vulgaris</i>) in een gradiënt naar natte heide. Intensief beheerd (plaggen, maaien, branden, begrazing).
Hoge Veluwe			
Bosje van Staf	52'02"58	5'49"02	Plagvlakte waar ongeveer 20 cm hoge Struikheide is teruggegroeid met nog open ruimten tussen de pollen.
Oud Reemst	52'03"19	5'48"15	Uitgestoven laagte met grote pollen Struikheide, grasvegetaties en korstmossen.
Zuidwest-Veluwe			
De Zanding	52'05"47	5'47"01	Omgeving van Otterlo. Uitgestoven laagte met verspreide struikheidepollen.
De Heide	52'00"41	5'41"56	Omgeving van Bennekom. Klein, Struikheide gedomineerd heideterreintje omgeven door bos, ingeklemd tussen een maïsakker en de snelweg A12. Bodem van stuwwal materiaal met grof grind.
Strabrechtse Heide			
Strabrecht akker	51'24"34	5'36"48	Voormalige uitgemijnde akker met grote struikheidepollen en kruidenrijke flora.
Strabrecht heide	51'24"53	5'36"47	Oude Struikhei gedomineerde heide net naast de voormalige akker.
Strabrecht stuifzand	51'24"29	5'37"26	Herverstuivingsproject waarbij de bodem is afgeplagd tot op het minerale zand.
Strabrecht brand	51'23"50	5'38"04	Oude brandlocatie op de Strabrechtse Heide waar intensief wordt begraasd. Droge en vochtige heide met schaarse Dop- en Struikheide begroeiing.
Mechelse Heide	50'58"55	5'37"57	Heide op het Maasplateau. Bodem met veel grind en heel hoge Struikheide (1.5 meter).
Kleine Schorfheide			
Kl. Schorfheide	53'06"51	13'20"16	Voormalige oefenplaats van Russisch leger ("Truppenübungsplatz"). Struikheidevegetatie met berkenopslag (<i>Betula pendula</i>) en vliegdennen (<i>Pinus sylvestris</i>), lichte podzolvorming.
Kl. Schorfheide stuifzand	53'05"31	13'22"53	Voormalige oefenplaats van Russisch leger ("Truppenübungsplatz"). Stuifzandheide.
Lieberose	51'56"22	14'19"57	Voormalige oefenplaats van Russisch leger ("Truppenübungsplatz"). Her en der verspreid struikheidepollen in een buntgrasvlakte (<i>Corynephorus canescens</i>). Uitgestoven laagte.

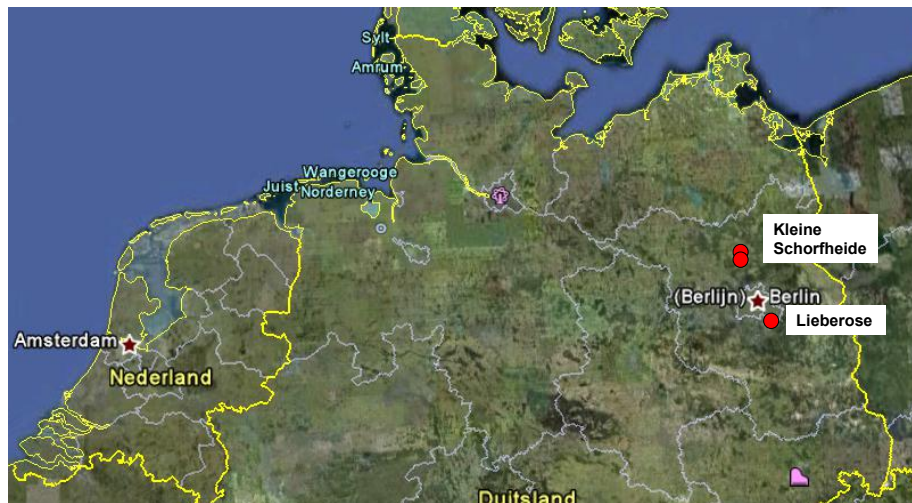


Fig 3.1: Globale ligging van de bemonsteringslocaties per gebied in Nederland en België (boven) en de referentielocaties in Duitsland (onder). Verschillende locaties binnen gebieden zijn verder uitgewerkt in tabel 3.1.

Klauwier (*Lanius collurio*), Klapekster (*Lanius excubitor*), Draaihals (*Jynx torquilla*), Hop (*Upupa Epops*) en Tapuit (*Oenanthe oenathe*). De bemonstering bestond op alle locaties uit 5 heideplanten (*Struikhei*, *Calluna vulgaris*) per locatie en 5 bodemonsters (5 cm top-soil na verwijdering van grof strooisel). In onderstaande tabel (Tab. 3.1) zijn de bemonsteringslocaties weergegeven en is per locatie een korte omschrijving van de precieze omstandigheden gegeven. Figuur 3.1 geeft de globale ligging van de gebieden aan.

3.1.2 Overzicht van bemonsteringen en metingen

Bodembemonstering

Bodemmonsters zijn voor ieder monsterpunt in juli 2007 verzameld. De maand juli is gekozen in samenhang met de gekozen modelsoort voor de plantkwaliteit, de Kleine Nachtpauwoog. In juli is de vraat van de struiken door de dan grote rupsen van Kleine Nachtpauwoog het grootst. Op ieder monsterpunt zijn 5 monsters verzameld van de bovenste 5 centimeter van de bodem (met een doorsnede van 5 cm). Op het eind van de velddag waarop de bodemmonsters verzameld zijn, zijn deze ingevroren en in de vriezer bewaard tot de analyse.

Plantenbemonstering

Op dezelfde momenten als de bodemmonsters werden ook struikheidemonsters verzameld. Hiertoe werden de groene delen van 5 struiken afgeknipt en op het einde van de velddag ingevroren. Voor de verdere analyses werden de jonge loten van de heideplanten geselecteerd, die bij voorkeur door de rupsen van de Kleine Nachtpauwoog worden gegeten.

Analyse van bodem- en plantchemie

Van elk monsterpunt is zowel bodem- als plant-chemische samenstelling gemeten. Bodems zijn op de dag van verzamelen ingevroren en bewaard in de vriezer. Op de dag van analyse zijn de monsters ontdooid en vervolgens direct geanalyseerd. Ieder monster is voorafgaand aan analyse gehomogeniseerd en vervolgens verdeeld voor de verschillende analyses. Uitgevoerde metingen aan de bodem zijn uitschudextracten met gedestilleerd water (H₂O) en zoutoplossing (NaCl), een extractie van plantbeschikbare fosfaat met behulp van de Olsen-extractiemethode. Van ieder extract is de pH bepaald door middel van een standaard pH electrode. De water, zout en olsen-extracten zijn vervolgens gefixeerd en op chemische samenstelling geanalyseerd door middel van inductively coupled plasma optical emission spectrometry (ICP-OES) en mass spectrometry (spore-elementen; ICP-MS). Daarnaast zijn bodems voorafgaand aan analyse gedroogd en afgewogen en voor zure destructie en C/N-analyse. Bodemmateriaal is hiervoor gedroogd en fijn gemalen. Een deel is gebruikt voor C/N analyse (auto-analyser); een ander deel is gedestruueerd voor uitvoering van chemische analyse. 200 mg van het gemalen bodemmateriaal is in afgesloten Teflon buizen gedestruueerd in een Milestone microwave oven na additie van 4 ml HNO₃ (65 %) en 1 ml H₂O₂ (30 %). De oplossing is vervolgens geanalyseerd op chemische samenstelling door middel van inductively coupled plasma optical emission spectrometry (ICP-OES) en mass spectrometry (spore-elementen; ICP-MS). Voor de bepaling van organische stofgehalte zijn monsters voor 24 uur op 70 graden Celcius gedroogd en gewogen. Vervolgens zijn de monsters gedurende 8 uur in een verassingsoven bij een temperatuur van 5500 C geplaatst en daarna opnieuw gewogen. Het gloeiverlies (LOI, gedefinieerd als drooggewicht min asvrij drooggewicht) is gebruikt als maat van het organische stofgehalte. Plantchemische parameters zijn geanalyseerd door uitvoering van een zure destructie en C/N analyse. Plantenmateriaal is gedroogd en fijn gemalen. Een deel is gebruikt voor C/N analyse (auto-analyser); een ander deel is gedestruueerd voor uitvoering van chemische analyse. 200 mg van het gemalen plantmateriaal is in afgesloten Teflon buizen gedestruueerd in een Milestone microwave oven na additie van 4 ml HNO₃ (65 %) en 1 ml H₂O₂ (30 %). De oplossing is vervolgens geanalyseerd op chemische samenstelling door middel van inductively coupled plasma optical emission spectrometry (ICP-OES) en mass spectrometry (spore-elementen; ICP-MS).

3.1.3 Statistische uitwerking

Door sterke covariatie binnen de primaire set van verklarende variabelen, die nauw verband houden met aantasting door verzuring en vermesting, is er voor gekozen om deze variabelen niet gecombineerd in een multiple-regressie model in te voeren, maar ze afzonderlijk te toetsen tegen meerdere responsvariabelen. Eerst zijn de correlaties vastgesteld in de bodemchemie. Vervolgens zijn de bodemchemische parameters die verband hielden met de primaire set van verklarende variabelen toegevoegd als verklarende variabelen voor de plantchemie. Tenslotte is op eenzelfde wijze de samenhang tussen plantchemische parameters onderzocht. De veranderingen in de plantchemie zijn op deze wijze allemaal direct of indirect terug te voeren op de primaire set van verklarende variabelen en dus de aantastingsfactoren. Er is primair uitgegaan van lineaire relaties, omdat bij een lineaire relatie het verband geldt op het gehele domein van x-waarden. Bij logistische regressie is dit niet het geval omdat er hier sprake is van afvlakkende verbanden. De exacte positie van de vlakke delen in de relatie zijn bij niet-lineaire regressie van grote invloed op de interpretatie van het verband (en dus niet alleen de goodness-of-fit en de statistische toetsing van de regressie). Verbanden met een drempelwaarde zijn moeilijk met een regressie-model te beschrijven en zijn hierom apart in de resultaten aangeduid. De statistische toets van een regressie is uitgevoerd met de toets van Pearson (Sokal & Rohlf 1995).

3.2 Proefopzet Strabrechtse Heide en Dwingelderveld bemonsteringen

3.2.1 Gebiedskarakterisering

In de onderzoekopzet is gekozen om twee grote heidegebieden, het Dwingelderveld in Drenthe en de Strabrechtse Heide in Noord-Brabant, simultaan en op dezelfde wijze te bemonsteren op de aanwezige faunagemeenschappen en voor fauna relevante (a)biotische eigenschappen. Door zowel een noordelijk als een zuidelijk gelegen heideterrein te bemonsteren, krijgen resultaten uit dit onderzoek een bredere geldigheid en zijn ze beter extrapoleerbaar op het heidebeheer in de algemene zin.

Een tweede reden voor de keuze van deze twee gebieden is, dat ze zowel overeenkomsten als verschillen kennen in bodemsamenstelling en beheersgeschiedenis. Beide terreinen kenmerken zich door het afwisselend voorkomen van natte en droge heide en kennen overgangen naar "rijkere" standplaatscondities. De Strabrechtse Heide is over het algemeen heterogener in overgangen van nat naar droog dan het Dwingelderveld. Dit is deels een gevolg van bodemfysische eigenschappen: op de Strabrechtse Heide liggen verschillende zandruggen in het terrein die in het verleden deels in verstuing zijn gegaan. Deze zorgen voor een grotere mate van afwisseling tussen natte en droge heide ten opzichte van het Dwingelderveld. Het Dwingelderveld ligt op de rand van het Drentse keileemplateau. Het noordelijk deel van het terrein ligt op de rand van dit keileemplateau. Door de aanwezigheid van keileem in de bodem treedt stagnatie van regenwater op en zijn hier grote aaneengesloten oppervlakken van natte heide aanwezig. Het zuidelijke en oostelijke deel ligt weliswaar lager dan het noordelijke deel, maar als gevolg van de hogere doorlatendheid van de bodem is de vegetatie hier meer gekenmerkt door drogere heidetypen. Deze droge heidetypen liggen met name op de hoger gelegen dekzandruggen en in het verleden verstoven dekzandruggen, zoals het gebiedsdeel in het oosten (onderdeel van het voormalige stuifzandcomplex "Anserzand", tegenwoordig "Anserdennen" genaamd).

Beide terreinen worden al lange tijd actief beheerd door de terreinbeherende organisaties (Staatsbosbeheer: Strabrechtse Heide en Natuurmonumenten: Dwingelderveld). Beheermaatregelen zoals plaggen en maaien worden in beide terreinen al enkele decennia uitgevoerd. In beide terreinen zijn eveneens voor lange tijd gescheperde schaapskuddes jaarrond op de heide aanwezig en worden delen van het terrein met ingerasterde runderen begraaasd. Een belangrijk verschil is de inzet van aanvullende beheermaatregelen. Op de Strabrechtse Heide wordt al sinds de jaren '80 een actief beheer uitgevoerd, dat gericht is op verhogen van heterogeniteit (Vogels & Smits, 2009). Op het Dwingelderveld is beheer gericht op versterken van heterogeniteit pas later op gang gekomen, ongeveer vanaf 2005. Dit is het makkelijkst waarneembaar in de aanwezigheid van verspreid

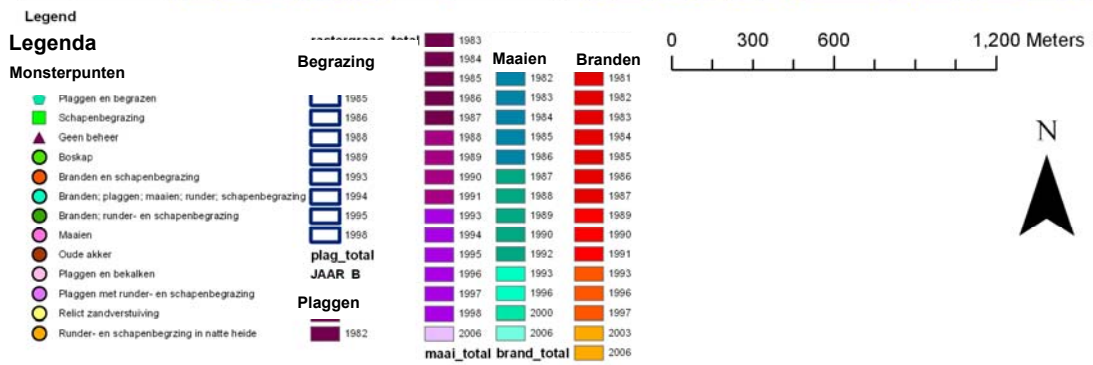
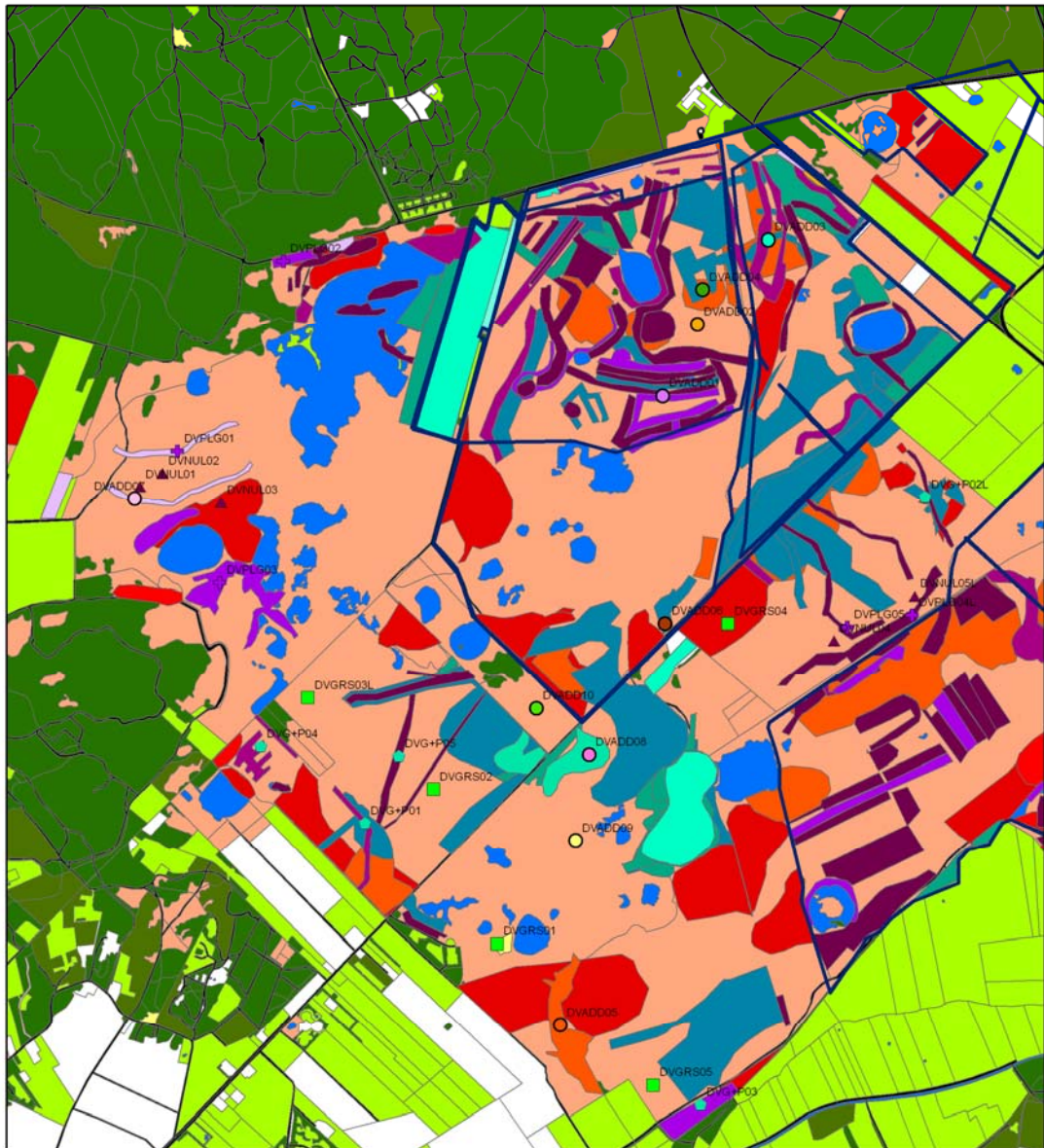


Fig. 3.2: Overzicht van beheer van de afgelopen 20 jaar op het Dwingelderveld (deel in beheer van Natuurmonumenten) en ligging van de monsterpunten.

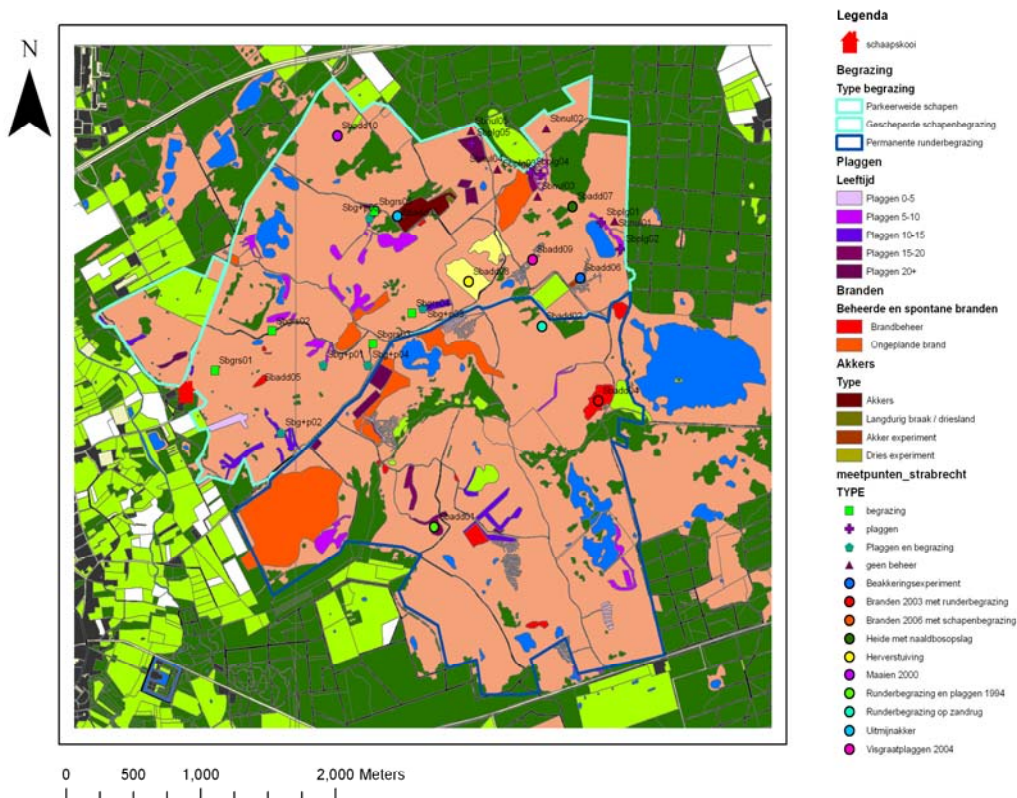


Fig. 3.3: Overzicht van beheer van de afgelopen 20 jaar op de Strabrechtse Heide en ligging van de monsterpunten.

in het gebied liggende locaties met bosopslag, welke op het Dwingelderveld grotendeels afwezig zijn door een intensiever en restrictiever beleid ten opzichte van opslagverwijdering. Ook kent de Strabrechtse Heide sinds de jaren '80 een actief in stand gehouden akkerbeheer in het terrein. De in het Dwingelderveld aanwezige akker-enclave "de Bendersche Berg" kent nu voor enkele jaren een actief verschrallingsbeheer. Tenslotte zijn er verschillen in intensiteit van het terreinbeheer aanwezig. In het Dwingelderveld is er in de afgelopen 20 jaar met name in de noordpunt nabij de radiotelescoop een intensief herstelbeheerprogramma uitgevoerd, met name om de daar sterk oprukkende vergrassing tegen te gaan. Op de Strabrechtse Heide is een minder intensief beheer uitgevoerd, wat weerspiegeld wordt door de verschillen in plagoppervlak (vergelijk Fig. 3.2 met Fig. 3.3).

In de periode voordat plaggen als beheermaatregel ingezet werd, werd in beide gebieden branden veelvuldig als maatregel ingezet. Brandbeheer is op het Dwingelderveld in 1996 voor het laatst uitgevoerd. Op de Strabrechtse Heide wordt brandbeheer nog steeds (op kleinschaligere wijze dan in het verleden) uitgevoerd. De huidige beheerdoelen en -instrumenten bij beide terreinbeheerders zijn op het moment vrijwel gelijk aan elkaar.

Tab. 3.2: Overzicht van monsterpunten op de Strabrechtse Heide. Code: gebruikte code voor monsterpunt.

Jaar: jaar van uitvoering van de maatregel. Graasdruk: indicatie van de mate van begrazingsdruk. Arm/rijk: aanduiding van locaties, waar verrijking heeft plaatsgevonden met "rijk" of waar dit niet het geval is met "arm". Type/Beheer: nadere omschrijving van standplaatscondities en/of beheervorm bij de aanvullende monsterpunten. NVT: niet van toepassing.

Strabrechtse Heide	Code	Jaar	Graasdruk	Arm/rijk	Type / Beheer
Plagvlakken	plg01	2002	zeer laag	NVT	NVT
	plg02	1999	zeer laag		
	plg03	2002	zeer laag		
	plg04	1995	zeer laag		
	plg05	1988	zeer laag		
Geen ingrijpend beheer	nul01	NVT	zeer laag		
	nul02		zeer laag		
	nul03		zeer laag		
	nul04		zeer laag		
	nul05		zeer laag		
Begrazing	grs01	NVT	zeer hoog		
	grs02		hoog		
	grs03		matig		
	grs04		matig		
	grs05		laag		
Begrazing en plaggen	g+p01	2002	matig		
	g+p02	1997	hoog		
	g+p03	1996	hoog		
	g+p04	1992	laag		
	g+p05	1985	laag		
Alternatief beheer en/of landschapselementen	add01	1994	matig	arm	plaggen en runderbegrazing
	add02		matig-hoog	arm	runderbegrazing op zandrug
	add03		matig-hoog	rijk	oude akker permanent braak
	add04	2003	hoog	rijk	branden met runderbegrazing
	add05	2006	matig-hoog	rijk	branden met scheperbegrazing
	add06		matig	rijk	akker experiment; braak
	add07		zeer laag	arm	heide met naaldbosopslag op zand
	add08	1992	laag	rijk	zandverstuiving; hersteld
	add09	2004	laag	arm	visgraatplagmodel
	add10	2000	laag	arm	maaien

Tab. 3.3: Overzicht van monsterpunten op het Dwingelderveld. Code: gebruikte code voor monsterpunt. Jaar: jaar van uitvoering van de maatregel. Graasdruk: indicatie van de mate van begrazingsdruk. Karakter: aanduiding van locaties waar verrijking heeft plaatsgevonden met "rijk" of waar dit niet het geval is met "arm". Type/Beheer: nadere omschrijving van standplaatscondities en/of beheervorm bij de aanvullende monsterpunten. NVT: niet van toepassing.

Dwingelderveld	Code	Jaar	Graasdruk	Arm/ rijk	Type / Beheer		
Plagvlakken	plg01	2006	zeer laag	NVT	NVT		
	plg02	1997	zeer laag				
	plg03	1997	zeer laag				
	plg04	1983	zeer laag				
	plg05	1985	zeer laag				
Geen ingrijpend beheer	nul01	NVT	zeer laag				
	nul02		zeer laag				
	nul03		zeer laag				
	nul04		zeer laag				
	nul05		zeer laag				
Begrazing	grs01	NVT	zeer hoog				
	grs02		hoog				
	grs03		matig				
	grs04		matig				
	grs05		laag				
Begrazing en plaggen	g+p01	1990	matig				
	g+p02	1986	hoog				
	g+p03	1997	hoog				
	g+p04	1990	laag				
	g+p05	1986	laag				
Alternatief beheer en/of landschaps- elementen	add01	1993	matig			arm	plaggen, runder- en schapen-begrazing
	add02		matig			arm	runder- en schapenbegrazing
	add03		matig-hoog			arm	plaggen, maaien, branden, runder- en schapenbegrazing
	add04	1996	matig-hoog			arm	branden, runder- en schapenbegrazing
	add05	1996	matig-hoog			rijk	branden en schapenbegrazing
	add06		matig-hoog	rijk	voormalige akker		
	add07	2006	zeer laag	rijk	plaggen en bekalken		
	add08	2000	matig	arm	maaien		
	add09		laag	rijk	zandverstuiving; relict		
	add10	1983	laag	rijk	kapvlakte		

3.2.2 Bemonsteringslocaties

In beide gebieden, Strabrechtse Heide en Dwingelerveld, is een simultaanbemonstering uitgevoerd waarbij verschillende beheervormen in de bemonstering zijn opgenomen. Deze beheervormen zijn:

- Plaggen (n=2*5)
- Gescheperde begrazing door schapen (n=2*5)
- Combinatie van plaggen gevolgd door gescheperde begrazing door schapen (n=2*5)
- Geen beheer (voor minimaal 25 jaar) (n=2*5)
- Alternatieve beheervormen en/of landschapselementen; "arm karakter" (n=2*5)
- Alternatieve beheervormen en/of landschapselementen; "rijk karakter" (n=2*5)

In totaal zijn 60 monsterpunten in dit onderzoek betrokken. De eerste vier typen van monsterpunten zijn gelegen in heidevegetatie en zijn geselecteerd, om bestaande, reguliere en effectgerichte maatregelen te kunnen evalueren op het effect hiervan op de faunagemeenschappen. De "alternatieve" beheervormen zijn onderverdeeld in twee hoofdklassen. De ene bestaat uit beheervormen en/of landschapselementen waarvan *a priori* is aangenomen, dat deze een mineralenrijker en/of door menselijk handelen verrijkt karakter hebben (n=5). De andere bestaat uit beheervormen en/of landschapselementen zonder dit mineralenrijkere, verrijkte karakter (n=5).

De selectie van deze aanvullende monsterpunten was voor deze groep afhankelijk van het aanbod in het veld, en zijn derhalve niet volledig gelijk over de twee terreinen. In beide gebieden zijn in ieder geval opgenomen:

- Ingerasterde runderbegrazing (arm)
- Plaggen en runderbegrazing (arm)
- Brandbeheer (rijk)
- Verschrallingsbeheer op voormalige akkers (rijk)
- Maaibeheer (arm)
- Zandverstuiving; relict en hersteld (rijk)

Exclusief voor Strabrecht zijn:

- Beakkerings-experiment (rijk)
- Visgraatplaggen: een zeer kleinschalige vorm van plaggen over een groot oppervlak uitgespreid (arm);
- Heide in successie naar naaldbos (arm)
- Branden in combinatie met ingerasterde runder- en/of gescheperde schapenbegrazing (rijk)

Exclusief voor Dwingelderveld zijn:

- Plaggen in combinatie met runder- en schapenbegrazing (arm)
- Plaggen in combinatie met bekalken (rijk)
- Zeer intensief beheer: plaggen; maaien; branden; runder- en schapenbegrazing (arm)
- Oude kapvlakte uit 1983 (rijk)

3.2.3 Overzicht van bemonsteringen en metingen

Faunabemonstering

Op elk monsterpunt is een faunabemonstering uitgevoerd. Bemonstering van bodem-actieve arthropoden (uitgewerkt voor loopkevers, spinnen en Veldkrekels) is uitgevoerd door middel van vangpotten (drie per monsterpunt). Deze bemonstering is jaarrond uitgevoerd vanaf begin mei 2008 tot eind april 2009 waarbij in de winterperiode de vangpotten alternerend één maand hebben open gestaan en één maand hebben dicht gestaan. In de lente, zomer en herfstperiode zijn de vangpotten iedere 3 weken geleegd. In totaal zijn 11 afzonderlijke leeggronden verzameld. Bemonstering van in vegetatie en bodem aanwezige Diptera is gedaan door middel van emergentievallen (één per monsterpunt). Deze bemonstering heeft plaatsgevonden in de lente, zomer en najaarsperiode van 2008. In totaal zijn acht leeggronden, met een periode van 3 weken elk, verzameld.

Vegetatiebemonstering

Vegetatie is voor ieder monsterpunt in mei 2009 verzameld, zowel op de Strabrechtse Heide als het Dwingelderveld. Op ieder monsterpunt zijn in totaal 5 monsters verzameld. Monsters zijn zowel van Struikheide (in nagenoeg alle monsterpunten) als van andere planten (grassen, Dopheide (*Erica tetralix*), Kraaiheide (*Empetrum nigrum*)) verzameld, wanneer deze aanwezig waren. Gestreefd is om van ieder monsterpunt minimaal 3 Struikheide monsters te verzamelen en wanneer andere soorten (co)-dominant voorkwamen twee monsters van grassen en/of Dop- dan wel Kraaiheide.

Bodembemonstering

Bodem is voor ieder monsterpunt in mei 2009 verzameld, zowel op de Strabrechtse Heide als het Dwingelderveld. Op ieder monsterpunt zijn 5 monsters verzameld van de bovenste 5 centimeter (met een doorsnede van 5 cm). Op het eind van de velddag waarop de bodemmonsters verzameld zijn, zijn deze ingevroren en in de vriezer bewaard tot de analyse.

Microklimaatmetingen

In beide terreinen zijn op vier locaties metingen verricht aan het microklimaat met behulp van temperatuur/luchtvochtigheid-dataloggers. Op iedere locatie is in de periode mei 2008 tot november 2008 de temperatuur op 1 centimeter in de bodem, het bodemoppervlak en van de kroonlaag van de vegetatie (variabele hoogte), ieder half uur gemeten.

Vegetatieopnamen

Van elk monsterpunt is één vegetatieopname gemaakt. Deze opnamen zijn over een oppervlak van 10x10 m genomen met gebruik van de Braun-Blanquet opnameschaal.

Analyse van bodem- en plantchemie

Van elk monsterpunt is zowel bodem- als plant-chemische samenstelling gemeten. Bodems zijn op de dag van verzamelen ingevroren en bewaard in de vriezer. Op de dag van analyse zijn de monsters ontdooid en vervolgens direct geanalyseerd. Ieder monster is voorafgaand aan analyse gehomogeniseerd en vervolgens verdeeld voor de verschillende analyses. Uitgevoerde metingen aan de bodem zijn uitschudextracten met gedestilleerd water (H₂O) en zoutoplossing (NaCl), een extractie van plantbeschikbare fosfaat met behulp van de Olsen-extractiemethode. Van ieder extract is de pH bepaald door middel van een standaard pH electrode. De water, zout en

olsen-extracten zijn vervolgens gefixeerd en op chemische samenstelling geanalyseerd door middel van inductively coupled plasma optical emission spectrometry (ICP-OES). Daarnaast zijn bodems voorafgaand aan analyse gedroogd en afgewogen en voor zure destructie en C/N-analyse. Bodemmateriaal is hiervoor gedroogd en fijn gemalen. Een deel is gebruikt voor C/N analyse (auto-analyser); een ander deel is gesestruerd voor uitvoering van chemische analyse. 200 mg van het gemalen bodemmateriaal is in afgesloten Teflon buizen gedestruerd in een Milestone microwave oven na additie van 4 ml HNO₃ (65 %) en 1 ml H₂O₂ (30 %). De oplossing is vervolgens geanalyseerd op chemische samenstelling door middel van inductively coupled plasma optical emission spectrometry (ICP-OES).

Voor de bepaling van organische stofgehalte zijn monsters voor 24 uur op 70 graden Celcius gedroogd en gewogen. Vervolgens zijn de monsters gedurende 8 uur in een verassingsoven bij een temperatuur van 5500 C geplaatst en daarna opnieuw gewogen. Het gloeiverlies (LOI, gedefinieerd als drooggewicht min asvrij drooggewicht) is gebruikt als maat van het organische stofgehalte. Plantchemische parameters zijn geanalyseerd door uitvoering van een zure destructie en C/N analyse. Plantenmateriaal is gedroogd en fijn gemalen. Een deel is gebruikt voor C/N analyse (auto-analyser); een ander deel is gedestruerd voor uitvoering van chemische analyse. 200 mg van het gemalen plantmateriaal is in afgesloten Teflon buizen gedestruerd in een Milestone microwave oven na additie van 4 ml HNO₃ (65 %) en 1 ml H₂O₂ (30 %). De oplossing is vervolgens geanalyseerd op chemische samenstelling door middel van inductively coupled plasma optical emission spectrometry (ICP-OES).

Experimenten met veldkrekels

Op de Strabrechtse Heide zijn in het voorjaar en de zomer translocatie en voedselexperimenten met Veldkrekels uitgevoerd. De methodische aanpak hiervan staat in hoofdstuk 7 beschreven.

3.2.4 Statistische uitwerking

Statistische analyses zijn uitgevoerd met het programma SPSS 16.0 for Windows (SPSS, 2007). Verschillen tussen groepen zijn uitgevoerd door middel van variantie-analyse (ANOVA, two-tailed T-test). Wanneer de vereisten van normaliteit van de data niet behaald werden zijn de non-parametrische varianten hiervoor gebruikt: (Kruskall-wallis test en Mann-whitney U test). Voor het bepalen van significante verschillen tussen groepen zijn ANOVA post-hoc tests uitgevoerd: wanneer de variantie homogeen verdeeld was is hiervoor de tukey post-hoc test gebruikt, wanneer variantie niet homogeen verdeeld was is een Games-Howell post-hoc test gebruikt. Post-hoc test bij gebruik van non parametrische toetsen zijn uitgevoerd door een paarsgewijze Mann-whitney U test uit te voeren. Voor een correctie van inflatie van alfa levels is de bonferroni correctie methode gebruikt (gedefinieerd als α/n , waarbij n het aantal vergelijkingen is). De methodische aanpak van de verschillende regressieanalyses zijn in de desbetreffende hoofdstukken (Hoofdstuk 5, 6 en 7) beschreven.

Vegetatieopnamen zijn op basis van soorten en abundanties geclusterd met behulp van het computerprogramma Twinspan (Hill, 1979).

Vergelijkingen van soortenrijkdom van de faunabemonsteringen zijn met behulp van rarefaction uitgevoerd. Hierbij is gebruik gemaakt van het programma EstimateS 8.2.0 (Colwell, 2009). De verantwoording van de gebruikte technieken zijn beschreven in hoofdstuk 4.



Fig. 3.2: Emergentieval. Boven: uitgerasterd om nieuwsgierige koeien op het Dwingelderveld buiten te houden. Onder: op Strabrechtse Heide, permanente braak plot (monsterpunt ADD03).

4 Patroonanalyse van bemonsteringen op de Strabrechtse Heide en het Dwingelderveld

4.1 Doelstellingen en scope van dit hoofdstuk

In dit hoofdstuk wordt een overzicht gegeven van de gevonden patronen in samenstelling van flora en fauna in de bemonstering van de Strabrechtse Heide en Dwingelderveld. Het doel van deze analyses is het vaststellen van duidelijke verschillen en overeenkomsten in vegetatie en fauna tussen monsterpunten. Deze waargenomen verschillen zijn de aanleiding voor de analyses die in de hierop volgende hoofdstukken zijn uitgevoerd. Op basis van de resultaten van dit hoofdstuk alleen zullen daarom nog geen vergaande conclusies worden getrokken ten aanzien van het beheer.

Allereerst zullen verschillen in microklimatologische parameters zullen worden behandeld. Daarnaast zal een overzicht gegeven worden van de patronen die op basis van vegetatie naar voren komen. Vervolgens worden verschillen voor de verschillende faunagroepen hiermee vergeleken. De patronen, die in dit hoofdstuk naar voren komen, blijken verband te houden met verschillen in bodem- en plantchemische condities tussen de bemonsterde punten (zie hoofdstuk 5, 6 en 7). In de volgende hoofdstukken zullen deze dan ook teruggekoppeld worden aan de gevonden bodemchemische versus plantchemische interacties en plantchemische versus fauna interacties. Op deze wijze kan inzicht verkregen worden in de wijze waarop sturende abiotische factoren direct en indirect invloed uitoefenen op de faunagemeenschappen van heidelandschappen en op welke wijze beheermaatregelen ingrijpen op deze sturende factoren.

4.2 Microklimaat

4.2.1 Temperatuursom van bodem, bodemoppervlak en kroonlaag van de vegetatie

Evertebraten zijn koudbloedig, hun metabolische activiteit is derhalve afhankelijk van de omgevingstemperatuur. Op de schaal van evertebraten speelt niet zozeer de luchttemperatuur een rol, maar de temperatuur op microschaal. Hiervan is bekend dat deze op korte afstanden sterk kan variëren. Om een beeld te krijgen van de variatie in microklimatologische omstandigheden zijn in beide gebieden op vier locaties metingen verricht met behulp van dataloggers. Deze loggers meten ieder half uur de temperatuur gedurende een volledig jaar.

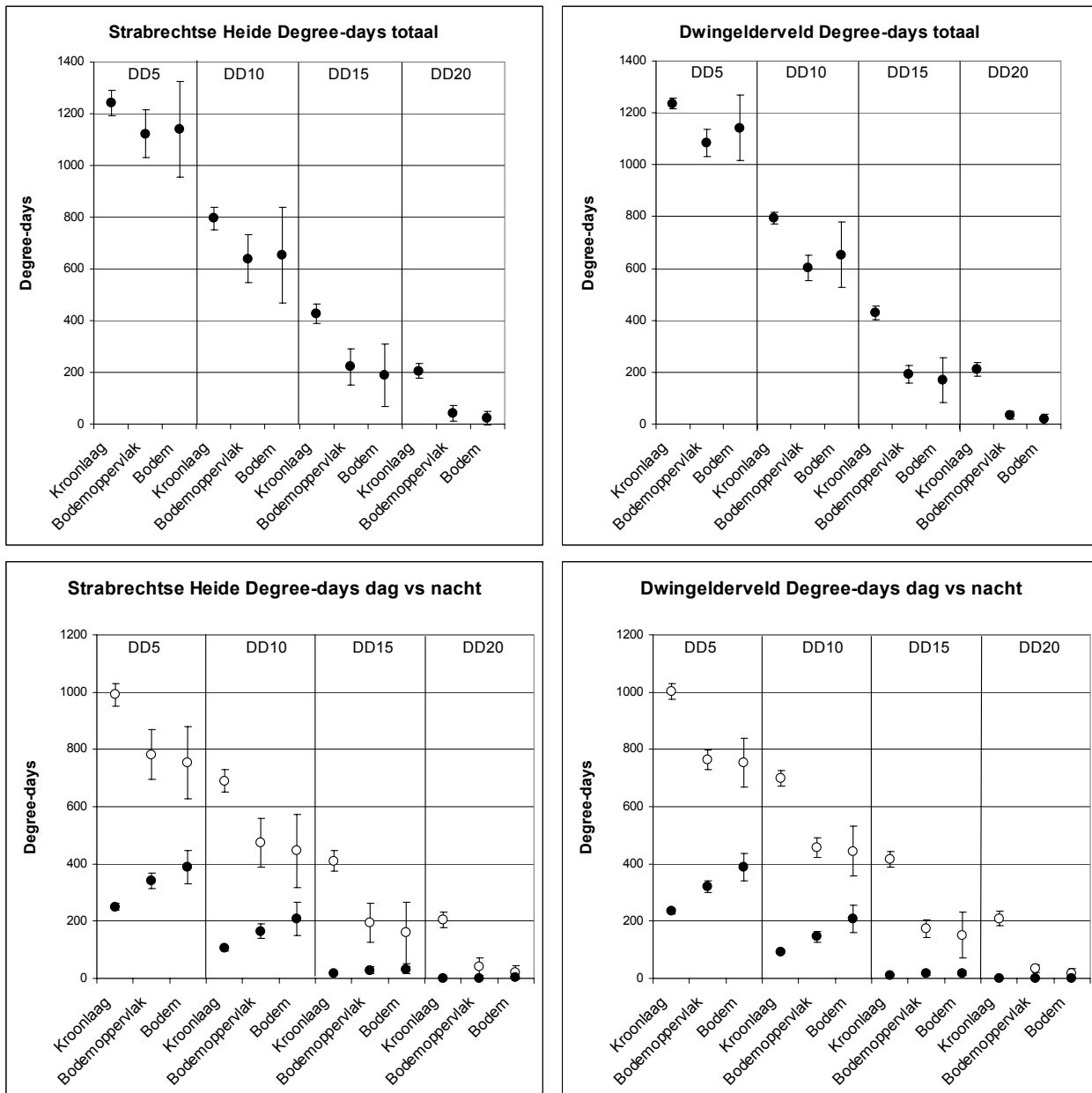


Fig. 4.1: Gemiddelde temperatuursom +/- SD bij verschillende drempelwaarden (in degree-days, dus dagen met en bepaalde temperatuur DD5 zijn dagen met een minimum drempelwaarde van 5 °C) op Strabrecht (n=3-4) en Dwingelderveld (n=4) in de kroonlaag van de heidevegetatie, bodemoppervlak en op 5 cm diepte in de bodem.

De toename van de ontwikkelingssnelheid van een soort is bij benadering recht evenredig met toename in temperatuur. Om deze reden kan de som van de temperaturen tijdens de periode waarop een bepaalde soort zich ontwikkelt tot volwassen individu als maat gebruikt worden voor de totale benodigde hoeveelheid warmte-energie. Dit is de integraal onder een temperatuursverloop over een gegeven tijdsinterval (degree-days). De minimale temperatuur voor ontwikkeling (T_0) verschilt per soort evenals de totale temperatuursom die nodig is, om een ontwikkeling van ei tot het geslachtsrijpe adulte stadium te komen (DDtot). T_0 varieert van 0,5 tot 20°C, maar ligt meestal in de range tussen 7 en 13°C (Nietschke *et al.*, 2007). Temperaturen onder T_0 dragen niet bij aan de ontwikkeling. DDtot varieert

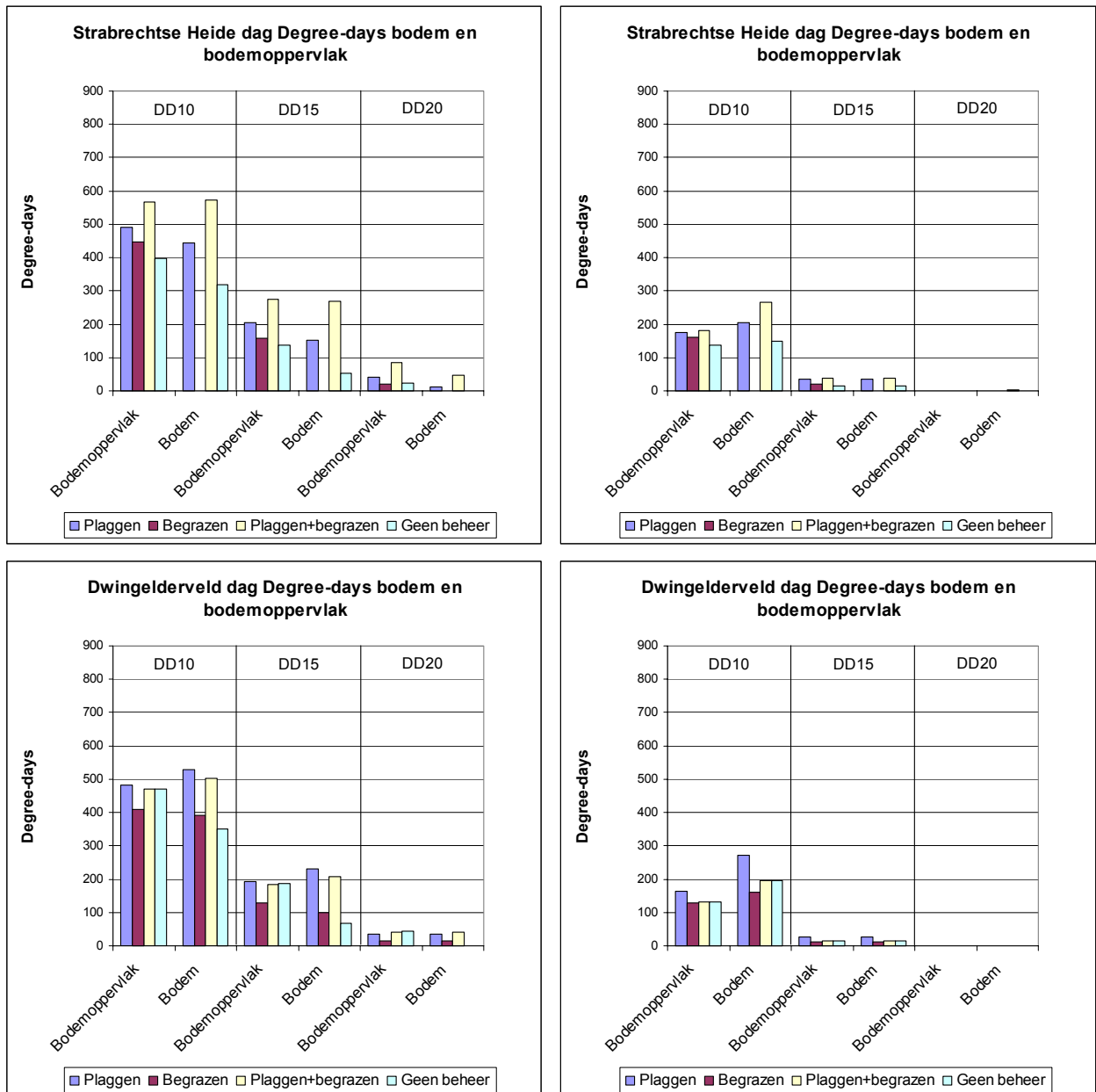


Fig. 4.2: Totale temperatuursom op en in de bodem boven 10, 15 en 20 graden van de afzonderlijke meetpunten.

per soort van 50 tot 2000 graaddagen, maar ligt meestal in de range tussen 150-600 graaddagen (Nietschke *et al.*, 2007). Aangezien het per soort kan verschillen wat de T0 is, is gekozen om op vier verschillende niveaus de degree days uit te rekenen:

- DD5: degree days met een minimum drempelwaarde van 5° Celsius;
- DD10: degree days met een minimum drempelwaarde van 10° Celsius;
- DD15: degree days met een minimum drempelwaarde van 15 graden Celsius;
- DD20: degree days met een minimum drempelwaarde van 20 graden Celsius.

In figuur 4.1 zijn deze temperatuursommen in een diagram weergegeven. Allereerst is te zien dat de verschillen tussen beide onderzoeksgebieden zeer

klein zijn. Ten tweede kan geconcludeerd worden, dat de totale temperatuursom boven 10°C in de kroonlaag van de heidevegetatie significant hoger is dan de totale temperatuursom aan het bodemoppervlak of in de bodem. In de onderste twee diagrammen is onderscheid gemaakt in de temperatuursom gedurende de dag en de nacht, gedefinieerd naar zonsopkomst en -ondergang. Hieruit blijkt dat de situatie gedurende de nacht juist omgekeerd is: de totale temperatuursom is in de kroonlaag lager dan aan het bodem-oppervlak of in de bodem. Dit betekent dat enkel soorten, die mobiel zijn en goed kunnen klimmen, optimaal gebruik kunnen maken van de hogere temperatuursom in de kroonlaag. Laag levende, mobiele soorten of soorten, die zich hoofdzakelijk op de bodem voortbewegen, kunnen geen gebruik maken van deze hoge temperatuursom en zijn gedwongen, om bij lagere totale temperatuursommen te ontwikkelen. Dit kan op een aantal manieren:

- Een lagere T_0 hebben, zodat ook de lagere temperaturen bijdragen aan het metabolisme;
- Een lage DD_{tot} hebben, door bijvoorbeeld een optimaler oppervlakte-volume ratio aan te houden;
- Een hoge mate van mobiliteit ontwikkelen, zodat warme microsites op de bodem opgezocht kunnen worden en op deze wijze hogere temperatuursommen te verkrijgen.

Bodemactieve arthropoden zoals loopkevers en spinnen zijn in ieder geval in staat om effectief van de laatste strategie gebruik te maken. Van veel karakteristieke loopkeversoorten is bekend dat zij vaak een voorkeur voor donkere, humusrijke bodems vertonen (Turin, 2000). Op basis van uiterlijke kenmerken (zeer donkere tekening van de onderzijde om instraling van bodemwarmte efficiënt te absorberen; bijvoorbeeld bij de Grote panterspin (*Alopecosa fabrilis*)) van een aantal andere karakteristieke spinnen kan ook worden aangenomen dat zij van deze strategie gebruikmaken.

Een derde element wat uit de diagrammen af te lezen is, is de hoge mate van variatie in totale temperatuursom in de bodem en aan het bodemoppervlak. Deze variatie blijkt afhankelijk te zijn van de openheid van de vegetatie erboven: in beide onderzoeksgebieden is de totale temperatuursom hoger in de meetlocaties waar geplagd is, en het hoogst waar geplagd is en schapenbegrazing plaatsvindt (Fig 4.2.). Op deze locaties is ook 's nachts een beduidend hogere temperatuursom boven 10 graden, doordat donkere, humeuze bodem een hogere warmtecapaciteit bezit dan lucht.

In hoofdstuk 7 wordt verder ingegaan op de effecten van mate van vegetatiebedekking op vangefficiëntie van loopkevers en spinnen. Uit die analyse blijkt, dat de vegetatiebedekking geen aantoonbare invloed uitoefent op de vangefficiëntie van de monsterpunten.

4.2.2 Conclusies met betrekking tot microklimaat

Verschillen in temperatuursom tussen beide gebieden zijn minimaal. Effecten van verschillen in jaarlijkse temperatuursom in microklimatologische omstandigheden lijkt op basis van deze gegevens geen belangrijke verklarende factor te zijn voor onderlinge verschillen tussen beide deelgebieden. De mate van openheid van de vegetatie heeft invloed op de totale temperatuursom op het bodemoppervlak, maar dit lijkt geen belangrijke verklarende variabele te zijn voor de abundantie van bodemactieve arthropoden (zie ook hoofdstuk 7).

4.3 Patronen op basis van beheertype

4.3.1 Bodemactieve ongewervelden: loopkevers en spinnen

In figuur 4.3 zijn de cumulatieve soortenrijkdomcurves, gebaseerd op aantal bemonsterde individuen, van de in de potvallen bemonsterde loopkevers en spinnen weergegeven. Vergelijkingen van soortenrijkdom tussen groepen, op basis van het passief vangen van individuen, kan op twee manieren problematisch zijn. Bij ongelijke bemonsteringsintensiteit neemt de kans op het vangen van zeldzame soorten toe bij toenemende bemonsteringsomvang. Wanneer de bemonsteringsintensiteit tussen de groepen gelijk of vergelijkbaar is, kan een tweede probleem optreden. Een ongelijk aantal gevangen individuen leidt eveneens tot een toenemende vangkans van zeldzame soorten. Statistisch verantwoorde vergelijkingen tussen groepen zijn mogelijk door middel van rarefaction, waarbij het aantal cumulatieve soorten wordt geplot op basis van het aantal monsterpunten, bij ongelijke bemonsteringsintensiteit, of gevangen individuen, bij gelijke bemonsteringsintensiteit (Colwell *et al.*, 2004, Gotelli & Colwell, 2001). Voor het berekenen van de cumulatieve soortenrijkdomcurves en confidence intervals is gebruik gemaakt van het computerprogramma EstimateS (Colwell, 2006). Van iedere cumulatieve curve zijn ook de 95% confidence intervals geplot. Door middel van interpolatie kunnen significante verschillen tussen groepen worden geïdentificeerd. Wanneer twee groepen geen overlap vertonen in hun begrenzing van de 95% Confidence Intervals zijn ze statistisch significant verschillend van elkaar. De cumulatieve curves zijn in dit geval gebaseerd op het aantal gevangen individuen, aangezien de bemonsteringsintensiteit tussen de groepen gelijk is.

Bij de loopkevers valt allereerst op dat het aantal bemonsterde individuen in de beheertypen met verrijkende invloed ("aanvullend beheer rijk") beduidend hoger is dan in de andere beheertypen. Voor de loopkevers geldt, dat er de hoogste soortenrijkdom in de geplagde locaties en locaties met aanvullende maatregelen met verrijkende invloed bestaat. Daarop volgen de aanvullende maatregelen zonder verrijkende invloed, gevolgd door de overige drie maatregelen: "plaggen in combinatie met begrazing", "begrazing met schapen" en "geen beheer". De laatste heeft de laagste soortenrijkdom, al verschilt deze niet significant van "begrazing met schapen" en "plaggen en begrazen".

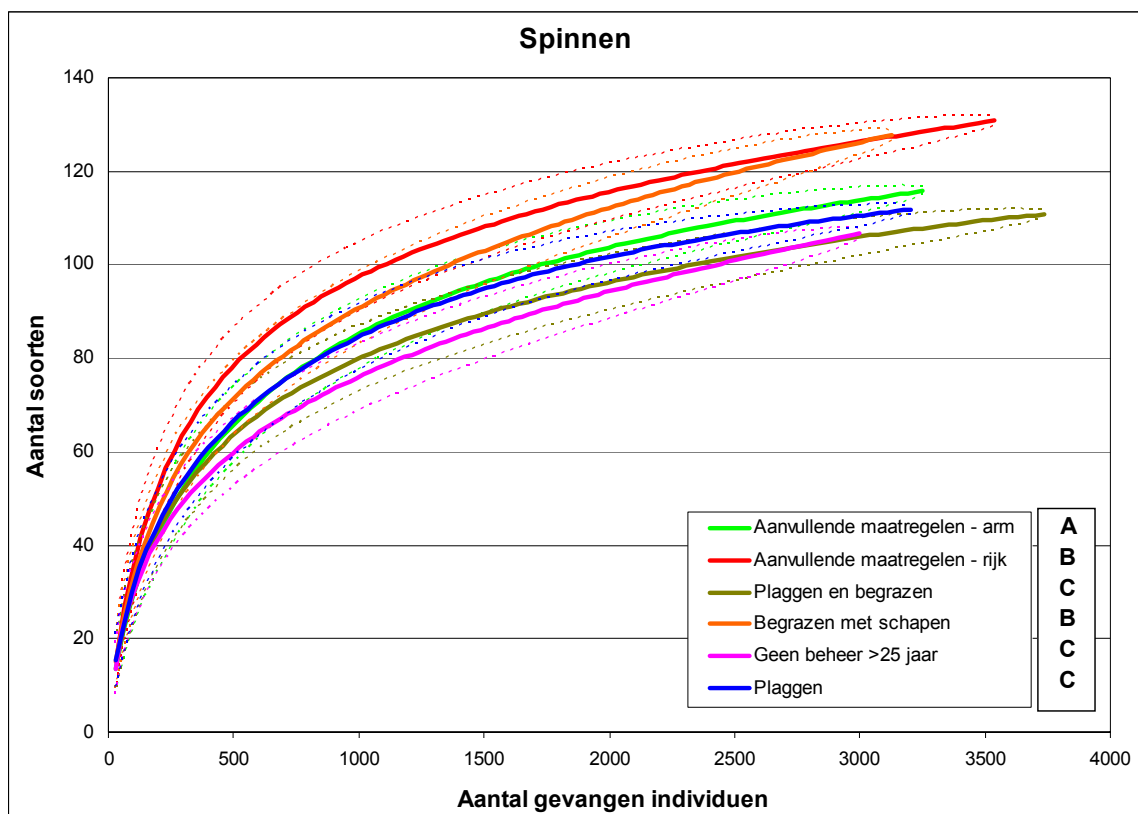
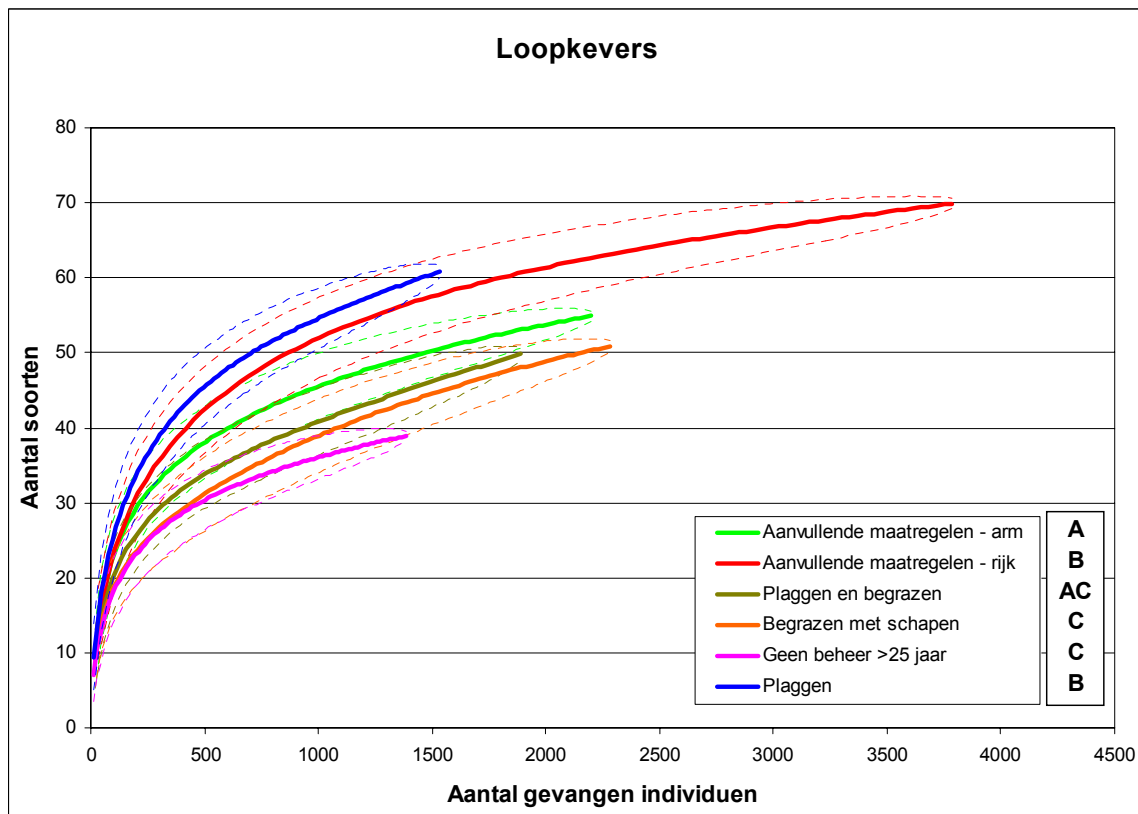


Fig. 4.3: Cumulatieve soortenrijksdomscurven van loopkevers (boven) en spinnen (onder) verdeeld over de verschillende beheertypen. Letters achter de verschillende beheertypen geven significante groepen weer. Stippellijnen zijn de corresponderende boven- en ondergrenzen van de 95% confidence intervals.

Bij spinnen verschilt het patroon op een aantal punten. Het aantal bemonsterde individuen tussen de verschillende bemonsterde beheertypen is vrijwel gelijk. Geplagde vlakken herbergen minder soorten dan de "aanvullende beheertype met verrijkende invloed". Deze laatste groep monsterpunten herbergt net als bij de loopkevers het grootste aantal soorten. Locaties die door schapen begraasd worden, zijn eveneens soortenrijk, wat ook verschilt ten opzichte van de loopkevers. "Plaggen in combinatie met gescheperde schapenbegrazing" en "geen actief beheer" herbergen het laagste aantal soorten. Tenslotte kan opgemerkt worden, dat het grootste absolute verschil bij de bodemactieve spinnen tussen de door schapen begraasde monsterpunten en aanvullende verrijkende maatregelen enerzijds en de overige typen monsterpunten anderzijds ligt.

Tab. 4.1: Onderverdeling op familieniveau van bemonsterde Diptera naar voedselgilde.

Detritivoor: larve leeft van grof organisch materiaal. Microfaag: larve leeft van kleine partikels die in suspensie in het bodemvocht aanwezig zijn. Herbivoor: larve leeft van levend plantaardig materiaal. Predator: larve predeert andere fauna. Fungivoor: larve leeft van hyphen en/of vruchtlichamen van schimmels. Parasitair: larve heeft een parasitaire of parasitoïde levenswijze. Coprofaag: larve leeft van mest. De detritivoor/fungivore groep der *Sciaridae* leven waarschijnlijk van hyphen en schimmelrestanten, die met het fijnere, organische materiaal vermengd zijn.

Voedselgilde	Aantal	Families			
Onbekend	11660	<i>Phoridae</i>	<i>Ceratopogonidae</i>	<i>Carnidae</i> (<i>Meoneura</i>)	<i>Trichoceridae</i>
		<i>Syrphidae</i>			
Detritivoor	301	<i>Chloropidae</i>	<i>Anisopodidae</i>	<i>Scatopsidae</i>	<i>Heleomyzidae</i>
		<i>Diastatidae</i>			
Microfaag	9421	<i>Chironomidae</i>	<i>Sphaeroceridae</i>	<i>Drosophilidae</i>	
Herbivoor	12095	<i>Cecidomyiidae</i>	<i>Scathophagidae</i>	<i>Anthomyiidae</i>	<i>Bibionidae</i>
		<i>Opomyzidae</i>	<i>Agromyzidae</i>		
Predator	2218	<i>Dolichopodidae</i>	<i>Empididae</i>	<i>Hybotidae</i>	<i>Asilidae</i>
		<i>Therevidae</i>	<i>Calliphoridae</i>	<i>Odiniidae</i>	<i>Tabanidae</i>
Fungivoor	119	<i>Mycetophilidae</i>			
Parasitair	39	<i>Pipunculidae</i>	<i>Tachinidae</i>	<i>Acroceridae</i>	
Coprofaag	185	<i>Psychodidae</i>			
Detritivoor/ herbivoor	181	<i>Limoniidae</i>	<i>Tipulidae</i>	<i>Ephydriidae</i>	
Detritivoor/ coprofaag	39	<i>Milichiidae</i>	<i>Sepsidae</i>		
Detritivoor/ predator	626	<i>Muscidae</i>	<i>Rhagionidae</i>		
Detritivoor/ fungivoor	23501	<i>Sciaridae</i>			
Fungivoor/ predator	71	<i>Keroplastidae</i> (<i>Keroplastinae</i>)	<i>Keroplastidae</i> (<i>Macrocerinae</i>)		

4.3.2 Diptera families: voedselgilden

De bemonstering van tweevleugeligen is uitgevoerd door middel van emergentievallen. Het gebruik van deze methode levert een betrouwbare indicatie van de dichtheden van in de vegetatie aanwezige adulten en de aantallen uitgeslopen larven gedurende de monsterperiode. In totaal zijn 60461 individuen bemonsterd. De bemonsterde Diptera zijn tot op familieniveau gedetermineerd en vervolgens onderverdeeld in, voor die familie dominant voorkomende, voedselgilden van de larvale stadia (volgens Beuk, 2002). Families waarvan de soorten (hoofdzakelijk) bij twee voedselgilden kunnen behoren, zijn apart onderverdeeld. Families met meer dan twee mogelijke voedselgilden zijn als "onbekend" aangemerkt (zie ook tabel 4.1).

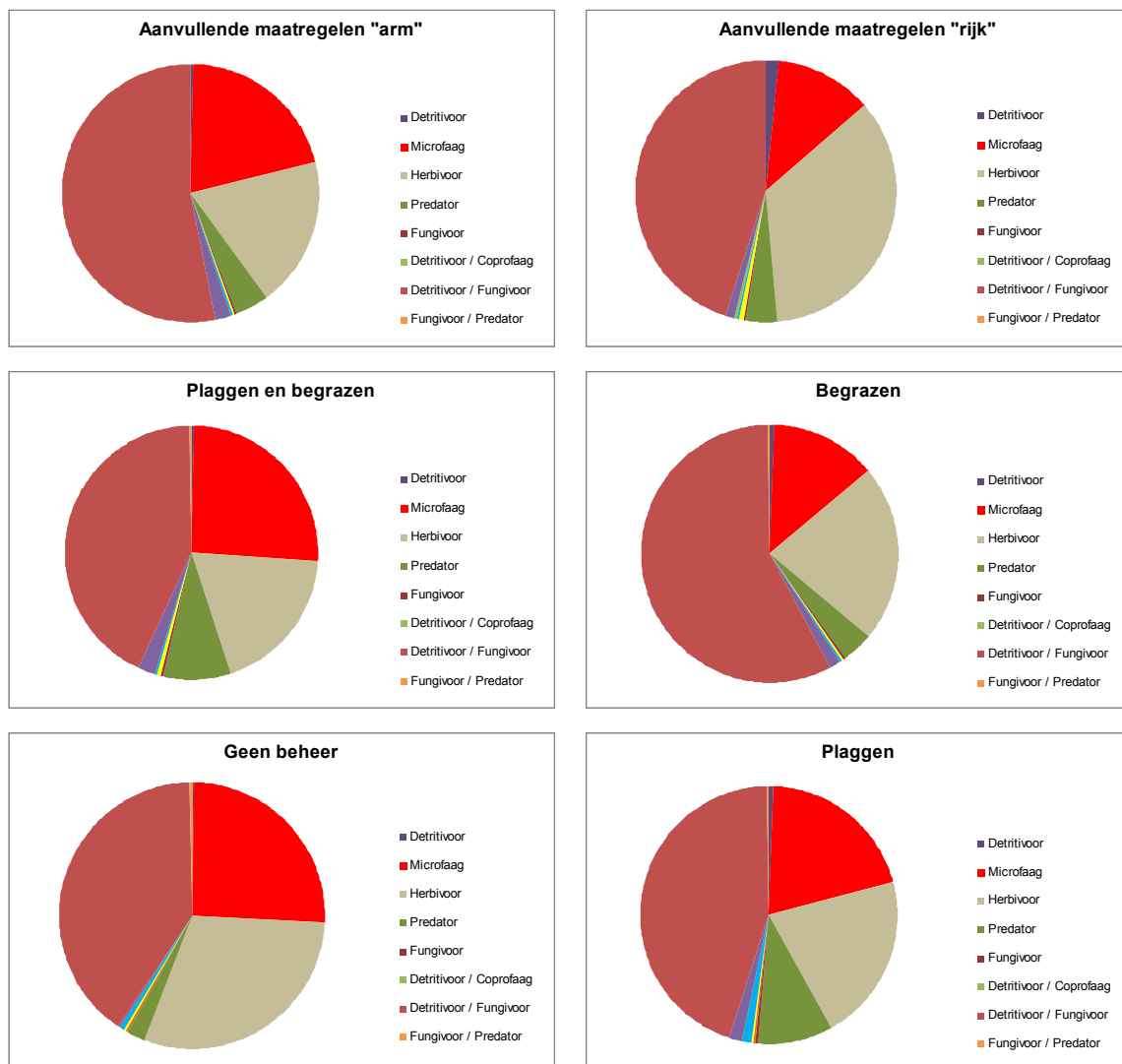


Fig. 4.4: relatieve verhoudingen tussen verschillende Diptera families, onderverdeeld naar voedselgilde tussen de verschillende beheertypen.

4.3.3 Verhouding tussen voedselgilden over beheertypen

In figuur 4.4 zijn de relatieve verhoudingen van de verschillende voedselgilden per beheertype weergegeven. De groepen die uit meerdere voedselgilden kunnen bestaan, zijn niet in de figuren opgenomen, aangezien van deze groep geen zinnige informatie onttrokken kan worden. De hoogste dichtheden behoren tot het detritivore/fungivore voedselgilde. Deze groep bestaat uit slechts één familie, (*Sciaridae*), welke ruwweg 1/3e van het totaal aan bemonsterde individuen bevat. De tweede en derde belangrijke groep bestaat uit herbivore en microfage soorten, welke elk ruwweg 1/6e van het totaal uitmaken. Predatore soorten zijn tenslotte de laatste groep, die in aanzienlijke aantallen in de bemonstering zijn aangetroffen. In alle beheertypen zijn de individuen, die tot het detritivore/fungivore voedselgilde ingedeeld zijn, dominant. De hoogste mate van dominantie behalen deze soorten bij begraasde monsterpunten. In de andere beheertypen nemen zij ongeveer een even groot aandeel in.

Herbivore soorten zijn relatief sterk vertegenwoordigd in de monsterpunten waar verrijking heeft plaatsgevonden en monsterpunten waar lange tijd geen beheer heeft plaatsgevonden. Verder zijn herbivore soorten relatief

ondervertegenwoordigd in geplagde en geplagde en begraasde monsterpunten. Microfage soorten zijn tenslotte ondervertegenwoordigd in begraasde monsterpunten en monsterpunten waar verrijking is opgetreden. Deze ondervertegenwoordiging is mogelijk gerelateerd aan het relatief droge karakter van deze monsterpunten aangezien veel soorten soorten, die behoren tot dit voedselgilde, in aquatische en semi-aquatische milieu's voorkomen.

4.3.4 Conclusies wat betreft beheertypen

Wanneer soortgroepen op basis van de verschillende beheertypen worden vergeleken in soortenrijkdom (spinnen en loopkevers) dan wel guild structure van de gemeenschappen (Diptera), is de groep van monsterpunten, die behoren tot het type waar enige mate van verrijking heeft plaatsgevonden, de enige groep die consistent afwijkt van de overige beheertypen. De andere beheertypen laten echter geen eenduidig beeld zien op basis waarvan deze op een logische wijze van elkaar onderscheiden kunnen worden. De achterliggende reden hiervoor moet waarschijnlijk gezocht worden in onderlinge verschillen op standplaatsniveau. De analyse op basis van gevoerd beheer houdt hier geen rekening mee. Achterliggende abiotische processen en interacties tussen deze processen en het gevoerde beheer onderling kunnen op basis van deze analyse niet duidelijk van elkaar worden onderscheiden (zie hiervoor ook het schema in fig. 4.5). Om deze reden is er voor gekozen, om in de volgende paragrafen dieper op verschillen in standplaatscondities in te gaan. Getracht wordt om op basis van verschillen in standplaatscondities tot een indeling te komen, die recht doet aan zowel de lokale verschillen in biotische en abiotische omstandigheden en de interactie hiermee met het gevoerde beheer. Vervolgens worden de patronen in soortenrijkdom, functionele groepen en voedselgildes voor de hierboven behandelde soorten op deze indeling geanalyseerd.

4.4 Patronen op basis van standplaats en beheertype

4.4.1 Aanleiding

Het vaststellen van verbanden tussen beheermaatregelen en de effecten daarvan op faunagemeenschappen brengt, zoals eerder geschetst, een aantal complicerende factoren met zich mee. Beheermaatregelen kunnen deels direct invloed uitoefenen op de faunagemeenschappen. Indirecte effecten van de genomen maatregelen, via effecten op onder andere door bodemchemie, abiotische parameters als vegetatiestructuur, microklimaat, etc. zullen echter een even grote, zo niet grotere invloed uitoefenen op de samenstelling van de fauna (Fig. 4.5). Zo zal de uitvoering van een type beheermaatregel in natte heide waarschijnlijk tot andere resultaten leiden dan wanneer deze in droge heide wordt uitgevoerd. Er is bewust gekozen, om bij de selectie van monsterpunten een breed scala aan standplaatstypen op te nemen. Er zijn zowel natte als droge heidevegetaties bemonsterd, daarnaast is een deel van de monsterpunten a priori geselecteerd op basis van de aanname dat op deze locaties enige mate van verrijking heeft plaatsgevonden. Daarom is het zinvol gebleken, om onderscheid te maken in de monsterpunten op basis van deze variatie. Hierbij is gebruik gemaakt van de aanwezige vegetatiesamenstelling. De samenstelling van de vegetatie wordt in deze analyse gebruikt als "proximate factor" die de variatie aan omgevingseigenschappen als gevolg van de combinatie van de invloed van standplaatscondities en het gevoerde beheer beter kan weerspiegelen.

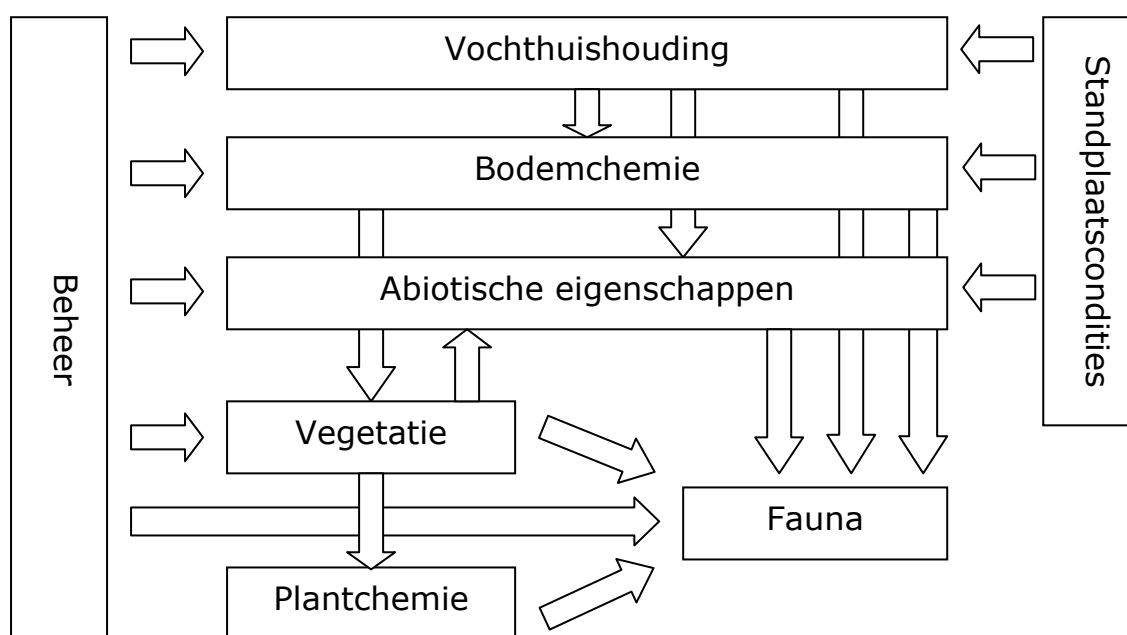


Fig. 4.5: Schematische weergave van de oorzaak-gevolgrelaties van beheermaatregelen, standplaatscondities en de interactie tussen beiden op aanwezige fauna.

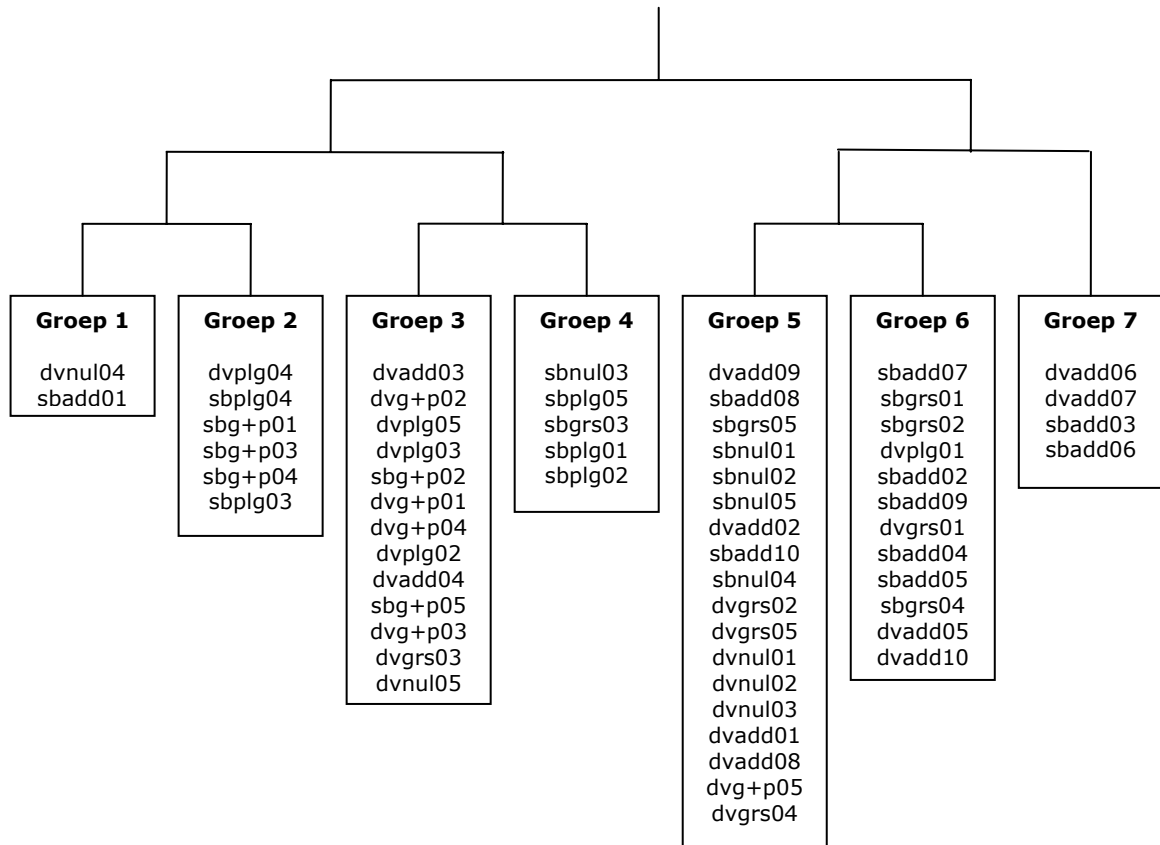


Fig. 4.6: Twinspan clusterdendrogram van alle monsterpunten op basis van vegetatie. Voor uitleg van de codes bemonsteringspunten zie tabel 3.2 en 3.3 en voor de naamgeving van clusternummers zie Tab. 4.2.

Van alle monsterpunten zijn vegetatieopnamen (10x10 m, Braun-Blanquet schaal) gemaakt. Deze zijn vervolgens met behulp van het programma Twinspan (Hill, 1979) geclusterd. Het resulterende clusterdiagram (Fig. 4.6, zie ook bijlage 11.1) verdeelt de monsterpunten allereerst in natte (groep 1 t/m 3) en droge (groep 5 t/m 7) heide. Daarnaast wordt een groep geclassificeerd (groep 4) die het beste als soortenarme, droge tot vochtige heide gekarakteriseerd kan worden. De natte heidevegetaties worden vervolgens verdeeld in natte heide met veenmossen, natte heidevegetaties in pionierstadia (hoge mate van bedekking door Bruine snavelbies (*Rhynchospora fusca*)) en natte heide in latere successiestadia (hogere bedekking door Veenbies (*Trichophorum cespitosum*)) en Dophei (*Erica tetralix*).

Tab. 4.2: naamgeving van de verschillende clusters

Cluster	Omschrijving
1	Venige heide
2	Natte heide; pioniersstadia
3	Natte heide; latere successiestadia
4	Soortenarme (geplagde) heide
5	Droge heide
6	Droge heide met fijne grassen
7	Heideakkers en bekalkte heide

De droge heidevegetaties worden gesplitst in door Struikhei (*Calluna vulgaris*) gedomineerde vegetaties (groep 5) en struikheidevegetaties met een substantiële bedekking van lage grassen (Gewoon struisgras (*Agrostis capillaris*), Fijn schapegras (*Festuca filiformis*) en Borstelgras (*Nardus stricta*)). Daarnaast worden de monsterpunten, waarbij een substantiële minerale aanrijking heeft plaatsgevonden, apart geclusterd (groep 7). Omwille van de leesbaarheid, zal in het vervolg van dit document de naamgeving van de verschillende clusters in de tekst en figuren zoals in tabel 4.2 weergegeven is, aangehouden worden.

Tab. 4.3: Verdeling van de typen beheermaatregelen over de verschillende clusters (figuur 4.6). Onder aanvullende maatregelen zijn alle maatregelen of combinaties van maatregelen opgenomen die niet onder de categorie plaggen, begrazen, of de combinatie van beide vallen. Voor de naamgeving van de verschillende clusters zie tabel 4.2.

Beheertypen	Cluster						
	1	2	3	4	5	6	7
Minerale aanrijking	0	0	0	0	2	4	4
Aanvullende maatregelen	1	0	2	0	4	3	0
Plaggen en begrazen	0	3	6	0	1	0	0
Gescheperde schapenbegrazing	0	0	1	1	4	4	0
Geen beheer >30 jaar	1	0	1	1	7	0	0
Plaggen	0	3	3	3	0	1	0

4.4.2 Beheermaatregelen

Wanneer gekeken wordt naar de verdeling van de beheermaatregelen binnen deze clusters (Tab. 4.3) valt op, dat de geplagde monsterlocaties met name in de natte en vochtige typen vallen ("natte heide in pionierstadia", "natte heide in latere successiestadia" en "soortenarme (geplagde) heide": cluster 3, 4 en 5). Hetzelfde geldt voor de combinatie van plaggen en gescheperde begrazing. Alle beheermaatregelen waarvan a priori is aangenomen dat deze in meer of mindere mate leiden tot het verhogen van de mineralenbeschikbaarheid van de bodem of die enige vorm van dynamiek kennen, vallen binnen de droge heide clusters (droge heide: cluster 5; maar met name de clusters "droge heide met fijne grassen" en "heideakkers en bekalkte heide", dus cluster 6 en 7). Monsterpunten met begrazingsbeheer vallen hoofdzakelijk binnen de droge heidevegetaties ("droge heide" en "droge heide met fijne grassen": cluster 5 en 6).

4.4.3 Soortenrijkdom en diversiteit van vegetatie

Het gemiddelde aantal plantensoorten dat binnen de clusters is aangetroffen, is het laagst in "soortenarme (geplagde) heide" (cluster 4) en het hoogst in "Heideakkers en bekalkte heide" (cluster 7) (Tab. 4.4). Significante verschillen konden worden aangetoond tussen deze laatste groep en alle andere groepen (ANOVA; Tukey post hoc: groep 1 vs 7: $p < 0.05$; overige groepen vs groep 7: $p < 0.01$) en tussen groep 6 en groep 4 en 5 (ANOVA; Tukey post-hoc: $p < 0.01$). Voor fauna relevante parameters zijn diversiteitsindices van de vegetatie. Deze zijn zowel soortenrijkdoem (*species richness*) als de Shannon diversiteitsindex van de vegetatie, welke in deze analyse beschouwd wordt als een maat voor de heterogeniteit van de vegetatie. Hoge waarden representeren een soortenrijkere vegetatie met een evenwichtiger verdeling van het oppervlak dat deze soorten innemen. Dit leidt tot een groter aanbod aan potentiële niches en een hogere mate van heterogeniteit. De vegetaties

Tab. 4.4: Soortenrijkdom en diversiteit van hogere planten per cluster. SR: soortenrijkdom Shannon: Shannon diversiteitsindex H. Waarden zijn gemiddelden +/- 1 SE. Letters tussen haken geven significante verschillen weer (ANOVA; $p < 0.05$)

Groep	Vegetatietype	Planten	
		SR +/- SE	Shannon +/- SE
1	Venige heide	10.50 +/- 4.50 (ab)	1.30 +/- 0.33 (abc)
2	Natte heide; pionierstadia	9.00 +/- 0.93 (ab)	1.29 +/- 0.08 (b)
3	Natte heide; latere successiestadia	8.69 +/- 0.58 (ab)	1.14 +/- 0.05 (bc)
4	Soortenarme (geplagde) heide	6.60 +/- 1.33 (b)	0.62 +/- 0.14 (c)
5	Droge heide	9.39 +/- 0.83 (b)	0.78 +/- 0.11 (c)
6	Droge heide met fijne grassen	11.25 +/- 0.92 (a)	1.37 +/- 0.12 (b)
7	Heideakkers en bekalkt plagvlak	24.75 +/- 3.75 (c)	2.18 +/- 0.10 (a)

behorende tot groep 4 en 5 hebben een significant lagere diversiteit ten opzichte van de natte heide vegetaties in de pioniersstadium (groep 2; ANOVA: Games-Howell post-hoc: $p < 0.05$) en als de droge heidevegetaties met minerale invloed (groep 6 en 7; ANOVA: Games-Howell post hoc: $p < 0.05$, $p < 0.01$ resp.). De diversiteit van monsterpunten met een substantiële minerale aanrijking (groep 7) is significant hoger dan alle andere groepen exclusief groep 1. Van groep 1 maakt het lage aantal monsterpunten ($n=2$) een statistische vergelijking tussen deze en andere groepen weinig zinvol.

4.4.4 Relatie tussen soortenrijkdom en diversiteit van vegetatie en soortenrijkdom van loopkevers en spinnen

Er bestaat een positief verband tussen zowel de soortenrijkdom en diversiteit van de vegetatie en de soortenrijkdom van de bemonsterde loopkevers en spinnen in de monsterpunten (soortenrijkdom vegetatie: Fig. 4.7; loopkevers: $p < 0.001$; $R^2=0.213$; spinnen: $p < 0.001$; $R^2=0.178$; bij uitsluiting van één extreme outlier. Het verband inclusief deze outlier is eveneens significant, zie bijschrift; diversiteit vegetatie: Fig. 4.7; loopkevers: $p < 0.001$; $R^2=0.224$; spinnen: $p < 0.001$; $R^2=0.181$). Dit verband toont aan, dat de diversiteit van de vegetatie voor (hoofdzakelijk) predatore bodemactieve ongewervelden een belangrijke bepalende factor is voor het aantal invulbare niches. Deze kunnen gerelateerd zijn aan een vergroting van de ruimtelijke heterogeniteit, maar kunnen daarnaast ook een afspiegeling zijn van bottom-up interacties tussen plant diversiteit, herbivore en detritivore prooisorten en predatoren (Haddad *et al.*, 2009, Siemann *et al.*, 1999). Deze laatste interactie kan derhalve eveneens gerelateerd zijn aan interacties tussen bodemchemie, plantchemie en daarmee samenhangende voedselkwaliteit van de vegetatie.

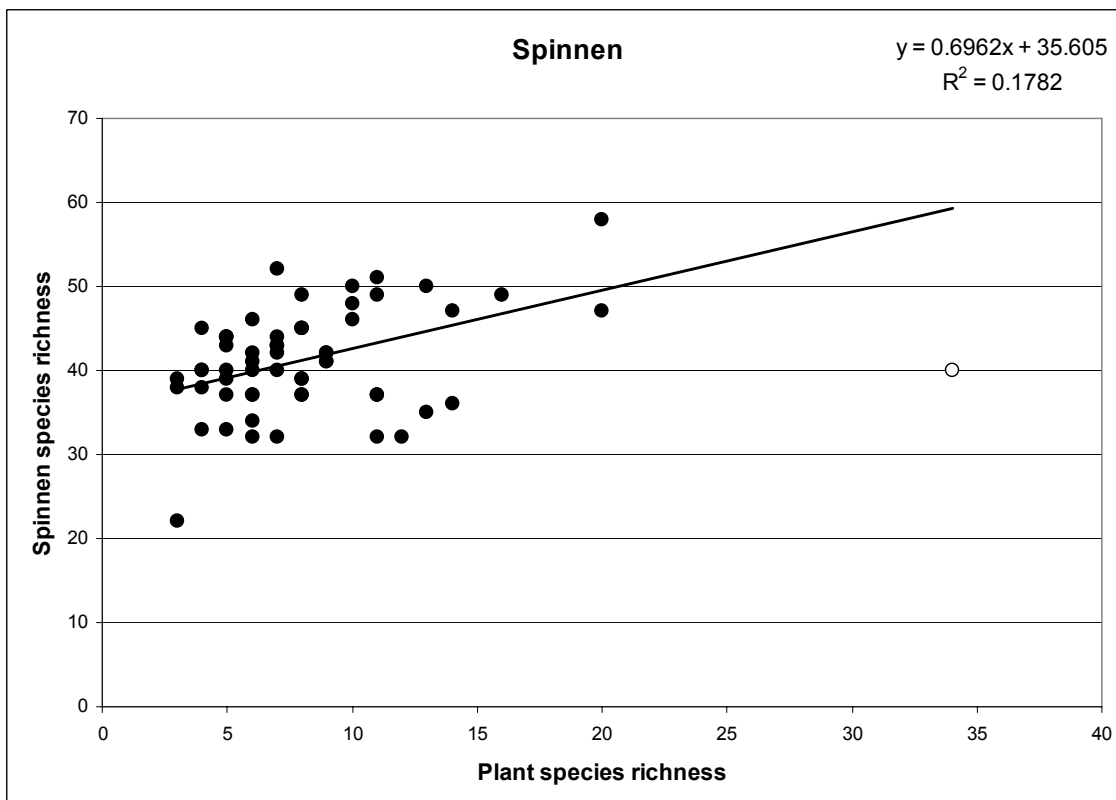
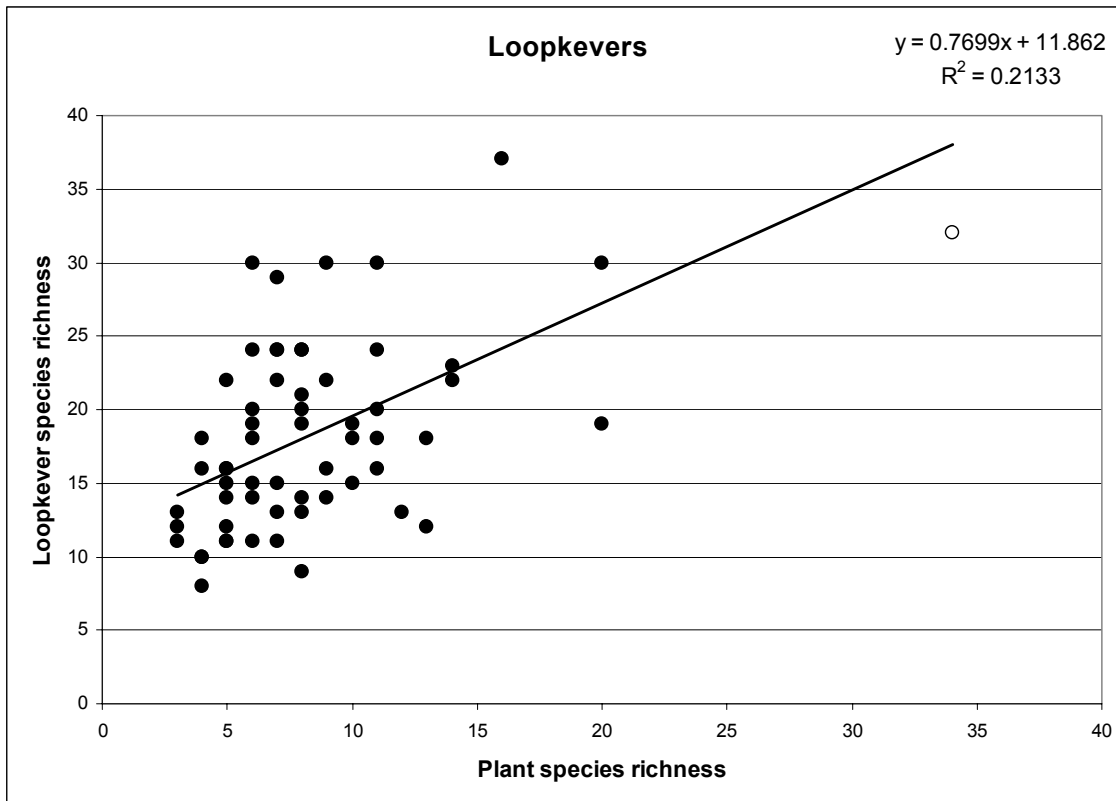


Fig. 4.7: Relatie tussen plant species richness en species richness van loopkevers (boven) en spinnen (onder). Open cirkel; extreme outlier die niet in de lineaire regressievergelijking is opgenomen. (De relatie inclusief deze outlier is een significant logaritmisch verband voor loopkevers ($R^2=0.290$; $p<0.01$) en spinnen ($R^2=0.140$; $p<0.01$) (data niet getoond).)

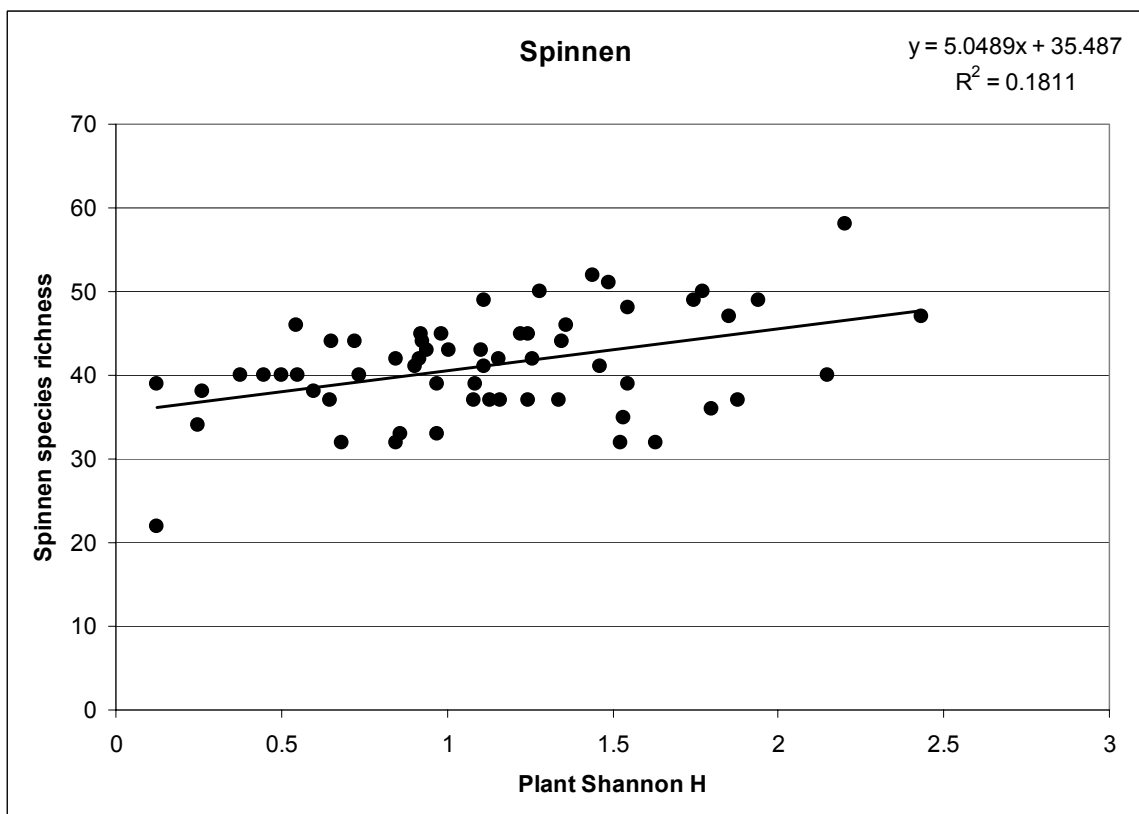
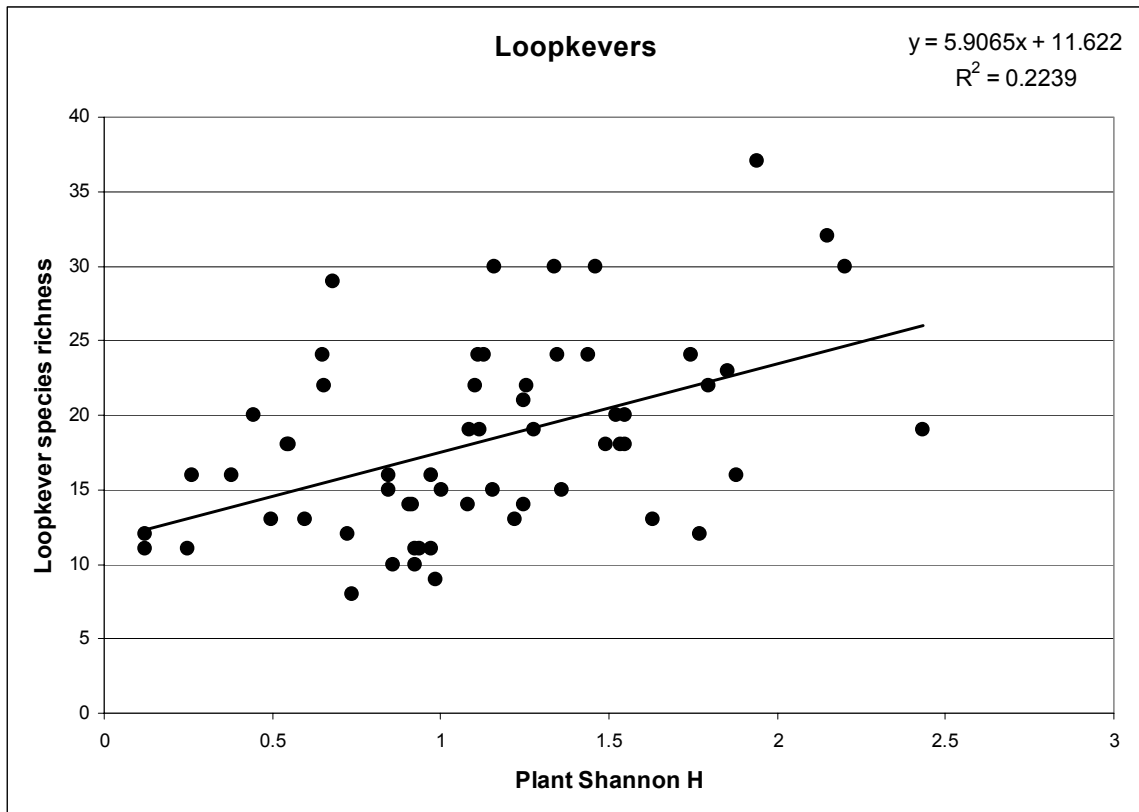


Fig. 4.8: Relatie tussen diversiteit van de vegetatie (plant Shannon diversiteitsindex H) en de soortenrijkdom van loopkevers (boven) en spinnen (onder) in alle monsterpunten.

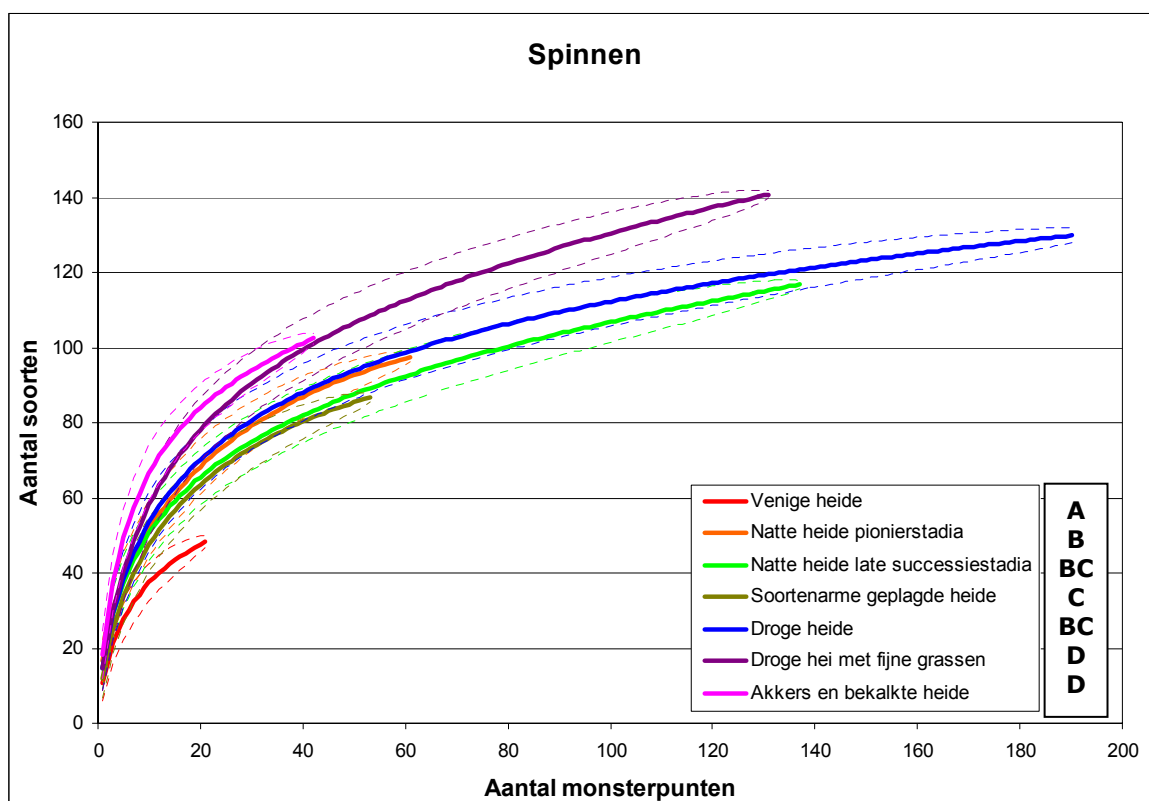
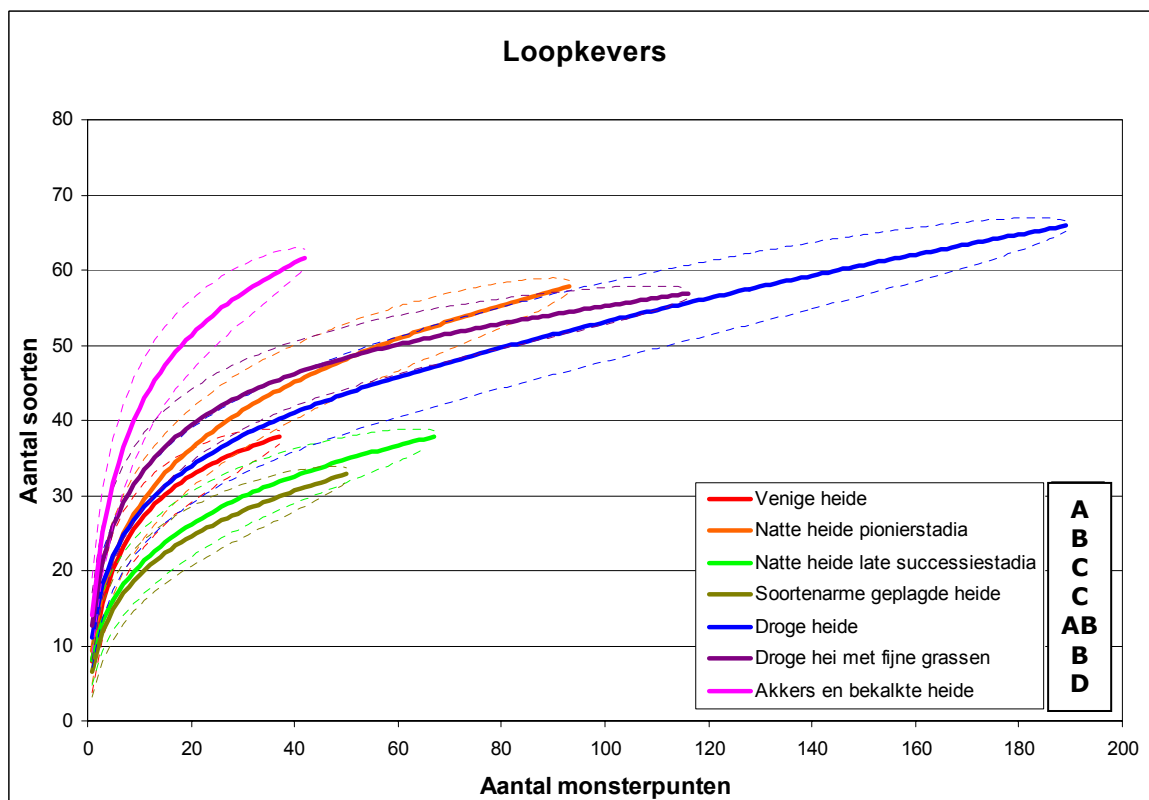


Fig. 4.9: Cumulatieve soortenrijkdomcurves \pm 95% Confidence intervals (gestippelde lijnen) van bemonsterde loopkevers (A) en spinnen (B) in de verschillende clusters. Letters achter de clusters geven significante verschillen weer.

4.4.5 Soortenrijkdomcurves van loopkevers en spinnen op basis van vegetatieclusters

De cumulatieve curves (Fig. 4.9), zoals ook in de analyse op basis van beheertype gebruikt, zijn in dit geval gebaseerd op het aantal monsters, aangezien de bemonsteringsintensiteit tussen de groepen ongelijk is.

Loopkevers

De hoogste soortenrijkdom van loopkevers is aangetroffen in "heideakkers en bekalkte heide". "natte heide in pionierstadia", "droge heide met fijne grassen" en "droge heide" verschillen onderling niet significant in soortenrijkdom en nemen een intermediaire positie in met betrekking tot soortenrijkdom over alle monsterpunten. "venige heide" (niet significant verschillend met "droge heide"), "natte heide in latere successiestadia" en "soortenarme geplagde heide" hebben een lage soortenrijkdom in vergelijking met de andere vegetatieclusters.

Spinnen

De hoogste soortenrijkdom van loopkevers is aangetroffen in "heideakkers en bekalkte heide" en "droge heide met fijne grassen". "Droge heide", "natte heide in pionierstadia" en "natte heide in late successiestadia" verschillen onderling niet significant in soortenrijkdom en nemen een intermediaire positie in met betrekking tot soortenrijkdom over alle monsterpunten. "Soortenarme (geplagde) heide" (niet significant verschillend met "natte heide in late successiestadia") en "venige heide" hebben een lage soortenrijkdom in vergelijking met de andere vegetatieclusters.

4.4.6 Diptera families: voedselgilden

De verhoudingen van de voedselgilden over de verschillende vegetatieclusters (Fig. 4.10) verschillen onderling sterker van elkaar dan wanneer de monsterpunten verdeel worden op basis van gevoerd beheer (Fig. 4.4, eerder in dit hoofdstuk). Microfage soorten nemen een dominante positie in bij de clusters "venige heide" en "natte heide in pionierstadia", wat een bevestiging is van de aanname, dat deze groep met name goed is aangepast aan semi-aquatische milieus. Detritivoor/fungivore soorten zijn dominant in alle andere clusters. Herbivore soorten nemen een groter aandeel in "soortenarme heide", "droge heide met fijne grassen" en akkers" en "bekalkte heide" in. Met name in de twee laatstgenoemde clusters nemen zij een relatief groot aandeel in ten opzichte van de andere clusters.

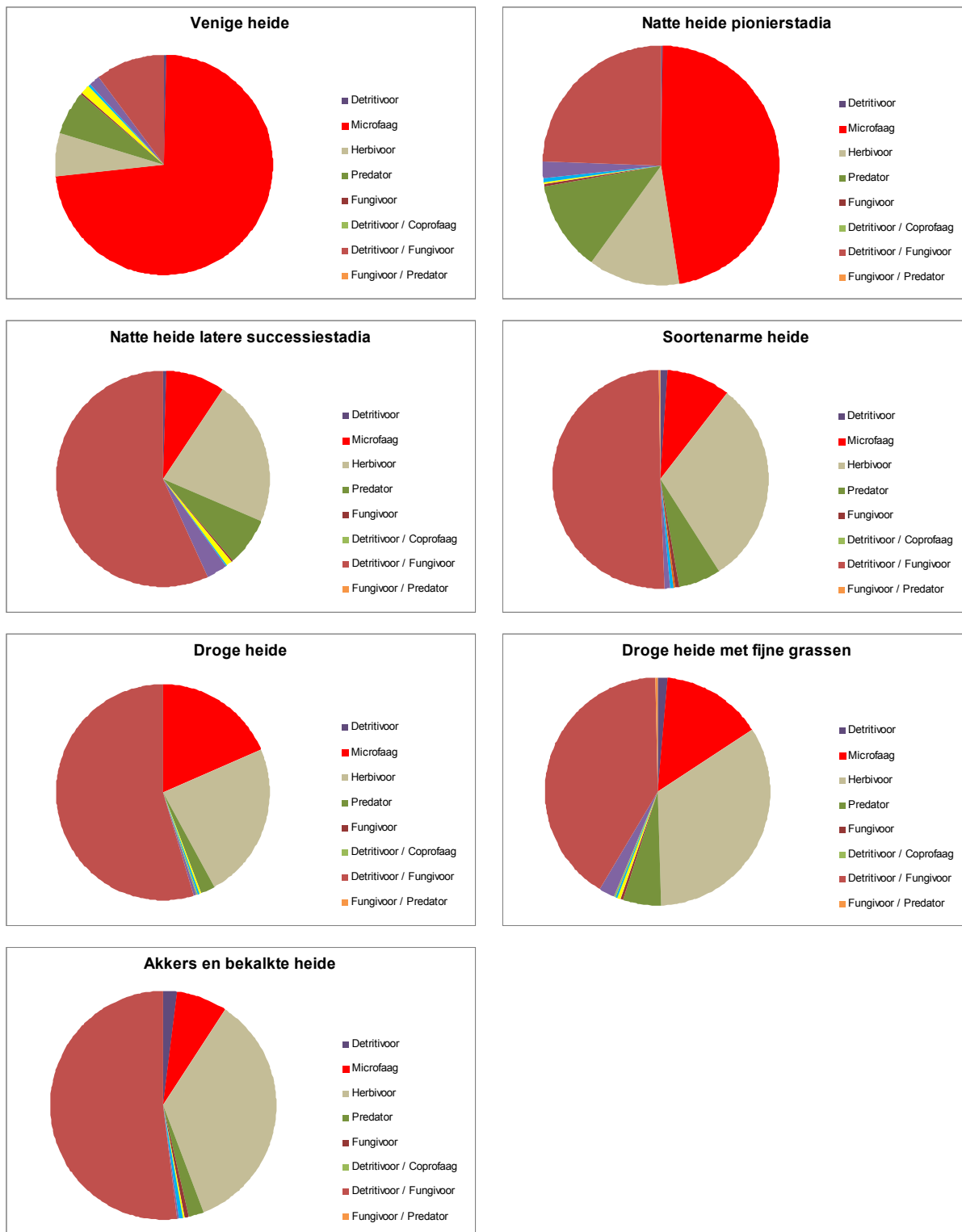


Fig. 4.10: Relatieve verhoudingen tussen verschillende Diptera families onderverdeeld naar voedselgilde, tussen de verschillende clusters van monsterpunten.

4.5 Soorteigenschappenanalyse van loopkevers

Van alle Nederlandse loopkevers is door Hans Turin een database opgesteld (deel gepubliceerd in (Turin, 1991; 2000) en voor de auteurs beschikbaar gesteld. In deze database zijn gegevens over soorteigenschappen, onder andere voortplantingsstrategie, grootte en voedselgilde voor verreweg de meeste loopkevers samengebracht. Door gebruik te maken van een aantal relevante combinaties van deze soorteigenschappen zijn de bemonsterde loopkevergemeenschap geanalyseerd op basis van een drietal relevante eigenschappen: voortplantingsstrategie, voedselgilde en gewichtsklassen.

4.5.1 Voortplantingsstrategie

Op basis van het stadium van overwintering, voortplantingsperiode en de activiteitsperioden van larven en adulten zijn alle bemonsterde loopkevers ingedeeld in een aantal voortplantingsstrategieën. Tabel 4.5 geeft een overzicht van de verschillende strategieën. Allereerst is een indeling gemaakt in overwintering. Groep A bestaat uit adulte overwinteraars, groep B uit larve overwinteraars en groep C uit larve en adulte overwinteraars. Deze groepen zijn verder onderverdeeld op basis van de voortplantingsperiode en de daaruit volgende activiteitsperioden van zowel de adulten als de larven.

Allereerst zullen de strategieën die een belangrijk aandeel (zowel op basis van aantal soorten als numeriek) van de loopkeversamenstelling van de monsterpunten innemen, besproken worden. De meeste loopkeversoorten bestaan uit adulte overwinteraars met voortplanting in het voorjaar (A1). De larvale periode bij deze soorten ligt hoofdzakelijk in de zomerperiode. Verse adulten verschijnen in het najaar, die vervolgens in overwintering gaan. De soorten behorende tot groep A2 wijken af van de eerder genoemde strategie door een verschuiving van de voortplantingsperiode naar de winter. Larvale activiteit van deze groep is derhalve vroeger in het jaar dan van groep A1. Verpoping vindt eerder in het jaar plaats, waardoor adulten voldoende tijd hebben om energie en voedingsstoffen nodig voor reproductie voor de overwinteringsperiode te vergaren.

Een tweede belangrijke groep bestaat uit soorten die als larve overwinteren, in het voorjaar actief zijn en bij aanvang van de zomerperiode verpoppen (B1). Adulten verschijnen in de zomer, voortplanting vindt plaats in de herfst. Soorten behorende bij groep B2 zijn mogelijk bivoltien. Voortplanting vindt zowel in het voorjaar als het najaar plaats. Verse adulten in het voorjaar zijn direct in staat om tot voortplanting over te gaan, wat betekent dat alle energie en voedingsstoffen nodig voor reproductie in het larvale stadium zijn vastgelegd. Deze larven, die in het voorjaar en zomer actief zijn, produceren de tweede generatie adulten, die in het najaar voortplanten. De hoeveelheid larven van de eerste generatie zal naar verwachting lager zijn dan de hoeveelheid larven van de tweede generatie, gezien de verschillen in seizoen waarop voedsel voor het adulte stadium vergaard dient te worden. Soorten behorende tot groep C3 hebben langlevende adulten die zowel in het voorjaar als het najaar voortplanten. De actieve larvale periode bevindt zich zowel in het

Tab. 4.5: Samenvatting van de verschillende reproductiestrategieën van de bemonsterde loopkevers.

strategie	aantal soorten	overwintering	voortplanting	larve	adult	opmerkingen
A1	46	adult	voorjaar	zomer	voor en najaar	
A2	5	adult	winter	voorjaar en zomer	voor en najaar	
A3	1	adult	herfst	voorjaar en zomer	jaarrond	langlevende adulten, ei overwintering?
A4	1	adult	herfst	herfst en winter	jaarrond	verpopping in winter
A5	2	adult	voorjaar en herfst	voorjaar en zomer	voor en najaar	
B1	16	larve	herfst	herfst tot lente	zomer-herfst	
B2	3	larve	voorjaar en herfst	winter en zomer	voorjaar tot najaar	bivoltien?
B3	1	larve	winter en herfst	winter en voorjaar	voor en najaar	
B4	1	larve	lente	herfst en winter	voorjaar	
C1	2	adult en larve	herfst	winter en voorjaar	jaarrond	langlevende adulten
C2	2	adult en larve	herfst	jaarrond	jaarrond	langlevende larven
C3	7	adult en larve	voorjaar en herfst	winter en zomer	voor en najaar	langlevende adulten?
C4	1	adult en larve	voorjaar	zomer-herfst en zomer tot winter	voor en najaar	gedeeltelijke overwintering larven of lange larvale periode

najaar als in de zomer plaats. Generatiewisselingen vinden plaats in de lente en de herfst. Soorten behorende tot groep C4 tenslotte kennen een volledige tot gedeeltelijke larvale overwintering. Van één soort, *Oxypselaphus obscurus*, verpopt een deel van de in de zomer actieve larven in het najaar en één deel verpopt pas in het voorjaar. Verse adulten verschijnen derhalve zowel in het voor- als het najaar. Twee andere soorten (*Cicindela hybrida* en *Cicindela campestris*) kennen langlevende larven die gedurende het gehele zomerseizoen kunnen verpoppen. Verse adulten overwinteren en planten zich in het voorjaar voort.

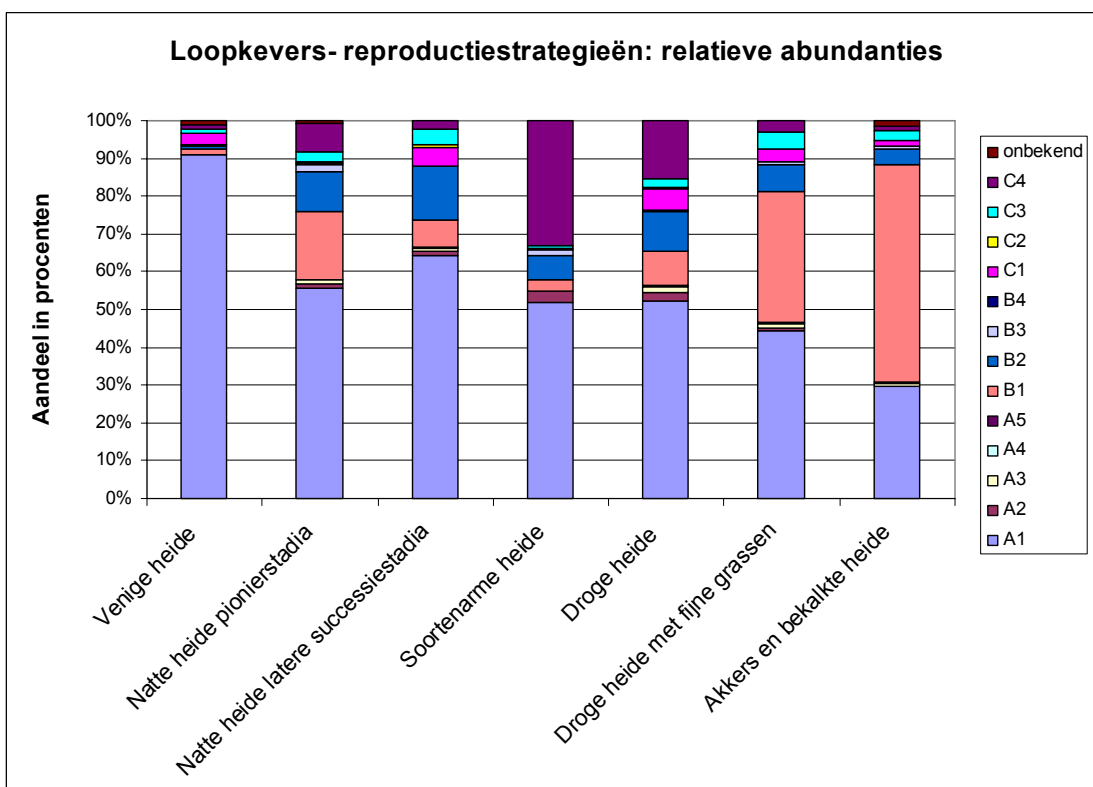
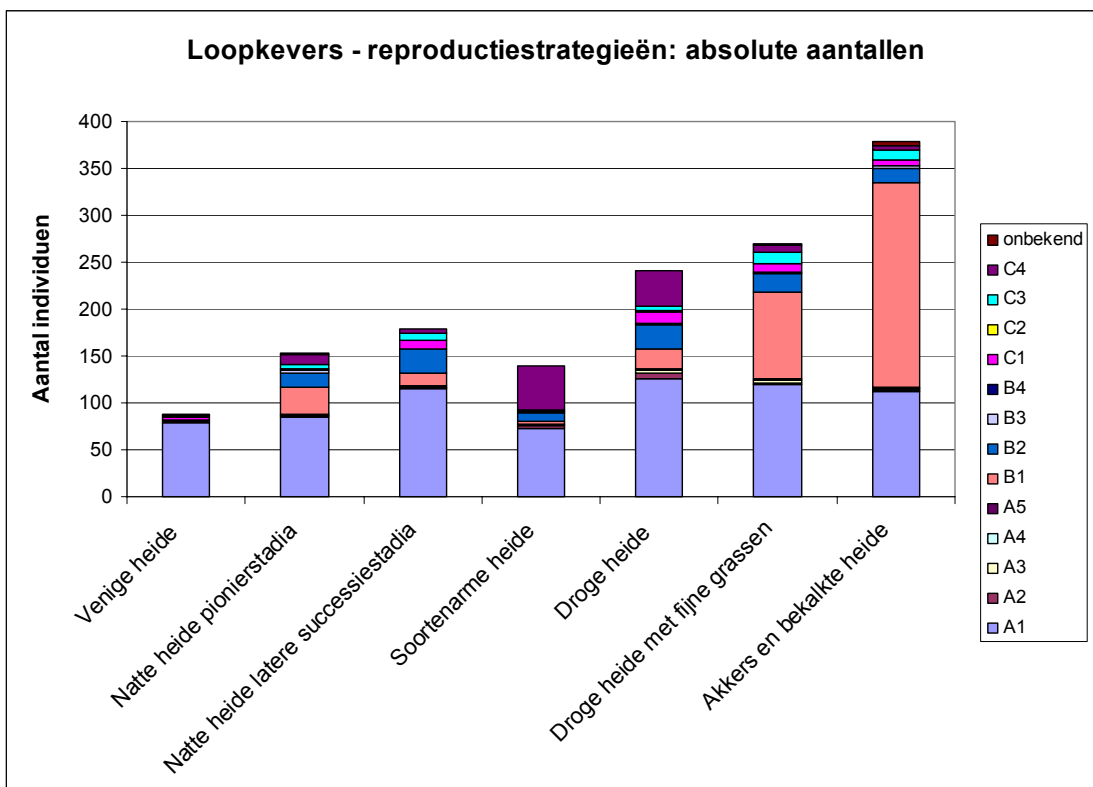


Fig. 4.11: Absoluut (boven) en relatief (onder) aandeel van loopkevers ingedeeld volgens verschillende overlevingsstrategieën binnen de zeven groepen uit de twinspanclassificatie (Fig. 4.6). Voor uitleg van de verschillende strategieën zie tabel 4.5. Voor naamgeving van de verschillende clusters zie tabel 4.2.

Verschillen tussen de groepen monsterpunten

Adulte overwinteraars met voortplanting in het voorjaar nemen in alle monsterpunten een groot deel van de loopkeversamenstelling in (Fig. 4.11). In groep 1 ("venige heide") behoort het overgrote deel van de bemonsterde loopkevers tot deze groep. Soorten met een larvale overwintering (strategie B1 en B2) kennen een groter relatief aandeel in de monsterpunten behorende bij groep 2, 3 en 5 ("natte heide in pionierstadia", "natte heide in latere successiestadia" en "droge heide"). Dit aandeel is nog groter in groep 6 en 7 ("droge heide met fijne grassen" en "akkers en bekalkte heide"). Soorten behorende bij groep C3 volgen hetzelfde patroon, maar nemen nergens een groot aandeel van het totaal in. Tenslotte behoren in groep 4 en 5 ("soortenarme heide" en "droge heide") een groot aandeel van de bemonsterde loopkevers tot groep C4. Dit aandeel wordt nagenoeg volledig door het hier in grote aantallen voorkomen van *Oxypselaphus obscurus* bepaald.

4.5.2 Voedselgilden

De meeste loopkevers behoren tot carnivore en insectivore voedselgilden, maar daarnaast bestaan er een aanzienlijk aantal herbivore soorten. Deze laatste groep is in hun adulte levensstadium gespecialiseerd op het eten van plantenzaden. De mate van specialisatie binnen de herbivore groep is gezien hun voedselbron vrij sterk ontwikkeld. Binnen de carnivore en insectivore groepen is hier meer variatie aanwezig. Alle loopkevers zijn onderverdeeld volgens hun voedselvoorkeur: carnivoor (Turin; 1991; 2000: accepteren bij voedselaanbod experimenten slakken, wormen etc.), herbivoor, omnivoor, insectivoor en soorten die in meer of mindere mate gespecialiseerd zijn op springstaarten. Daarnaast is onderscheid gemaakt in de mate van specialisatie: generalistische, matig specialistische en specialistische soorten (Tab. 4.6).

Tab. 4.6: omschrijving van de verschillende voedselgilden binnen de bemonsterde loopkevers

Groep	Omschrijving
GC	Generalistische carnivoren
MC	Matig specialistische carnivoren
MI	Matig specialistische insectivoren
MO	Matig specialistische omnivoren
MS	Matig specialistisch; springstaarten
SC	Specialistische carnivoren
SH	Specialistische herbivoren; zaadeters
SS	Specialistisch; springstaarten

De belangrijkste verschillen in voedselgilden tussen groepen monsterpunten zijn te vinden bij de generalistische carnivoren, matig specialistische carnivoren en matig specialistische insectivoren (Fig. 4.12). De laatstgenoemde groep, de specialistische insectivoren,

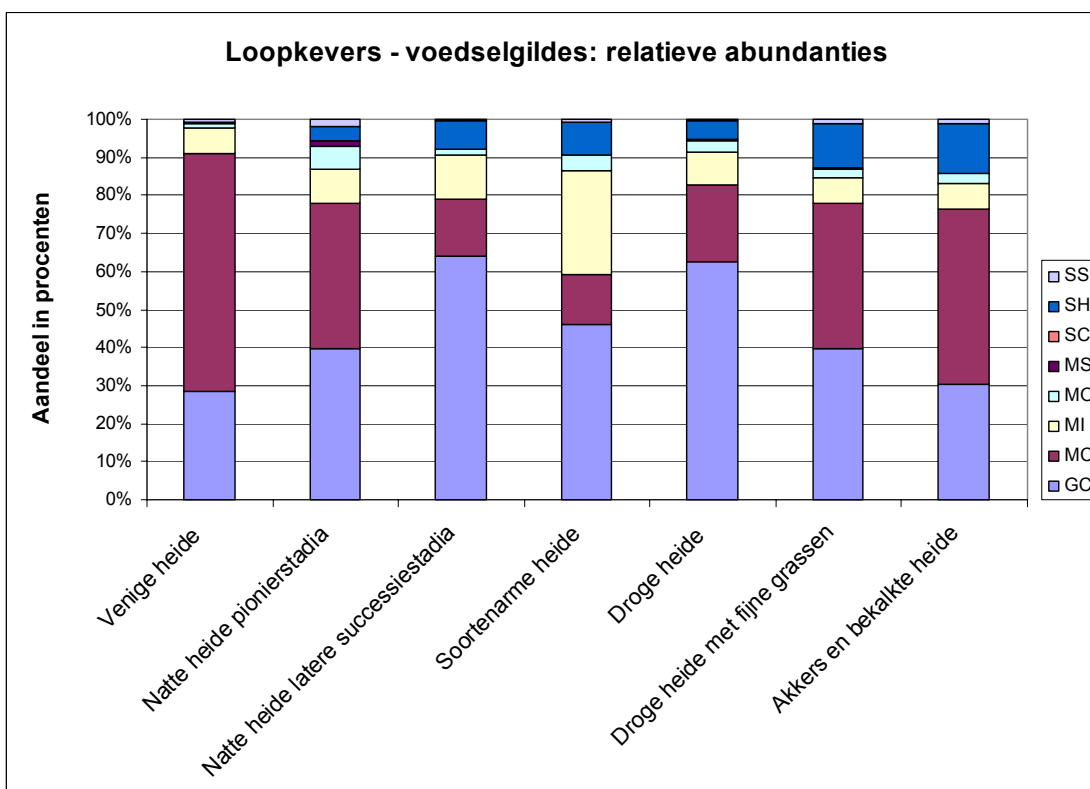
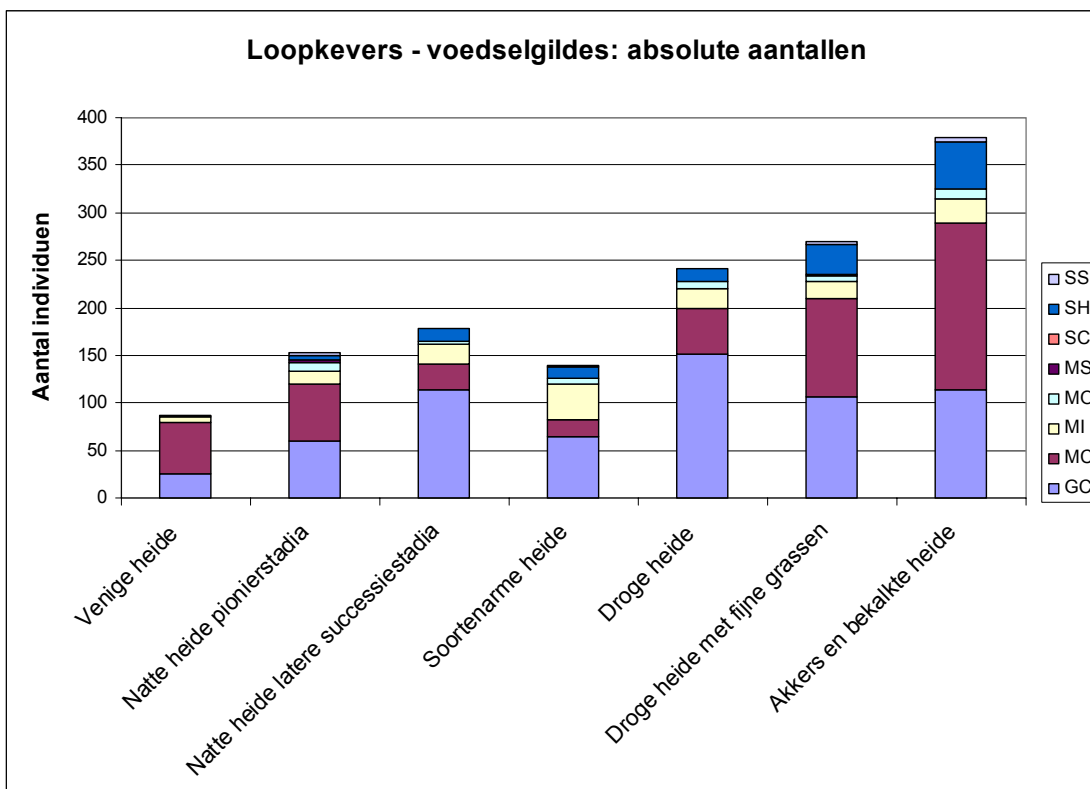


Fig. 4.12: absoluut (boven) en relatief (onder) aandeel van loopkevers ingedeeld volgens verschillende voedselgildes binnen de 7 groepen uit de twinspanclassificatie (Fig. 4.6) Voor uitleg van de verschillende voedselgildes zie tabel 4.5. Voor naamgeving van de verschillende clusters zie tabel 4.2.

neemt een groter aandeel in de monsterpunten behorende bij groep 4 ("soortenarme heide") in. Generalistische carnivoren nemen een groter aandeel in zowel de natte als droge heide ten nadele van matig specialistische, carnivore soorten. Herbivore specialisten nemen een iets groter aandeel in in de monsterpunten behorende bij groep 6 en 7 ("heide met fijne grassen" en "akkers en bekalste heide"). Springstaart-specialisten nemen een zeer laag aandeel in binnen alle groepen.

4.5.3 Gewichtsklassen

Een groot aandeel van de loopkevers van groep 1 behoort tot de groep van zeer grote loopkevers (Fig. 4.13). Dit aandeel wordt binnen deze groep door het hier voorkomen van *Carabus clathratus* in het monsterpunt van de Strabrechtse Heide bepaald. Deze soort kent een amfibische levenswijze en kan met name aan venoevers hoge dichtheden behalen. Binnen de andere groepen is het meest opvallende verschil tussen groep 4 ("soortenarme heide") en de andere groepen. Het aandeel kleine, lichte soorten is in groep 4 veel hoger dan in de andere groepen monsterpunten. Het relatieve aantal grote tot middelgrote soorten is het hoogst in groep 6 en 7 ("heide met fijne grassen" en "akkers en bekalste heide"). De tot groep 5, droge heide monsterpunten, behorende soorten nemen qua grootteverdeling de plaats tussen groep 4 en groep 6 in.

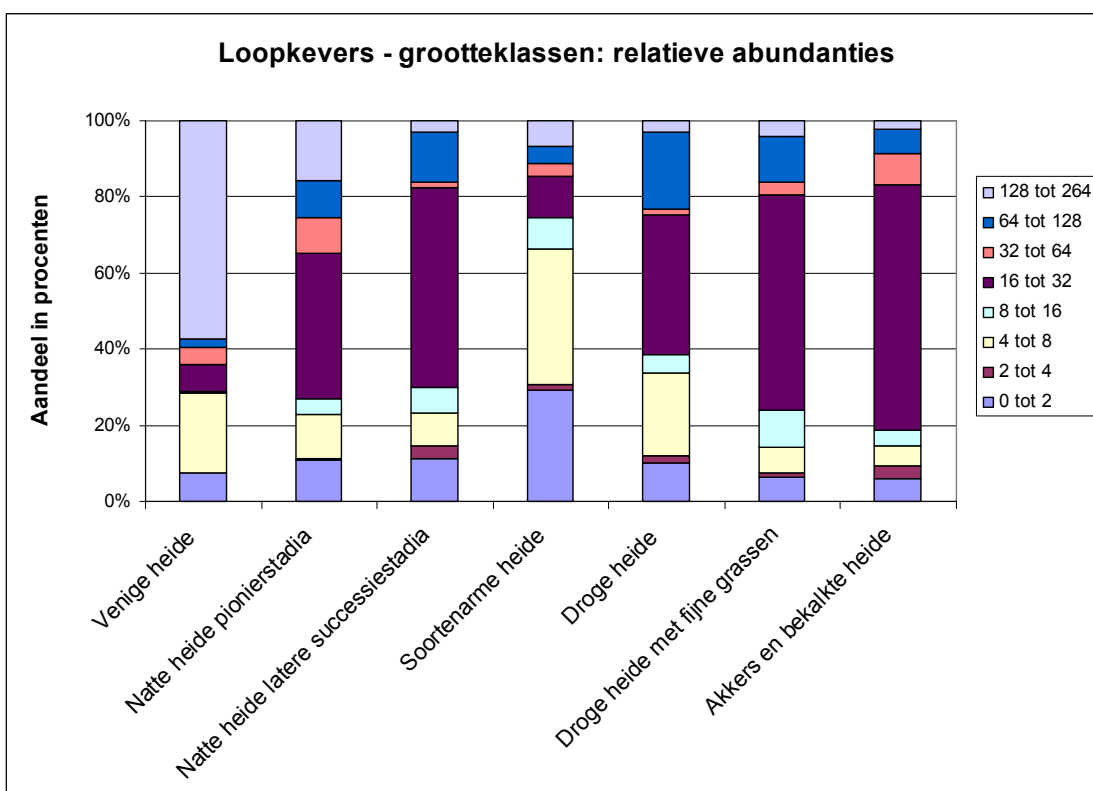
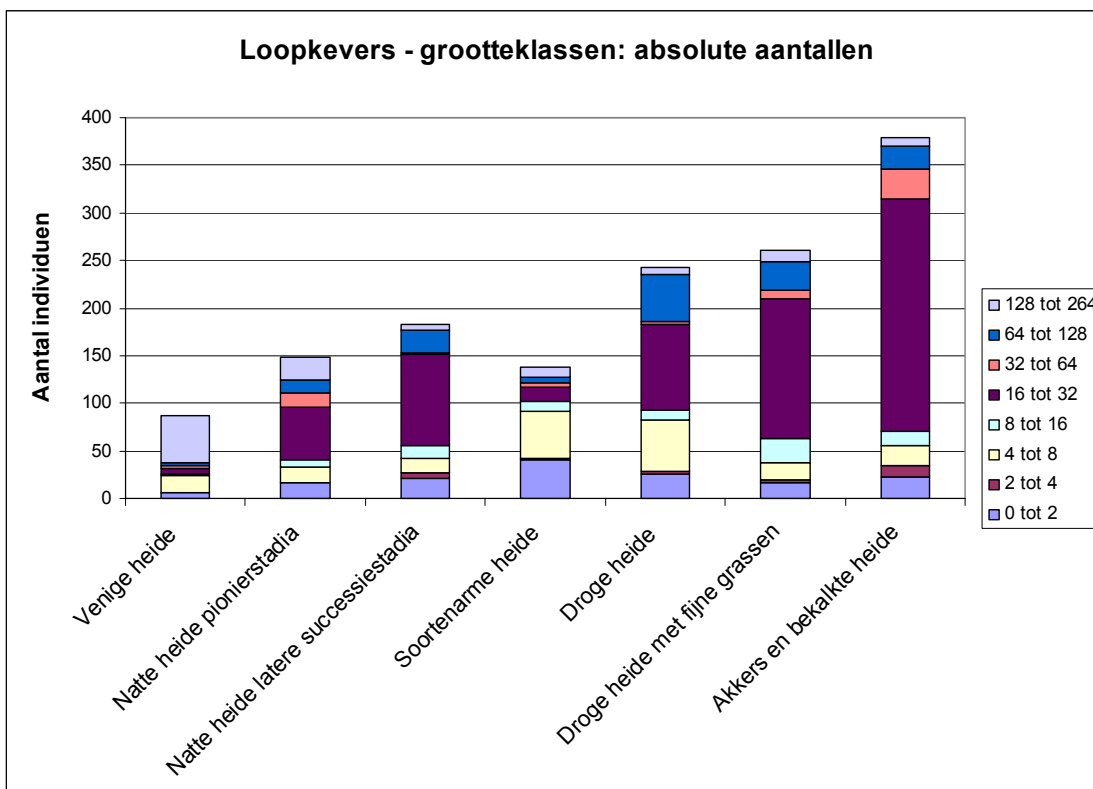


Fig. 4.13: absoluut (boven) en relatief (onder) aandeel van loopkevers ingedeeld volgens verschillende gewichtsklassen binnen de 7 groepen uit de twinspanclassificatie (Fig. 3.11).

4.6 Veldkrekels

Veldkrekels (*Gryllus campestris*) komen niet voor op het Dwingelderveld. Op de Strabrechtse Heide daarentegen is echter een van de grootste populaties van Zuid-Nederland aanwezig. De soort bereikt in Nederland haar noordelijke areaalgrens. In Noord Nederland komt zij niet voor. In het verleden was deze soort veel algemener. De soort staat op de Nederlandse rode lijst als "Bedreigd" aangemerkt (LNV, 1998, Odé, 1999, LNV, 2004). De huidige populaties concentreren zich veelal in heidesystemen, waardoor de soort in Nederland te boek staat als karakteristieke soort van het heidelandschap (Kleukers *et al.*, 1997). In de potvalbemonstering op de Strabrechtse Heide bleek, dat er duidelijke verschillen in aantal gevangen individuen tussen de verschillende monterpunten bestond. Deze verschillen zijn op basis van het gevoerde beheer en op basis van de verschillende clusters geanalyseerd.

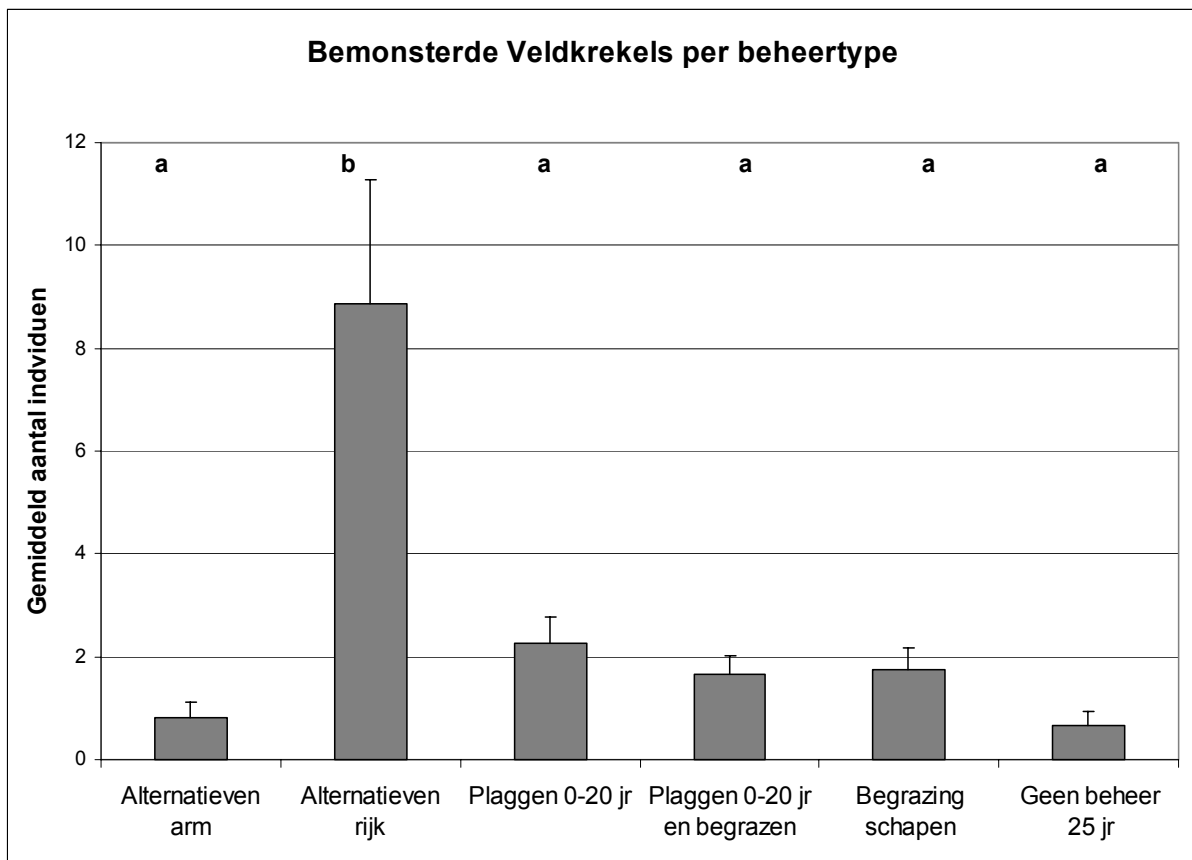


Fig. 4.14: Gemiddelde dichtheid van Veldkrekels +/- SE (adulten en nymfen) in de verschillende typen monterpunten. Verschillende letters boven balken geven significante verschillen aan.

4.6.1 Verschillen in dichtheid

De dichtheid van veldkrekels (adult en nymf) was significant hoger in de alternatieve monterpunten met mineralenrijke eigenschappen (Fig. 4.14; Kruskal-Wallis, $p < 0.001$; Bonferroni gecorrigeerde post-hoc paarsgewijze Mann-Whitney test: $p < 0.05-0.001$, Bonferroni correctieparameter: threshold $p = 0.05/15 = 0.0033$, zie ook Tab. 4.7).

Er is geen significant verschil in dichtheid aangetoond tussen de overige beheertypen.

Tab. 4.7: Overzicht resultaten multiple comparison Mann-Whitney test op verschillen in aantal bemonsterde individuen Veldkrekels *Gryllus campestris*. *= p<0.05; **=p<0.01 ***= p<0.001. Voor verklaring afkortingen zie tabel 3.2 en 3.3.

		ADD arm	ADD rijk	G+P	GRS	NUL	ADD arm	ADD rijk	G+P	GRS	NUL	ADD arm	ADD rijk	G+P	GRS	NUL	
		Adult	Adult	Adult	Adult	Adult	Nymf	Nymf	Nymf	Nymf	Nymf	totaal	totaal	totaal	totaal	totaal	
ADD rijk	Adult	ns															
G+P	Adult	ns	ns														
GRS	Adult	ns	ns	ns													
NUL	Adult	ns	*	ns	ns												
PLG	Adult	ns	ns	ns	ns	ns											
ADD rijk	Nymf						**										
G+P	Nymf						ns	ns									
GRS	Nymf						ns	ns	ns								
NUL	Nymf						ns	**	ns	ns							
PLG	Nymf						ns	ns	ns	ns	ns						
ADD rijk	totaal											***					
G+P	totaal											ns	**				
GRS	totaal											ns	**	ns			
NUL	totaal											ns	***	ns	ns		
PLG	totaal											ns	*	ns	ns	ns	

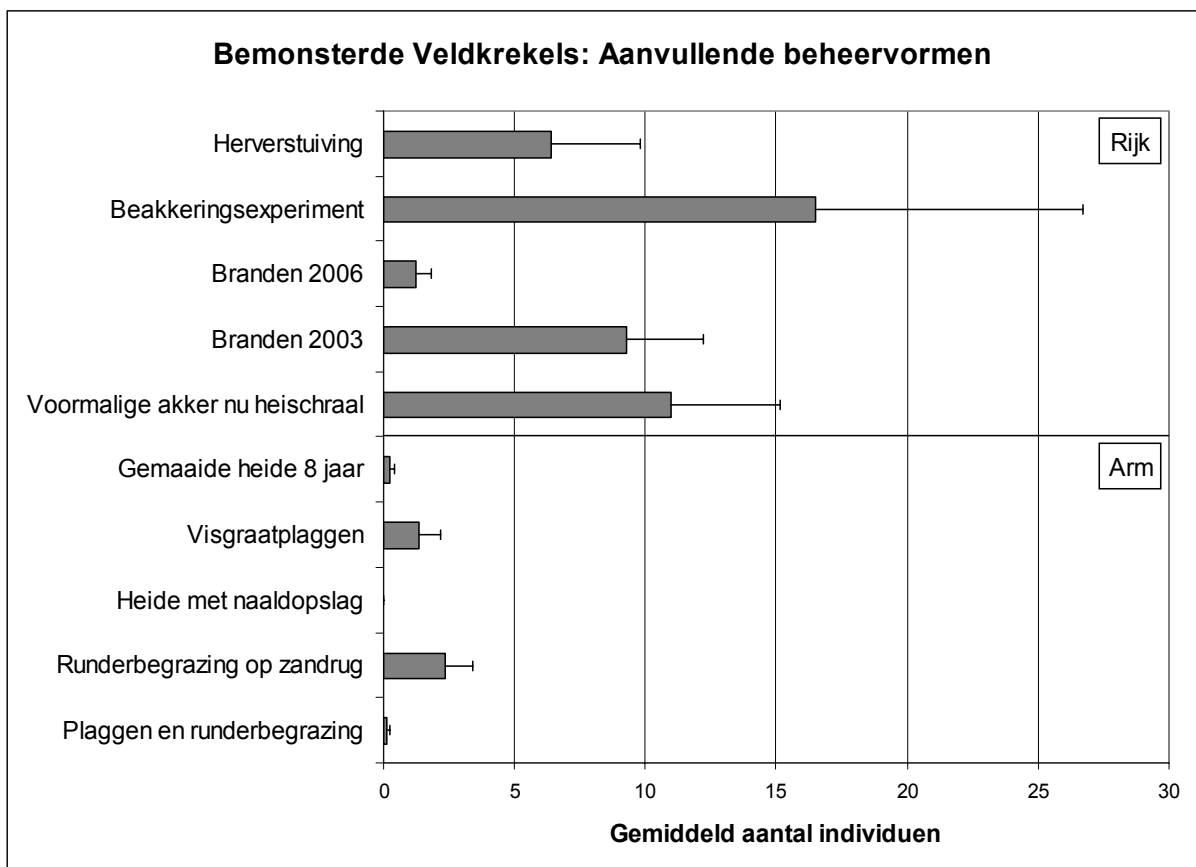


Fig. 4.15: Gemiddelde dichtheid van veldkrekels +/- SE per monsterpunt binnen de alternatieve beheervormen.

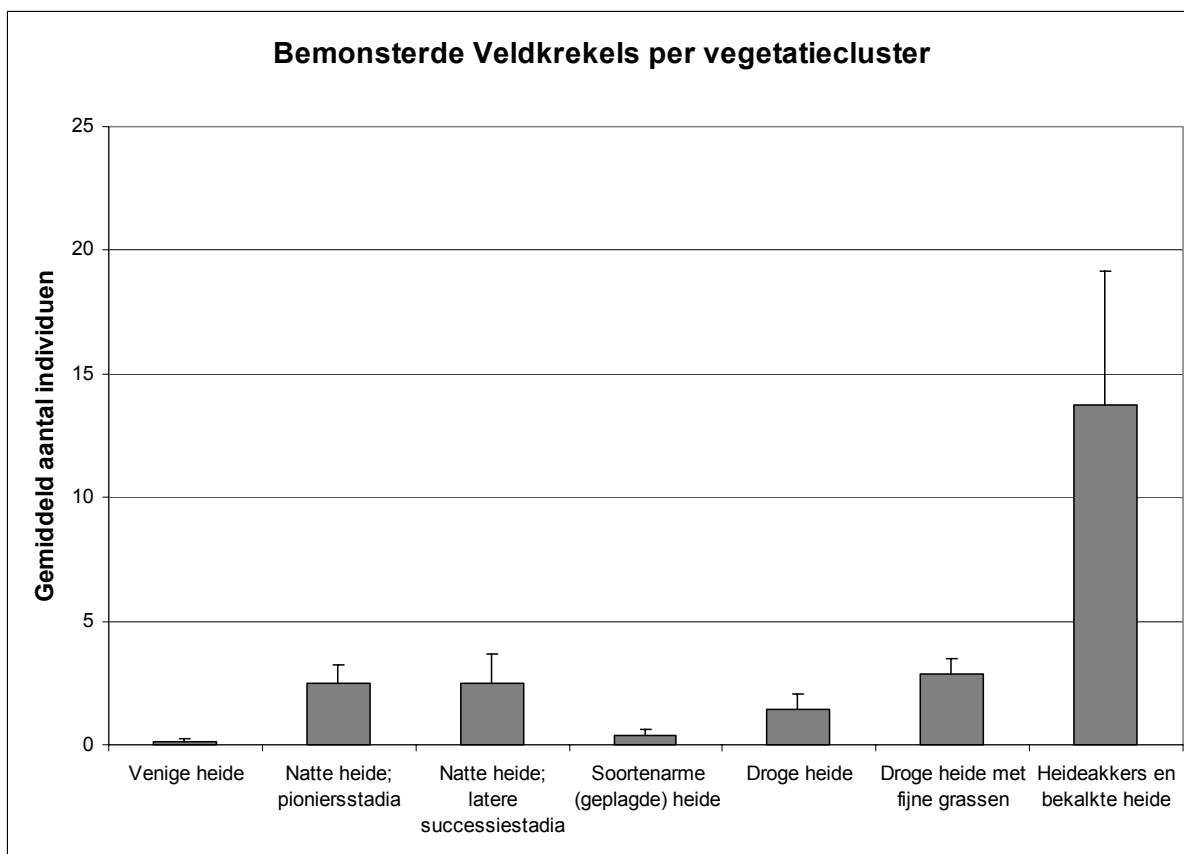


Fig. 4.16. Gemiddeld aantal bemonsterde Veldkrekels (nymfen en adulten) ± SE onderverdeeld naar vegetatieclustering.

4.6.2 Verschillen in dichtheid binnen de alternatieve beheervormen

De hoogste dichtheid van veldkrekels in de alternatieve beheervormen zijn aangetroffen in het akkerexperiment, gevolgd door het permanent braakliggende akker met heischrale vegetatie (Fig. 4.15). Onduidelijk is de oorzaak van het verschil tussen de twee brandvlakken. Mogelijk is dit een effect van de maatregel zelf (bijvoorbeeld verschillen in brandintensiteit). Ook de open gegraven oude zandverstuiving kent een hoge dichtheid aan veldkrekels. Dit patroon is met zekerheid niet enkel een effect van openheid van de vegetatie. De dichtheden in pionierssituaties zoals het visgraat-plagvlak en de gemaaide heide zijn vele malen lager.

4.6.3 Verschillen in dichtheid tussen de vegetatieclusters

Er is een sterk significant verschil in het gemiddelde aantal gevangen individuen tussen de verschillende groepen (fig. 4.16; Kruskal-Wallis: $p < 0.001$). Het verschil in aantal replica's tussen de groepen en het lage aantal replica's bij meerdere groepen (een gevolg van het verschil in aantal monsterpunten dat bij de verschillende clusters is ingedeeld) maakte, dat een post-hoc vergelijking tussen de groepen niet mogelijk was. In figuur 4.16 komt evenwel duidelijk naar voren dat de hoogste aantallen in de heideakkers zijn bemonsterd, al is de variatie tussen de bemonsteringen hier relatief hoog, te zien aan de hoge standard-error waarden.

4.6.4 Verschillen in grootte

Er is een significant verschil in grootte van volwassen vrouwtjes Veldkrekels tussen verschillende typen monsterpunten (Fig. 4.17). De gemiddelde lengte van volwassen vrouwtjes veldkrekels was significant hoger in de monsterpunten met alternatieve beheervormen (arm en rijk) en plagvlakken. Niet significant, maar wel lager is de gemiddelde lengte in begraasde en geplagde/begraasde gebieden. In de terreintypen waar geen beheer is uitgevoerd, zijn veldkrekelvrouwtjes significant kleiner (Kruskal-Wallis; $p < 0.001$. Bonferroni-gecorrigeerde post-hoc paarsgewijze Mann-Whitney test: $p < 0.05 \cdot 0.001$; Bonferroni correctieparameter: threshold $p = 0.05/15 = 0.0033$).

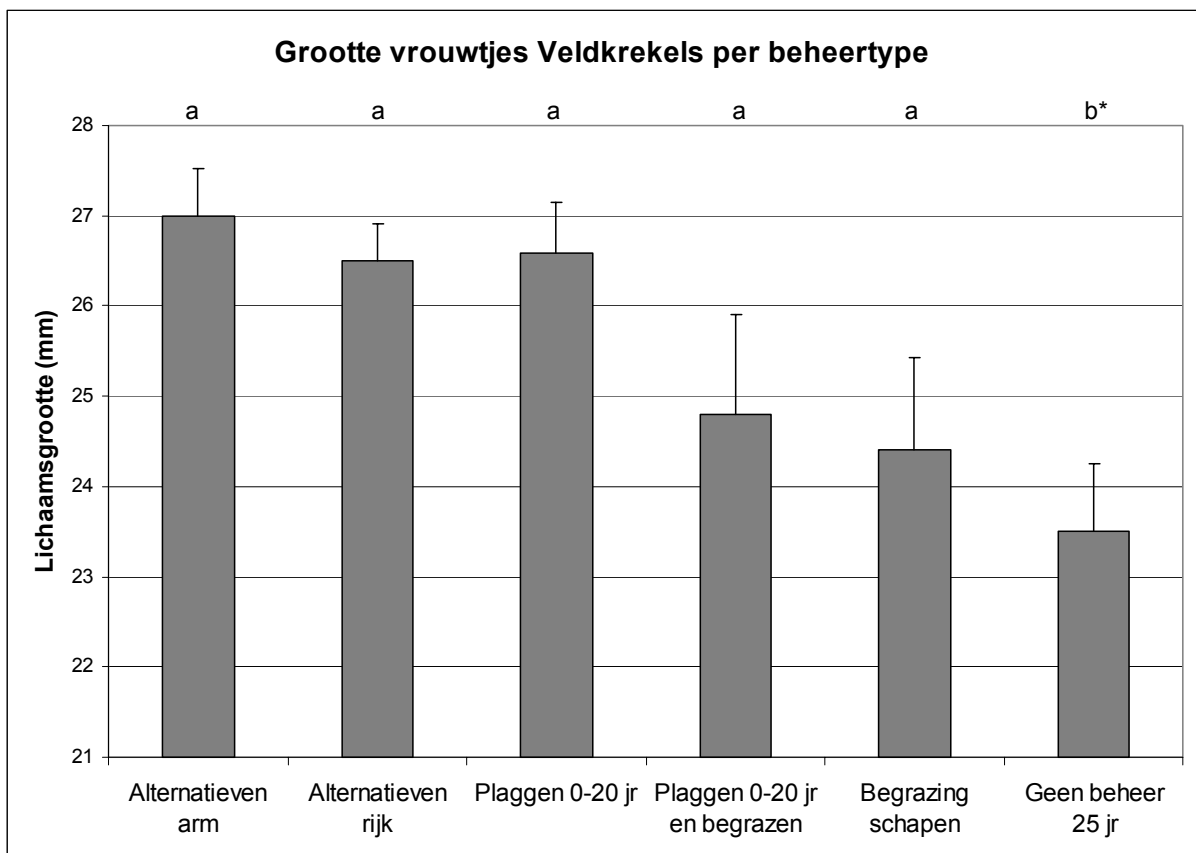


Fig. 4.17: Gemiddelde grootte van vrouwtjes Veldkrekels +/- SE (adulten en nymfen) in de verschillende typen monsterpunten. Verschillende letters boven balken geven significante verschillen aan.

4.7 Synthese van de onderzoeksresultaten

Verschillen in soortenrijkdom, abundantie en *guild structure* tussen de vegetatieclusters geven een scherper beeld van de verschillen in de opbouw van de faunagemeenschappen dan de indeling in beheertypen. Soortenrijkdom van loopkevers en spinnen is positief gecorreleerd met de soortenrijkdom en diversiteit van de vegetatie. Tussen de vegetatieclusters zijn significante verschillen in de soortenrijkdom en diversiteit aangetoond. Deze neemt bij de droge groepen af in de volgorde "akkers en bekalke heide"

> "droge heide met fijne grassen" > "droge heide" > "soortenarme (geplagde) heide". Bij de natte groepen is geen verschil in soortenrijkdom aangetoond, maar blijken er wel kwaliteitsverschillen aanwezig te zijn, onderstreept door de verschillen in soorteigenschappen van loopkevers en *guild structre* van de Diptera-gemeenschap.

Op basis van de gevonden verschillen in verhoudingen van loopkevers, ingedeeld naar soorteigenschappen, komen deze trends duidelijker naar voren. De dichtheid van loopkevers in de monsterpunten met een matige tot sterke mate van minerale aanrijking ("droge heide met fijne grassen en "akkers en bekalkte heide") is hoger dan in de andere groepen monsterpunten. De samenstelling van deze loopkevergemeenschap verschilt bovendien van de andere monsterpunten. Soorten met een larvale overwintering, actieve larvale periode in het voorjaar en actieve adulte periode in de zomer (B1 en B2) nemen een groter aandeel in deze monsterpunten in. Middelgrote soorten nemen een relatief groot aandeel in en de mate van specialisatie van carnivore soorten is sterker ontwikkeld. Het afwezig zijn van deze kenmerken in de andere monsterpunten indiceert een verschil in de periode waarop voldoende voedsel aanwezig is voor ontwikkeling van zowel larven als adulten. In de droge heidemonsters met een groter aandeel fijne grassen en mineraal rijke monsterlocaties is de voedselbeschikbaarheid in het voorjaar hoog genoeg voor larven om zich te kunnen ontwikkelen tot adult. Hierdoor zijn soorten met een reproductiestrategie B1 en B2 in staat om een dominantere positie in deze locaties in te nemen. De zomerperiode wordt door de adulten van deze soorten gebruikt voor ontwikkeling van eieren en in het najaar ontwikkelen de larven zich tot het stadium waarin zij kunnen overwinteren. In de andere monsterpunten wordt de zomerperiode door de larven benut om voor larvale ontwikkeling en wordt in de herfst door de adulten energie en voedsel opgeslagen voor de productie van nageslacht in het voorjaar. Voedselbeschikbaarheid en -kwaliteit dient voor de eerstgenoemde groep voor een langere periode aanwezig te zijn in vergelijking met de andere groepen.

Aan het andere uiterste liggen de monsterpunten behorende bij de armere, droge heidetypen (groep 4 en 5). Het aandeel van soorten met reproductiestrategie C4 is hier hoger dan in de andere monsterpunten, en wordt met name door *Oxypselapus obscurus* bepaald. Deze soort heeft larven die enige mate van plasticiteit vertonen in hun ontwikkelingsduur, een deel van de larven kan, wanneer de voedselcondities gunstig genoeg zijn, in het najaar verpoppen tot adulten en doorlopen dan een A1 strategie. Bij minder gunstige omstandigheden zijn de larven in staat om de zomer- en herfstperiode te benutten voor groei, om na een larvale overwintering in het voorjaar tot het adulte stadium te komen. Deze strategie is met name geschikt in gebieden met een lage mate van voorspelbaarheid van de beschikbaarheid van voedsel, of in gebieden met een laag voedselaanbod. De sterke dominantie van loopkevers behorende bij de lichte gewichtsklassen in de monsterpunten van cluster 4 ("soortenarme heide") is in overeenstemming met deze hypothese: kleinere soorten hebben immers minder voedsel nodig dan grote soorten. Tussen deze twee uitersten vallen de monsterpunten behorende bij de natte heide. Het aandeel van soorten behorende tot reproductiestrategie B1 en B2 neemt bij deze locaties een tussenpositie in tussen de rijkere droge heidetypen en de arme droge heidetypen. De verdeling van de gewichtsklassen is vergelijkbaar met die van de rijkere droge heidetypen.

Het patroon in dichtheden van Veldkrekels lijkt eveneens gestuurd te worden door lokale verschillen in habitat kwaliteit. Dit patroon houdt vermoedelijk verband met verschillen in voedselkwaliteit. Daar waar nutriëntenverrijking heeft plaatsgevonden (akkerexperiment, braakakker) of waar wordt

aangenomen dat de bodem en vegetatie mineralenrijker zijn als gevolg van bodemversturende processen, zijn de dichtheden aan veldkrekels significant hoger. In oude heidevegetaties zijn vrouwtjes Veldkrekels bovendien significant kleiner, wat waarschijnlijk ook invloed zal hebben op de fecunditeit van deze individuen, resulterend in een lagere populatie fitness. Gezien de grote verschillen in dichtheden is het niet ondenkbaar, dat de gehele populatiestructuur op de Strabrechtse Heide in ruimtelijke zin bepaald wordt door "source" en "sink" gebieden. Sources lijken gekenmerkt te kunnen worden door een combinatie van openheid en hiermee gecorreleerde hoge temperatuursom in en op de bodem (zie onderdeel microklimaat in dit hoofdstuk) in combinatie met een hoog voedselaanbod. Sinks lijken primair gekenmerkt te worden door de afwezigheid van een hoog voedselaanbod, en secundair door een lage temperatuursom in en op de bodem. De schijnbare gebondenheid van een groot insect aan standplaatsen met een hoge voedselkwaliteit zoals hier geschetst wordt, staat waarschijnlijk niet op zichzelf. Twee andere in Nederland als heidekarakteristiek te boek staande sprinkhaansoorten (Wrattenbijter (*Decticus verrucivorus*) en Kleine Wrattenbijter (*Gampsocleis glabra*)) zijn in Nederland nog veel sterker achteruit gegaan en hebben in de rode lijst de status "ernstig bedreigd" (LNV, 1998, Odé, 1999, LNV, 2004). Relictpopulaties van deze soorten bevinden zich uitsluitend op locaties die vergelijkbaar zijn met de in dit onderzoek voor de Veldkrekkel gedefinieerde "hotspots": zandverstuivingen (Wrattenbijter), sterk verstoorde zandige terreinen en/of brandplekken (Kleine Wrattenbijter en Wrattenbijter) (van der Berg *et al.*, 2000) en grenzen tussen open heide en extensief beheerde akkers (Wrattenbijter) (Kleukers *et al.*, 1997). Binnen zowel de natte en droge heidetypen lijkt de gebruikte clustering derhalve een kwaliteitsaspect van de monsterpunten te weerspiegelen. Deze gradiënt wordt waarschijnlijk bepaald door onderliggende bodemchemische processen, welke gereflecteerd wordt door een verschil in samenstelling en soortenrijkdom van de vegetatie. Het gebruik van de onderverdeling naar vegetatiepatronen lijkt een beter oplossend vermogen op te leveren voor de analyse van de bemonsterde faunagemeenschappen dan een onderverdeling naar het gevoerde beheer. Deze clusters zijn voor een deel wel herleidbaar naar verschillende beheertypen. Maatregelen met verrijkende invloed clusteren met name in de "droge heide en fijne grassen" en "heideakkers en bekalkte heide" groepen. Begraasde typen zijn deels in "droge heide en fijne grassen" en deels in "droge heide" geclusterd. Het verschil tussen beide groepen is waarschijnlijk terug te leiden op verschillen in graasdruk tussen deze groepen, waarbij de locaties in het cluster "droge heide met fijne grassen" een hogere graasdruk kennen dan de "droge heide" clusters. Plagmaatregelen zijn hoofdzakelijk uitgevoerd in natte heidetypen en daar lijken zij soms tot verbetering in de vegetatiesamenstelling en faunagemeenschap te hebben geleid. Plagmaatregelen in drogere heidetypen clusteren met name in de groep "droge arme heide". Op basis van de analyse van de aangetroffen fauna lijkt plaggen in droge heide geen succesvolle maatregel voor herstel van karakteristieke flora en fauna te zijn.

4.8 Belangrijkste conclusies op basis van dit hoofdstuk

Uit deze patroonanalyse zijn verschillen in soortenrijkdom en verschillen in verhoudingen tussen functionele groepen inzichtelijk gemaakt. Daarnaast is voor een heidekarakteristieke ongewervelde soort, de Veldkrekkel, het voorkeurs habitat gedefinieerd op basis van het aantal vangsten.

De resultaten in dit hoofdstuk zijn niet direct toepasbaar voor het formuleren van beheersadviezen. Hiervoor is kennis over de achterliggende processen noodzakelijk, zodat de patronen die gevonden zijn ook verklaard kunnen worden vanuit de sturende abiotische factoren. In dit hoofdstuk zijn enkel het microklimaat en verschillen in vochtuishouding als abiotische parameters behandeld. Beide factoren zijn uiteraard wel van invloed op de opbouw van faunagemeenschappen, maar lijken niet de belangrijkste sturende factor te zijn. Op basis van de resultaten van de functionele analyses van de bemonsterde faunagroepen kunnen nu wel een aantal hypothesen worden opgesteld welke factoren in belangrijke mate sturend zijn voor de opbouw van de faunagemeenschap:

- Onderliggende bodemchemische processen, die van invloed zijn op de vegetatiesamenstelling zijn een belangrijke factor in het onderscheid van de vegetatie-clusters. Verzuring en vermesting hebben een negatieve invloed op de soortenrijkdom en structuur van de vegetatie. Dezelfde bodemchemische processen beïnvloeden de plantchemische eigenschappen van de vegetatie
- Verzuring en vermesting hebben een negatieve invloed op de voedselkwaliteit van de vegetatie.
- Een lagere voedselkwaliteit van de vegetatie leidt tot een verarming van de faunagemeenschappen van heideterreinen.
- Een verslechtering van de voedselkwaliteit van de vegetatie heeft negatieve effecten op de samenstelling van faunagemeenschappen en werkt door over meerdere trofische niveaus.
- De negatieve effecten van lage voedselkwaliteit uiteten zich in een verminderde fitness van karakteristieke heidesoorten, afgemeten in lichaamsgrootte, eiwit- en vet-allocatie en reproductief potentieel.

Om deze hypothesen te toetsen is allereerst inzicht nodig in de causale relaties tussen bodemchemische processen onderling. De belangrijkste vraag die hier beantwoord dient te worden is: welke veranderingen treden er op in bodemchemische eigenschappen als gevolg van verzuring en vermesting? Deze vraag wordt in hoofdstuk 5 van dit rapport behandeld.

Vervolgens is inzicht nodig in de causale relaties tussen de veranderingen in bodemchemie en het effect hiervan op de plantchemische samenstelling. Hier is de vraag: welke veranderingen er optreden in plantchemische samenstelling als gevolg van veranderingen in bodemchemische eigenschappen? Deze vraag wordt in hoofdstuk 6 behandeld. Tenslotte wordt in hoofdstuk 7 ingegaan op de vraag of deze veranderingen in plantchemische eigenschappen een negatieve invloed hebben op de abundantie en diversiteit van faunagemeenschappen.

5 Bottum-up effecten van verzuring en vermesting in de bodem- en plantchemie

5.1 De gevolgen van verzuring en vermesting op de bodem- en plantchemie van heidevegetatie, met in het bijzonder Struikheide (*Calluna vulgaris*).

5.1.1 Inleiding

Dit project vond haar oorsprong in de vaststelling dat met het herstel van heide-gedomineerde vegetaties er geen verbeteringen optraden in de faunalevensgemeenschap (zie bijvoorbeeld Natuurmonumenten *et al.*, 2004). Één van de in deze studie gebruikte methoden om de oorzaken hiervoor bloot te leggen is om te onderzoeken hoe verzuring en vermesting doorwerken op de bodemchemie en welke invloed dit heeft op de waardplantkwaliteit. In dit hoofdstuk onderzoeken we aan de hand van correlatie-analysen hoe variabelen die de aantasting weergeven (zoals het dalen van de pH en de ophoping van ammonium) bodemchemische processen sturen. Vervolgens onderzoeken we met welke plantchemische parameters deze bodemchemische veranderingen verband houden. Tenslotte onderzoeken we of er covariatie tussen chemische componenten optreedt in de planten zelf, via veranderingen in de fysiologie van de plant.

Dit hoofdstuk is hoofdzakelijk gewijd aan Struikheide, de dominante plantensoort van droge heidevegetaties, die ook onder verzuurde en vermeste condities algemeen voorkomt. In tegenstelling tot kruidachtigen, die veelal uit aangetaste systemen verdwijnen, verwachten we bij Struikheide alleen een afname te vinden van de voedselkwaliteit voor herbivoren als gevolg van verzuring en vermesting.

In dit hoofdstuk onderzoeken we de volgende vragen:

- Hoe hangen bodemparameters die de mate van verzuring en vermesting weergeven samen met andere karakteristieken van de bodemchemie?
- Hoe hangen bodemeigenschappen samen met de plantchemische samenstelling?
- Welke covariatie bestaat er tussen plantchemische parameters?
- Welke gevolgen voor de plantkwaliteit voor herbivoren zijn er te verwachten op basis van bodem- en plantchemie?

5.1.2 Aanpak

Voor het beantwoorden van de onderzoeksvragen van dit hoofdstuk hebben we twee grote datasets tot onze beschikking (zie hoofdstuk 3). De eerste dataset beslaat een groot aantal monsterpunten op het Dwingelderveld en de Strabrechtse Heide (dataset I) en de tweede, kleinere dataset bestaat uit monsterpunten van een veel groter aantal gebieden (waaronder Duitse referentieterrainen: dataset II). Als gevolg van de verschillen in de ruimtelijke verdeling van de bemonsteringslocaties zijn er ook belangrijke verschillen in het type bodem waarop de monsters zijn verzameld. In het algemeen zijn de monsters van dataset I (met name de monsterpunten uit het Dwingelderveld) rijker aan organische stof. In dataset II bevinden zich meer heides op vaaggronden, zoals voormalige zandverstuivingen. Een ander verschil is dat in dataset II de sporenelementen zijn bepaald, die niet zijn meegenomen in dataset I. Tussen beide datasets zit een geringe overlap, maar ze zijn vooral complementair.

Dataset I kon goed geanalyseerd worden met behulp van multiple regressie. Voor de kleinere dataset II werd niet voldaan aan de eisen voor multiple regressie (Normaal verdeelde residual error en homogeen verdeelde variantie). Bovendien was de onderlinge covariatie tussen de verklarende variabelen (te) hoog in dataset II. Hierom hebben we voor dataset II een analyse uitgevoerd op basis van enkelvoudige correlaties.

Data-analyse van dataset I met behulp van multiple lineaire regressie

De analyse van sturende factoren in de bodemchemische, bodem-plant en plant-plant interacties zijn uitgevoerd door middel van multiple lineaire regressie. Om aan de voorwaarden voor lineaire regressie te voldoen zijn van alle basiswaarden de outliers (gedefinieerd als waarden die buiten 1.5 keer de interkwartielrange van de gehele verzameling vallen) binnen de verzameling verwijderd. Vervolgens zijn per monsterpunt de gemiddelden over de opgeschoonde dataset gebruikt voor de regressieanalyses. Hierdoor is de kans op zowel type I als type II errors in de berekening van de regressievergelijking zo klein mogelijk gehouden. Visuele inspectie van de histogrammen van de residual error en de cumulatieve variantie biplots liet zien dat de data voldeed aan de voorwaarden voor het gebruik van lineaire regressie: Normaal verdeelde residual error en homogeen verdeelde variantie.

Bodeminteracties

Een verkennende analyse in de dataset (Principale componentenanalyse, data niet gepubliceerd) wees uit dat zowel de wateroplosbare en uitwisselbare fractie macroelementen (met uitzondering van P) sterk gecorreleerd waren aan het organische stofgehalte in de bodem. Daarnaast bleek zuurgraad en de hoeveelheid wateroplosbare humuszuren invloed uit te oefenen op de beschikbare gehalten aan bepaalde mineralen. Om het gecombineerde effect van organische stof, zuurgraad en wateroplosbare humuszuren op de beschikbaarheid van deze elementen beter te kunnen bepalen, zijn lineaire regressies uitgevoerd met als verklarende variabelen:

- Organische stofgehalte, uitgedrukt in het percentage gloeiverlies (LOI) van de bodem;
- Concentratie vrije H^+ ionen in de bodem (teruggerekend van pH; $= 10^{-(pH)}$), in $\mu\text{mol/gram}$ bodem;
- Concentratie uitwisselbare H^+ ionen (bepaald d.m.v. NaCl extractie) in de bodem (teruggerekend van pH; $= 10^{-(pH)}$), in $\mu\text{mol/gram}$ bodem;
- Fractie wateroplosbare humuszuren (uitgedrukt in hoeveelheid lichtabsorptie bij een golflengte van 450 nm)

Omdat H_{H_2O} en H_{NaCl} sterk met elkaar gecorreleerd zijn, kunnen deze niet tegelijkertijd in het regressiemodel opgenomen worden. Daarom zijn twee regressies uitgevoerd. De modellen die hiervoor gebruikt zijn:

$$(1) \quad \text{Element } (\mu\text{mol/g bodem}) = A*(LOI) + B*(H^+_{H_2O}) + C*(E450) + D$$

en

$$(2) \quad \text{Element } (\mu\text{mol/g bodem}) = A*(LOI) + B*(H^+_{NaCl}) + C*(E450) + D$$

D= constante (intercept met y)

A, B en C zijn de richtingscoëfficiënten van de desbetreffende predictorvariabelen.

Eenzelfde lineair model is ook gebruikt voor de bodem-plant en plant-plant interacties, waarbij per analyse verschillende sets van predictorvariabelen in de regressieanalyse zijn betrokken (zie bijlage 11.4 en 11.5). Als methode is de step-wise backward procedure gehanteerd. Hierbij worden in eerste instantie alle parameters in het model opgenomen. Vervolgens wordt onderzocht welke parameters uit het model weggenomen kunnen worden, zonder dat de verklarende waarde van het model afneemt. Op deze wijze blijven de variabelen over die significant aan het model bijdragen.

Bodem-plant interacties met *Calluna vulgaris*

Allereerst is een Pearson correlatie analyse uitgevoerd om te zien welke bodem-parameters significante relaties met plantchemische parameters vertoonden. Vanuit deze correlatie zijn parameters geselecteerd en gebruikt voor een multiple, lineaire regressie analyse. Hier is voor gekozen om de invloed van collineariteit tussen predictorvariabelen zo klein mogelijk te houden.

De getoetste responsvariabelen zijn plant N%, C/N-ratio, N/P-ratio, C/P-ratio, P en Al. Bij optreden van hoge multicollineariteit (sterke correlatie tussen twee predictorvariabelen, vaak als gevolg van onderlinge samenhang tussen twee verschillende parameters, zoals bodem P gehalten) is de analyse herhaald met weglating van een van de twee parameters. Wanneer dit leidde tot een andere uitkomst is de laatste analyse (met weglaten van een van de twee variabelen) uiteindelijk gebruikt voor de interpretatie.

Plant-plant interacties met *Calluna vulgaris*

Allereerst is een Pearson correlatie analyse uitgevoerd om te zien welke bodem-parameters significante relaties met plantchemische parameters vertoonden, vanuit deze correlaties zijn parameters geselecteerd en gebruikt om een multiple lineaire regressie analyse. Hier is voor gekozen om de invloed van collineariteit tussen predictorvariabelen zo klein mogelijk te houden.

De getoetste responsvariabelen zijn plant N, C/N-ratio, N/P-ratio, C/P-ratio, P en Mg (in $\mu\text{g/g}$). Bij optreden van hoge multicollineariteit is de analyse herhaald met weglating van een van de twee sterk correlerende parameters. Wanneer dit leidde tot een andere uitkomst is de laatste analyse (met weglaten van een van de twee variabelen) uiteindelijk gebruikt voor de interpretatie.

Data-analyse van dataset II met behulp van enkelvoudige lineaire regressie

Deze dataset bestaat uit 17 bemonsterde locaties. Per locatie wordt gewerkt met de gemiddelde waarden van vijf bemonsteringen van de plant en bodemchemie. Voor het gebruik van Pearson's test voor correlatie bij $N = 17$

geldt dat een overschrijdingskans $p < 0.05$ samengaat met een $R^2 > 0.262$ (of < -0.262 , wanneer een negatief verband aangeduid) (Sokal & Rohlf 1996). Bij $p < 0.01$ hoort een R^2 van 0.367. Om de kans op type I fouten te verkleinen en omdat we geïnteresseerd zijn in sterke verbanden houden we $R^2 \geq 0.37$ aan voor 'robuuste' correlaties. Correlaties met $R^2 \geq 0.26$ zijn wel in de tabellen weergegeven (in *italics*).

Relaties met een scherpe "knik" zijn moeilijk met een standaardfunctie te beschrijven en worden met een "K" aangeduid. Andere relaties zijn lineair of afvlakkend (naar boven dan wel naar beneden). Afvlakkende relaties zijn goed met een logaritmische functie te omschrijven. Gebruikte R-kwadraten zijn lineair dan wel logaritmisch (in rood). De aangegeven logaritmische verbanden zijn niet significant met een lineaire regressie. Relaties die ontstaan door punten buiten de range van de meeste punten zijn weggelaten. Relaties die gebaseerd zijn op de ligging van een enkel gebied in het x-y vlak zijn eveneens weggelaten.

De analyse volgt een bottom-up aanpak, waarbij a priori de belangrijkste verklarende variabelen werden geselecteerd. Dit waren pH, LOI, E450, C%, N%, NH_4 (H_2O , NaCl), NO_3 (H_2O , NaCl) en buffercapaciteit (som van de NaCl fracties K, Mg, Mn en Ca). Deze variabelen zijn gekozen, omdat verwacht wordt dat deze onder directe beïnvloeding staan van de verzuring- en vermistingsproblematiek. Vanwege sterke covariatie tussen LOI, C% en N% ($R^2 > 0.95$) is alleen verder gewerkt met LOI. Door sterke covariatie tussen buffercapaciteit en Ca_{NaCl} ($R^2 = 0.97$) is alleen verder gewerkt met Ca_{NaCl} als responsvariabele.

5.1.3 Resultaten van bodeminteracties

Dataset I: multiple lineaire regressie

Een overzicht van de interacties tussen organische stofgehalte, zuurgraad en wateroplosbare humuszuren is weergegeven in bijlage 11.2.

Organische stofgehalte

Het organische stofgehalte in de bodem is sterk gecorreleerd met alle positief geladen ionen. Met de negatief geladen PO_4^{3-} en NO_3^- verbindingen is deze niet of slechts deels gecorreleerd. Een uitzondering hierop is de positieve correlatie met S, welke in de vorm van SO_4^{2-} geen verband zou moeten hebben met organische stofgehalte.

Het organische stofgehalte is in veel gevallen de enige significante verklarende variabele. Wanneer H^+ en/of wateroplosbare humuszuren ook significant zijn, is het belang van deze parameters meestal lager dan die van het organische stofgehalte. Uitzonderingen hierop zijn NH_4^+ en $\text{Al}_{\text{H}_2\text{O}}$, welke (ook) sterke correlaties laten zien met wateroplosbare humuszuren.

Wateroplosbare humuszuren

NH_4^+ , Al^{3+} , $\text{Fe}^{3+}_{\text{H}_2\text{O}}$, Zn^{2+} , NO_3^- , $\text{S}(\text{tot})_{\text{H}_2\text{O}}$ en $\text{P}(\text{tot})_{\text{NaCl}}$ zijn positief gecorreleerd met de hoeveelheid wateroplosbare humuszuren. Voor $\text{Al}^{3+}_{\text{H}_2\text{O}}$, $\text{Fe}^{3+}_{\text{H}_2\text{O}}$ en NO_3^- geldt dat het gehalte wateroplosbare humuszuren de enige verklarende variabele is. $\text{NH}_4^+_{\text{H}_2\text{O}}$ houdt sterker verband met wateroplosbare humuszuren dan met organische stofgehalte; $\text{NH}_4^+_{\text{NaCl}}$ houdt het sterkst verband met organische stof, gevolgd door wateroplosbare humuszuren en wordt het minst verklaard door zuurgraad.

Zuurgraad

Voor de regressies is gebruik gemaakt van de werkelijke concentratie H^+ ionen in plaats van de pH, aangezien door deze log-transformatie veel lineaire verbanden in de regressie verborgen blijven. De H^+ concentratie in de waterextractie ($\text{H}_{\text{H}_2\text{O}}$) en H^+ in de NaCl uitspoelextractie (H_{NaCl}) hield verband

met de concentratie van P verbindingen. Zowel het plantbeschikbaar fosfaat (Olsen extraheerbare o-PO₄), P_(totaal) en o-PO₄ concentratie in de waterextracten en de P concentratie in de zoutextracten zijn positief gecorreleerd met concentratie H⁺. In de meeste gevallen is alleen H⁺ de verklarende variabele. Enkel bij P_{NaCl} dragen organische stofgehalte en/of wateroplosbare humuszuren bij aan het model. H⁺_{H2O} is positief gecorreleerd met Al_{NaCl}, terwijl H⁺_{NaCl} negatief verband houdt met Al_{H2O}. In beide gevallen is de bijdrage van H⁺ aan het model vrij gering en is de invloed van organische stof en/of humuszuren op het model groter. Tenslotte is H⁺ negatief gecorreleerd met Mg (zowel Mg_{H2O} als Mg_{NaCl}), S (zowel S_{H2O} als S_{NaCl}) en Zn (alleen H_{NaCl}).

Opmerkelijk is de afwezigheid van enige correlatie tussen Ca en zuurgraad, terwijl deze wel aanwezig is bij Al_{NaCl}. Ca_{NaCl} is sterk gecorreleerd met organische stofgehalte.

Tab. 5.1: Covariatie tussen de verklarende variabelen (gegeven is R²). Lege vakken indiceren het ontbreken van een correlatie.

		NaCl			H2O	NaCl	NaCl
		pH	LOI	E450	NH4	NH4	NO3
NaCl	pH	X	-0.35	-0.45	-0.42	-0.43	
	LOI		X	0.76	0.52	0.75	
	E450			X	0.75	0.76	
H2O	NH4				X	0.75	
NaCl	NH4					X	
NaCl	NO3						X

Dataset II: enkelvoudige lineaire regressie

Eerst is de covariatie onderzocht tussen verklarende variabelen (Tab. 5.1). Deze covariatie was aanzienlijk tot zeer groot (tussen 35% en 76% verklaarde variatie, met uitzondering van NO₃⁻), wat aangeeft dat het allemaal statistisch significante relaties zijn. (p<0.01, voor pH x LOI: p<0.05). Dit maakt het heel moeilijk om in mechanistische zin oorzaak-gevolg relaties uit de dataset te destilleren. De nitraatconcentratie liet geen enkel verband zien met enige andere geselecteerde verklarende variabele. Als tweede stap hebben we onderzocht met welke andere bodemchemische elementen de geselecteerde verklarende variabelen verband houden (Tab. 5.2). We vonden dat met een toename van aantasting (lagere pH, hogere LOI, E450, NH₄⁺ en NO₃⁻) de mineralenbeschikbaarheid over het algemeen toeneemt, zowel in de H₂O als de NaCl fractie van het bodem-isolaat. Een groot deel van de onderzochte variabelen laat geen enkele correlatie zien met de verklarende variabelen (zie bijlage 11.3)

Belangrijke verschillen met dataset I:

In vergelijking met dataset I is het opvallend dat we nu geen relaties met P vinden (zowel totaal P_{H2O}, P_{NaCl} en Olsen o-PO₄), noch met S. Relaties met V, Cr, As en Cu kunnen op basis van de sporenelementenanalyse aan de lijst met interacties worden toegevoegd.

5.1.4 Discussie van de bodemchemie

Het belang van organische stof en humuszuren

In de sterk zure en uitgeloopte heidebodems zijn humuszuren de belangrijkste bindingsplaats voor positief geladen bodemmineralen. Het organische stofgehalte bestaat uit humusdeeltjes en grotere humuszuurketens die niet wateroplosbaar zijn. Zowel de humusfractie als de

Tab. 5.2: Metingen in de bodem waarvoor de verklarende variabelen een voorspellende waarde hebben (gegeven is R2). Rood = logaritmische relatie (geen significante lineaire relatie); zwart schuin zijn significante relaties waarvoor geldt $p < 0.05$. Overige getallen geven significante relaties weer met lineaire regressie waarvoor geldt $p < 0.01$. Lege vakken geven aan dat er geen correlatie werd gevonden. 'K' indiceert een verband met een scherp knikpunt (mogelijk in relatie tot een drempel waarde).

		H2O			H2O	NaCl	NaCl
		pH	LOI	E450	NH4	NH4	NO3
H2O	Na		0.4	0.56	0.37	0.38	
H2O	Cl	-0.44	0.52	0.42	0.31		
H2O	Mg						0.34
H2O	Mn				0.26		
H2O	Fe			0.4			
H2O	Si		0.42	0.52	0.5		0.51
H2O	Zn		0.35	0.36		0.3	
H2O	Al			0.32			
H2O	V	-0.43	0.54	0.64	0.65	0.67	
H2O	Cr			0.42	0.63	0.42	0.4
H2O	Cu			0.54	0.58	0.43	
H2O	As	-0.32					
NaCl	Ca	-K	0.64	0.64		0.66	
NaCl	Mg	-K	0.64	0.62		0.6	
NaCl	Fe	-0.33		0.42		0.44	
NaCl	Si			0.48	0.48	0.33	0.5
NaCl	Zn	-0.4	0.46	0.48		0.47	0.6

humuszuurketens bieden bindingsplaatsen voor kationen en fungeren daardoor als het dominante uitwisselingscomplex voor kationen. Daarnaast is de fractie humus een belangrijke pool voor chemisch vastgelegde mineralen, waaronder P en Ca. Wateroplosbare humuszuren zijn humuszuren met een relatief kleine moleculaire massa en bestaan derhalve uit kleinere ketens, welke ook bindingsplaatsen voor positieve ionen leveren. Bij beide typen humuszuren worden meervoudig positief geladen ionen gebonden in de vorm van een chelaat complex, waarbij de positieve ionen door meerdere negatief geladen organische ketens worden omringd. Anionen kunnen ook op deze wijze door complexatie met een meerwaardig kation aan het organisch materiaal gebonden worden. Deze negatief geladen ionen binden aan organisch materiaal via de vorming van een $[\text{ion}^{x-}]-[\text{ion}^{2/3+}]-[\text{humuszuur/humus}^-]$ - complex (Scheffer and Schachtschabel, 1998). Dit verklaart dat positieve correlaties gevonden kunnen worden tussen organische stofgehalte en wateroplosbare humuszuren met negatief geladen ionen zoals NO_3^- , S_{tot} (in de vorm van SO_4^{2-}) en o-PO_4^{3-} (dataset I). De meeste complexen zullen gevormd worden met de kationen die in de hoogste concentraties voorkomen: Al^{3+} , Ca^{2+} en Mg^{2+} .

De affiniteit tussen metalen en humuszuren is complex. Ze wordt bepaald door de eigenschappen van het betreffende kation, maar is ook afhankelijk van het type humuszuur, de verhoudingen tussen verschillende typen negatief geladen functionele groepen en afhankelijk hiervan, het type bindingscomplex dat gevormd wordt. De sterkte van de affiniteit kan bovendien ook veranderen bij verschillende zuurgraad. In de regel neemt de stabiliteit van humuszuur-metaalcomplexen af volgens:

$\text{Hg}^{2+} > \text{Fe}^{3+} > \text{Al}^{3+} > \text{Cu}^{2+} > \text{Pb}^{2+} > \text{Fe}^{2+} > \text{Ni}^{2+} > \text{Co}^{2+} > \text{Cd}^{2+} > \text{Zn}^{2+} > \text{Mn}^{2+} > \text{Ca}^{2+} > \text{Mg}^{2+}$
(Scheffer & Schachtschabel, 1998).

In vergelijking met de analyseresultaten is dit grotendeels in lijn met de gevonden resultaten. Al^{3+} , Fe^{3+} , Cu^{2+} en Zn^{2+} correleren sterk met de wateroplosbare humuszuren, terwijl Ca, Mg, Mn en Ni waarschijnlijk nauwelijks binding aangaan met (wateroplosbare) humuszuren.

Een kringloop van bufferende ionen

Ca^{2+} en Mg^{2+} concentraties in de zout uitspoelfracties zijn hoger of vergelijkbaar met Al^{3+} concentraties, terwijl in zure heidebodems Ca^{2+} en Mg^{2+} door de gemakkelijkere uitwisseling met H^+ in sterkere mate uitgespoeld hadden moeten zijn dan Al^{3+} . De hoge waarden van deze elementen kunnen verklaard worden als beide metalen voortdurend worden aangevuld. Dit is mogelijk vanuit atmosferische input, maar wordt waarschijnlijk voor een substantieel deel met bladval in de bodem ingebracht. Chapman *et al.* (1975) berekenden voor een heide in Dorset (Engeland) een jaarlijkse input van ca 9 kg Ca/ha/jaar en 2 kg Mg/ha/jaar via bladval van struikhei. Dit is een substantiële bijdrage: bijna tweemaal de hoeveelheid calcium die via atmosferische depositie binnenkomt en meer dan tweederde van de jaarlijkse atmosferische depositie van magnesium (5.1 resp. 2.8 kg/ha/jaar; data uit Niemeyer *et al.* (2005)). Ca en Mg zijn waarschijnlijk voor een groot deel nog (chemisch) gebonden aan humusdeeltjes, aangezien een substantieel deel via de input van dood organisch materiaal plaatsvindt.

De P-beschikbaarheid

Alle parameters met betrekking tot P (P_{tot} , o- PO_4^{3-} en Olsen extraheerbare o- PO_4^{3-}) in dataset I houden positief verband met zuurgraad, zowel in water- als zoutextracten. Dit effect kan niet verklaard worden vanuit het in oplossing gaan van [o- PO_4]-[metaal]-[humuszuur] Bij verdere verzuring worden deze complexen weliswaar verbroken, maar de AlPO_4 -verbindingen die hierbij ontstaan zijn onder sterk zure omstandigheden slecht wateroplosbaar. Ze kunnen alleen in oplossing komen door actieve biologische interacties, zoals door uitscheiding van organische zuren door plantwortels en micro-organismen (Illmer *et al.*, 1995).

Een logischer verklaring voor de toename van o- PO_4^{3-} bij toenemende zuurgraad is het in oplossing gaan van [o- PO_4^{3-}]-[Ca]-[humusdeeltjes] complexen op het organisch materiaal. Bij toenemende zuurgraad treedt uitwisseling met H^+ -ionen op en neemt de oplosbaarheid van deze zouten juist toe (Scheffer and Schachtschabel, 1998), met een stijging van de concentratie o- PO_4^{3-} als gevolg.

Omdat dataset II geen verband tussen aantastingsvariabelen en bodem P laat zien, lijkt in veel heideterreinen de P beschikbaarheid primair afhankelijk te zijn van de lokale bodem-chemische eigenschappen, zoals de aanwezigheid van organisch materiaal, en secundair afhankelijk te zijn van aantastingsfactoren, zoals verzuring.

Ammoniumstapeling

NH_4^+ is zowel sterk gecorreleerd met het gehalte organisch materiaal als met het gehalte wateroplosbare humuszuren. Concentraties $\text{NH}_4^+_{\text{NaCl}}$ lopen op tot 5 mmol/kg bodem naarmate het gehalte organische stof hoger wordt. Deze waarden zijn uitzonderlijk hoog, waarschijnlijk zijn de meeste bemonsterde bodems dan ook verzadigd met NH_4^+ . Schmidt *et al.* (2004) vonden in een langlopend klimaatopwarmings-experiment in de Oldebroekse Heide een hoge mate van N uitspoeling. In dit terrein zou de netto uitspoeling neerkomen op 6.4 kg N/ha/jaar voor NH_4^+ , overeenkomstig een netto stikstof retentie van

slechts 25%. In twee andere onderzochte proeflocaties in Denemarken en Wales was de retentie van N bijzonder hoog, respectievelijk 97% tot 98%. Ammonium is een belangrijke stof bij het vrijmaken van vanadium (V) uit het bodem-moedermateriaal (Mandiwana & Panichev, 2009). V wordt vervolgens gecheleerd door humuszuren (Goodman & Cheshire 1975). De hoeveelheid V in de bodem correleert in humusarme bodems vooral met NH_4^+ . Naarmate de hoeveelheid humuszuren toenemen, wordt het effect van humuszuren dominant in de correlatie (Fig. 5.1).

5.1.5 Resultaten van bodem-plant en plant-plant interacties

Dataset I: multiple lineaire regressie

Plantchemische parameters van *Calluna vulgaris* die geanalyseerd zijn met behulp van multiple regressie zijn plant N%, C/N-ratio, C/P-ratio, N/P-ratio, plant P, plant Mg en plant Al ($\mu\text{g/g}$ DW). De significantie van de bijdrage aan het model en de verklarende kracht per variabele is gegeven in bijlagen 11.4 (bodem-plant interacties) en 5D (onderlinge correlaties plantchemie).

Bodem-plant interacties

Plant N werd alleen (positief) verklaard op basis van Olsen o- PO_4^{3-} . De C/N-ratio correleerde bovendien (zwak) positief met wateroplosbaar Zn. De C/N ratio was daarnaast negatief gecorreleerd met de concentratie wateroplosbare humuszuren (E450).

Plant totaal P was positief gecorreleerd met totaal wateroplosbaar P en Olsen extraheerbaar o- PO_4^{3-} en negatief gecorreleerd met concentratie uitwisselbaar

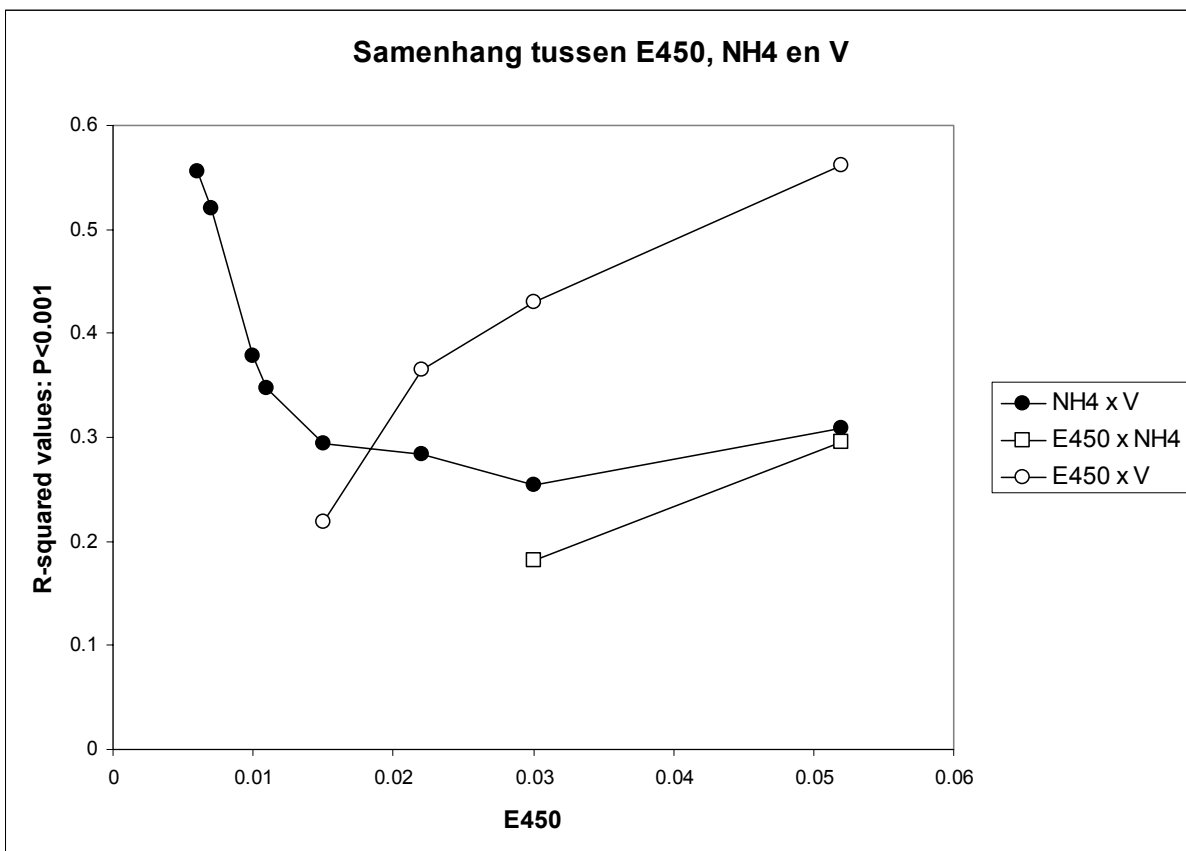


Fig. 5.1: Significante ($p < 0.001$) verklaarde variatie (R^2) in bodem V (H_2O) door NH_4^+ (gesloten bollen) en humuszuren (E450, open bollen). Bij lage concentraties humuszuren (x-as) heeft NH_4 een dominant effect op de correlatie met bodem V, bij hogere concentraties humuszuren wordt de hoeveelheid V vooral door de humuszuren bepaald. Significante covariatie tussen NH_4 en humuszuren is weergegeven met open blokjes.

Al³⁺. Al in de plant was verder negatief gecorreleerd met concentratie wateroplosbare humuszuren (E450) en zuurgraad (H⁺_{NaCl}). Uitwisselbaar totaal P en Al vertonen een positief verband met Al in de plant.

Het magnesiumgehalte van *Calluna vulgaris* was negatief gecorreleerd met de ratio tussen uitwisselbaar Al en Ca. (Al/Ca-ratio_{NaCl}).

De totale verklarende kracht van de modellen was over het algemeen hoog, (R² = 0.25 tot 0.55), met uitzondering van het model voor Mg (R² = 0.18).

Tab. 5.3: Relaties tussen variabelen die de aantasting van heidegebieden weergeven en mineralen in heideplanten (gegeven is R²). In rood staan logaritmische relaties die niet significant zijn in lineaire regressie. Cursief zijn relaties waarvoor geldt p<0.05. De andere waarden zijn verbanden waarbij p<0.01. Lege vakken geven aan dat er geen correlatie werd gevonden.

		H2O pH	LOI	E450	H2O NH4	NaCl NH4	NaCl NO3
plant	N	-0.28		0.28	0.37	0.3	
plant	Fe	0.27		-0.29	-0.37		
plant	Al	0.54	-0.48	-0.35	-0.39	-0.42	
plant	Li		-0.39	-0.3		-0.26	
plant	Ni		-0.29	-0.34	-0.4	-0.38	
plant	Sr	0.5	-0.34	-0.41	-0.3	-0.33	
plant	Ba	0.4					
plant	Pb		-0.35	-0.33			

Tab. 5.4: Covariatie tussen bodemchemische parameters, die als verklaring kunnen dienen voor de bodem-plant interactie (gegeven is R²). Cursief zijn relaties waarvoor geldt p<0.05. De andere waarden zijn verbanden waarbij p<0.01. Lege vakken geven aan dat er geen correlatie werd gevonden.

		H2O Fe	H2O V	H2O Cr	H2O Cu	NaCl Ca	NaCl Mg	NaCl Zn	NaCl Fe
H2O	Fe	X							
H2O	V		X	0.32	0.52	0.7	0.81	0.7	
H2O	Cr			X	0.69		0.3		
H2O	Cu				X	0.35	0.56	0.44	
NaCl	Ca					X	0.84	0.69	
NaCl	Mg						X		
NaCl	Zn							X	
NaCl	Fe								X

Plant-plant interacties

De Al concentratie in de plant was negatief gecorreleerd met plant N. P en S waren positief gecorreleerd met plant N. Dezelfde interacties zijn ook gevonden bij de C/N-ratio in de plant, waarbij de richtingen van de verbanden dan ook omgekeerd zijn. Plant P, C/P en N/P-ratio hielden allen verband met totaal N, K en Mn, welke in relatie tot plant P allen positief verband tonen en in C/P en N/P-ratio's negatief gecorreleerd zijn. Plant Mg was enkel gecorreleerd met plant S, welke positief verband met elkaar houden. De totale verklarende kracht van de modellen was over het algemeen hoog, (R² = 0.608 tot 0.818), met uitzondering van het model voor Mg (R² = 0.162).

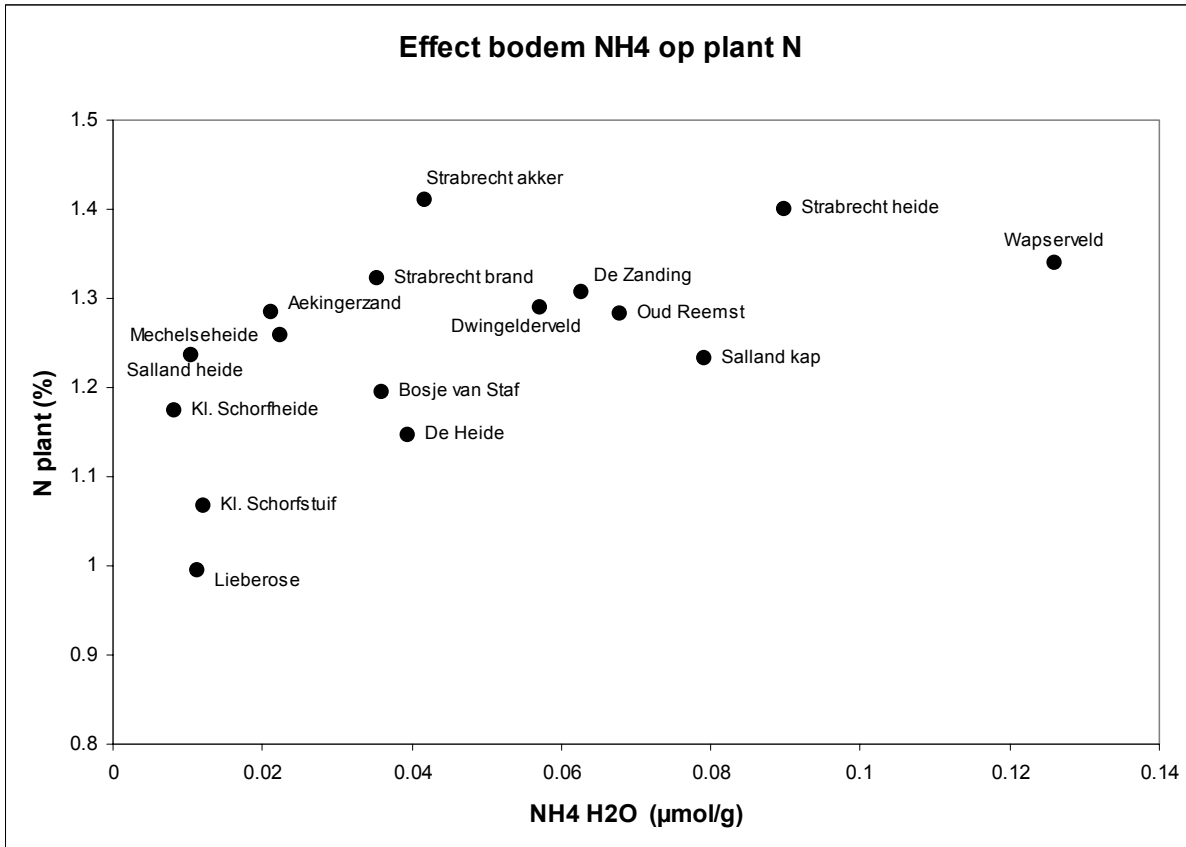


Fig. 5.2: De hoeveelheid NH₄⁺ in de bodem is positief gecorreleerd met de hoeveelheid stikstof in de plant ($R^2=0.37$, $p<0.01$).

Dataset II: enkelvoudige lineaire regressie

Bodem-plant interacties

Eerst hebben we onderzocht wat de verklarende waarde is van de verklarende variabelen voor bodemchemie voor de plantparameters (Tab. 5.3). We zien bijvoorbeeld dat plant Al positief correleert met pH, dus wanneer het zuurder wordt, daalt de hoeveelheid Al in het bladmateriaal. Toenamen van humuszuren, organische stof en NH₄⁺ in de bodem correleerden ook met lage plant Al concentraties. Behalve voor plant N geldt, dat de aantastingsfactoren de concentraties van minerale bestanddelen (waaronder ook de giftige, zware metalen) in planten dalen. De hoeveelheid N in heideplanten wordt beïnvloed door de hoeveelheid NH₄⁺ in de bodem: een toenemende concentratie NH₄⁺ correleert met een hogere N-waarde in de planten (Fig. 5.2). Het verband is echter afvlakkend en de verdeling van de monsterpunten geeft aan dat zowel de Strabrechtse Heide als het Dwingelderveld in het afgevlakte deel van de relatie liggen, waardoor het logisch is dat bij het bestuderen van deze gebieden (dataset I), geen verband tussen bodem NH₄⁺ en N-plant werd gevonden.

In de volgende stap hebben we de bodemvariabelen die sterke verbanden hadden met de aantastingsfactoren ($p<0.01$) eveneens gebruikt als verklarende variabelen voor de bodem-plant interactie. Ook in deze stap hebben we eerst de onderlinge covariatie vastgesteld (Tab. 5.4). In deze analyse zijn de volgende bodemfactoren niet meegenomen: Na, Cl (niet gerelateerd aan plantkwaliteit), Si_{H₂O}, Si_{NaCl} (niet goed meetbaar in de plant, omdat de destructie van Si-houdende componenten niet volledig is).

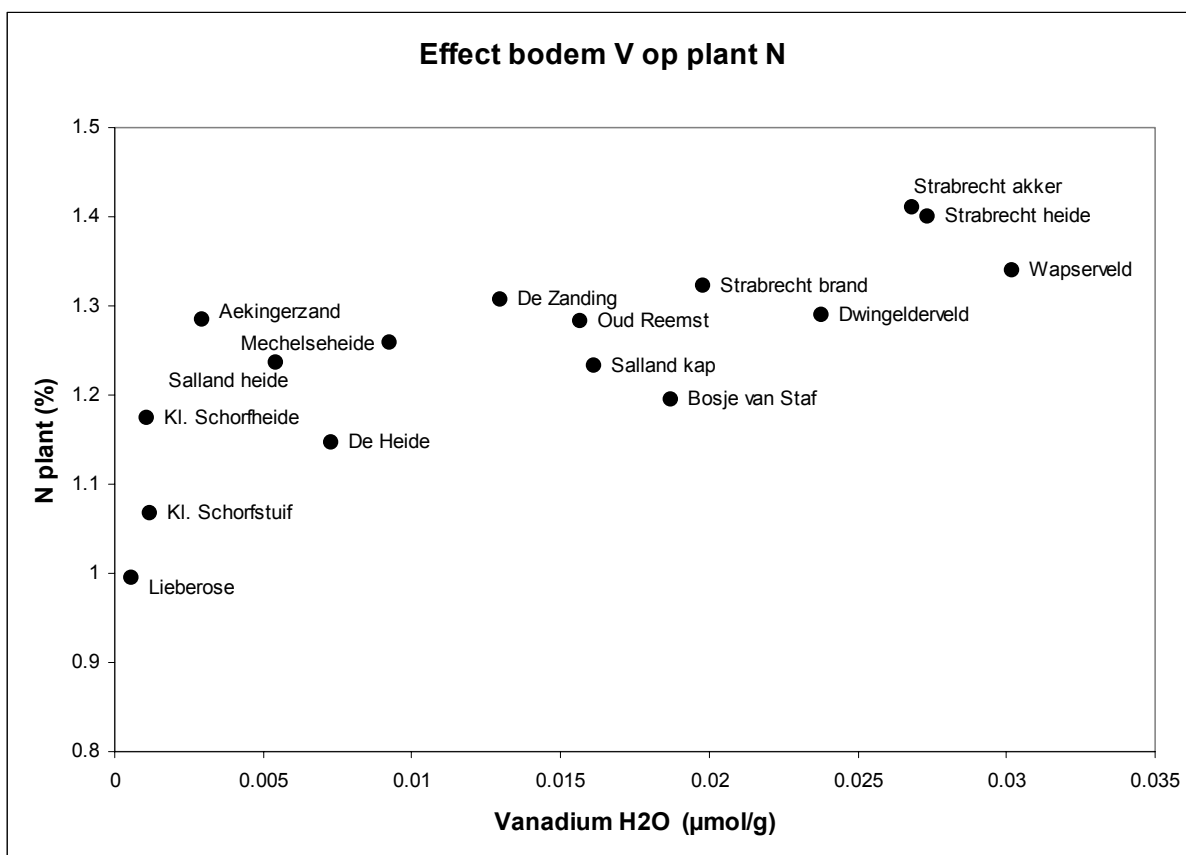


Fig. 5.3: Vanadium (V) in de bodem correleert sterk met de hoeveelheid stikstof (N) in de heideplanten ($R^2 = 0.63$; $p < 0.01$).

Tab. 5.5: De relatie van bodemchemische parameters met plantchemische parameters (gegeven is R^2). In rood staan logaritmische relaties die niet significant zijn in lineaire regressie. Cursief zijn relaties waarvoor geldt $p < 0.05$. De andere waarden zijn verbanden waarbij $p < 0.01$. Lege vakken geven aan dat er geen correlatie werd gevonden.

		Bodemextract							
		H2O	H2O	H2O	H2O	NaCl	NaCl	NaCl	NaCl
		Fe	V	Cr	Cu	Ca	Mg	Zn	Fe
plant	N		0.63		0.29	0.39	0.41	0.45	
plant	Mg		0.42						
plant	Fe	-0.28	0.34	-0.28	-0.39	-0.35	0.38	-0.27	
plant	Zn		0.49			0.52	0.44	0.71	
plant	Al	-0.3	-0.43		-0.41	-0.48	-0.58	-0.3	-K
plant	Li		-0.34			-0.36	-0.31	-0.29	
plant	Ni		-0.44	-0.26	-0.36	-0.4	-0.33	-0.34	
plant	As				0.32				
plant	Sr	-0.47	-0.46			-0.38	-0.38	-0.39	
plant	Ba	-0.35							-0.39
plant	Pb	-0.4							
plant	Se	-0.41							
plant	Cu							0.3	
plant	P								-0.34

De stikstofgehalten in de plant worden het beste (dus nog meer dan door NH_4^+ (fig 5.2, tab 5.3) voorspeld door Vanadium (V) in de waterfractie van de bodem (Tab. 5.5; Fig. 5.3). Naast plant N is het ook de belangrijkste

verklarende variabele voor Mg en Ni. Ca, Mg en Zn vormen een groep van tweewaardige ionen die onderling heel vergelijkbare relaties hebben met plantchemische componenten.

Plant-plant interacties

De belangrijkste effecten op plantkwaliteit zijn weergegeven in de vorige stap (Tab. 5.5). Voor een aantal elementen is onderzocht of er aanvullend covariabelen zijn in de plant .

Met een toename van N in de plant nemen de concentraties Mg en Zn toe, terwijl Al, Fe, Ni en Sr sterk significant afnemen (Bijlage 11.6). De Al en Fe waarden bleken heel sterk met elkaar verbonden ($R^2=0.8$). De resultaten van de enkelvoudige lineaire regressie zijn grafisch samengevat in figuur 5.4. Hierin zijn alleen de robuuste, lineaire relaties opgenomen ($p<0.01$). De set van vier aan aantasting gerelateerde verklarende variabelen leidt tot een scala aan veranderingen in de bladkwaliteit van heideplanten, welke mogelijk gevolgen hebben voor de herbivore fauna. Hierop wordt in hoofdstukken 6 en 7 nader ingegaan.

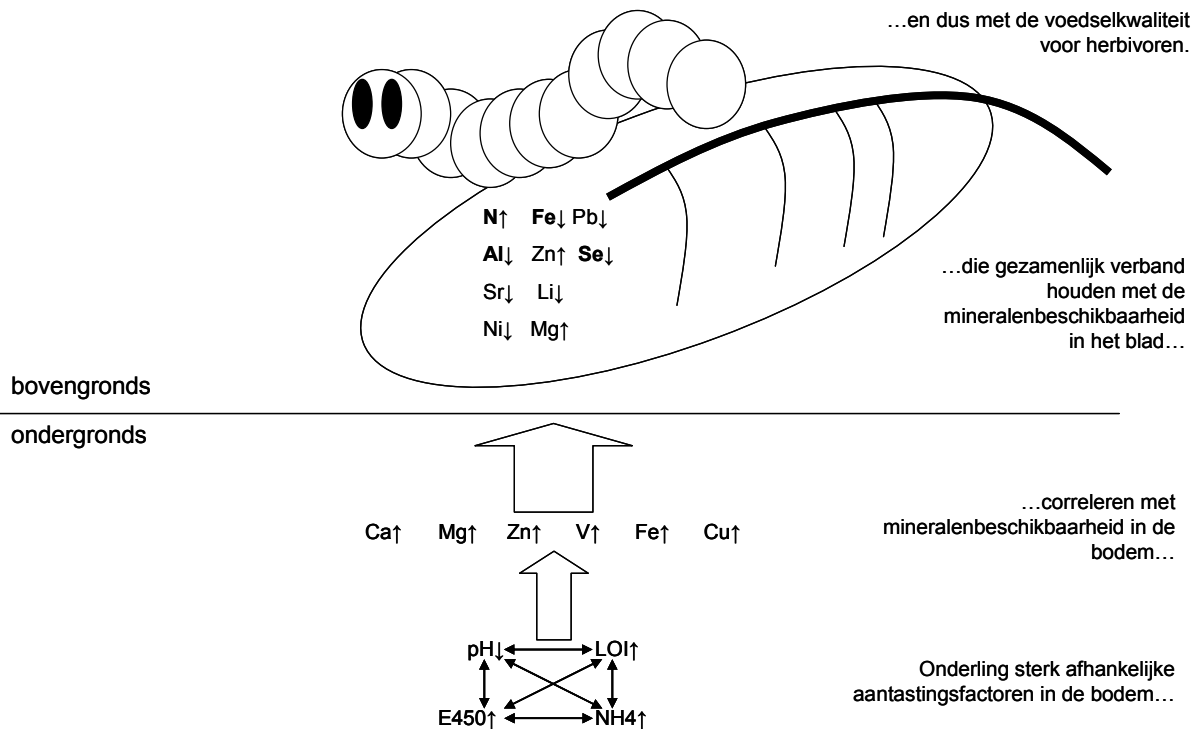


Fig. 5.4: Vereenvoudigd overzicht van gevonden correlaties in de enkelvoudige lineaire regressie. Onderin staan de aantastingsfactoren in de bodem. Deze houden verband met een aantal veranderingen in de mineralenbeschikbaarheid in de bodem en tezamen heeft dit gevolgen voor mineralengehalten in het blad van heideplanten. Voor herbivoren is als gevolg van aantasting de samenstelling van de plant veranderd, wat mogelijk gevolgen kan hebben voor de overleving van dierpopulaties.

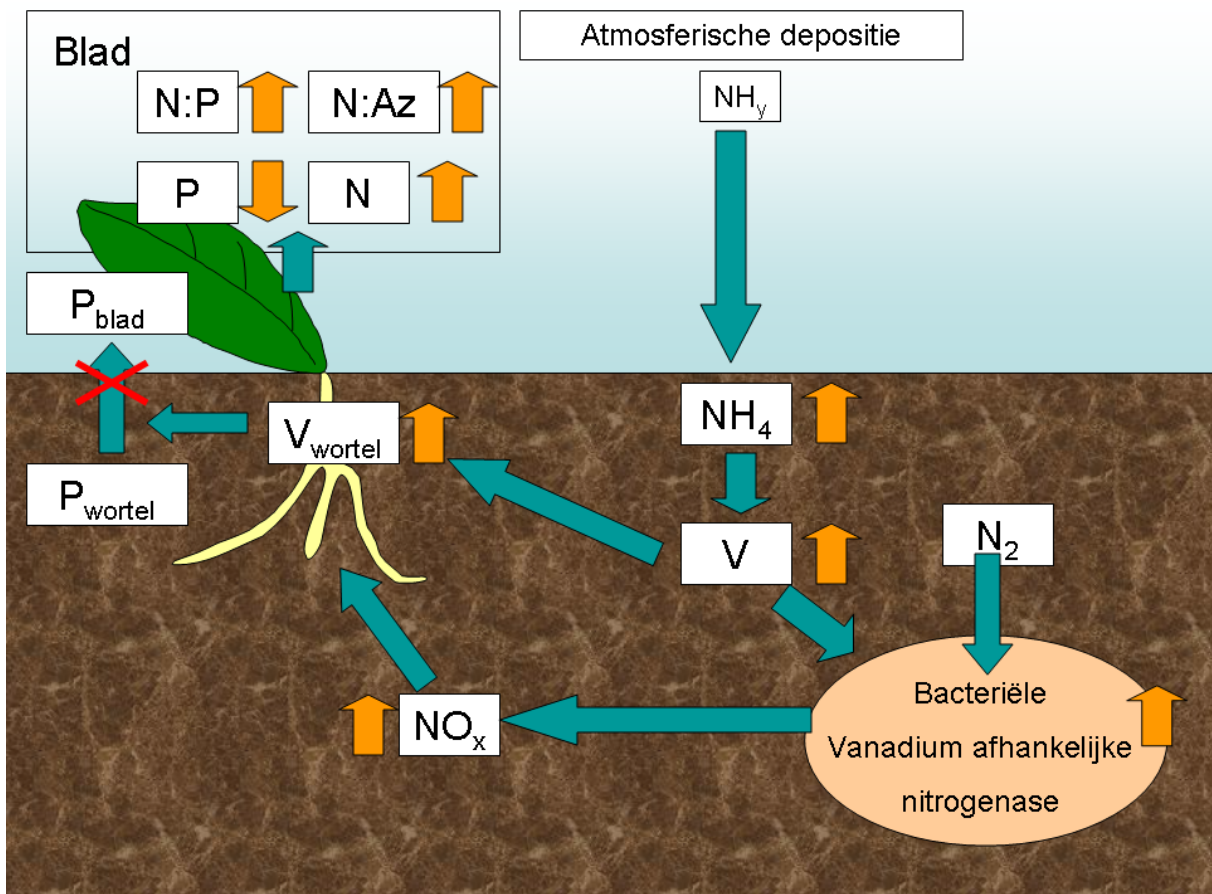


Fig. 5.5: Overzicht van de oorzaak-gevolg relaties tussen atmosferische depositie van stikstof, vanadium en de gevolgen voor de verhoudingen van N, P en N:P in de plant. De schematisch weergegeven interacties worden in de tekst beschreven.

5.1.6 Discussie van de bodem-plantchemie interacties

Het N-gehalte van planten

Bij aantasting van een heidegebied door verzuring en vermistening voltrekken zich een aantal reacties die ertoe leiden dat het N gehalte van de planten toeneemt. Heiden die nog enigszins door N gelimiteerd worden, nemen extra N op als dat in de vorm van ammonium in het gebied terecht komt. Deze opname is echter gelimiteerd. In heiden die al stikstofverzadigd zijn, neemt de plant N niet meer toe bij toenemende ammoniumconcentraties in de bodem.

Het N gehalte in de plant blijkt ook sterk samen te hangen met vanadium (V) in bodem (wat samenhangt met ammonium op meer minerale bodems en met humuszuren in organische bodems). Omdat V(-oxiden) gecheleerd worden door humuszuren, is het V dat zich in de waterfractie bevindt een goede maat voor de beschikbaarheid van dit metaal. V is een sporenelement voor planten en misschien ook voor dieren, maar welke rol het speelt in de fysiologie is nog onduidelijk. Wel is duidelijk dat er maar heel kleine hoeveelheden van nodig zijn en gebrekverschijnselen alleen te verwachten zijn in extreem V-arme bodems (niet in de hier onderzochte heidegebieden, mogelijk met uitzondering van Lieberose). V is echter een belangrijk onderdeel van nitrogenases die zich in vrijlevende bacteriën (zoals *Azotobacter*) bevinden (Robson *et al.* 1986, Miller & Eady 1988). Met behulp van V en het

nitrogenase kunnen deze bacteriën stikstof uit de lucht binden (Ahmad & Neckelman 1978). Stikstofbinding door vrij-levende bacteriën in de rhizosfeer van planten levert in stikstofarme systemen (duinvegetaties, heiden) mogelijk een groot deel plant beschikbare stikstof op (er zijn schattingen tot 20 kg/ha/jaar; De Jong & Klinkhamer, 1983). De bacteriën en hun nitrogenasen zijn in allebei de speciaal hiervoor onderzochte heidebodems aangetroffen (analyse H. op den Camp, Afdeling Microbiologie, Radboud Universiteit Nijmegen) (Fig. 5.5).

De toename van N in de planten is een gevolg van de aantasting van het heidegebied door de gecombineerde werking van vermesting en verzuring. Wanneer we vasthouden aan de hypothese dat de aantasting een verlaging van de kwaliteit van struikheide tot gevolg heeft, betekent dit dat stoichiometrische relaties, zoals een daling van de C:N-ratio en een stijging van de N:P-ratio, samengaan met een verminderde kwaliteit van Struikheide. Normaliter maakt een daling van de C:N-ratio het makkelijker voor herbivoren om voldoende voedsel binnen te krijgen. Een daling van de C:N-ratio betekent voor herbivoren juist vaak dat de plantkwaliteit toeneemt. Op deze contradictie en de stoichiometrische relaties komen we in de hoofdstukken 6 en 7 nog uitgebreid terug.

Aluminiumtoxiciteit

Bodem- en plantchemische gegevens van het Dwingelderveld en Strabrechtse Heide lijken een negatief effect aan te tonen van bodem Al op de plantparameters. Al en Fe in de plant correleren sterk met elkaar en het lijkt erop dat met een toenemende Al beschikbaarheid (bij toenemende verzuring) de plant Al en Fe gehalten geremd worden. Het is mogelijk dat door opslag van aluminium aan de wortels, vooral door ericoïde mychorizza, het transport van deze metalen naar de bovengrondse delen wordt geremd.

Een veldexperiment van de Graaf *et al.* (1998), waarbij de tolerantie van *Arnica montana*, *Cirsium dissectum* en *Calluna vulgaris* voor Al toxiciteit met elkaar werden vergeleken, toonde geen negatieve effecten van hoge Al/Ca-ratio's voor *Calluna vulgaris* aan. Al-toxiciteit wordt voor kruidachtigen als een belangrijke factor gezien voor het nagenoeg verdwijnen van deze plantensoorten uit het heidelandschap (van den Berg *et al.*, 2003). Voor *Calluna vulgaris* treedt dit effect minder sterk op. *Calluna vulgaris* ondervindt geen extreem negatieve effecten van toxiciteit die leiden tot verdwijnen van populaties. Wel lijken er negatieve effecten op te treden bij de algehele plant performance. Het achterliggende mechanisme is waarschijnlijk toe te schrijven aan symbiotische interacties met ericoïde mycorrhiza's waarvan bekend is dat zij een belangrijke rol spelen in het beperken van de flux van metalen van wortels naar bovengrondse delen (Bradley *et al.*, 1982, Hashem, 1995). De resultaten in dit rapport laten zien dat hoge concentraties van Al^{3+} uiteindelijk toch leiden tot negatieve effecten op de fitness van *Calluna vulgaris* en bijgevolg kunnen leiden tot verminderde groei en verlaging van voedselkwaliteit van zowel levend plantenmateriaal als strooisel.

Dit proces lijkt niet zozeer verband te houden met de opname van N, maar met de opname van P in de plant. Hoge concentraties Al_{NaCl} in de bodem correleren met lagere P_{plant} gehalten. Het causale mechanisme van deze relatie ligt vermoedelijk in de interactie met mycorrhiza. Hoge concentraties Al^{3+} leiden tot stapeling van Al in de schimmel en een verminderde efficiëntie van de overdracht van P van de schimmel naar de plant. Het is ook mogelijk dat een hoge Al concentratie van de bodem leidt tot schade aan de wortels, hierdoor meer V in de plant komt en de P-opname geremd wordt.

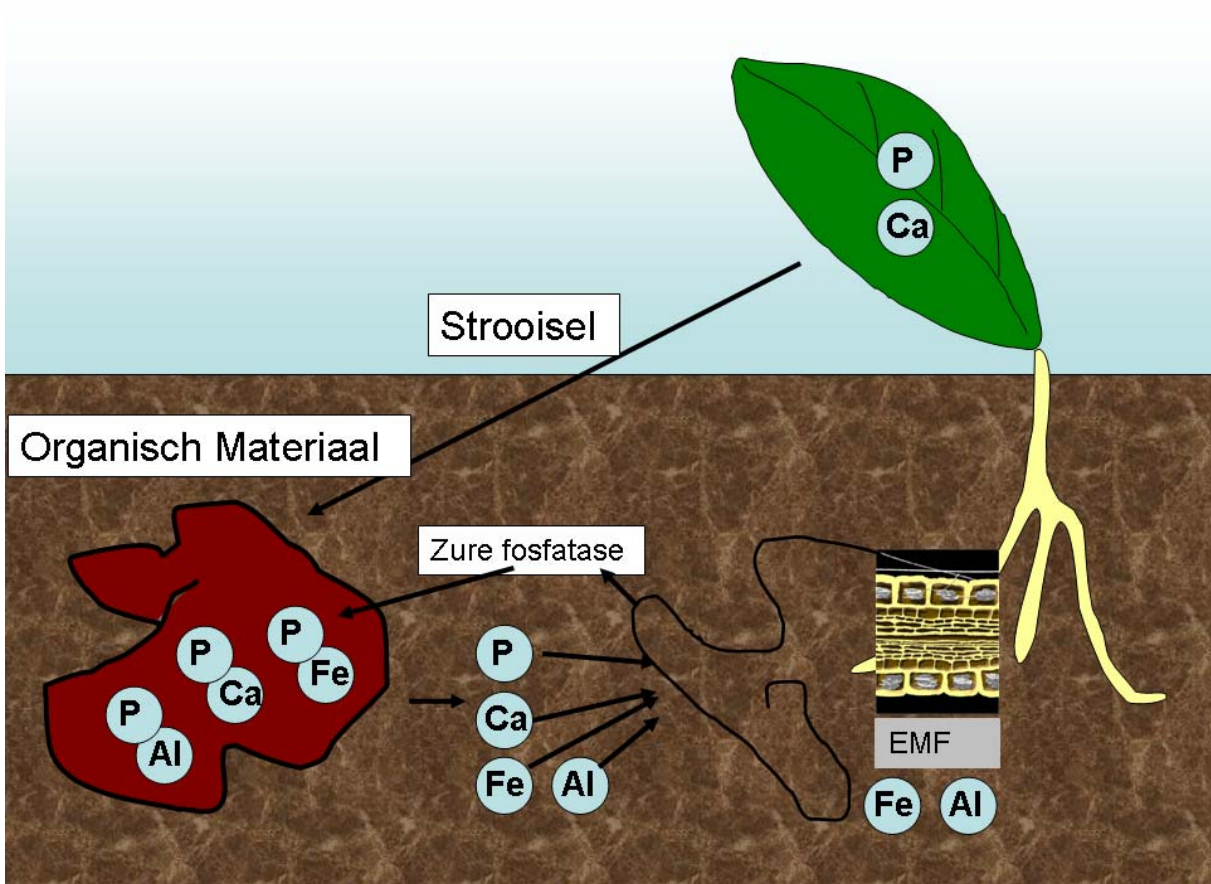


Fig. 5.6: Schematische weergave van de opnameroute van P door struikheide. Ericoïde mycorrhiza scheiden zure fosfatase uit, welke organisch gebonden metaal-phytaten kunnen vrijmaken. IJzer en aluminium dat tegelijkertijd opgenomen wordt door de schimmel wordt vastgehouden in de geïnfecteerde wortels, terwijl calcium wordt doorgegeven. Er treedt hierdoor een kringloop op tussen relatief Ca-rijk strooisel en hier aan gebonden P.

De opname van P

Er zijn in totaal drie afzonderlijke opnameroutes van P mogelijk bij *Calluna vulgaris*. Allereerst kan vrij beschikbare PO_4^{3-} , dat door uitwisseling met H^+ van humuszuren in oplossing gebracht is, direct opgenomen worden door de plant. Naar verwachting is de hoeveelheid P die via deze route opgenomen wordt beperkt. Opgelost PO_4^{3-} slaat bovendien neer in de vorm van varisciet: gehydrateerd aluminiumfosfaat ($\text{AlPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$) bij de gangbaar hoge concentraties opgelost Al^{3+} .

Actieve opname van PO_4^{3-} die onder andere door de plant zelf kan worden uitgevoerd verloopt door het uitscheiden van organische zuren die aan humuszuren en/of organisch materiaal gebonden $[\text{PO}_4]\text{-[Metaal]}$ ligands in oplossing brengen (Scheffer & Schachtschabel, 1998). Bij een sterke verzadiging van humuszuren met Al- PO_4 verbindingen wordt P met name via het vrijmaken van deze verbindingen $[\text{PO}_4]\text{-[Al]-[Humuszuur]}$ opgenomen. Dit verklaart de sterk positieve correlatie met $\text{P}(\text{tot})_{\text{NaCl}}$ en Al in de plant en negatieve correlatie tussen de concentratie wateroplosbare humuszuren (lagere verzadiging van bindingsplaatsen) en Al in de plant. Bij een hogere beschikbaarheid van P op het organisch materiaal in de vorm van $[\text{PO}_4]\text{-[Ca, Mg]-[Org]}$ ligands wordt P met name via deze route opgenomen, geïllustreerd door de negatieve correlatie tussen Olsen o- PO_4^{3-} met Al in de plant.

Een derde opnameroute verloopt via door schimmels uitgevoerde enzymatische afbraak van in het organische materiaal chemisch gebonden P. Deze is aan het organisch materiaal gebonden in de vorm van zogenaamde phytaten: C-OPO(OH)₂ verbindingen. De H⁺-ionen zijn meestal vervangen door kationen, zoals Ca, Fe en Al, waardoor de verbinding C-OPO(O[Metaal])₂ ontstaat (Scheffer & Schachtschabel, 1998). Deze verbindingen kunnen niet actief door planten worden verbroken. Schimmels en micro-organismen kunnen enzymen ("zure fosfatase" ook phytasen genoemd) produceren die deze verbindingen kunnen verbreken. Voor ericoïde mycorrhiza's is het bestaan van phytase-activiteit aangetoond (Mitchell and Read, 1981; Read, 1991) De enzymatische activiteit van deze enzymen is goed bestand tegen hoge Fe en Al concentraties in de waterfractie (Shaw and Read, 1989) en is derhalve ook onder de meest zure omstandigheden een efficiënte opnameroute van P voor heideplanten (Fig. 5.6).

Onbekend is wat het effect is op doorgifte van deze verbindingen als gevolg van verschillen in de vorm waarin deze phytaten verkeren. Een hoger aandeel van Al-phytaten ten opzichte van Ca-phytaten (wat verwacht wordt bij een hogere waarden van uitwisselbaar aluminium) kan mogelijk een verklaring zijn van de eerder waargenomen negatieve invloed van uitwisselbaar aluminium op het P-gehalte van de plant. Het hoge Ca-gehalte in de bovengrondse weefsels van Ericaceën ten opzichte van andere soorten (zie ook fig 5.12) kan in dat opzicht als een aanpassing gezien worden ten bevoordeling van deze symbiotische interactie. Door hoge Ca-gehalten in de weefsels aan te houden wordt de hoeveelheid Ca in de strooisellaag hoog gehouden. Dit leidt vervolgens tot een hoger relatief aandeel van Ca-phytaten en bijgevolg efficiëntere utilisatie van organisch gebonden P.

De grootste pool van P voor planten in heidesystemen ligt vastgelegd in het organisch gebonden P. Bij aanwezigheid van een goed ontwikkelde humuslaag zal de meeste P dan ook via de mycorrhiza-opnameroute opgenomen worden. De tweede belangrijke pool houdt indirect verband met het organische stofgehalte, aan organische moleculen gebonden metaal-PO₄-ligand-verbindingen. Vrij beschikbaar PO₄³⁻ en neergeslagen AlPO₄ leveren de laagste bijdrage aan P-opname. Een lage concentratie humuszuren en laag gehalte aan organisch materiaal leidt derhalve niet alleen tot een afname van de opname van organisch P, maar ook tot een absolute afname van P in de plant en tot een relatieve toename van de opname van Al via de opname van Al-PO₄-ligands, ten opzichte van Ca-PO₄-ligands.

5.1.7 Resumé en beantwoording onderzoeksvragen.

We zijn dit deelhoofdstuk begonnen met de volgende onderzoeksvragen:

- Hoe hangen bodemparameters die de mate van verzuring en vermisting weergeven samen met andere karakteristieken van de bodemchemie?
- Hoe hangen bodemeigenschappen samen met de plantchemische samenstelling?
- Welke covariatie bestaat er tussen plantchemische parameters?
- Welke gevolgen voor de plantkwaliteit voor herbivoren zijn er te verwachten op basis van bodem- en plantchemie?

De antwoorden van de eerste 3 vragen zijn beschrijvend van aard en hiervoor verwijzen we terug naar de resultaat-tabellen en -discussies die in dit hoofdstuk per deelonderwerp zijn uitgewerkt.

Ter beantwoording van vraag 4 kunnen we aanvoeren dat als gevolg van aantasting in Struikheide zowel absolute concentraties van voedingsstoffen zich wijzigen als hun onderlinge verhoudingen (C:N, N:P, etc.). In potentie

heeft dit grote gevolgen voor de kwaliteit van heideplanten voor herbivoren, waarbij uiteraard ook de soort herbivoor met zijn specifieke behoefte een belangrijke rol speelt.

Er zijn elementen (bijvoorbeeld N, P, Al en Sr) waarop verzuring en vermisting een positieve invloed lijken te hebben in heideplanten voor herbivoren. Voedingstoffen als N en P nemen in de planten toe, terwijl potentiële gifstoffen zoals Al en Sr afnemen in concentraties. In het vervolg van deze rapportage zullen we aantonen dat het ogenschijnlijk positieve effect een paradox is en dat verzuring en vermisting gezamenlijk grote, negatieve veranderingen in de plantkwaliteit teweegbrengen.

5.2 Vergelijkingen tussen plantensoorten: in welke mate verschillen planten in plantchemische relaties en welke gevolgen heeft dit voor de kwaliteit?

5.2.1 Inleiding

Belangrijke factoren die de voedselkwaliteit voor herbivoren bepalen in de ene plantensoort, hoeven helemaal niet belangrijk te zijn voor de kwaliteit van een andere soort. Om voor verschillende soorten uit te zoeken welke chemische parameters van belang zijn en welke niet, vergt volledige replicatie van het onderzoek bij verschillende soorten. Dit was niet mogelijk binnen het bestek van het huidige onderzoek aan de Struikheide. We hebben echter wel aanvullende plantchemische data verzameld van Schapengras (*Festuca ovina*) en Schapenzuring (*Rumex acetosella*) en deze gegevens ter vergelijking verder aangevuld met data van Buntgras (*Corynephorus canescens*) uit het OBN-stuifzandonderzoek en Pijpenstrootje (*Molinia caerulea*), Kleine veenbes (*Vaccinium oxycoccus*) en Lavendelheide (*Andromeda polyfolia*) uit het OBN-hoogveen vlinderonderzoek. We hebben de gegevens van deze soorten vergeleken om de volgende vragen te kunnen beantwoorden:

- 1) Zijn de onderlinge relaties tussen plantchemische componenten zoals deze voor Struikheide zijn vastgesteld, vergelijkbaar in andere plantensoorten?
- 2) Zijn er patronen te ontdekken tussen de plantengroepen (heideachtigen, grassen, kruidachtigen)?
- 3) Is op basis van gevonden overeenkomsten en verschillen in te schatten wat de gevolgen zijn voor a) de voedselkwaliteit van de planten voor herbivoren en b) het begrip van het functioneren van heide-ecosystemen?

Grassen hebben arbusculaire mycorrhiza wat ze onderscheid van heideachtigen die ericoïde mycorrhiza hebben. Schapenzuring heeft helemaal geen mycorrhiza's. Deze verschillen in symbiotische relaties met schimmels geven alleen al aanleiding om te veronderstellen dat de opnamefysiologie van mineralen bij deze soortgroepen anders zal verlopen.

Om inzicht te krijgen in bovenstaande vragen onderzoeken we vergelijkenderwijs vier relaties. In de eerste plaats gaan we na of de planten in vergelijkbare mate door N of P gelimiteerd worden. Ten tweede onderzoeken we de ijzer/aluminium verhouding in het bladmateriaal, wat samenhangt met het functioneren van mycorrhiza's en intern mineralentransport. Vervolgens onderzoeken we de beschikbaarheid van 2-

waardige metaalionen (Ca, Mg, Zn) voor herbivoren en tenslotte de aminozuur/totaal N-ratio van Buntgras in vergelijking met Struikheide.

5.2.2 Aanpak

Schapengras (*Festuca ovina*) en Schapenzuring (*Rumex acetosella*) zijn gekozen omdat ze veel in heidegebieden voorkomen en ook voedselplanten zijn voor vlinderrupsen, onder andere het Hooibeestje (*Coenonympha pamphilus*) en de Kleine vuurvlieder (*Lycaena phlaeas*).

Het bladmateriaal van de verschillende plantensoorten is verzameld in het groeiseizoen en telkens zijn alleen de groene delen in de analyse meegenomen, omdat dit door de herbivoren wordt gegeten. Van Kleine veenbes en Lavendelheide zijn alleen gegevens van volgroeid blad in de analyses betrokken, omdat de bladeren sterke variatie vertonen in de chemische samenstelling gedurende de bladmaturing. Zowel de monstervoorbereiding als de metingen zijn door dezelfde analisten op vergelijkbare wijze en met dezelfde apparatuur uitgevoerd, waardoor de gegevens gemakkelijk vergelijkbaar zijn.

De bemonsterde locaties voor Struikheide, Schapengras en Schapenzuring overlappen sterk met elkaar (Tab. 5.6). Het was niet mogelijk meer overlap aan te brengen, omdat op standplaatsen waar aanvankelijk de Struikheide werd bemonsterd, niet altijd Schapengras of Schapenzuring aanwezig waren. Voor de bemonsteringslocaties van het Buntgras wordt verwezen naar de eindrapportage van het Stuifzandonderzoek (Riksen *et al.*, 2011). De bemonsteringslocaties die gebruikt zijn in het Veenvliederproject zijn terug te vinden in het eindrapport van het Veenvliederproject (Van Duinen *et al.*, in druk).

Tab. 5.6: Overzicht van bemonsteringslocaties van *Calluna vulgaris*, *Festuca ovina* en *Rumex acetosella*.

	<i>Calluna</i>	<i>Rumex</i>	<i>Festuca</i>
Aekingerzand	X		X
Bosje van Staf	X	X	
De Heide	X		
De Zanding	X	X	X
Dwingelderveld	X		X
Havelterberg			X
Kl. Schorfheide	X		
Kl. Schorfstuif	X		
Lieberose	X		
Mechelseheide	X		
Oud Reemst	X	X	X
Salland heide	X		
Salland kap	X	X	
Schaopedobbe			X
Strabrecht akker	X	X	
Strabrecht brand	X	X	X
Strabrecht heide	X	X	X
Strabrecht stuif	X		X
Wapserveld	X	X	

5.2.3 Resultaten en discussie

N of P limitatie?

Ten opzichte van de grassen en Schapenzuring heeft Struikheide lage N en P concentraties, die zich in de range van N-P co-limitatie of P-limitatie bevinden

(Fig. 5.7). Zowel Schapengras als Schapenzuring bevinden zich in de range van N-P co-limitatie. Behalve de locatie Lieberose in Duitsland hebben we dus geen aanwijzingen dat heidegebieden onder de huidige omstandigheden sterk N-gelimiteerd zijn. Dit geldt noch voor Struikheide, noch voor de andere onderzochte soorten. In het volgende hoofdstuk wordt uitgebreid ingegaan op de achtergronden hiervan.

In stuifzanden, met een nog zeer geringe bodemopbouw, is Buntgras wel een overwegend N-gelimiteerde soort (de Duitse locatie Lieberose, waar heide met verschijnselen van N-limitatie werden gevonden, groeit heide in een buntgrasveld). In de hoogveengebieden bevonden Kleine Veenbes en Lavendelheide zich in de range van Struikheide, maar alleen voor locaties met N:P gehalten van Struikheide die N-P co-limitatie van struikheide indiceert. Pijpenstrootje (*Molinia caerulea*) is vooral gecolimiteerd door N en P, maar met een tendens tot meer P-limitatie in vergelijking met de andere grassoorten.

Fe en Al huishouding

In Struikheide zijn Al en Fe positief gecorreleerd met elkaar (Fig. 5.8) en hogere N-waarden gaan samen met lagere Al en Fe concentraties. In eerdere analyses hebben we aangenomen dat met een hogere Al beschikbaarheid van de bodem (als gevolg van verzuring) het Al transport vanuit de wortels in Struikheide wordt geremd, met remming van het Fe transport als neveneffect. De Fe/Al verhouding in Struikheide komt overeen met dat van Schapenzuring, hoewel het niveau van deze laatste veel hoger ligt. Omdat Schapenzuring

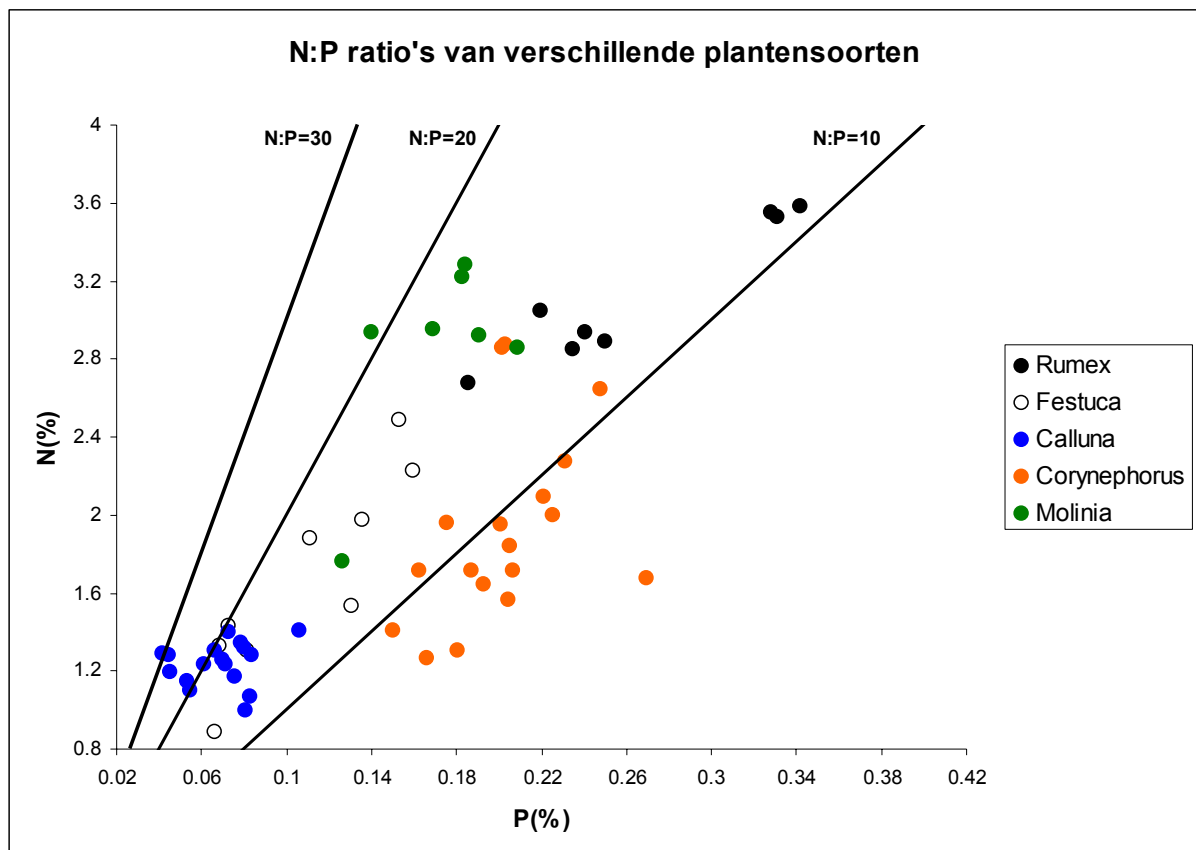


Fig. 5.7: Ligging van plantensoorten (symbolen) en bemonsteringslocaties (individuele punten) in het P-N vlak. De lijnen geven N:P ratio's aan van 10 (onderste lijn), 20 en 30 (bovenste lijn), welke grofweg de grenzen vormen van het N-P co-limitatiegebied (N:P<10 indiceert N-limitatie, N:P>20 indiceert P-limitatie).

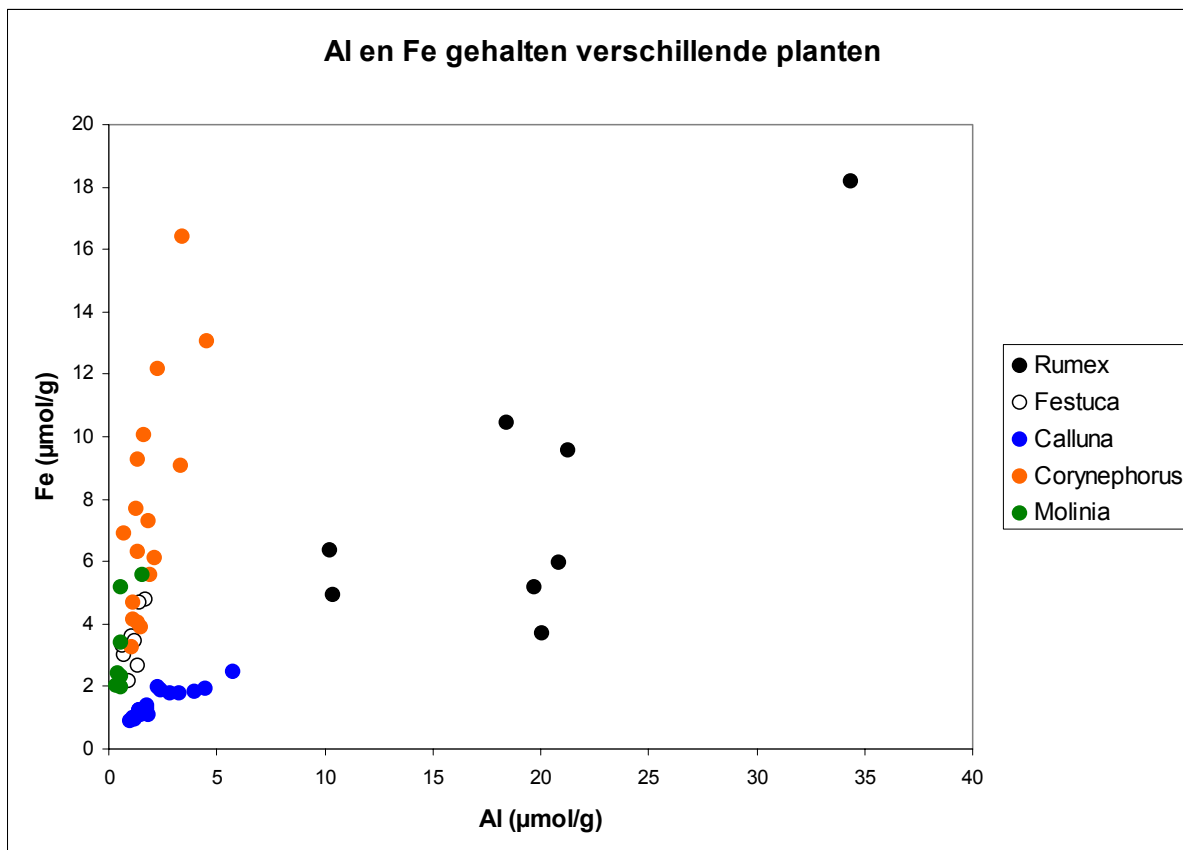


Fig. 5.8: Ligging van plantensoorten (symbolen) en bemonsteringslocaties (individuele punten) in het Al-Fe vlak.

geen mycorrhiza's heeft, kan het heel moeilijk metalen zoals Al weren bij de opname. De ericoïde mycorrhiza's slaan zowel Fe als Al in hun weefsels op (Qiang Yang *et al.*, 1996), en de heideplanten remmen het transport van beide metalen naar hun bovengrondse delen (Fig. 5.9). Dit is anders bij de grassen, die Fe in de bodem cheleren met behulp van phytosideroforen die ze zelf uitscheiden en dan het chelaat opnemen (Romheld & Marschner, 1986). De grassen zijn vermoedelijk in staat Al-ionen en Fe-ionen van elkaar te onderscheiden door chelering met citraat, dat de ijzeropname bevordert en de aluminiumopname remt (Meda *et al.*, 2007). De grassen transporteren wel Fe naar hun bladeren, terwijl de Al concentraties sterk achterblijven (Fig. 5.10). Wanneer we ook de andere Ericaceae in de vergelijking betrekken (Fig. 5.11), blijkt dat ze samenvallen met de punten van Struikheide. Het mechanisme om met Al (en Fe) om te gaan, kan dus ook voor de heide-achtigen een fylogenetische basis hebben.

De lage Fe-waarden in ijzer zouden een beperkende factor kunnen zijn voor de Struikheide planten zelf (de waarden zijn ook laag in vergelijking met Fe deficiënt blad van fruitbomen; Fig. 5.11, Fernandez *et al.*, 2008). Dieren zonder hemoglobine (zoals ongewervelden) zijn minder ijzerbehoefstig dan dieren met hemoglobine, maar toch is ijzer nodig als onderdeel van electronendragers in de celkern (cytochromen) (Medici & Wight Taylor, 1966). Een lage ijzerinname kan dus ook voor ongewervelden problematisch zijn.

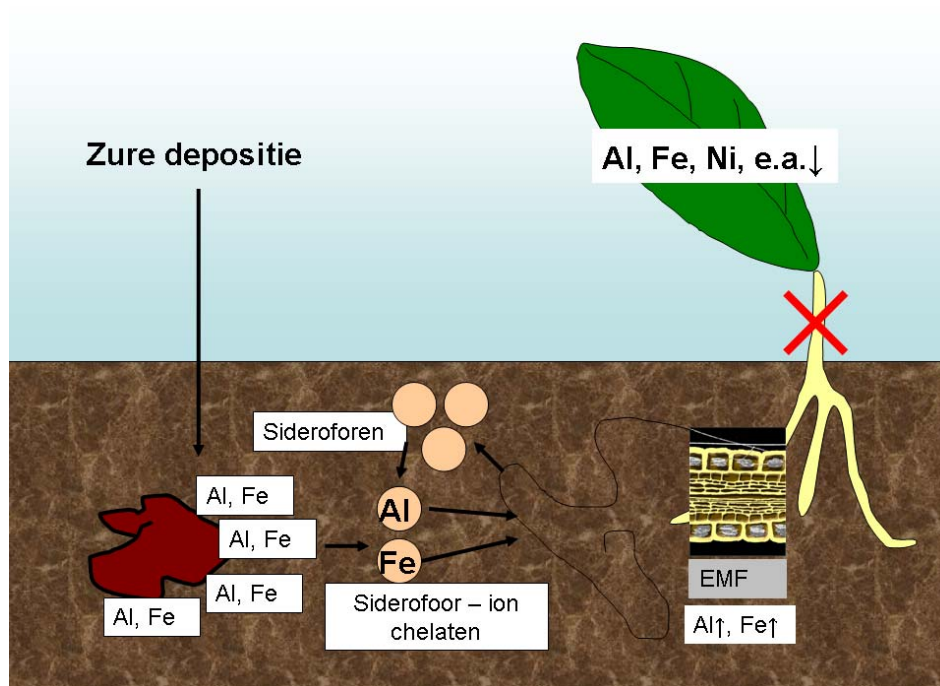


Fig. 5.9: schematische weergave van de opnameroute van ijzer bij struikheide. Ericoïde mycorrhiza's scheiden siderofoor uit die metalen kunnen cheleren. Deze zijn echter weinig specifiek en cheleren ook aluminium. Bij hoge concentraties aluminium wordt de opname van beide metalen geremd door opslag van de metalen in de mycorrhiza geïnfecteerde wortelcellen.

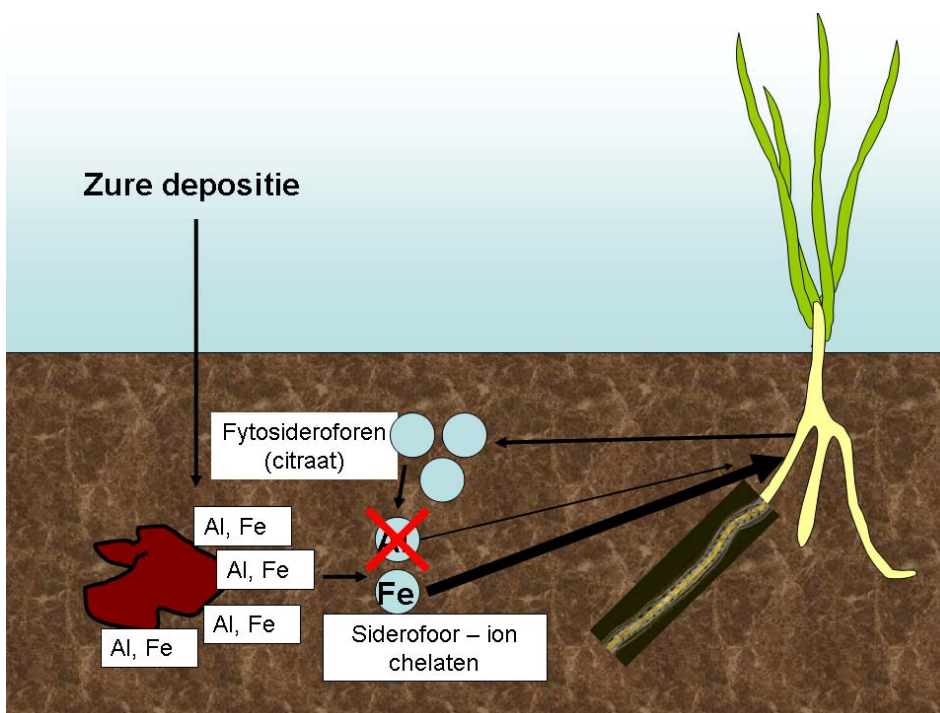


Fig. 5.10: schematische weergave van de opnameroute van ijzer bij grassen. Grassen scheiden hun eigen fytosiderofooren uit, die metalen kunnen cheleren. Deze zijn wel specifiek voor ijzer. Ook bij hoge concentraties aluminium is de opname van ijzer hierdoor niet geremd.

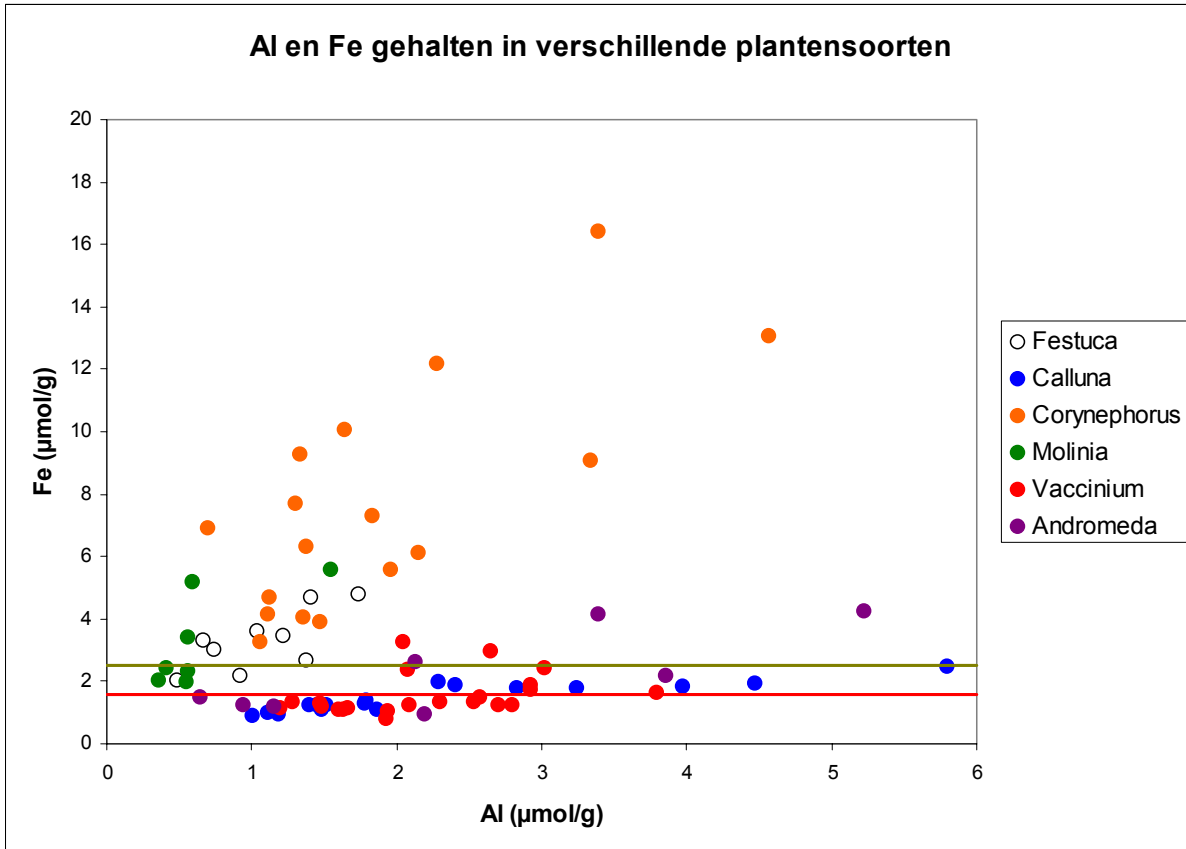


Fig. 5.11: Ligging van plantensoorten (symbolen) en bemonsteringslocaties (individuele punten) in het Al-Fe vlak. De rode lijn geeft een referentieniveau aan van boombladeren (peer) met ernstige symptomen van Fe-gebrek. De groene lijn waren bladeren uit dezelfde studie zonder effecten van Fe gebrek (Fernandez *et al.*, 2008).

De twee-waardige metalen

De vergelijking van concentraties van 2-waardige metaalionen laat in grote lijnen dezelfde tendensen zien voor Ca (Fig. 5.12), Mg (Fig. 5.13) en Zn (Fig. 5.14), uitgezet tegen plant N als tweede grove voedselkwaliteitsparameter. Struikheide is voor herbivoren een betere calciumbron dan grassen en vergelijkbaar met Schapenzuring. Voor Mg en Zn zijn de ranges tussen Struikheide en de grassen vergelijkbaar, terwijl de ranges voor Schapenzuring duidelijk hoger liggen. De hoogveen-Ericaceae hebben van deze drie mineralen hogere ranges dan Struikheide.

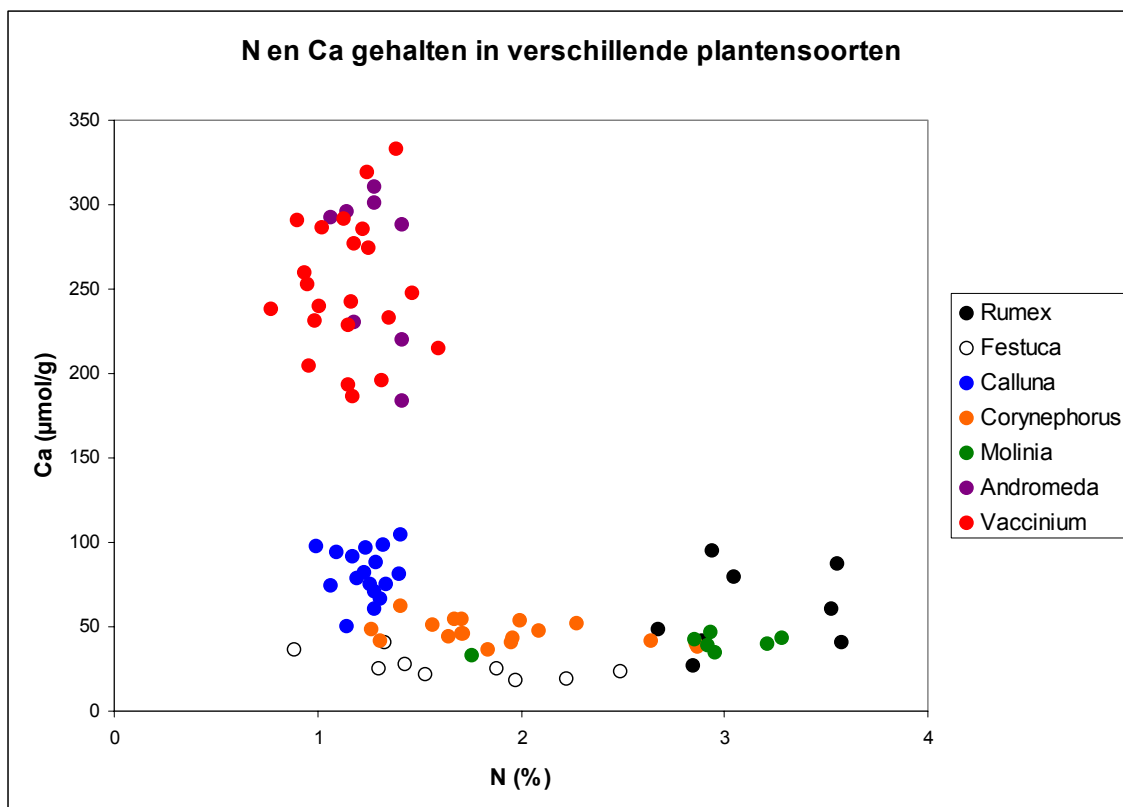


Fig. 5.12: Ligging van plantensoorten (symbolen) en bemonsteringslocaties (individuele punten) in het N-Ca vlak.

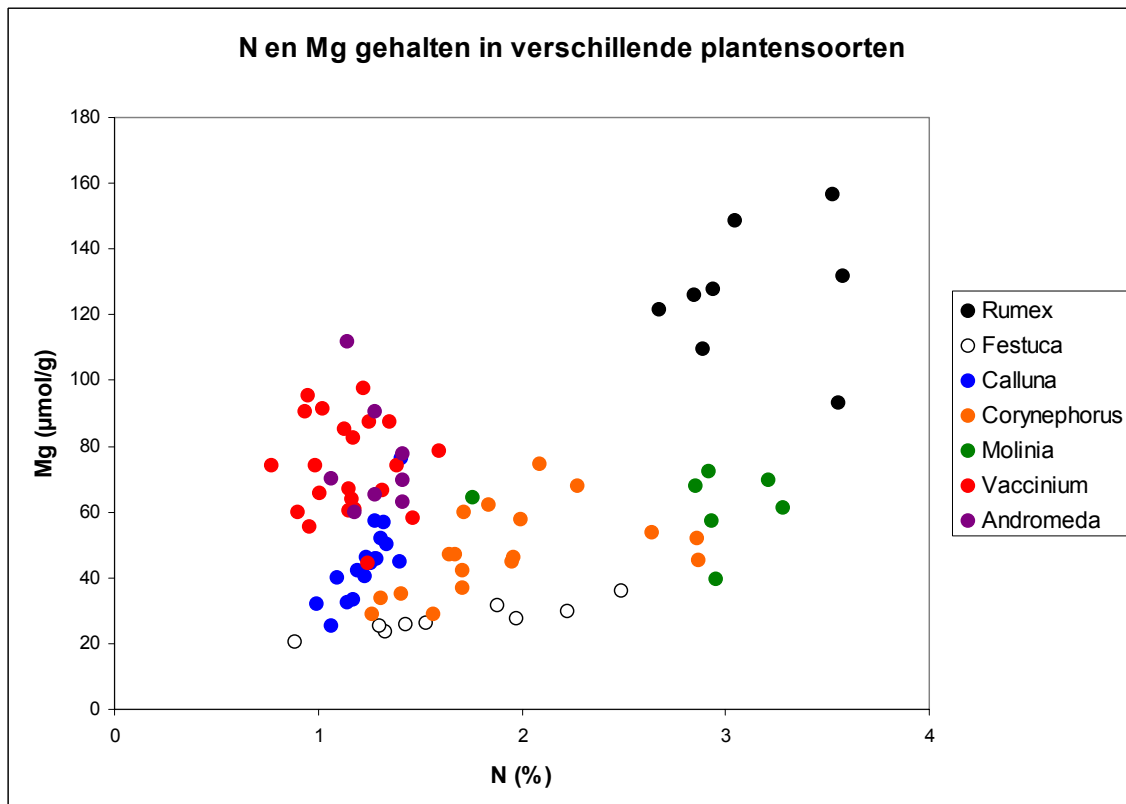


Fig. 5.13: Ligging van plantensoorten (symbolen) en bemonsteringslocaties (individuele punten) in het N-Mg vlak.

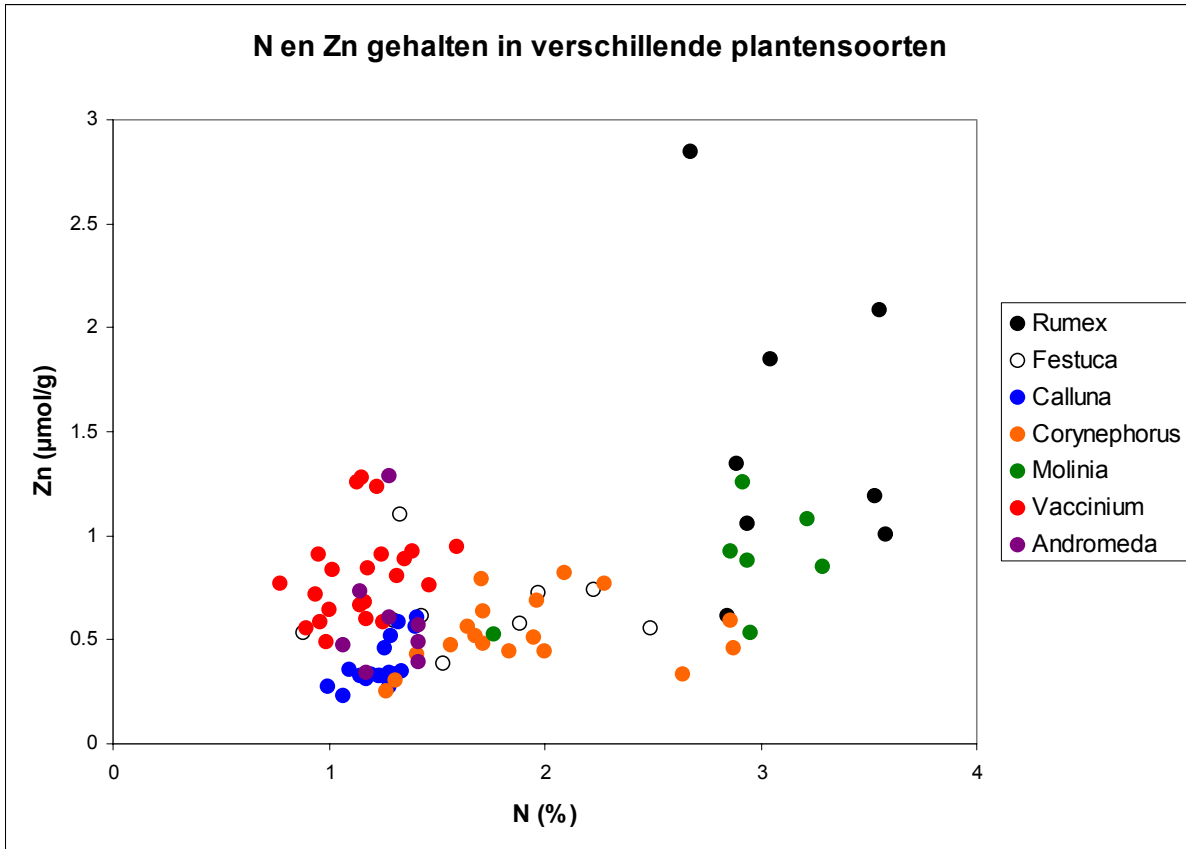


Fig. 5.14: Ligging van plantensoorten (symbolen) en bemonsteringslocaties (individuele punten) in het N-Zn vlak.

De aminozuur/ totaal N ratio in Buntgras en Pijpenstrootje

Bij Struikheide is vastgesteld dat de NPN (Non Protein Nitrogen) fractie dus het aminozuur/ totaal N ratio, toeneemt, als het totaal N gehalte toeneemt (de aminozuren / N ratio neemt af bij toenemende N). Dezelfde trends werden gevonden voor Buntgras en Pijpenstrootje (Fig. 5.15), maar met een minder steile responsecurve (in Struikheide correleert een toename van N met een grotere toename van NPN dan in Buntgras en vervolgens Pijpenstrootje). De hoogveen-Ericaceae overlappen met de data van Struikheide, maar laten niet direct een dalend verband zien. Omdat in deze dataset ook referentiegebieden zijn betrokken, is de interpretatie moeilijker (vgl. de situatie met het punt Lieberose voor Struikheide, waar N-limitatie een rol speelt).

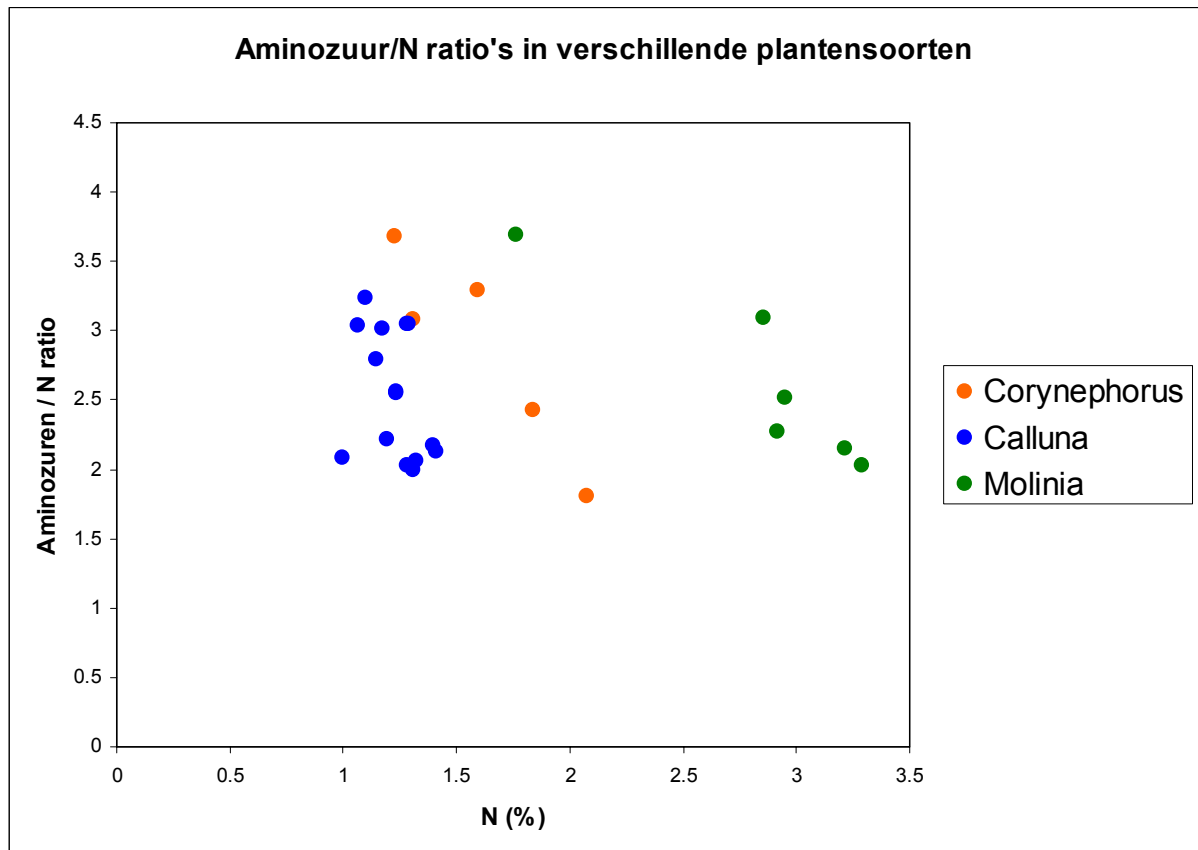


Fig. 5.15: Relaties van aminozuur/ N ratio's over een N (plant) gradiënt voor verschillende plantensoorten.

5.2.4 Resumé en terugkoppeling met de onderzoeksvragen

We zijn dit onderzoeksdeel begonnen met de volgende vragen:

- 1) Zijn de onderlinge relaties tussen plantchemische componenten zoals deze voor struikheide zijn vastgesteld, vergelijkbaar in andere plantensoorten?
- 2) Zijn er patronen te ontdekken tussen de plantengroepen (heide-achtigen, grassen, kruidachtigen).
- 3) Is op basis van gevonden overeenkomsten en verschillen in te schatten wat de gevolgen zijn voor a) de voedselkwaliteit van de planten voor herbivoren en b) het begrip van het functioneren van heide-ecosystemen?

De beantwoording van de onderzoeksvragen vindt hieronder geïntegreerd plaats.

Zoals blijkt uit de analyses zijn er duidelijke verschillen tussen plantensoorten in de relatieve samenstelling van het bladmateriaal. Ook vallen patronen samen met taxonomische groepen (bijvoorbeeld de Fe-Al relaties, Figs 5.8, 5.9). De bevindingen staan samengevat in tabel 5.7, met als ingang mogelijke problemen voor herbivoren. Het is duidelijk dat verschillende plantengroepen anders zullen reageren op aantasting.

Tab. 5.7: Overzicht van de kansen (uitgedrukt in aantal kruisjes) dat 'problemen' voor een herbivoor optreden bij verschillende waardplanten. ? = niet onderzocht, tussen haakjes geeft een verband aan bij *Corynephorus* en *Molinia* (en niet *Festuca*).

'Probleem'	Kans dat het probleem optreedt		
	<i>Calluna</i>	<i>Festuca</i>	<i>Rumex</i>
Lage N	+++		
Hoge NPN	+++	? (+)	?
Lage P	+++		
Lage Fe	+++		
Lage Ca		+++	
Lage Mg	+	++	
Lage Zn	+	+	
Hoge Al			+++

Omdat Struikheide de Al en Fe inname niet lijkt te kunnen scheiden (evenals Schapenzuring), maar wel kan afremmen (in tegenstelling tot Schapenzuring), is het mogelijk dat door Fe gebrek de groei van Struikheide wordt geremd. De *Calluna* Fe waarden liggen in het grensgebied van Fe gebrek (Fig. 5.11; Fernandez *et al.*, 2008). In een aantal plantensoorten is al aangetoond dat aluminiumtoxiciteit een ijzergebrek kan induceren (Rout *et al.*, 2001). Dit zal niet optreden in grassen (die hierdoor mogelijk een competitief voordeel krijgen ten opzichte van Struikheide) en in kruidachtigen zonder mycorrhiza's is het risico voor Al-toxiciteit in de bladeren groot (voor zowel de planten als de herbivoren). In de relatie verzuring, het vrijkomen van Al en Al-toxiciteit in planten lijken kruiden zonder mycorrhiza's het meeste last te ondervinden, Struikheide minder en grassen het minst (zie ook De graaf *et al.* 1998).

5.3 Effecten van extra stikstof en mineralenbemesting (Fe, Ni) op de voedselkwaliteit bij Struikheide

5.3.1 Inleiding

Één van de eerste resultaten van dit onderzoek was dat met een toename van de N in de plant, de Fe en Ni concentraties daalden (tussenrapportage 2007). Met een bemestingsexperiment hebben we geprobeerd te achterhalen of deze relaties causaal waren. De volgende vragen vormden de kern van het experiment:

- Zijn concentraties van mineralen (Ni, Fe) in heideplanten te verhogen, door ze simpelweg in een verhoogde dosis aan te bieden?
- Is er een interactie tussen de opname van de mineralen (Ni, Fe) met de N-depositie?
- Welke andere plantchemische parameters veranderen als gevolg van de behandeling?

5.3.2 Aanpak

Naast de controle, bestond het experiment uit 3 behandelingen:

- 1) Toevoegen NH_4NO_3 (0.45 mmol per plant per week, grofweg overeenkomend met 19 kg/ha/jaar).
- 2) Toevoegen NiCl (36.0 μmol per plant per week) en Fe-EDTA (27.3 μmol per plant per week).
- 3) De combinatie van behandelingen 1 en 2.

Alle behandelingen werden aangeboden in 75 ml water per plant per week, waarin 5 mg/l NaCl was opgelost (vergelijkbaar met regenwater). Ook de controleplanten kregen 75 ml van de wateroplossing. De hele proef was in 20-voud opgezet (alleen van de controleplanten zijn nog maar 10 resultaatmetingen binnen). Wekelijks werden de planten bemest in de periode mei 2008 – mei 2009, met uitzondering van de periode december t/m februari (wanneer de planten weinig actief zijn) en bij vriezend weer buiten deze periode. Aanvankelijk was het plan de planten tot en met juli 2009 te bemesten, maar droogte en het gevaar van heidehaantjes (gelukkig nog niet op onze proefvakken) hebben ertoe doen besluiten al in mei 2009 de proef te oogsten. De proeflocatie bevond zich op de Zanding, een uitgestoven laagte op de Zuidwest-Veluwe. De heide kenmerkt zich onder andere door lage aminozuur/N waarden en hoge gehalten aan As, bij gemiddelde P.

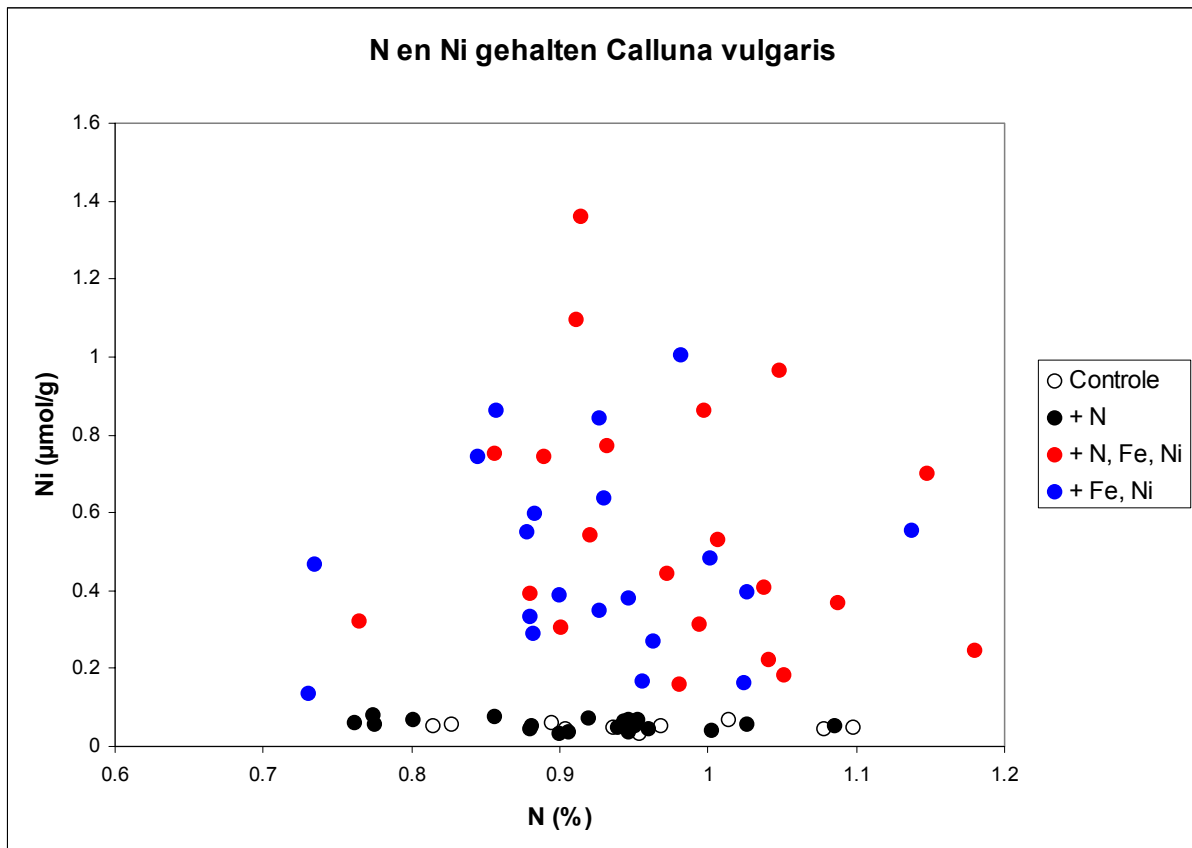


Fig. 5.16: De effecten van de experimentele behandelingen op de relatie tussen stikstof en nikkel in de plant.

5.3.3 Resultaten en discussie

Het stikstofgehalte

Bemesting met stikstof (NH_4NO_3) levert geen verhoging op van de stikstofconcentraties in de heide (fig. 5.16). Dat de stikstofwaarden in vergelijking met eerdere analyses aan de lage kant liggen, komt doordat deze planten in mei zijn verzameld. In deze periode ontwikkelen de bladeren zich nog en accumuleren N. Het uitblijven van een effect van N-bemesting op de plant-N waarden is een indicatie dat de N-beschikbaarheid voor deze planten geen limiterende factor is en dat de extra stikstof niet zonder meer wordt opgenomen door de planten.

Het nikkel- en ijzer gehalte

In beide behandelingen waarin Ni werd aangeboden, neemt het Ni gehalte in de plant toe. (Fig. 5.16). Stikstof heeft hierop geen invloed. Fe laat een heel ander patroon zien, waarbij de plant Fe gehalten niet tot nauwelijks toenemen bij Fe bemesting (Fig. 5.17). Er is geen dalend verband zichtbaar tussen N en Fe. Daar waar extra Ni dus wel de plant in getransporteerd wordt, lijkt er voor de Fe-opname een remmende factor aanwezig te zijn.

In eerder analyses hebben we al eens de suggestie gewekt dat ijzer en aluminium via hetzelfde transportmechanisme worden opgenomen en dat Struikheide om Al-toxiciteit te vermijden dit mechanisme afremt bij

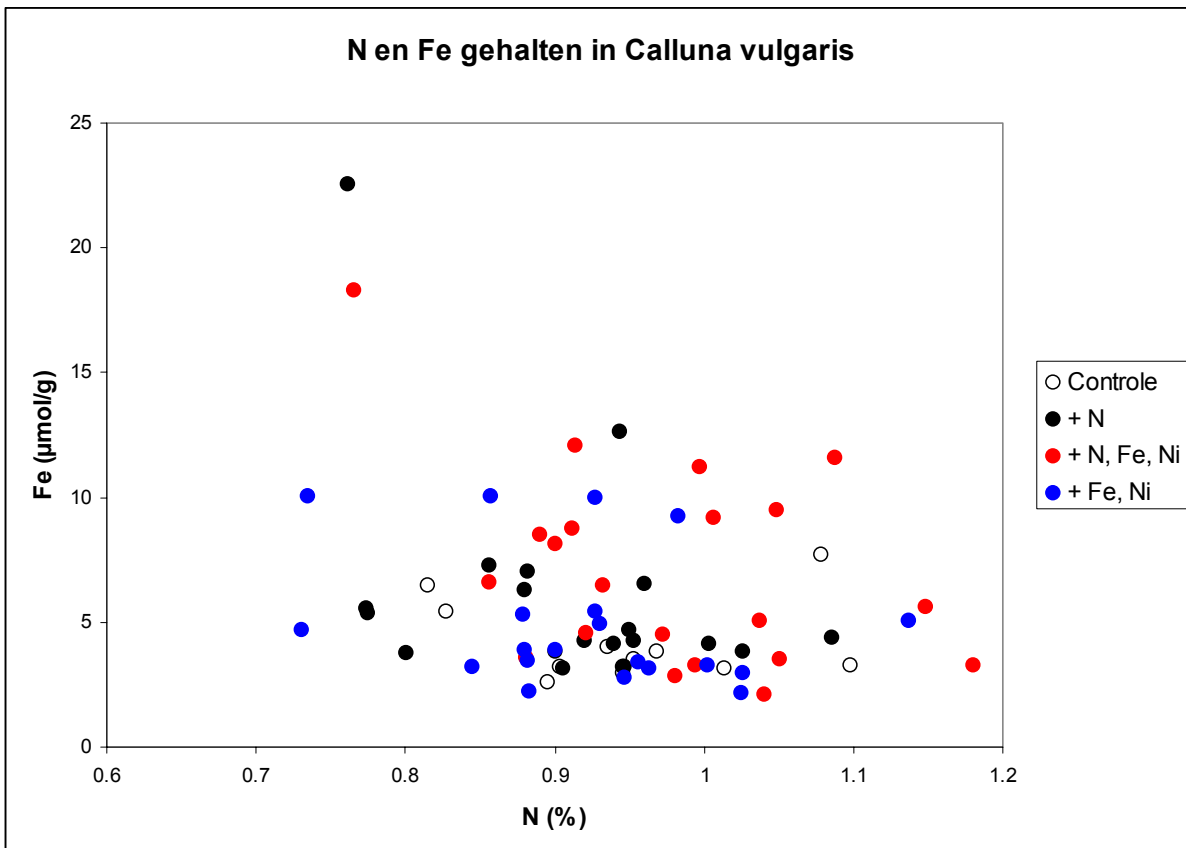


Fig. 5.17: De effecten van de experimentele behandelingen op de relatie tussen stikstof en ijzer in de plant.

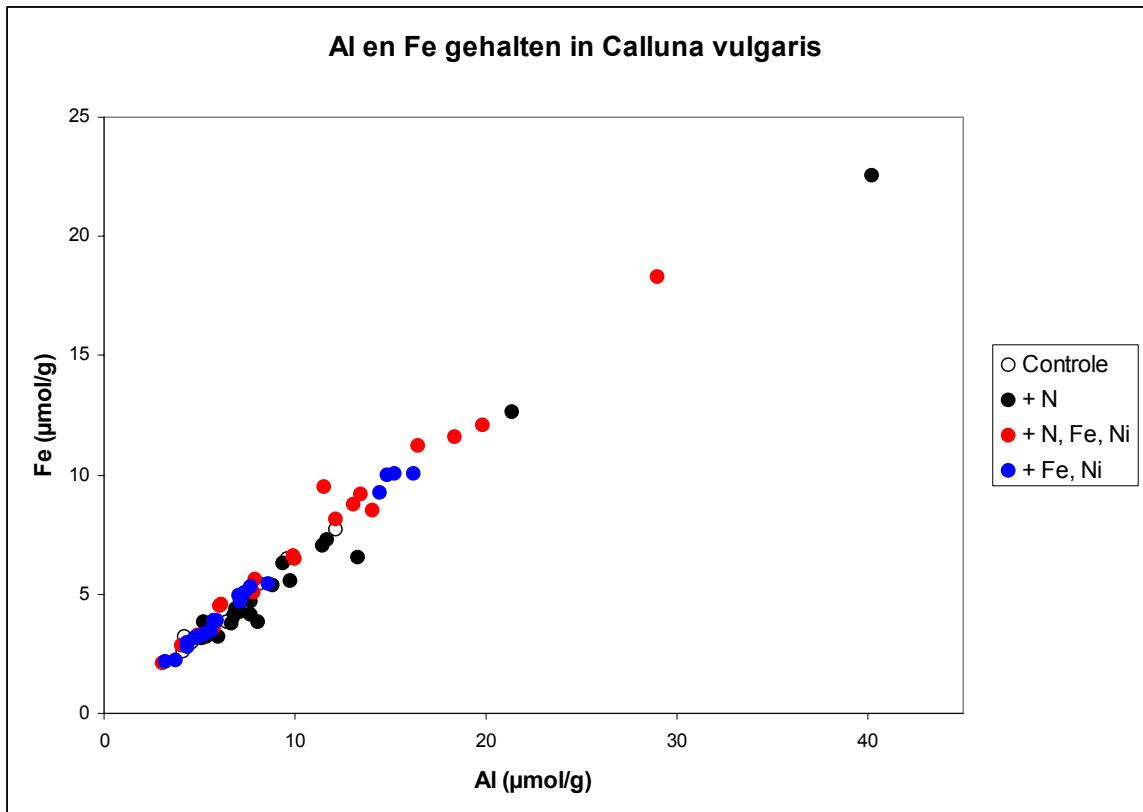


Fig. 5.18: De samenhang van de Al en Fe concentraties in de plant na afloop van het experiment.

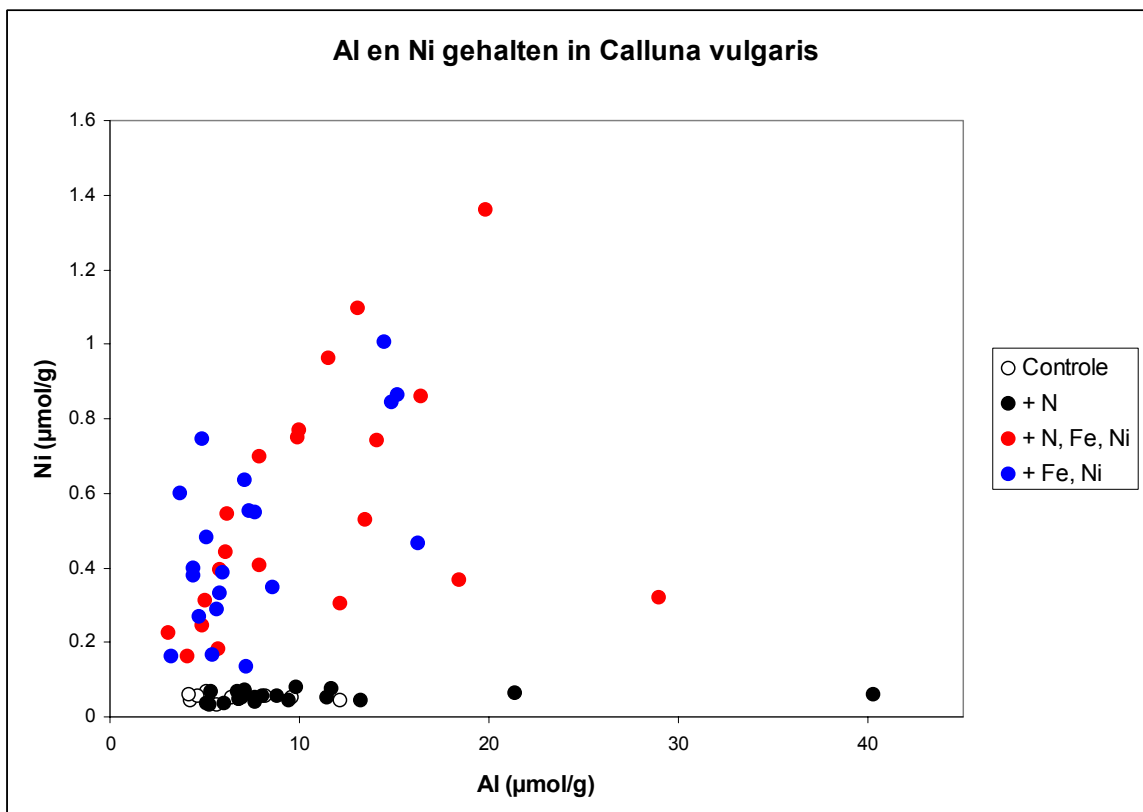


Fig. 5.19: De samenhang van de Al en Ni concentraties in de plant na afloop van het experiment.

hoge vrij-beschikbare Al concentraties in de bodem. Ook in onze proef hangen de Fe en Al concentraties heel nauw samen (Fig. 5.18) en in exact dezelfde verhouding als in Fig. 5.8, wat het gesuggereerde werkingsmechanisme ondersteunt. We veronderstellen dat Fe in de proef de plant niet in getransporteerd wordt, omdat dit onherroepelijk Al transport met zich mee zou brengen. De nikkelwaarden houden (op enkele uitschieters na) ook positief verband met de Al-waarden (Fig. 5.19), maar met een veel grotere spreiding. Nikkel kan dus op andere manieren dan via een aluminium-gevoelig transportmechanisme in de plant opgenomen worden. Er waren geen andere variabelen die een respons lieten zien onder invloed van de behandelingen.

5.3.4 Resumé en terugkoppeling met de onderzoeksvragen

We zijn dit onderzoeksdeel begonnen met de volgende vragen:

- 1) Zijn concentraties van mineralen (Ni, Fe) in heideplanten te verhogen, door ze simpelweg in een verhoogde dosis aan te bieden?
- 2) Is er een interactie tussen de opname van de mineralen (Ni, Fe) met de N-depositie?
- 3) Welke andere plantchemische parameters veranderen als gevolg van de behandeling?

Het zal duidelijk zijn dat het aanbieden van mineralen alleen geen garantie is dat ze ook door de planten worden opgenomen. Bij Ni was er een duidelijk effect zichtbaar, maar voor Fe geldt dit niet. Ook blijkt dat N in de bodem geen rol van betekenis speelt voor de concentratie N die zich uiteindelijk in het bladmateriaal bevindt. Mogelijk heeft het wel een effect gehad op de aminozuur/NPN ratio, maar dat is vooralsnog niet experimenteel vastgesteld. Opnieuw blijken ijzer en aluminium heel sterk samen te hangen. Het blijft de vraag in welke mate bij Struikheide Al toxiciteit voorkomt door zowel het Al als het Fe-transport te remmen en wat de fysiologische gevolgen zijn van de lage Fe concentraties.

5.4 Synthese nutriëntenkringloop in droge heide

5.4.1 Nutriënten-kringloop in een niet-aangetast systeem

In figuur 5.20 zijn de gevonden bodem-plant interacties voor *Calluna vulgaris* in een aantal schema's uiteengezet. Hierin worden stap voor stap de belangrijke processen aan het model toegevoegd. *Calluna vulgaris* is in het model gekozen als belangrijkste leverancier van organisch materiaal aan de bodem.

Onder van nature zure omstandigheden verloopt in podzolbodems het grootste deel van de nutriëntenkringloop in de organische O- en Ah-horizonten. De bodem functioneert als een recyclingsysteem. In het organisch materiaal zijn belangrijke voedingsstoffen besloten, die door

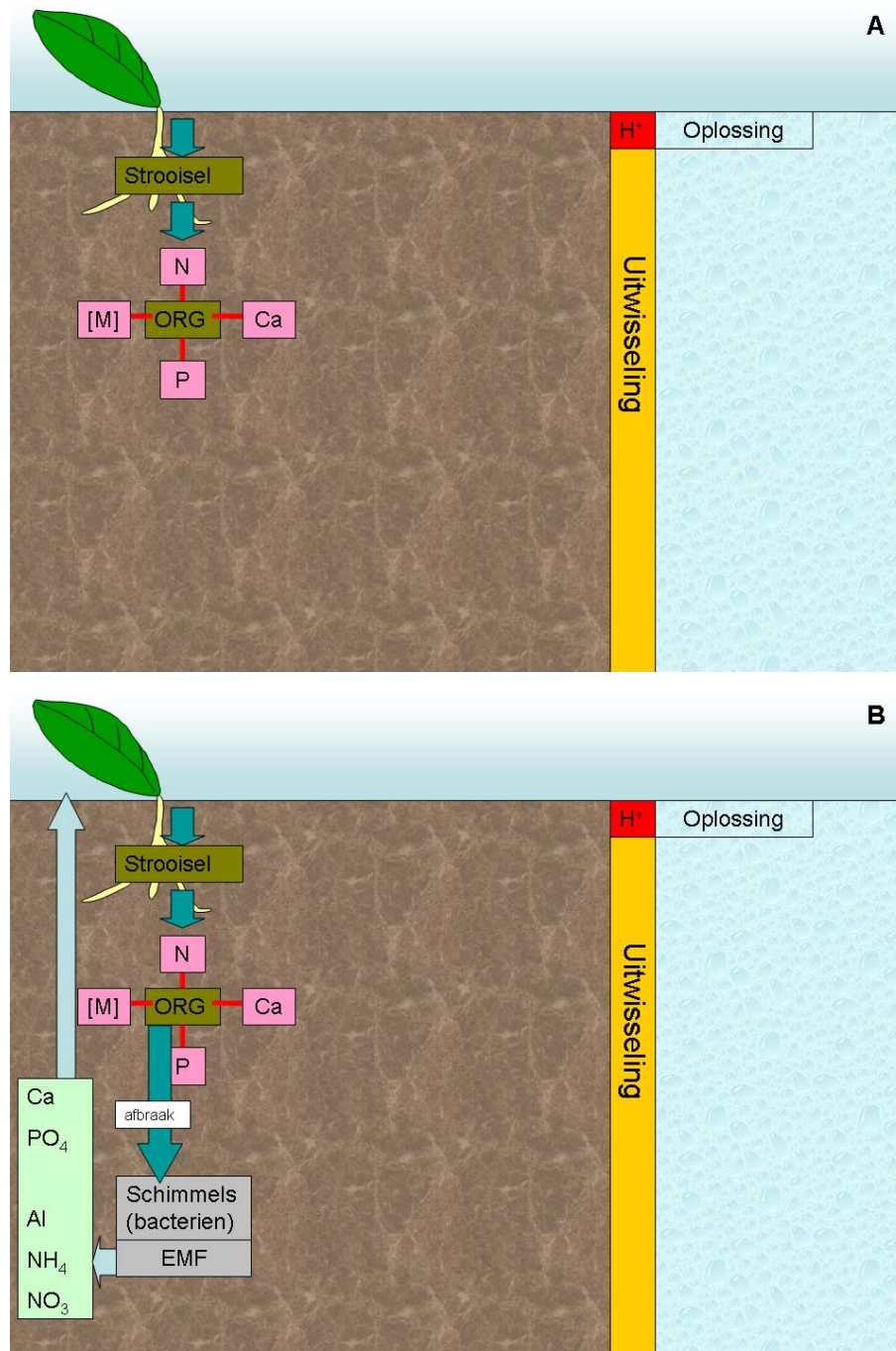


Fig. 5.20: overzicht van de bodem- en plantinteracties bij struikheide (*Calluna vulgaris*).

A: Struikheide levert via strooisel organisch materiaal met daarin chemisch gebonden mineralen (rode verbindingen).

B: Organisch materiaal wordt door schimmels (en in mindere mate bacteriën) afgebroken. Ericoïde mycorrhiza's leveren organisch gebonden P en Ca direct aan de plant.

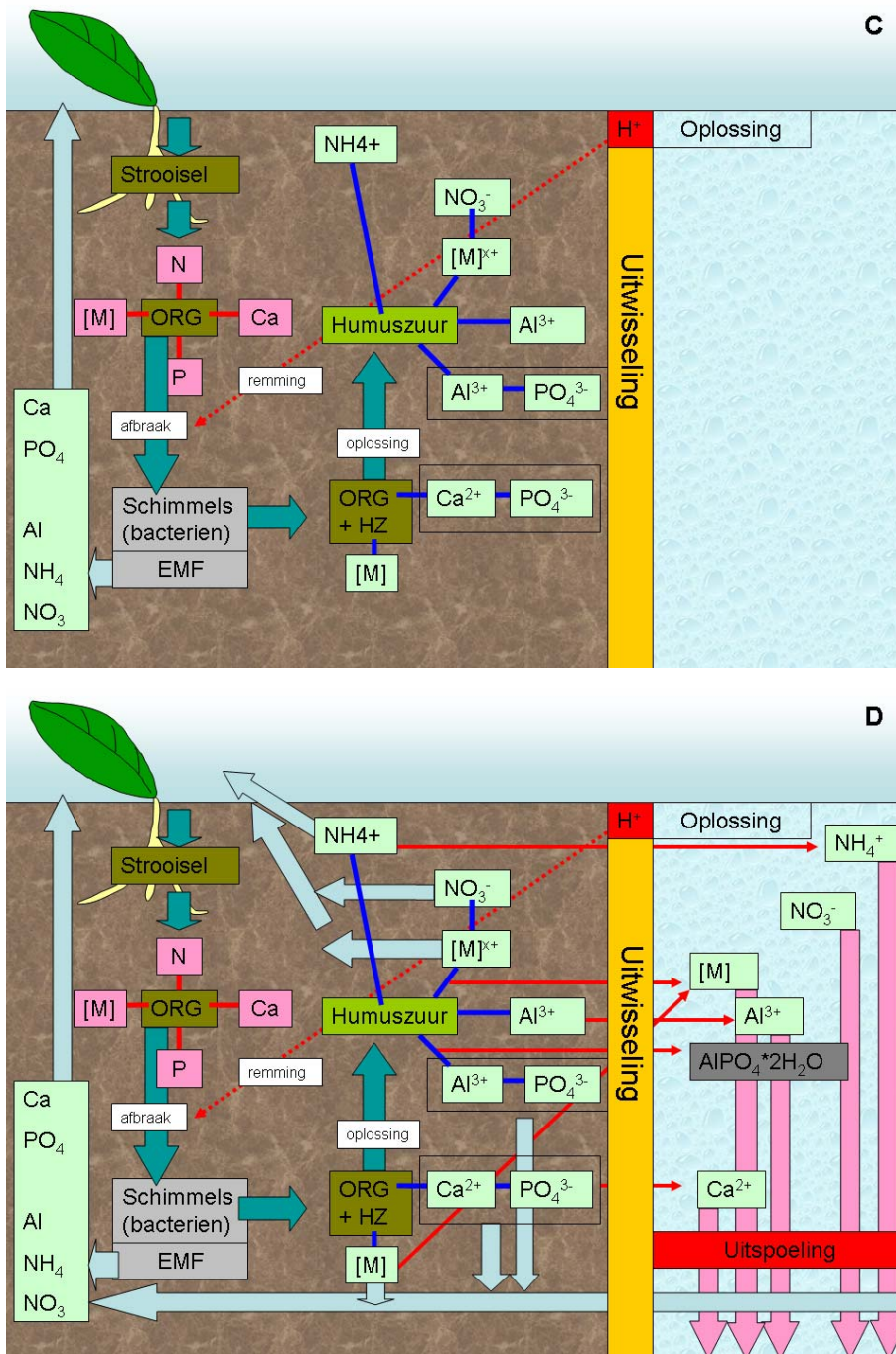


Fig. 5.20 (vervolg):

C: door onvolledige afbraak ontstaan grotere en wateroplosbare humuszuren welke negatieve bindingsplaatsen (blauwe verbindingen) voor kationen leveren. Negatief geladen ionen kunnen via ligands met een positief geladen ion ook binden aan deze humuszuren.

D: Planten kunnen de aan humuszuren gebonden complexen opnemen. positief geladen kationen en ligandcomplexen wisselen uit met H^+ -ionen, waardoor deze in oplossing gaan en kunnen uitspoelen. Aluminium vormt onder zure omstandigheden slecht oplosbaar gehydrateerd $AlPO_4$. Hoge concentraties H^+ (=lage pH) remt de snelheid van strooiselafbraak.

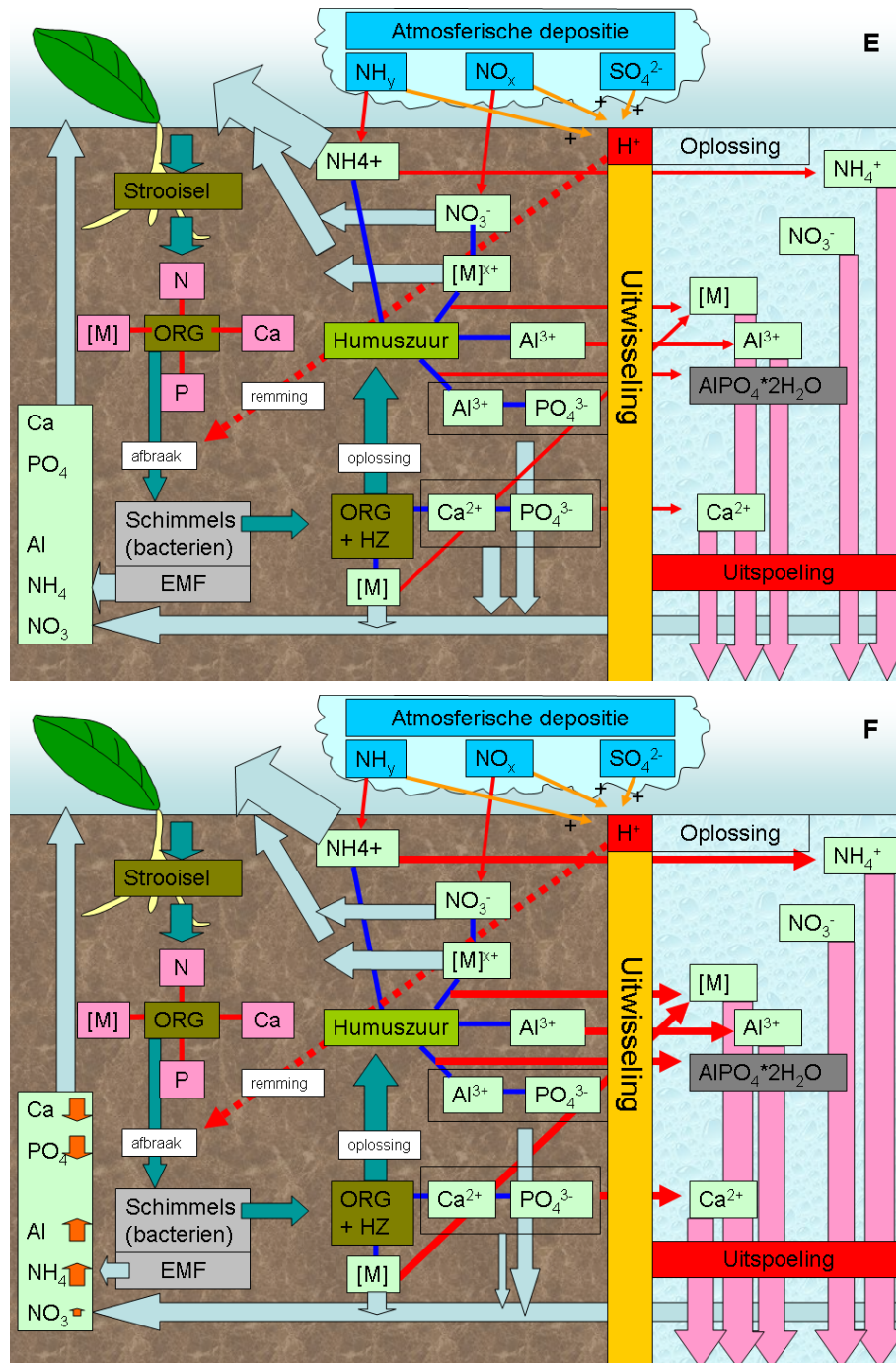


Fig. 5.20 (vervolg):

E: Onder invloed van verhoogde atmosferische depositie treden verschuivingen op in de minerale bezetting van de humuszuren op het organische stof. De bezetting door NH_4^+ neemt toe, waardoor de opname van N door de plant toeneemt. Tegelijkertijd leidt verzuring tot een toename van de concentratie H^+ (daling van de pH, waardoor de strooiselafbraak sterker wordt geremd).

F: Daling van de pH leidt tot een versterkte uitwisseling tussen H^+ ionen en aan humuszuren gebonden mineralen en ligands. Uitspoeling van deze mineralen neemt toe en de PO_4 beschikbaarheid neemt af door vastlegging van PO_4 in AlPO_4 . Bovendien neemt de concentratie opgelost Al toe. Deze processen leiden tot Al-toxiciteit, een afname van de P-opname en toename van de N-opname in de plant.

schimmels (en in mindere mate bacteriën) afgebroken worden en daardoor weer beschikbaar komen voor planten. Nutriënten die in opgeloste vorm vrijkomen, kunnen direct door planten worden opgenomen, waardoor de hoeveelheid in wateroplossing aanwezige mineralen niet volledig zullen uitspoelen naar diepere bodemlagen. Een ander deel van de nutriënten kan vanuit het organisch materiaal beschikbaar komen door symbiose met ericoïde mycorrhiza's, welke de vrijgemaakte stoffen (PO_4 en aminozuren) direct aan de plant leveren (Mitchell & Read, 1981; Pearson & Read, 1973; Read, 1991; Shaw & Read, 1989; Stribley & Read, 1980). Een ander deel komt indirect beschikbaar door afsterven van schimmel en bacteriële biomassa.

Schimmels en bacteriën zorgen daarnaast voor de gedeeltelijke omzetting van organisch materiaal naar grotere, niet-wateroplosbare humuszuren en kleinere, wateroplosbare humuszuren. Deze humuszuren leveren, naast het organisch materiaal zelf, bindingsplaatsen voor kationen. Vrijgemaakte nutriënten en opgeloste metalen kunnen aan deze plaatsen binden, waarbij negatief geladen ionen via anion-kation-ligand complexen kunnen worden gebonden. Wateroplosbare humuszuren vertonen een grotere affiniteit met meerwaardig positief geladen kationen, zoals Al^{3+} en daarnaast voor NH_4^+ . Ca^{2+} -ionen lijken op basis van de gegevens uit deze rapportage met name te binden aan het organisch materiaal en mogelijk ook aan de grotere humuszuren. Calcium wordt bovendien met het strooisel van *Calluna vulgaris* aan de bodem toegevoegd (Chapman *et al.*, 1975, deze rapportage).

De kation-anion complexen die gebonden zijn aan de verschillende humusfracties kunnen door planten vrijgemaakt worden (door actieve uitscheiding van organische zuren), waarna de vrijgemaakte nutriënten door de plant opgenomen kunnen worden. Daarnaast vormen met name de wateroplosbare humuszuren een sink voor opgelost Al^{3+} . Opgelost Al^{3+} is in hoge concentraties toxisch voor planten. Bovendien gaat opgelost Al^{3+} een verbinding aan met PO_4^{3-} . Varisciet (gehydrateerd aluminiumfosfaat: $\text{AlPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$) en (in minder mate) strengiet (gehydrateerd ijzerfosfaat ($\text{FePO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$)) zijn onder de zure omstandigheden van de meeste heidebodems slecht oplosbaar en daardoor is de P die er in besloten ligt slechts zeer moeilijk beschikbaar voor planten.

Het systeem kenmerkt zich als een efficiënt systeem waarbij de uitspoeling van nutriënten van aan het organisch materiaal gebonden mineralen beperkt blijft, zolang er maar voldoende bindingsplaatsen voor H^+ overblijven op de verschillende humusfracties. Zolang de concentraties humuszuren in voldoende hoge concentraties voorkomen, blijft de concurrentie tussen H^+ en mineralen beperkt en is de retentie van nutriënten in het systeem hoog.

5.4.2 De effecten van verzuring en vermisting op de kringloop

Onder invloed van verzurende en vermistende depositie (figuur 5.20) zijn de concentraties van NO_3^- , maar met name van NH_4^+ , in sterke mate verhoogd. Daarnaast heeft verzuring geleid tot een sterke toename van de zuurgraad, waardoor sneller verzadiging optreedt van de vrije bindingsplaatsen op het organisch materiaal. Een sterke toename van de zuurgraad leidt bovendien tot remming van de microbiële afbraakprocessen (sterke remming van microbiële afbraak en waarschijnlijk ook van schimmelfbraak), waardoor de omzetting van organisch materiaal naar humuszuurketens geremd wordt. Beide processen leiden er toe dat er een verhoogde concurrentie voor bindingsplaatsen optreedt tussen H^+ ionen en mineralen. Uiteindelijk leidt dit tot een verhoogde mate van uitwisseling van deze mineralen naar de waterfractie en neemt de uitspoeling van deze mineralen naar diepere bodemlagen toe. Door de remming van de microbiële en schimmel afbraak wordt het aanbod van nutriënten, die via ericoïde mycorrhiza's verder aan de

plant gegeven worden, mogelijk verminderd. Het uiteindelijke effect van vermisting in combinatie met verzuring is een oververzadiging van het organisch materiaal met stikstofverbindingen en tegelijkertijd een afname van de beschikbaarheid van andere mineralen.

Ook zijn de effecten op de beschikbaarheid van fosfaat van belang. Door verzuring neemt deze beschikbaarheid in sterke mate af, onder meer door een remming van de microbiële afbraak en een toename van opgelost Al^{3+} . Hierdoor kan er meer PO_4^{3-} worden vastgelegd in gehydrateerd aluminiumfosfaat ($\text{AlPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$) en gehydrateerd ijzerfosfaat ($\text{FePO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$). Uitspoeling van fosfaat in heidebodems zal hooguit enkele decimeters bedragen, omdat er doorgaans voldoende vrij beschikbaar aluminium- en ijzer in de bodem aanwezig is waarmee het fosfaat complexen kan vormen.

5.5 Hoofdpunten uit dit hoofdstuk

- In de sterk zure en uitgeloopte heidebodems zijn humuszuren de belangrijkste bindingsplaats voor positief geladen bodemmineralen.
- Fosfor en metalen als magnesium en calcium worden door heideplanten geaccumuleerd en via de bodem efficiënt gerecycled.
- Bij aanwezigheid van een goed ontwikkelde humuslaag zal de meeste fosfor via de mycorrhiza-opnameroute opgenomen worden.
- De fosfaatbeschikbaarheid is primair afhankelijk van de lokale bodemchemische eigenschappen, zoals de aanwezigheid van organisch materiaal en secundair van aantastingsfactoren, zoals verzuring.
- Hoge gehalten vanadium in Struikheide remmen het fosfor transport naar de bovengrondse delen.
- Veel heidebodems kennen een ammonium verzadiging.
- Vanadium en ammonium in de bodem zijn de belangrijkste verklarende variabelen voor de hoeveelheid stikstof in heideplanten. Het effect van vanadium verloopt via vrijlevende stikstofbindende bacteriën.
- In Struikheide van aangetaste heidegebieden gaan dalingen van de C:N-ratio en sommige metalen (zoals Al en Fe) en een stijging van de N:P-ratio samen met een verminderde kwaliteit van Struikheide voor herbivoren.
- Hoge concentraties van Al^{3+} in de bodem hebben negatieve effecten op de fysiologie van *Calluna vulgaris* en de voedselkwaliteit van zowel levend plantenmateriaal als strooisel.
- In de relatie verzuring, het vrijkomen van Al en Al-toxiciteit in planten, lijken kruiden zonder mycorrhiza's het meeste last te ondervinden, Struikheide minder en grassen het minst.
- Het aanbieden van mineralen, alleen om de kwaliteit van heideplanten te verbeteren, is geen garantie dat ze ook door de planten worden opgenomen.
- Een toename van de zuurgraad leidt tot een snellere verzadiging van de vrije bindingsplaatsen op het organisch materiaal, waardoor mineralen meer in oplossing blijven en uitspoelen naar diepere bodemlagen.
- Een sterke toename van de zuurgraad leidt tot remming van de microbiële afbraakprocessen, waardoor efficiëntie van de nutriëntenkringloop wordt verlaagd.
- Door verzuring neemt de beschikbaarheid van fosfaat af doordat het wordt vastgelegd in gehydrateerde aluminiumfosfaat (en in mindere mate gehydrateerde ijzerfosfaat) complexen

6 P en N-P co-limitatie in Nederlandse heideterreinen

6.1 Inleiding

Nederlandse heidegebieden staan al meerdere decennia bloot aan depositiewaarden die ver boven de kritische depositieniveaus voor de aanwezige habitattypen liggen (Velders *et al.*, 2010). Verscheidene auteurs (Roem *et al.*, 2002, Schmidt *et al.*, 2004, Van Meeteren *et al.*, 2007, van Meeteren *et al.*, 2008) kwamen tot de conclusie dat de meeste Nederlandse heidegebieden tegenwoordig door P, dan wel door N en P samen gelimiteerd wordt. In Hoofdstuk 4 vonden we al resultaten die hiermee overeenstemmen. In dit hoofdstuk zal nader ingegaan worden op de achtergronden hiervan.

In dit deel van het onderzoek beantwoorden we de volgende vragen:

- 1) In welke mate worden Nederlandse heiden door N dan wel P gelimiteerd?
- 2) Wat zijn naast de P-beschikbaarheid in de bodem nog andere verklarende variabelen voor de P gehalten van heideplanten?
- 3) Wat is de relatie tussen P limitatie en beheer?

6.2 N en P limitatie: effecten op vegetatiepatronen en –samenstelling.

In dit hoofdstuk wordt de vegetatie N:P-ratio onderzocht als belangrijke parameter die de voedselkwaliteit van vegetatie voor fauna bepaalt. De toepassing van N:P-ratio's en het gebruik van de termen "P-limitatie" en "N-limitatie" kan echter leiden tot verwarring inzake de effecten op vegetatie en vegetatiesamenstelling. Eveneens kan verwarring optreden over de invloed die N-depositie heeft op de samenstelling van de vegetatie in het licht van N-P of P-gelimiteerde terrestrische systemen. Om deze reden is in deze paragraaf een kort overzicht gegeven van de kennis over de aard en functionele significantie van het gebruik van N:P-ratio's in vegetatie-ecologie.

Het gebruik van N:P-ratio's van plantenweefsels om limitatie te indiceren is minder *straightforward* dan vaak wordt aangenomen. Koerselman en Meuleman (1996) geven aan dat planten met een N:P-ratio > 16 P-limitatie indiceren en planten met een N:P-ratio < 14 N-limitatie. In deze studie zijn echter alleen wetland systemen onderzocht. Güsewell (2004) geeft voor droge ecosystemen een veel bredere range aan. N-limitatie bij vegetaties met een N:P-ratio < 10, P-limitatie bij vegetaties met een N:P-ratio boven 25. In een experimentele studie van von Oheimb *et al.* (2010) naar N-P-limitatie in droge heide op de Lüneburger Heide in Duitsland wordt ook voorgesteld om deze marges ruimer te nemen voor heidesystemen. Zij stellen voor om hierbij

marges tussen 10 en 20 aan te houden, waarbij N:P-ratio's < 10 N-limitatie en N:P > 20 P-limitatie indiceren. N:P-ratio's tussen 10 en 20 indiceren co-limitatie door N en P (ook gebruikt in een studie van (Britton and Fisher, 2007)).

P-limitatie en/of N-P co-limitatie is over het algemeen goed bruikbaar om grove patronen in de vegetatiesamenstelling te verklaren. In de regel zijn vegetaties met een hoge N:P-ratio arm aan kruiden en rijker aan grassen. Dit is een effect van verschillen in specifieke P-behoefte tussen deze soorten. In heidevegetaties behoort *Calluna* eveneens tot de soorten met lage P-behoefte en is daardoor ook een van de dominante plantensoorten. Op soortniveau, en in het licht van effecten van N-depositie zijn deze strikte ratio's echter minder eenduidig bruikbaar (Güsewell, 2004). Een hoge N:P-ratio van de vegetatie, die limitatie door P indiceert betekent niet dat er geen effecten op vegetatiesamenstelling zullen optreden bij toename van de beschikbaarheid van N. Wanneer N beschikbaarheid eveneens laag is (zoals in heidebodems onder natuurlijke omstandigheden het geval is), kan een toename van N-beschikbaarheid bij planten leiden tot een efficiëntere opname van P (Treseder & Vitousek, 2001).

Grassen die onder invloed van N-depositie toenemen in dominantie zijn over het algemeen stress-tolerante soorten die een lage P-behoefte hebben. In Nederlandse kalkgraslanden nam de groei en dominantie van *Brachypodium pinnatum* bij een bemestingsexperiment met N sterk toe. De N:P-ratio in de stengel nam daarbij toe tot boven de 30 (Bobbink, 1991). Soorten met een lage P behoefte kunnen dus onder P gelimiteerde, N-verrijkte omstandigheden sterke groei vertonen, en bijgevolg hoge N:P-ratio's hebben. In heidegebieden zijn *Molinia* en *Deschampsia* soorten die tot deze categorie behoren. *Calluna* behoort eveneens tot deze groep en is ten opzichte van deze grassen waarschijnlijk nog beter in staat om onder lage P-beschikbaarheid te groeien. Heideachtigen hebben een groeistrategie gericht op langere retentietijd van N en P in hun weefsels. *Molinia* heeft een groeistrategie gericht op het efficiënt opnemen van N en P. De retentietijd van N en P is in *Molinia* echter lager (Aerts, 1990). Onder extreem P-arme condities is Struikheide (in het begin van de successie) competitief sterker, doordat zij de schaarse P, die ze op kunnen nemen, langer vast houden. Bij een hogere P-beschikbaarheid is de efficiëntere opnamestrategie competitief sterker, en kunnen grassen een (co)dominante positie innemen. De dominantie van grassen in P-rijkere systemen kan bovendien sterker worden (als gevolg van de eerder genoemde verhoging van de efficiëntie van P-opname) bij toename van de N-beschikbaarheid, ook al indiceert de N:P-ratio van de vegetatie een limitatie in de richting van P of "strikte" P-limitatie. Bij zeer P-arme systemen lijkt dit effect echter niet op te treden. Diemont (1996) toonde aan dat fosfaatgehalten in haarpodzolbodems beduidend lager zijn dan in moderpodzolbodems. Hij concludeerde dat heide op haarpodzolbodems eerder door P gelimiteerd zijn, en dat N eerder de limiterende factor was in heide op moderpodzolbodems. De onderzoeksgebieden uit het werk van Diemont zijn recent opnieuw onderzocht door Hommel *et al.* (2009). Zij vonden een verschil in heidebedekking tussen geplagde heide op haarpodzolen en heide op moderpodzolbodems. In haarpodzolen was de bedekking van *Calluna vulgaris* dertig jaar na plaggen hoog, *Calluna vulgaris* was de dominante soort. Op moderpodzolen was de bedekking van *Calluna vulgaris* dertig jaar na plaggen veel lager. Hier was *Calluna* co-dominant met grassen, of waren grassen dominant. Het verschil in P-beschikbaarheid tussen de onderzochte moderpodzol en de haarpodzol was evident. De totale P-beschikbaarheid in de moderpodzol was twee tot driemaal hoger dan in de haarpodzol. N-gehalten in de bodems verschilde niet tussen de gebieden, maar hebben beide wel dertig jaar verhoogde N-depositie ondergaan. De competitiekracht van *Molinia* was

hier dus hoger bij hogere P-beschikbaarheid en waarschijnlijk versterkt door de hogere N-beschikbaarheid als gevolg van stikstofdepositie.

6.3 N:P ratio's van Nederlandse heiden

In figuur 6.1 is de relatie tussen plant P en plant N van alle plantmonsters in het Dwingelderveld en Strabrechtse Heide geplot. Het grootste deel van de monsters bestaande uit *Calluna vulgaris* ligt boven de N:P verhouding >20 , wat een limitatie richting P indiceert. Een deel ligt binnen de range tussen N:P 10-20, wat N-P co-limitatie indiceert. Grassen laten een minder duidelijk beeld zien, ongeveer eenzelfde aandeel ligt in de indicatieve range van P limitatie dan wel N-P co-limitatie.

Er bestaan duidelijke verschillen tussen verschillende heide gebieden in de mate waarin ze P-limitatie kennen of N-P co-limitatie (Fig. 6.2). Sterk N-gelimiteerde heideterreinen komen in Nederland niet (meer) voor. De verschillen in de mate van P-limitatie hangen mogelijk samen met verschillen in bodemchemie- en/of bodemtype: *Calluna vulgaris* planten in monsterpunten van het Dwingelderveld zijn allen gelimiteerd door P, terwijl *Calluna vulgaris* planten in een deel van de monsterpunten op de Strabrechtse Heide co-limitatie door N en P kennen (zie ook hoofdstuk 5). Dit verschil in N:P ratio tussen beide gebieden is significant (independent samples t-test; $p < 0.001$). Daarnaast zijn de monsterpunten uit dataset II (zie hoofdstuk 5) in de figuur opgenomen. Deze monsterpunten liggen verspreid over Nederland en Duitsland en indiceren hoofdzakelijk N-P co-limitatie, waarbij de twee meest N-gelimiteerde locaties in Duitsland liggen (zie ook Tab. 6.1).

Op basis van deze verschillen kan geconcludeerd worden dat N-limitatie in *Calluna vulgaris* in Nederlandse heideterreinen tegenwoordig op zijn minst zeldzaam is en mogelijk alleen nog in heidegebieden in het buitenland (met lagere N-depositie) voorkomt. Stikstofdepositie alleen kan daarnaast niet als enige verklaring voor

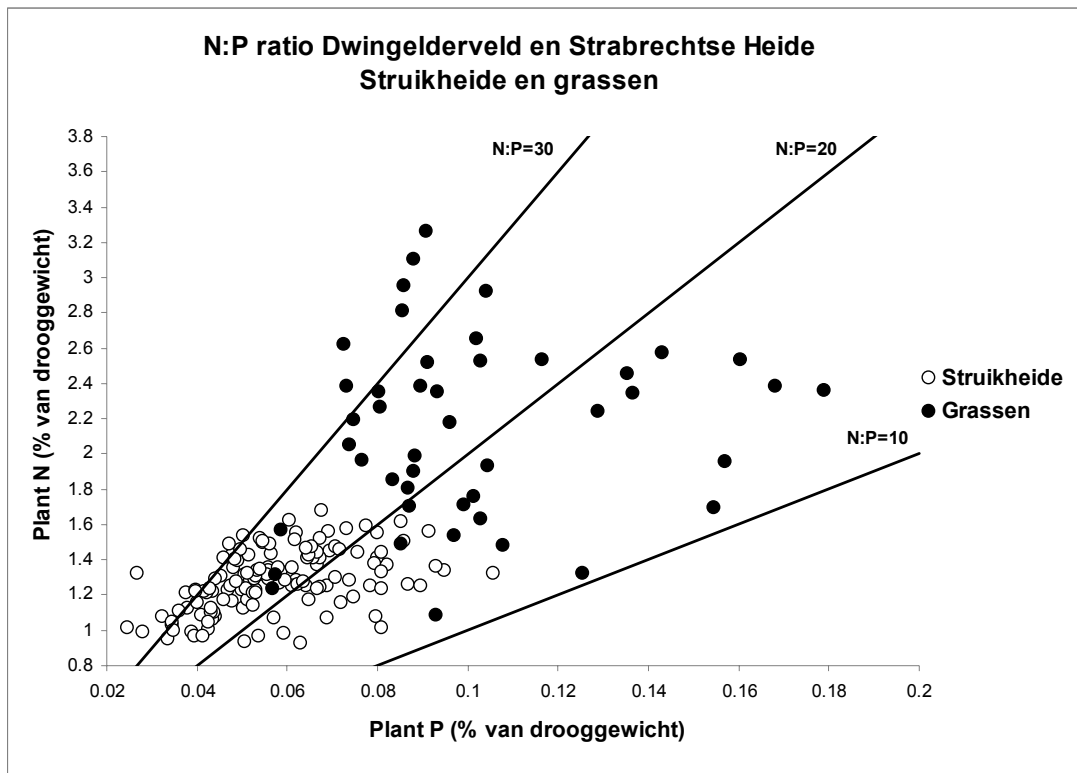


Fig. 6.1: P versus N plot van Struikheide en grassen verzameld op de monsterpunten op de Strabrechtse Heide en het Dwingelderveld. Lijnen geven de N:P ratio 10, 20 en 30 weer.

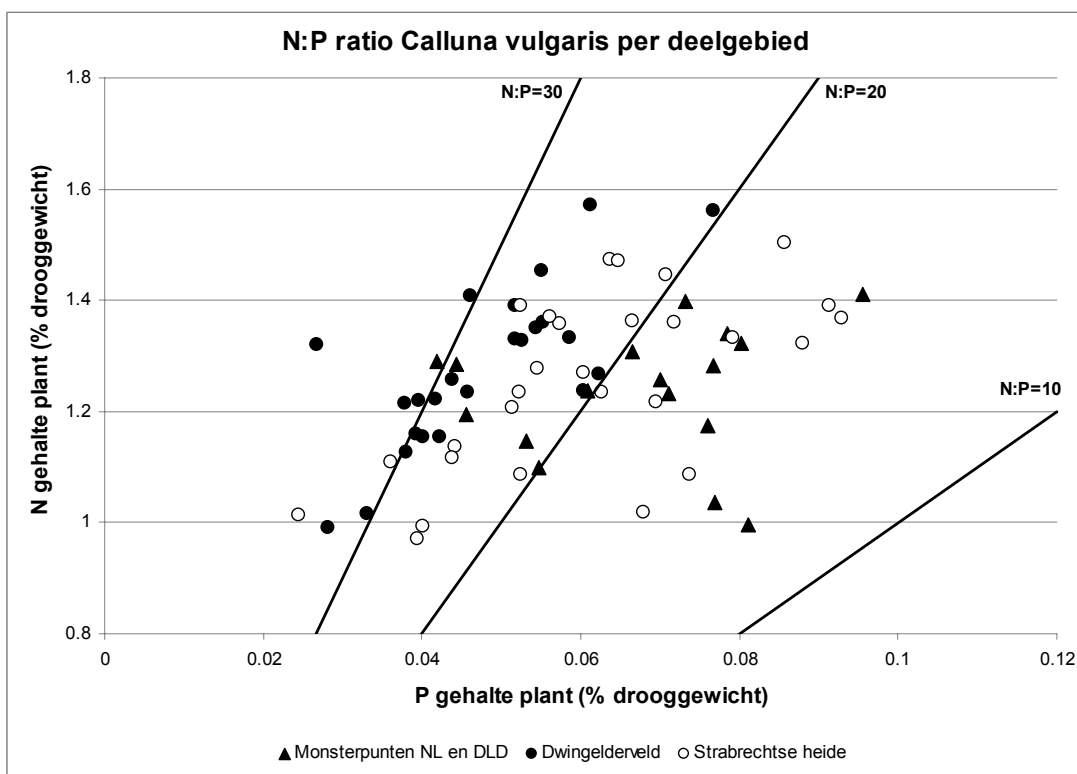


Fig. 6.2: Vergelijking van N:P verhoudingen van de stengels van struikheide (gemiddelde per monsterpunt) tussen verschillende deelgebieden. De verzameling "Monsterpunten NL en DLD" bestaat uit de monsterpunten die in het kader van het onderdeel aminozuurgehalten in relatie tot stikstofdepositie zijn geanalyseerd (dataset II).

het type limitatie worden gezien, gezien de sterke limitatie door P in het Dwingelderveld, welke in de recente historie en huidige situatie een lagere jaarlijkse neerslag van stikstof kent dan de Strabrechtse Heide. De voor 2009 gemodelleerde waarden van totale N-depositie voor het Dwingelderveld liggen tussen 19 en 25 Kg/ha/jaar, voor de Strabrechtse Heide tussen 27 en 51 Kg/ha/jaar (Velders *et al.*, 2010).

De N:P ratio's van het monsterpunt op het Dwingelderveld en de monsterpunten van de Strabrechtse Heide uit dataset II komen bovendien goed overeen met de range van dataset I, die een jaar later werd verzameld (H4). De kans dat de gevonden verschillen tussen gebieden het effect zijn van in dat jaar optredende verschillen (bijvoorbeeld droogte) in plaats van gebiedseigen verschillen is daarom niet waarschijnlijk.

Op basis van deze dataset mag vastgesteld worden dat zowel de mate van N-depositie (beduidend lager in Oost Duitsland), maar ook lokale verschillen in bodemtype en daarmee samenhangende bodemchemische eigenschappen verantwoordelijk zijn voor verschillen in N:P ratio's. In hoofdstuk 5 is reeds nadrukkelijk stilgestaan bij de rol van organische stof en mineralen zoals aluminium die in belangrijke mate de beschikbaarheid van P voor planten bepalen.

Tab. 6.1: N:P ratio's (in toenemende volgorde) van *Calluna vulgaris* in dataset II

Gebiedsnaam	Locatie	N:P ratio
Lieberose	Duitsland: omgeving Berlijn, voormalige "truppenübungplats"	12.28
Kl.Schorfstuif	Duitsland: omgeving Berlijn, voormalige "truppenübungplats"	13.49
De Heide	De heide van Bennekom: stuwwal	14.39
Strabrecht I	Voormalige akker Strabrecht (= zelfde locatie als SBADD03)	14.76
Kl.Schorfheide	Duitsland; omgeving Berlijn	15.45
Strabrecht brand	Recent gebrande heide (= zelfde locatie als SBADD04)	16.48
Oud Reemst	Uitgestoven laagte	16.74
Wapserveld	Drenthe, natte heide	17.10
Salland kap	Sallandse heuvelrug, kapvlakte	17.36
Mechelse heide	België; heide op maasterras: grind, zand, klei	17.97
Strabrecht heide	hei naast akker	19.13
De Zanding	Uitgestoven laagte	19.64
Strabrecht stuif	herverstuiving (= zelfde locatie als SBADD08)	20.08
Salland heide	Stuwwal Sallandse heuvelrug	20.28
Bosje van Staf	Plagheide nabij Oud Reemst	26.25
Aekingerzand	Oude heide	28.97
Dwingelderveld	Drenthe, omgeving radiotelescoop (vgl. monsterpunten DVADD01-04)	30.84

6.4 Additionele bodemfactoren die bijdragen aan hoge N:P ratio's

Doordat in dataset II ook sporenelementen zijn onderzocht, konden de effecten van sporenelementen op de P voorziening van heideplanten onderzocht worden. Uit dit onderzoek zijn twee extra verklarende variabelen naar voren gekomen: het vanadium (V) gehalte van de plant en het arseen (As) gehalte in de bodem.

Er bestaat er een sterk negatief verband tussen de hoeveelheid V en P in de plant (Fig. 6.3). Door de hoge plant V gehalten, worden met name de lage P-gehalten verklaard in het Dwingelderveld, Aekingerzand en het Bosje van Staf. Het is een bekend verschijnsel dat V met het P-transport interfereert (Nalewajko *et al.* 1995), wat mogelijk de verklaring is waardoor bij hoge plant V gehalten lage waarden voor P worden aangetroffen. De lage P waarden en bijgevolg hoge N:P ratio's die gevonden zijn in het Dwingelderveld (dataset I) kunnen voor een groot deel verklaard kunnen worden door hoge V waarden in de plant. Het is niet duidelijk onder welke omstandigheden planten een hoge interne V concentratie krijgen. De V beschikbaarheid in de bodem is NH_4^+ en humuszuur afhankelijk.

Arseen (As) en P zijn aan elkaar verwante elementen (Arseen staat in de *Periodic table of elements* direct onder P), wat ook de basis is van

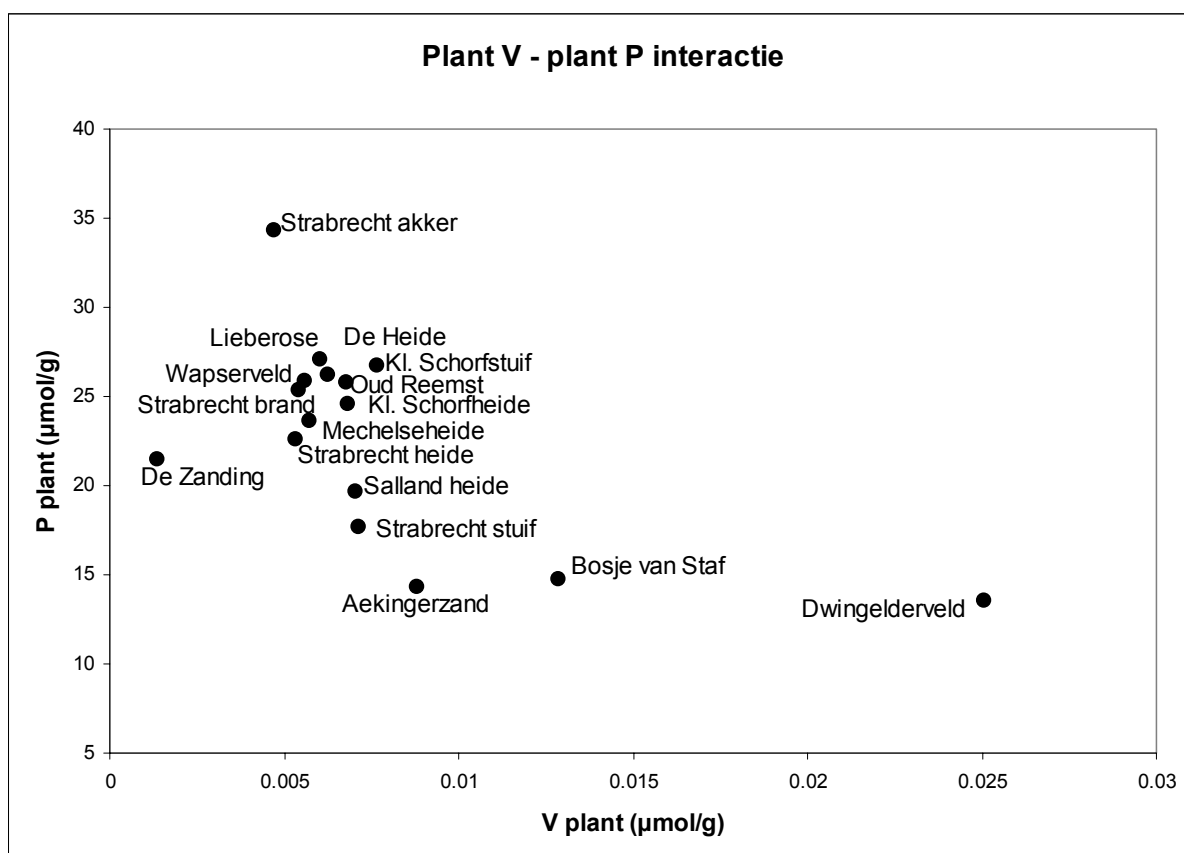


Fig. 6.3: In de relatie tussen plant V en plant P lijkt er in de regio $V(\text{plant}) = 0.007 \mu\text{mol/g}$ een knikpunt te zitten waarboven het P-transport naar de bladeren sterk wordt geremd. Lineaire regressie $R^2 = 0.31$.

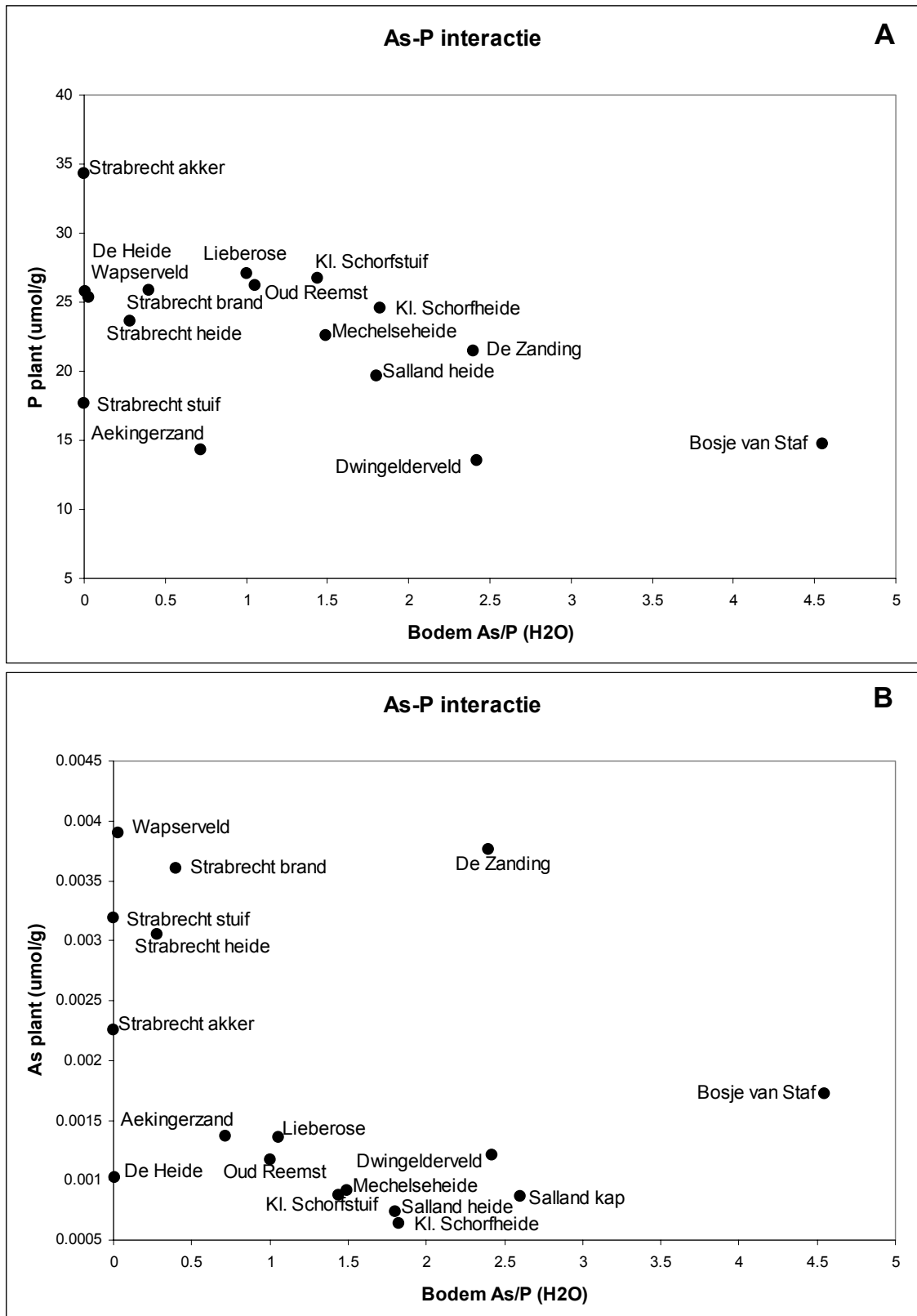


Fig. 6.4: Bij hoge bodem As/P waarden, wordt de P opname geremd (en daalt de plant P waarde) (A), waardoor tegelijkertijd de opname van As geremd wordt (B). Dit is het algemene principe van resistentie van planten tegen As in de bodem (Meharg & Hartley-Whitaker 2002). De P-waarden van Aekingerzand, Dwingelderveld en Bosje van Staf zijn gelimiteerd door V in de plant (Fig. 6.3).

de giftigheid van As. Door hun sterke fysische gelijkenis zijn As en P moeilijk door organismen van elkaar te onderscheiden. Planten proberen de opname van As te vermijden, maar As wordt vaak 'toevallig' de plant in getransporteerd wanneer het door een P-receptor wordt aangezien voor een P-verbinding (AsO_4^{3-} in plaats van PO_4^{3-}). Tolerantie tegen As komt voort uit onderdrukking van dit transportsysteem, waarbij tegelijkertijd de opname van P en As in de plant worden geremd (Meharg & Hartley-Whitaker 2002; Fig. 6.4 A en B). De wijze waarop P de plant binnenkomt, zal afhankelijk zijn van de vormen waarin P in de bodem beschikbaar is en het aandeel van het transport dat met behulp van mycorrhiza wordt gerealiseerd.

6.5 Verschillen in N/P ratio in relatie tot beheer

6.5.1 Verschillen in N:P ratio van vegetatie in relatie tot het uitgevoerde beheer

In figuur 6.5 is de verhouding tussen plant N en plant P weergegeven, verdeeld over de verschillende beheervormen. Hieruit valt op te maken dat de meeste monsterpunten van de beheervormen in de P gelimiteerde range liggen. Een deel van de punten "additionele maatregelen rijk" ligt in de N-P co-gelimiteerde range. Bovendien is uit deze figuur op te maken dat de geplagde locaties weliswaar in dezelfde range liggen als de langdurig onbeheerde (oude) heide, maar dat de absolute waarden van zowel N als P in

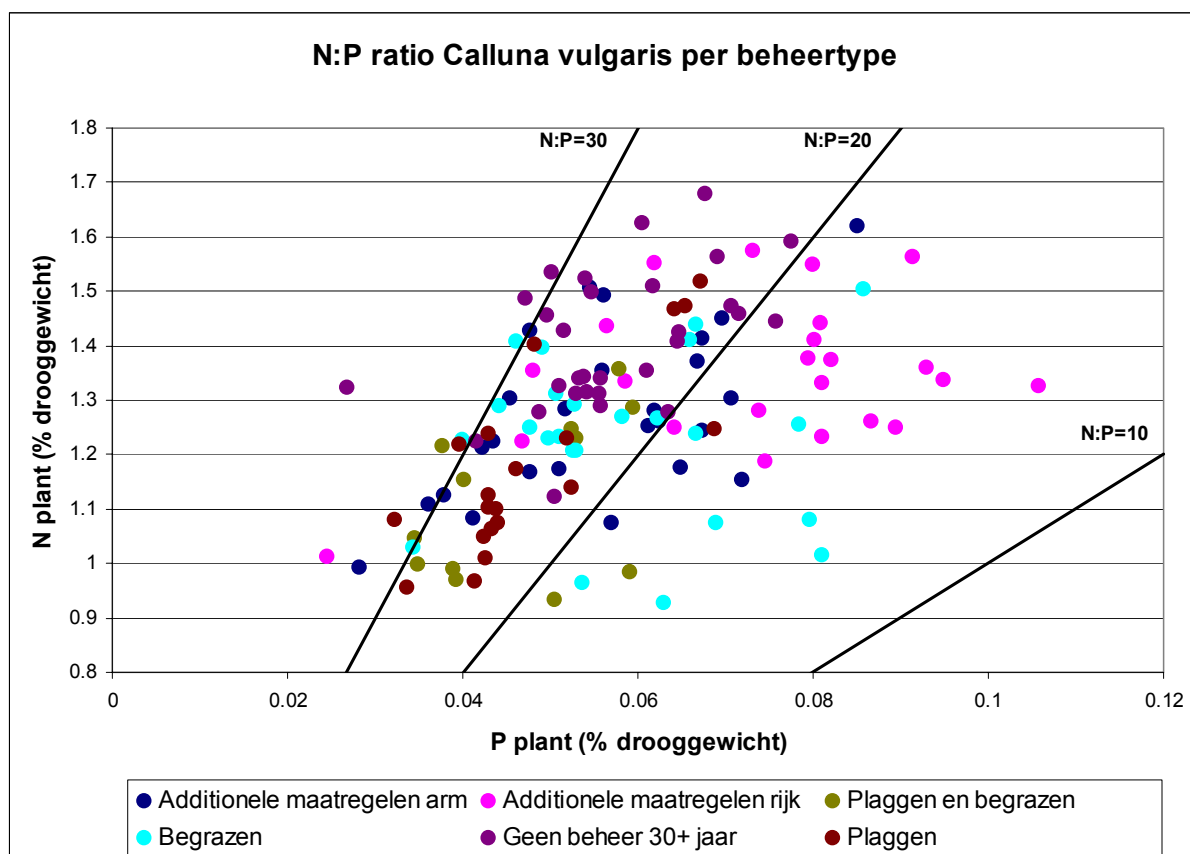


Fig. 6.5: N:P ratio's van Struikheide (*Calluna vulgaris*) in relatie tot het gevoerde beheer. Struikheide in locaties waar "verrijkende" maatregelen hebben plaatsgevonden liggen deels in de N-P cogelimiteerde range. Zowel onbeheerde als geplagde locaties liggen in de P-gelimiteerde range. In absolute zin is zowel het N als P gehalte in geplagde locaties lager dan in ongeplagde locaties.

de plagbehandelingen lager zijn dan in de nulsituatie.

Aangezien er een sterk significant verschil tussen plant N:P ratio's bestaat (t-test; $p < 0.001$) tussen de Strabrechtse Heide en het Dwingelderveld zijn de analyses met betrekking tot het beheertype per gebied afzonderlijk geanalyseerd. Het aantal "pure" struikheidemonsters op het Dwingelderveld is lager dan op de Strabrechtse Heide (op het Dwingelderveld is relatief meer dopheide verzameld), waardoor het aantal replica's hier lager ligt.

De N:P ratio's van *Calluna vulgaris* van de monsters van het Dwingelderveld verschilden niet tussen de verschillende beheertypen. (Fig. 6.6 A; ANOVA, $F=0.888$; Tukey post hoc: $p=0.499$). Dit is mogelijk een effect van het lage aantal replica's dat voorhanden was als gevolg van het lage aantal "pure" *Calluna* monsters dat genomen is. De N:P ratio's van alle bemonsterde planten samen verschilde wel significant tussen de verschillende beheertypen (Fig. 6.6 A; ANOVA, $F=14.445$; Games-Howell post hoc test: $p < 0.001$). De N:P ratio van planten was significant lager in de beheertypen met een verrijkende invloed, dus aanvullend beheer (rijk) en schapenbegrazing ten opzichte van de andere beheertypen. De hoogste N:P ratio's werden gemeten in de geplagde en begraasde onderzoekslocaties, al verschilden deze niet significant van onderzoekslocaties waar geen beheer werd uitgevoerd of waar alleen plagwerkzaamheden zijn uitgevoerd.

De N:P ratio van zowel *Calluna vulgaris* (Fig. 6.6 A; ANOVA, $F=7.157$; tukey post hoc test: $p < 0.001$) als alle planten samen (Fig. 6.6 A; ANOVA, $F=7.035$; Games Howell post hoc test: $p < 0.001$) verschilde op de Strabrechtse Heide significant tussen de behandelingen en liet een vergelijkbaar patroon zien als bij het Dwingelderveld gevonden is: lage N:P ratio's bij aanvullend beheer met bodemverrijkende invloed en hoge N:P ratio's bij geen beheer en/of plagen als beheermaatregel. Bij beschouwing van alle bemonsterde planten samen werd de hoogste N:P ratio gevonden bij plagen gevolgd door begrazen.

De locaties waar verrijking heeft plaatsgevonden, liggen in de range van N:P co-limitatie. Voor de begraasde vegetaties geldt dit ook, maar dit effect is waarschijnlijk niet zozeer het gevolg van begrazing door schapen, maar meer als gevolg van de ligging van deze monsterpunten in het landschap. Deze liggen met name op voormalige schapendriften die rijk aan Schapengras (*Festuca ovina*) en Borstelgras (*Nardus stricta*) zijn en waarvan de bodems nog geen sterke mate van podzoliseatie ondergaan hebben.

6.5.2 Verschillen in N:P ratio in relatie tot vegetatieclusters

In figuur 6.7 is de verhouding tussen plant N en plant P weergegeven, verdeeld over de verschillende vegetatieclusters. Het patroon in deze figuur wordt duidelijker. De monsterlocaties in de clusters "Droge heide met fijne grassen" en "Heideakkers en bekalkt plagvlak" liggen nagenoeg allen in de N-P co-gelimiteerde range. Alle andere monsterlocaties liggen in de range die P-limitatie indiceert. Een ander verschil dat uit deze figuur is op te maken zijn de absolute waarden voor zowel N als P, deze zijn lager in het cluster "Droge heide met fijne grassen" ten opzichte van en "Heideakkers en bekalkt plagvlak". Bij het uitvoeren van paarsgewijze testen is in deze analyse "groep 1" buiten beschouwing gelaten. De redenen hiervoor zijn het lage aantal monsters (en dus replica's) en de afwijkende bodembiochemische status die deze monsterpunten kennen (venige heidetypen).

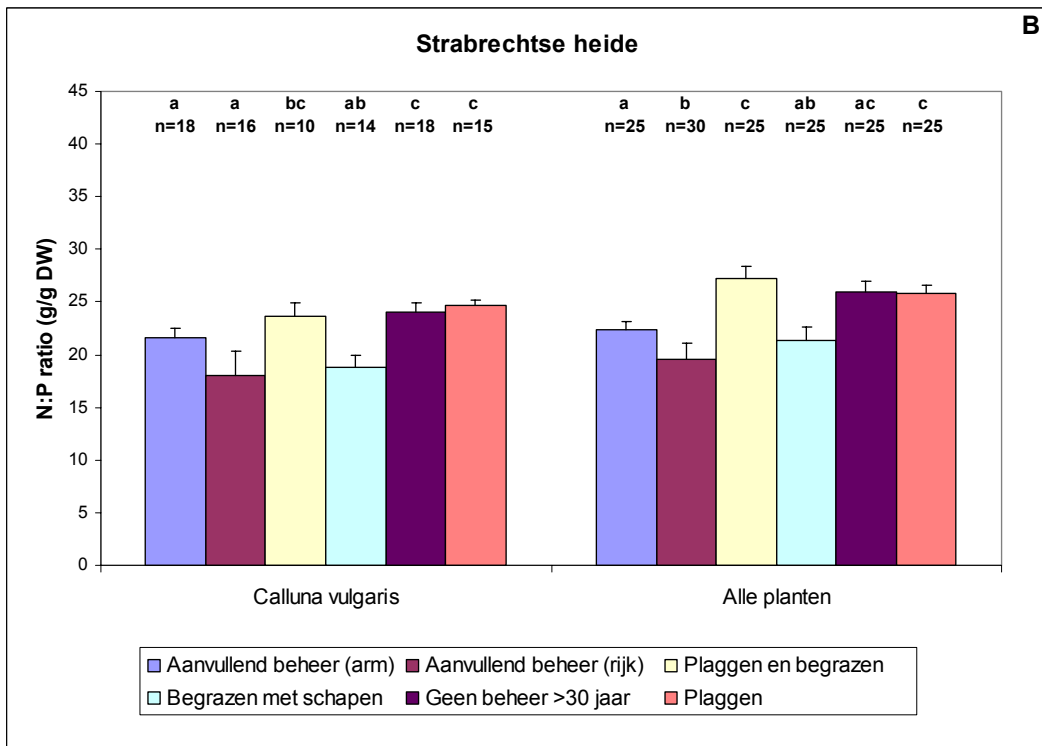
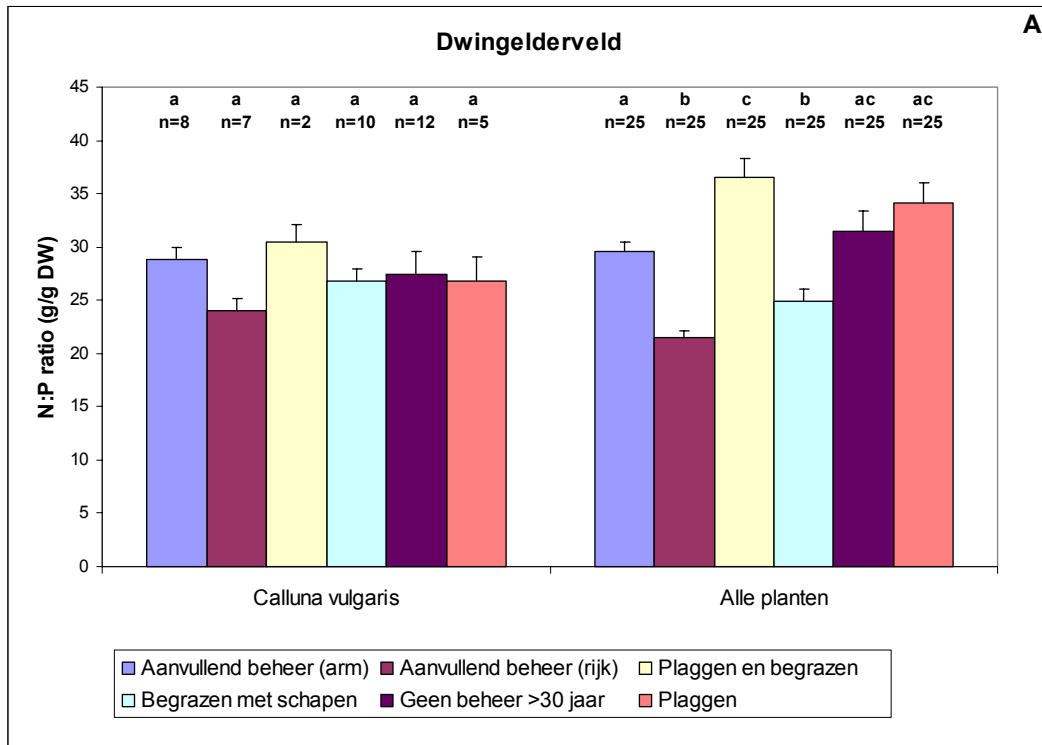


Fig. 6.6: Gemiddelde N/P ratio's (\pm SE) van *Calluna vulgaris* en alle bemonsterde plantsoorten per beheertype op het Dwingelderveld (boven) en de Strabrechtse Heide (onder).

Letters geven significante verschillen weer (ANOVA, Tukey post hoc test voor *Calluna*, Games-Howell voor alle planten)

Toets: Dwingelderveld: *Calluna*: $F=0.888$; $p=0.499$ $df=5 / 38$; Alle planten: $F=14.445$; $p<0.001$ $df=5 / 144$; Strabrechtse Heide: *Calluna*: $F=7.157$; $p<0.001$ $df=5 / 85$; Alle planten: $F=7.035$; $p<0.001$ $df=5 / 149$

Zowel bij de N:P ratio van *Calluna vulgaris* als bij de N:P ratio van alle planten tezamen zijn duidelijke, significante trends waarneembaar in de N:P ratio's (Fig. 6.8, voor gebruikte tests, zie onderschrift). Bij de gemiddelde N:P ratio's van alle bemonsterde planten worden drie significant verschillende groepen onderscheiden. Er bestaat een hoge N:P ratio van planten in de natte heidemonsters, zowel de pionierstadia als de latere successiestadia, een lagere N:P ratio in de soortenarmere heides en droge heideclusters en de laagste N:P ratio in de grasrijkere heides en voormalige akkers en het bekalkte heide cluster.

Wanneer enkel vegetatiemonsters van *Calluna vulgaris* beschouwd worden, valt het onderscheid tussen de eerste twee groepen weg. Bovendien is de N:P verhouding van *Calluna vulgaris* lager dan gemiddeld over de totale vegetatie. *Calluna vulgaris* lijkt dus efficiënter in het opnemen van P dan andere planten. Mogelijk houdt dit verband met interactie met ericoïde mycorrhiza's. Een vergelijking met de gemiddelde Olsen o-PO₄³⁻ concentraties in de bodem (Fig. 6.9) laat zien dat beide patronen sterk met elkaar in overeenstemming zijn. De verschillen in N:P verhoudingen zijn derhalve het gevolg van de mate van P-limitatie in de bodem. Enkel cluster 6 (structuurrijke heide met fijne grassen) en cluster 7 (voormalige akkers en bekalkt plagvlak) liggen in de range van N:P co-limitatie, voor zowel *Calluna vulgaris* als alle planten tezamen.

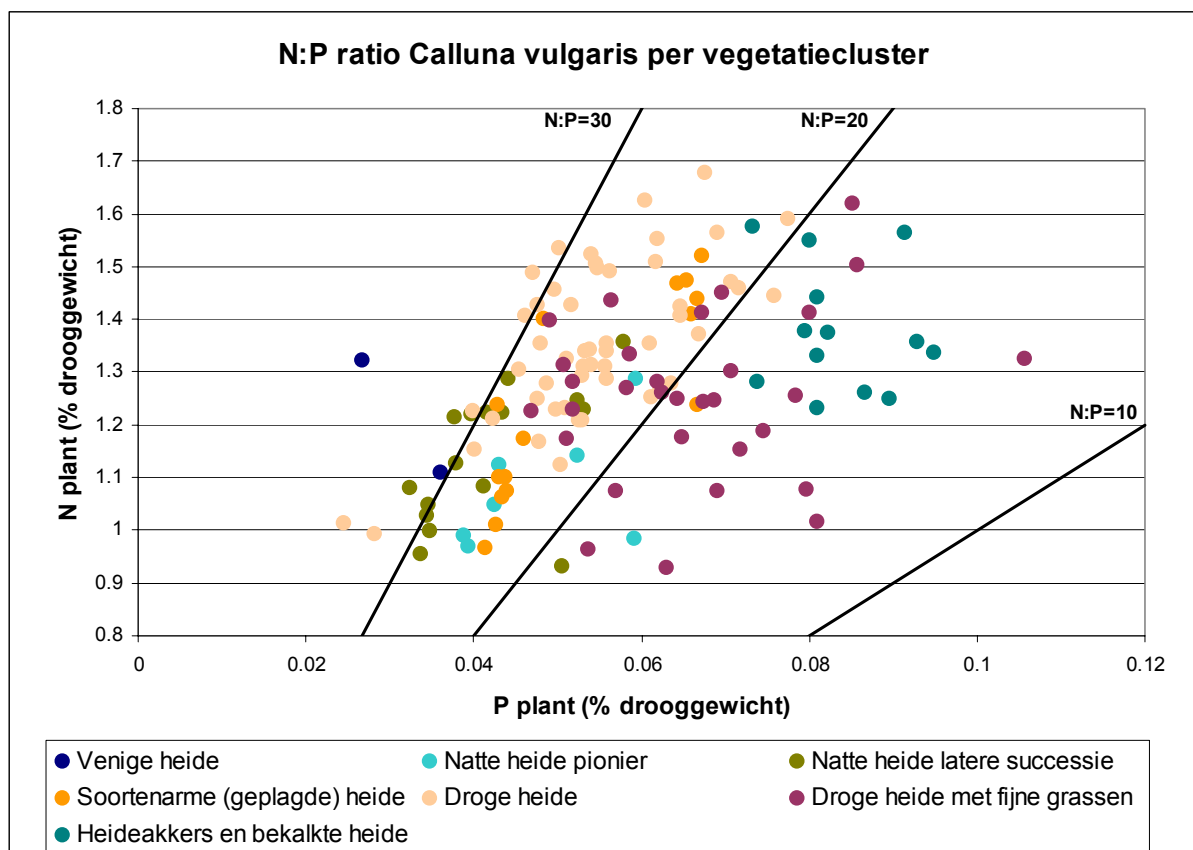


Fig. 6.7: N:P ratio's van Struikheide (*Calluna vulgaris*) in relatie tot de vegetatieclusters. De clusters "natte heide" (pionier en latere successie), "soortenarme (geplagde) heide" en "droge heide" liggen allen in de P-gelimiteerde range. De cluster "droge heide en fijne grassen" ligt deels in de N-P co-gelimiteerde range, "heideakkers en bekalkte heide" ligt op één punt na volledig in de N-P co-gelimiteerde range.

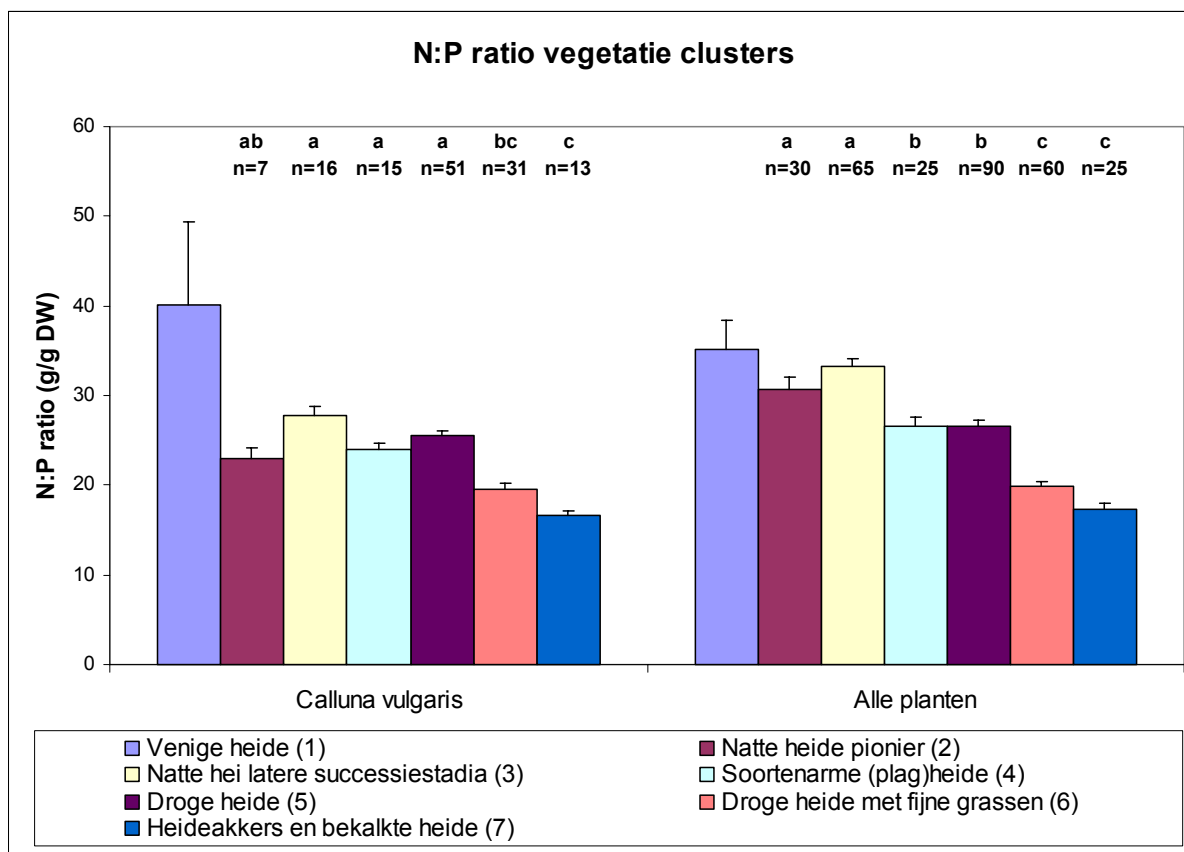


Fig. 6.8: Gemiddelde N/P ratio's \pm SE van *Calluna vulgaris* (links) en alle planten (rechts) per vegetatiecluster. Groep één is uitgesloten bij statistische tests op significantie tussen groepen door het lage aantal monsterpunten.
 Toets: *Calluna vulgaris*: ANOVA: Games-Howell Post-Hoc: $F = 22.340$; $p < 0.001$ $df = 5 / 127$;
 Alle planten: ANOVA: Games-Howell post hoc test: $F = 42.543$; $p < 0.001$ $df = 5 / 289$

6.5.3 Opbouw van P en N na plagen tot op de minerale bodem

In de Figuren 6.10 A en B (Strabrechtse Heide) en 6.11 A en B (Dwingelderveld) is de snelheid van de accumulatie van NH_4 en Olsen o- PO_4 voor verschillende plagleeftijden uitgedrukt. In figuur 6.10 A is de concentratie NH_4^+ en o- PO_4^{3-} per organisch stofgehalte uitgezet tegenover de gemiddelde waarden van de plagvlakken op basis van leeftijd in jaren. De NH_4^+ -bezetting van het organische stof blijkt op de Strabrechtse Heide na 15 jaar op het gemiddelde niveau te liggen dat voor oude heides gebruikelijk is. Het plagvlak dat 20 jaar oud is, blijkt zelfs een hogere NH_4 -bezetting te hebben dan oude, niet geplagde heide. Ook in absolute zin is de concentratie uitwisselbaar NH_4 hoger dan de nulsituatie (Fig. 6.10 B). Op de Strabrechtse Heide treedt onder de depositieniveaus van de afgelopen 20 jaar sneller een accumulatie van ammonium tot het oude niveau op dan de regeneratie van strooisellagen en organische stof bij kan houden. De accumulatie van NH_4^+ op het Dwingelderveld (fig. 6.11 A en B) verloopt beduidend trager; wat te verwachten is bij de daar lagere jaarlijkse atmosferische input van NH_4^+ . Toch is ook daar de accumulatie van NH_4^+ na 25-35 jaar op het oude niveau.

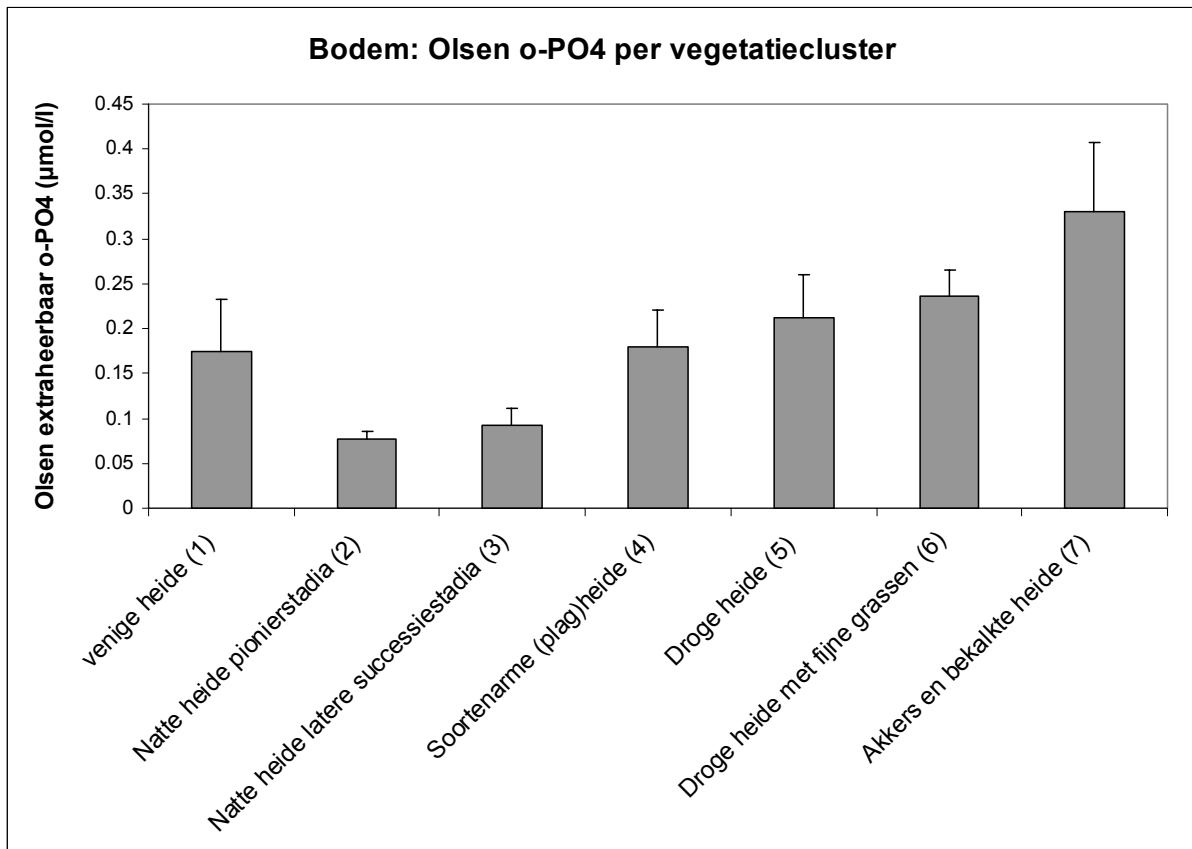


Fig. 6.9: Gemiddelde Olsen-extraheerbare o-PO₄ (\pm SE) van de verschillende vegetatieclusters.

In scherp contrast met de snelle N-accumulatie in deze bodems staat de trage accumulatie van P. Deze is op de Strabrechtse Heide na 20 jaar 20 procent van de nulsituatie, op het Dwingelderveld slecht zeven procent na 25 jaar. Herstel van P-bezetting, zowel in absolute (uitgedrukt in concentratie o-PO₄) als relatieve zin (o-PO₄ per organische stof) blijkt in deze tijdschaal niet tot nauwelijks op te treden. Als gevolg is de onbalans in N- en P-gehalten in de bodem in geplagde systemen na 15 tot 20 jaar nog veel sterker dan het geval was geweest zonder plagbeheer.

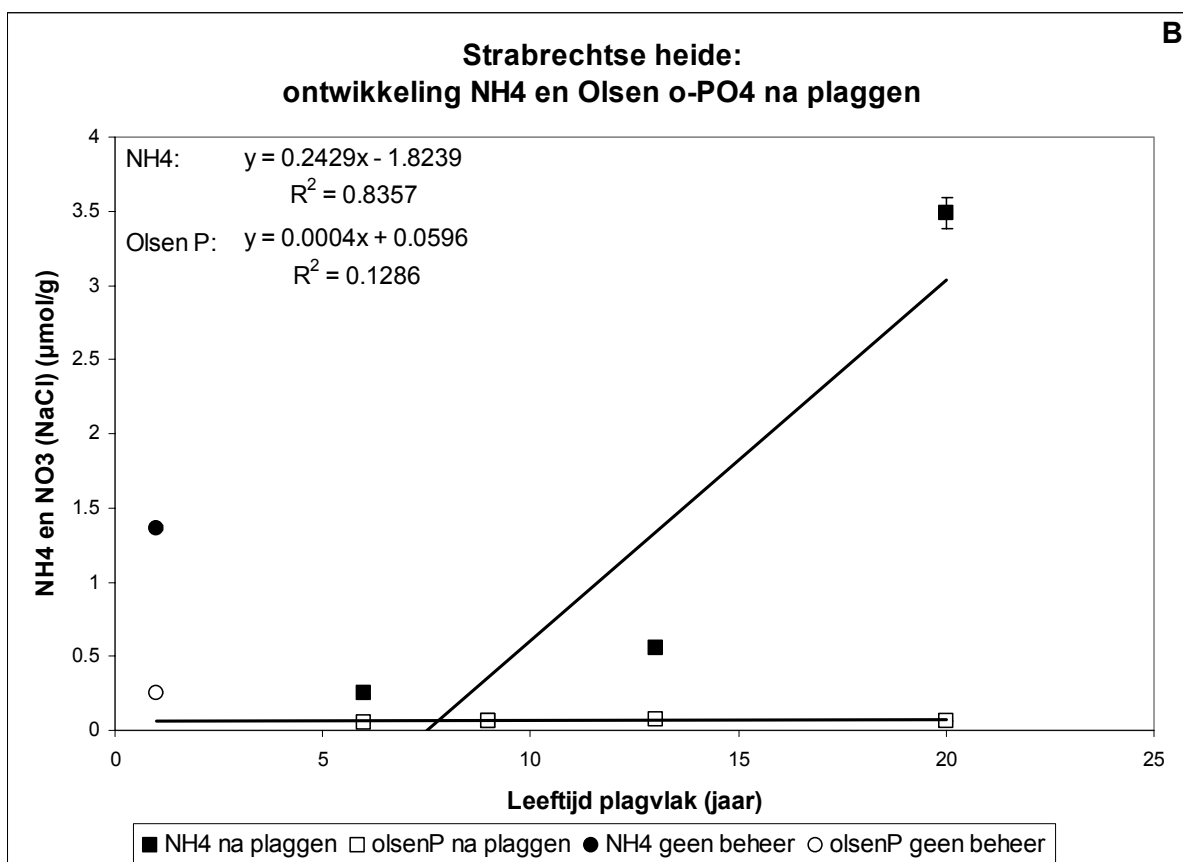
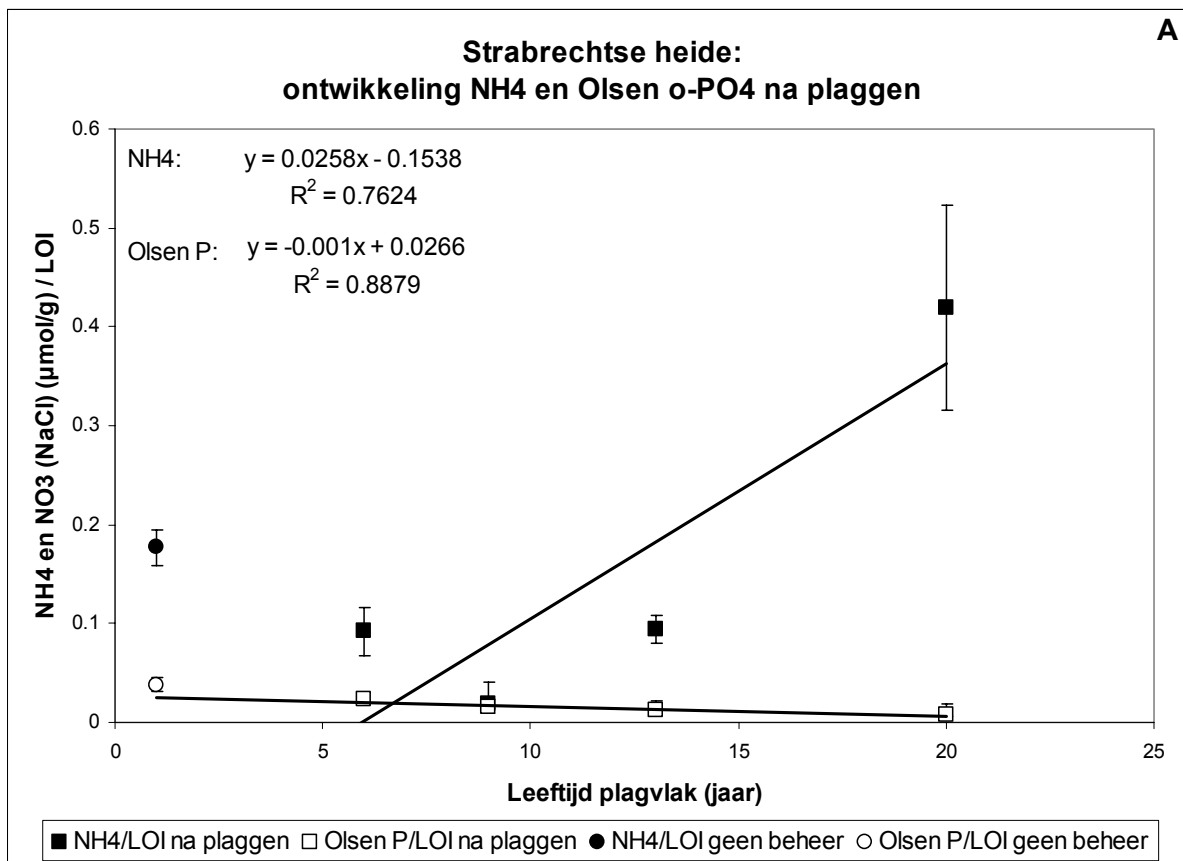


Fig. 6.10: Ontwikkeling van NH_4^+ en Olsen o- PO_4^{3-} (\pm SE) (A: in concentratie per organische stofgehalte; B: absolute waarden) na plaggen op Strabrechtse Heide

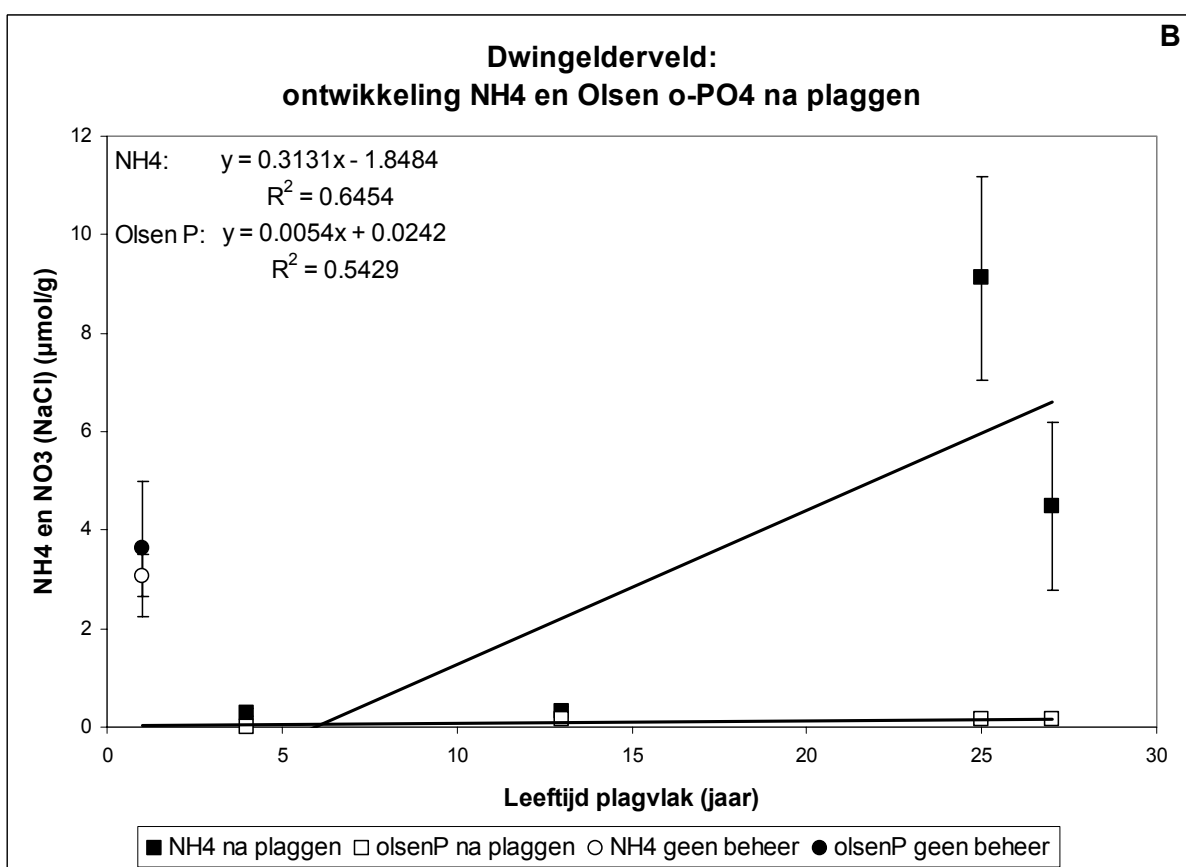
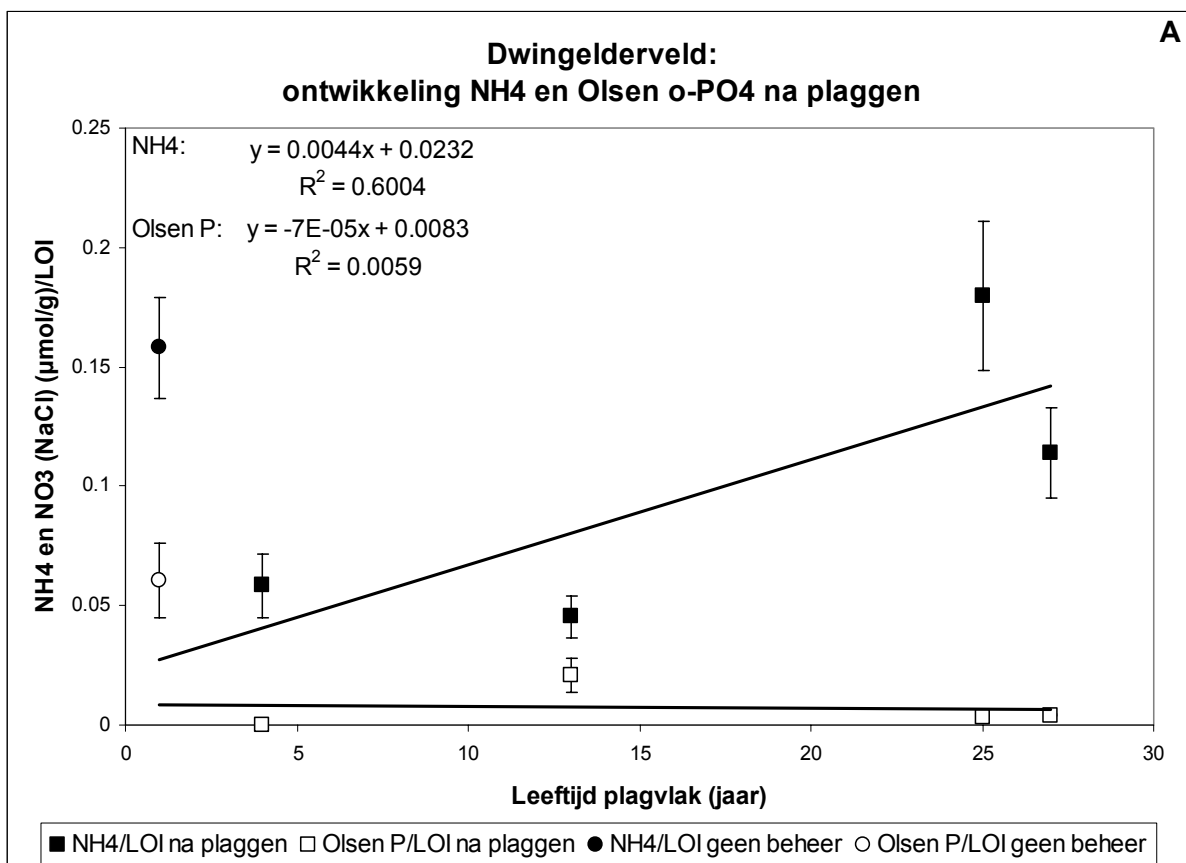


Fig. 6.11: Ontwikkeling van NH_4^+ en Olsen o- PO_4^{3-} (\pm SE) (A: in concentratie per organische stofgehalte; B: absolute waarden) na plaggen op het Dwingelderveld

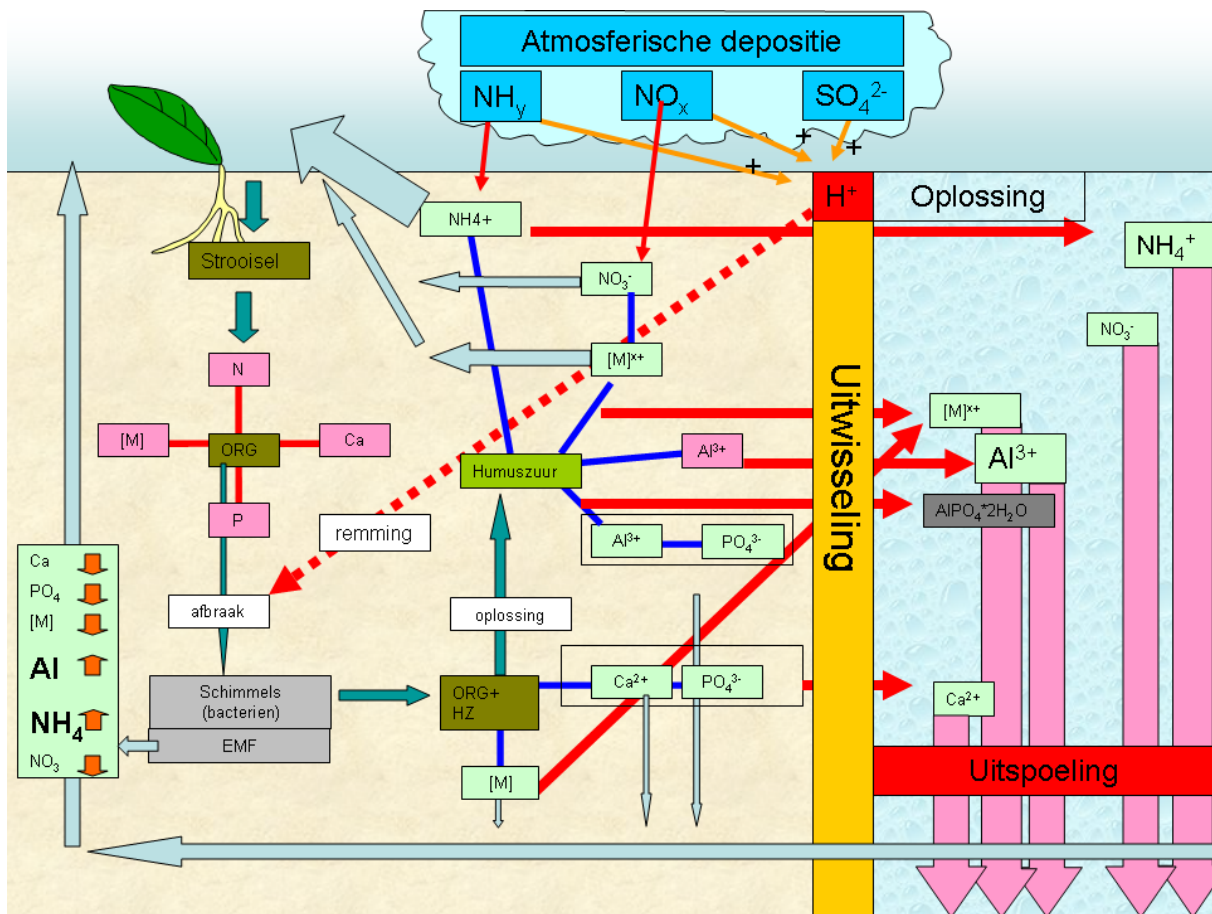


Fig. 6.12: overzicht van de bodem- en plantinteracties bij struikheide (*Calluna vulgaris*) na plaggen, onder invloed van verhoogde depositie. Door verwijdering van het organisch materiaal neemt de P-beschikbaarheid sterk af; de N-beschikbaarheid (in de vorm van NH_4) neemt als gevolg van stikstofdepositie echter snel weer toe. Het wegvallen van organische stof en humuszuren leidt bovendien tot een toename van opgelost aluminium, en treedt versnelde uitspoeling van mineralen op. Als gevolg hiervan is de P-beschikbaarheid voor planten sterk verlaagd en treden toxische effecten van hoge concentraties Al en NH_4 op. Voor verder uitleg van de relaties zie de schema's in Fig. 5.20.

6.6 Resultatendiscussie

6.6.1 P en plaggen tot op de minerale bodem

Effectgerichte maatregelen die gericht zijn op het verwijderen van geaccumuleerd stikstof in heidebodems richt zich vaak op het totaal of gedeeltelijk verwijderen van de organische horizont. Het belang van de aanwezigheid van een (goed ontwikkeld) humusprofiel heeft lange tijd weinig aandacht gekregen. Onlangs is het belang voor organische lagen door Bijlsma *et al.* (2009) voor Veluwe heidevegetaties onderstreept. Het onderzoek dat in die rapportage beschreven staat, is meer gericht op de invloed van organische stof op het vochtregulerende vermogen; de auteurs benadrukken daarnaast ook het belang van de organische horizont voor de mineralenhuishouding, helaas zonder dit uitvoerig met gegevens te onderbouwen. De resultaten van hoofdstukken 4, 5 en dit hoofdstuk zijn grotendeels in lijn met hetgeen door bovengenoemde auteurs betoogd wordt.

Recent onderzoek (van den Berg, 2006, van den Berg *et al.*, 2003) toonde eveneens negatieve effecten aan van het volledig verwijderen van de organische horizonten. Door het verwijderen van alle organische stof verdwijnen bindingsplaatsen op organisch materiaal en humuszuren en treden toxische niveaus van NH_4 en Al op na plaggen. De resultaten in dit rapport suggereren daarnaast dat plagmaatregelen niet leiden tot het herstel van het heidesysteem naar een door stikstof gelimiteerd systeem. Waarschijnlijk werkt het binnen een relatief korte tijdschaal een sterke limitatie door P zelfs verder in de hand, door snelle ophoping van stikstof als gevolg van jaarlijkse atmosferische depositie en achterblijven van het herstel van de P voorraden. Toch wordt in de praktijk nog vaak tot op de minerale bodem geplagd. Hiermee wordt weliswaar de grootste verwijdering van stikstof bereikt, maar wordt daarnaast het gehele organische uitwisselingsmechanisme verwijderd (voor een overzicht van processen, zie Fig. 6.12; zie ook Fig. 5.20). Hierdoor zijn de bindingsplaatsen op organische stof voor een lange tijd sterk gereduceerd en verloopt de opname van nutriënten voornamelijk via de vrije opgeloste mineralen. Doordat een belangrijk deel van de beschikbare pool van mineralen uit het systeem verwijderd zijn, is het aanbod van deze mineralen bovendien verlaagd, waardoor het systeem als geheel extreem voedselarm wordt. Onder de huidige omstandigheden treedt bovendien nog steeds een sterke mate van vermessing op, waardoor na een aantal jaren de hoeveelheid geaccumuleerd stikstof in de bodem weer op het oude niveau is terwijl de beschikbaarheid van de met de plagwerkzaamheden verwijderde mineralen nog niet hersteld is. Plaggen houdt hiermee de sterke mate van P-limitatie van de vegetatie in stand. In combinatie met een sterke begrazingsdruk wordt deze limitatie zelfs versterkt, waarschijnlijk als gevolg van een extra netto verwijdering van P uit het systeem door de geschepende begrazing.

6.6.2 Resumé en beantwoording onderzoeksvragen

We zijn dit onderdeel van het onderzoek begonnen met de volgende onderzoeksvragen:

- 1) In welke mate worden Nederlandse heiden door N dan wel P gelimiteerd?
- 2) Wat zijn naast de P-beschikbaarheid in de bodem nog andere verklarende variabelen voor de P gehalten van heideplanten?
- 3) Wat is de relatie tussen P limitatie en beheer?

Uit het onderzoek blijkt dat Nederlandse heides overwegend door P worden gelimiteerd of dat er sprake is van N-P co-limitatie. Tussen onze bemonsteringslocaties in Nederland zit geen enkel monsterpunt waar N-limitatie optreedt. In een groot aantal gebieden is de P limitatie zo groot dat verwacht wordt dat het een dominant effect heeft op de ontwikkeling van Struikheide en andere plantensoorten en dat het ook een limiterende factor is voor herbivoren die hiervan moeten leven.

Naast de P beschikbaarheid in de bodem zijn ook de arseen (As) concentratie in de bodem en de vanadium (V) concentratie in de plant van belang voor de opname van P door de plant.

Het niet uitvoeren van beheer resulteert in heidegebieden met hoge N:P ratio's, maar dit geldt ook voor terreinen waar plagbeheer tot op de minerale bodem is uitgevoerd, zonder hierbij te bekalken. Bij dergelijk plagbeheer wordt de in het organisch materiaal gebonden en vastgelegde P afgevoerd. Vervolgens verloopt de opbouw van beschikbare N (als gevolg van voortschrijdende depositie van N) vele male sneller dan de opbouw van P, waardoor als gevolg van plagbeheer de onbalans in de bodem alleen maar groter wordt. "Verrijkende" beheermaatregelen leiden tot heiden in de N-P co-limitatie range.

7 Het doorwerken van chemische bodem- en planteigenschappen op de fauna.

7.1 P als limiterende voedselcomponent voor de entomofauna

7.1.1 Inleiding

Tot voor kort werd aangenomen dat terrestrische ecosystemen in de meeste gevallen N-gelimiteerd zijn. Hieruit volgde dat onder deze condities de hogere trofische niveaus eveneens door N-gelimiteerd waren (Mattson, 1980, Scriber & Slansky, 1981). De meeste studies naar effecten van voedselkwaliteit op fauna zijn dan ook gericht op limitatie door stikstof en C:N ratio's (voor heidevegetaties zie Cuesta *et al.* (2008).

Nederlandse heidevegetaties waren in het verleden N gelimiteerd of kenden een N/P co-limitatie. Onder invloed van de toegenomen atmosferische depositie van stikstof is de limitatie verschoven van een N naar een P of N/P co-limitatie. (de Graaf & van den Berg, ongepubliceerde data, Roem *et al.*, 2002, Schmidt *et al.*, 2004, Van Meeteren *et al.*, 2007, van Meeteren *et al.*, 2008, hoofdstuk 6). De voedselkwaliteit van heidesystemen voor hogere trofische niveaus is onder de huidige omstandigheden dan ook niet zonder meer afhankelijk van het N-gehalte of de C:N ratio van de vegetatie. Doordat momenteel veel planten van heiden P-gelimiteerd zijn, verwachten we dat de effecten van P-limitatie (en hoge N:P ratio) zich voortzetten in herbivoren en detritivoren (Elser *et al.*, 2000). Mogelijke effecten van voedsellimitatie door P op fauna zijn onder meer een afname van de totale aantallen, maar ook tot een afname aan soortenrijkdom, doordat enkel de soorten die geadapteerd zijn aan voedsellimitatie door P onder deze omstandigheden kunnen voorkomen. Soorten die hun voedselinname afstemmen op de hoeveelheid ingenomen N (*compensatory feeding*) kunnen in de problemen komen door een te lage inname van P.

In hoofdstuk 4 van deze rapportage zijn de patronen beschreven met betrekking tot de samenstelling en opbouw van de faunagemeenschappen in het onderzoek uitgevoerd op de Strabrechtse Heide en het Dwingelderveld. Uit deze analyse kwam naar voren dat gradiënten, gebaseerd op vegetatiepatronen, van invloed waren op de opbouw van faunagemeenschappen. Deze gradiënten leken op basis van een analyse van soorteigenschappen en levensstrategieën samen te hangen met verschillen in voedselkwaliteit van vegetatie. In hoofdstuk 6 is aangetoond dat deze voedselkwaliteit nauw verband houdt met verschillen in de mate van limitatie door P in de verschillende monsterpunten; de op basis van vegetatiepatronen vastgestelde gradiënt bleek nauw verband te tonen met de mate van P-limitatie.

In dit hoofdstuk wordt dieper ingegaan op de vraag of verschillen in voedselkwaliteit terug zijn te voeren op P-limitatie voor de verschillende onderzochte faunagroepen. De abundantie en samenstelling van de bemonsterde faunagroepen zijn geanalyseerd op de relatie tot de CP, CN en NP verhoudingen in de vegetatie.

De onderzoeksvragen die we met dit onderzoek willen beantwoorden zijn:

- 1) Is P, in stoichiometrische verhouding tot N danwel C, een beperkend element voor heidefauna?
- 2) Bij welke trofische niveaus treedt deze P-limitatie op?

7.1.2 Aanpak

Soortgroepen zijn geformeerd op basis van voedselgilden (loopkevers, tweevleugeligen, Veldkrekkel) en jachtstrategieën (spinnen), zodat de effecten op verschillende trofische niveaus en functionele groepen afzonderlijk kunnen worden bekeken. Voor Diptera zijn de relaties direct interpreteerbaar, aangezien voor de bemonstering een kwantitatieve methode is gehanteerd (piramidevallen). De bodemactieve arthropoden (loopkevers en spinnen) zijn met behulp van potvallen bemonsterd, wat een semi-kwantitatieve bemonsteringstechniek is. De vangkans van individuen neemt toe bij toenemende mate van mobiliteit en activiteit en kan derhalve ook gerelateerd zijn aan omgevingseigenschappen, die een positieve dan wel negatieve invloed uitoefenen op de mate van activiteit van de bemonsterde groepen. Locaties met een hogere mate van vegetatiebedekking kunnen een negatieve invloed uitoefenen op de activiteit van soorten, doordat een hogere mate van vegetatieweerstand bij toenemende bedekking de actieradius van soorten kan beperken (Melbourne, 1999). Daarom is in dit hoofdstuk eerst nagegaan in welke mate verschillen in vegetatiebedekking de potvalvangsten hebben beïnvloed, voordat de analyse met betrekking tot activiteit van deze groepen met betrekking tot C:N; C:P en N:P is uitgevoerd.

Tab. 7.1: resultaten van Pearson correlaties tussen Diptera voedselgilden en plant CP, CN en NP ratio's. Ind.: Totaal aantal bemonsterde individuen Limitatie: conclusies op basis van Spearman correlatie en multiple regressie aangaande limitatie door P of N. **: $p < 0.01$ *: $p < 0.05$

Voedselgilde	Ind.	Limitatie	Resultaten Pearson correlatie			Resultaten multiple lineaire regressie		
			C:P	C:N	N:P	R ²	Sign. C:P	Sign. C:N
Onbekend	11660		-0.068	-0.107	-0.069			
Detritivoor	301	P	-.405**	-.321*	-.396**	0.164	**	NS
Microfaag	9421		-0.174	-0.24	-0.141			
Herbivoor	12095	P	-.539**	-.481**	-.473**	0.291	**	NS
Predator	2218		-0.01	-0.032	-0.03			
Fungivoor	119	N	-0.241	-.334**	-0.083			
Parasitair	39	N	-0.242	-.356**	-0.028			
Coprofaag	185		0.233	0.175	0.177			
Detritivoor/Herbivoor	181		0.102	0.191	0.044			
Detritivoor/Coprivoor	39		-0.06	-0.067	-0.081			
Detritivoor/Predator	626		0.059	0.018	0.028			
Detritivoor/Fungivoor	23501	p?	-0.198	-0.164	-0.225			
Fungivoor/Predator	71		-0.235	-0.204	-0.229			

7.1.3 Abundantie van Diptera in relatie tot C:N:P stoichiometrie van de vegetatie

Per voedselgilde is geanalyseerd of er effecten van voedsellimitatie door N dan wel P optreedt. Er zijn Pearson correlatie analyses uitgevoerd tussen het aantal bemonsterde individuen in relatie tot de plant C:P, plant C:N en plant

N:P ratio (tabel 7.1). Wanneer een significante correlatie voor zowel C:N als C:P dan wel N:P ratio aanwezig was, is vervolgens een multiple lineaire regressie uitgevoerd met C:P en C:N als predictorvariabelen, om na te gaan welke van beide variabelen significant bijdragen aan het verklaren van de variatie door het model.

Zowel detritivore als herbivore Diptera correleren sterk negatief met CP, CN en NP ratio. Bij invoeren van C:P en C:N als predictorvariabelen in een multiple lineaire regressie model draagt alleen C:P ratio significant bij aan de verklarende kracht van het model ($R^2=0.291$). Fungivoren en parasitaire Diptera correleren negatief met C:N ratio, wat N-limitatie indiceert. De totale aantallen parasitaire Diptera in de bemonstering zijn dermate laag dat aan deze correlatie weinig waarde gehecht hoeft te worden. Detritivore/Fungivore soorten waren bijna significant negatief gecorreleerd met N:P ratio van de planten ($p=0.084$).

Tab. 7.2: resultaten van Pearson correlaties tussen vegetatie-cover en aantal met potvallen bemonsterde individuen loopkevers en spinnen.

Groep	Individuen	Pearson r	Significance level
Loopkevers	13200	0.170	0.220
Spinnen	20038	0.244	0.064
Spinnen; ground hunters	14975	0.142	0.289
Spinnen; wandering sheet/tangle weavers	4090	0.359**	0.006

7.1.4 Interpretatie van de potvalbemonsteringen met betrekking tot vegetatiebedekking

Resultaten uit potvalbemonsteringen zijn geen directe maat voor dichtheden van de bemonsterde arthropoden. De vangefficiëntie van bodemactieve arthropoden met potvallen is afhankelijk van de mobiliteit en daarmee lokale activiteit van de soorten. Bij laag mobiele soorten is deze activiteit waarschijnlijk een betere benadering van de werkelijke dichtheden dan bij soorten met een hoge mobiliteit.

Vegetatieweerstand kan een negatieve invloed uitoefenen op de mobiliteit van soorten, waardoor de gemeten activiteit een slechtere weerspiegeling is van de werkelijke dichtheid van soorten (Melbourne, 1999). Daarnaast kan de activiteit een resultante zijn van de lokale (gunstige dan wel ongunstige) microklimatologische omstandigheden. Locaties met een lagere bedekkingsgraad van de vegetatie kennen een hogere temperatuursom op de bodem dan die met een hogere bedekkingsgraad. Een lagere vegetatiebedekking kan, als gevolg van gunstigere temperatuurscondities dus ook leiden tot een hogere activiteit van bodemactieve arthropoden. Beide processen leiden in theorie dus tot een hogere gemeten activiteit van individuen, resulterend in een positieve bias ten opzichte van de werkelijke dichtheden. Om na te gaan of verschillen in bedekkingsgraad van de vegetatie en daarmee gerelateerde temperatuursom op de bodem invloed uitoefenen op de gemeten activiteiten van met potvallen bemonsterde loopkevers en spinnen, is nagegaan in welke mate het totale aantal bemonsterde individuen gecorreleerd is met de bedekkingsgraad van de vegetatie (in percentage).

Resultaten

Er is geen significante correlatie aanwezig tussen de bedekkingsgraad en aantal gevangen individuen (tabel 7.2: Pearson correlatie: Loopkevers: $R^2=0.029$; Spinnen: $R^2=0.060$). Effecten van vegetatie-weerstand op de activiteit van loopkevers en spinnen zijn dus niet aangetoond.

Bij de bemonsterde spinnen bestaan de meest abundante soorten uit twee typen jaagstrategieën (tabel 7.2); actieve jagers ('ground runners'; o.a. Lycosidae en Gnaphosidae) en de matig mobiele hangmatspinnen (Linyphiidae; 'wandering sheet web builders'), die kleine webjes nabij de bodem bouwen, maar die zich ook regelmatig rondom de vangwebben begeven (Uetz *et al.*, 1999). Van deze laatste groep kan dan ook aangenomen worden dat de bemonsterde aantallen een betere benadering voor de werkelijke dichtheden zijn dan voor de bodemactieve 'ground runners'. Voor de wandering sheet web builders is een positieve correlatie gevonden voor het aantal bemonsterde individuen en de bedekking door de vegetatie (Pearson correlatie; $R^2=0.129$); er werd geen correlatie gevonden tussen de ground runners en vegetatiebedekking (Pearson correlatie; $R^2=0.020$).

De gemeten activiteiten van wandering sheet web builders zijn hoger bij een hogere vegetatiebedekking; wat waarschijnlijk een directe afspiegeling is van de dichtheden van deze groep. Een hogere bedekkingsgraad van de vegetatie levert voor deze groep mogelijk een hoger aantal potentiële locaties voor webconstructies. In geen van de groepen is een negatief verband aangetoond tussen de bedekkingsgraad en het aantal bemonsterde individuen.

Conclusie

Effecten van vegetatieweerstand en de bufferende invloed van vegetatiebedekking op microklimatologische omstandigheden heeft geen sterke negatieve invloed op de aantallen bemonsterde individuen loopkevers en spinnen. Het is daarom mogelijk om verschillen in activiteiten tussen monsterpunten te analyseren als een resultante van *resource-activity* en/of *resource-density* interacties.

Tab.7.3: resultaten van Pearson correlaties en multiple lineaire regressie tussen aantal bemonsterde individuen loopkevers, onderverdeeld in voedselgilden, spinnen en Adulte en onvolwassen veldkrekels met plant CP, CN en NP ratio's. Ind.:. Totaal aantal bemonsterde individuen Limitatie: conclusies op basis van Spearman correlatie aangaande limitatie door P of N. **: $p<0.01$ *: $p<0.05$.

Soort	Voedsel gilde	Ind.	Limitatie	Resultaten Pearson correlatie			Resultaten multiple lin. Regr.		
				C:P	C:N	N:P	R ²	Sign. C:P	Sign. C:N
Loopkevers	totaal	13200		-0.015	0.045	-0.096			
	Herbivoor	1067	P	-.400**	-.376**	-.342**	0.160	0.002	NS
	Omnivoor	376	P	-.306*	-0.115	-.323*			
	Predator - totaal	11757		-0.051	0.064	-0.167			
	Predator - carnivoor	10425		-0.026	0.093	-0.167			
	Predator - insectivoor	1242		0.006	-0.082	0.156			
	Predator - collembola	90	P	-0.227	-0.009	-.402**			
Spinnen	Predator	20038		0.136	0.117	0.205			
Veldkrekels	Adult	159		0.014	0.183	-0.183			
	Nymf	482	P	-0.174	0.236	-0.517**			

7.1.5 Activiteit van Loopkevers , bodemactieve spinnen en Velkrekels (*Gryllus campestris*) in relatie tot C:N:P stoichiometrie van de vegetatie

Zowel de loopkevers als de spinnen zijn tot op soort gedetermineerd. Dit maakt het mogelijk om naast de activiteiten van individuen, ook correlatieanalyses op basis van waargenomen soortenrijkdom uit te voeren. Bij de in de potvallen bemonsterde Veldkrekels is onderscheid gemaakt tussen adulten en nymfen. Adulte individuen kennen een lagere dichtheid dan nymfen; hiermee contrasterend is de hogere mate van mobiliteit van adulten.

De beste benadering van individuele dichtheden bij potvalbemonstering zal daarom naar verwachting door de nymfen worden gegeven.

Loopkevers kunnen tot verschillende voedselgildes behoren: een deel van de bemonsterde soorten is strikt herbivoor, een deel heeft een omnivore strategie en het grootste deel bestaat uit predatoren. Deze predatore groep kan onderverdeeld worden in een carnivore groep (zonder specialisaties), een insectivore groep (gespecialiseerd op insecten) en een groep gespecialiseerd op springstaarten (Predator – Collembola). Activiteiten van herbivore loopkevers zijn negatief gecorreleerd met C:P, C:N en N:P ratio van de vegetatie (Tabel 7.3). Multiple lineaire regressie met CP en CN als predictorvariabelen leidt tot de conclusie dat alleen CP significant bijdraagt aan de variatie die door het model verklaard wordt ($R^2=0.160$). De activiteit van omnivore loopkevers is negatief gecorreleerd met N:P ratio en C:P ratio en de activiteit van op springstaarten gespecialiseerde loopkevers is negatief gecorreleerd met de N:P ratio van de vegetatie. Activiteiten van predatore bodemactieve spinnen zijn met geen van de genoemde parameters gecorreleerd.

Adulte veldkrekels zijn niet significant gecorreleerd met een van de drie parameters; nymfen daarentegen zijn sterk negatief gecorreleerd met N:P ratio; de verklaarde variatie van deze regressie is het hoogst van alle gemaakte vergelijkingen ($R^2 = 0.267$).

De soortenrijkdom van loopkevers en spinnen is negatief gecorreleerd met N:P ratio van de vegetatie (tabel 7.4). Binnen de loopkevers is de soortenrijkdom van herbivoren (C:P en N:P), omnivoren en springstaart-specialisten negatief gecorreleerd met N:P ratio. Het totale aantal predatore soorten was bijna significant negatief gecorreleerd met N:P ratio ($p=0.059$).

Tab. 7.4: resultaten van Pearson correlaties tussen aantal bemonsterde soorten loopkevers, onderverdeeld in voedselgilden en spinnen met plant CP, CN en NP ratio's. Soorten: totaal aantal bemonsterde soorten. Limitatie: conclusies op basis van Spearman correlatie aangaande limitatie door P of N. **: $p<0.01$ *: $p<0.05$.

Soort	Voedselgilde	Soorten	Limitatie	Resultaten Pearson correlatie		
				C:P	C:N	N:P
Loopkevers	totaal	98	P	-0.171	0.042	-.377**
	Herbivoor	23	P	-.345**	-0.177	-.426**
	Omnivoor	18	P	-0.198	0.036	-.289*
	Predator - totaal	57	p?	-0.041	0.08	-0.245
	Predator – carnivoor	39		0.003	0.095	-0.174
	Predator – insectivoor	13		-0.074	-0.044	-0.139
Spinnen	Predator – collembola	5	P	-0.125	0.063	-.320*
	Predator	185	P	-0.189	0.114	-.419**

7.1.6 Activiteit van spinnen naar jaagstrategieën in relatie tot CNP stoichiometrie

Eerder in dit hoofdstuk werd geen relatie tussen de activiteit van spinnen en C:N:P parameters gevonden; terwijl er wel een negatief verband tussen N:P ratio's en soortenrijkdom werd gevonden. Er bestaat echter een verschil in activiteit van de bemonsterde spinnen tussen de vanglocaties op de Strabrechtse Heide en het Dwingelderveld. Het totaal aantal bemonsterde individuen is positief gecorreleerd met N:P ratio bij de monsterpunten op het Dwingelderveld, maar; op de Strabrechtse Heide is een (niet significant) negatief verband aanwezig (tabel 7.5). In beide gebieden is wel een negatief verband met N:P ratio aanwezig in relatie tot het aantal soorten ($R^2 = 0.159$ voor Dwingelderveld en 0.155 voor Strabrechtse Heide). Om meer inzicht te krijgen of dit verschil aan één of meerdere specifieke groepen jaagstrategieën toe te schrijven is, zijn de correlaties met jaagstrategieën in relatie met C:N:P

stoichiometrie voor de Strabrechtse Heide en het Dwingelderveld afzonderlijk van elkaar uitgevoerd.

Tab. 7.5: Pearson correlaties tussen soorten en activiteit van spinnen voor Strabrechtse Heide en Dwingelderveld afzonderlijk.

Gebied		C:P	C:N	N:P
Dwingelderveld	soorten	-0.412*	-0.3574	-0.399*
	individuen	0.295	0.278	0.394*
Strabrechtse Heide	Soorten	-0.091	0.394*	-0.532**
	Individuen	-0.290	-0.216	-0.217

De bemonsterde soorten zijn op familieniveau onderverdeeld in jaagstrategieën volgens (Uetz *et al.*, 1999) (tabel 7.6). Deze indeling maakt op familieniveau onderscheid tussen actief rennende jagers (foliage runners, ground runners, stalkers en ambushers) en web-bouwers (sheet web builders, wandering sheet/tangle weavers, orb wevers en space web builders). Binnen de webbouwende soorten nemen de wandering sheet/tangle weavers een intermediaire plaats in tussen actief jagen en passieve jachttechnieken met gebruikmaking van een web. Zij bouwen kleine (grond)webjes, maar begeven zich regelmatig buiten hun web om actief op zoek te gaan naar prooien. Deze groep bestaat uit de zeer soortenrijke familie der Dwerg- en hangmatspinnen (Linyphiidae), die ruwweg de helft van de Nederlandse spinnensoorten herbergt. Dwergspinnen komen doorgaans in zeer hoge dichtheden voor op en nabij de bodem. Ground runners hebben de hoogste activiteit op de bodem en zijn in de potvalbemonstering dan ook zeer sterk vertegenwoordigd (zie tabel 7.7).

Tab. 7.6: onderverdeling van families in verschillende jaagstrategieën (guilds volgens (Uetz *et al.*, 1999)).

Strategie	Families			
Foliage runners	Clubionidae	Miturgidae		
Ground runners	Lycosidae	Gnaphosidae	Liocranidae	Corrinnidae
	Zoridae	Tetragnathidae (Pachygnatha)		
Stalkers	Mimetidae	Salticidae		
Ambushers	Thomisidae	Philodromidae	Pisauridae	
Sheet web builders	Agelenidae	Hahniidae	Atypidae	
Wandering sheet/tangle weavers	Linyphiidae			
Orb weavers	Araneidae	Tetragnathidae (Tetragnatha)		
Space web builders	Theriidae	Dictynidae		

Activiteit per jaagstrategie

Foliage runners, stalkers en orb weavers zijn in dermate lage aantallen bemonsterd dat het weinig zinvol is om conclusies te trekken op basis van de correlaties bij deze groepen. Sheet web builders zijn de enige groep die in redelijke aantallen zijn bemonsterd en geen relatie vertonen met de C:N:P stoichiometrie van de vegetatie. De andere groepen correleren over het algemeen negatief met C:P en/of N:P ratio (tabel 7.7). De contrasterende

Tab. 7.7: Pearson correlaties op Strabrechtse Heide en Dwingelderveld tussen activiteiten van verschillende voedselgildes en plant voedselkwaliteit parameters van bemonsterde spinnen. *: $p < 0.05$ **: $p < 0.01$.

Guild	# Individuen		Mobiliteit	Dwingelderveld			Strabrechtse Heide		
	DV	SB		C:P	C:N	N:P	C:P	C:N	N:P
Foliage runners	8	10	hoog	-0.197	-0.139	-0.267	-0.086	-0.026	-0.113
Ground runners	8195	6780	hoog	0.421*	0.316	0.527**	-0.225	-0.248	-0.105
Stalkers	63	58	hoog	0.379*	0.397*	0.303	-0.010	0.060	-0.034
Ambushers	153	104	laag	0.065	-0.022	0.205	-0.358	0.027	-0.544**
Sheet web builders	160	195	laag-matig laag	0.163	0.198	0.121	0.134	0.076	0.089
Wandering sheet/tangle weavers	2443	1647	matig-laag	- 0.376*	-0.186	-0.336	-0.340	0.007	-0.454*
Orb weavers	2	4	laag	-0.231	-0.210	-0.227	-0.116	-0.095	-0.098
Space web builders	112	103	laag	- 0.525*	-0.347	- 0.466**	- 0.373*	-0.020	-0.491**

reactie van de totale populatie van bemonsterde soorten tussen het Dwingelderveld en de Strabrechtse Heide blijkt toe te schrijven verschillen in activiteit van de ground runners in relatie tot de stoichiometrische parameters van plant voedselkwaliteit. Op het Dwingelderveld is deze positief gecorreleerd met C:P en N:P ratio; op de Strabrechtse Heide is geen significant verband aanwezig bij deze groep. Van deze groep is bekend dat zij hun jachtactiviteit afstemmen op prooiaanbod (Ford, 1978, Persons & Uetz,

1996). Een laag prooiaanbod leidt tot een kortere verblijfsduur en bijgevolg een hogere mate van mobiliteit. De positieve correlatie tussen plant N:P ratio en aantal gevangen individuen op het Dwingelderveld kan derhalve een gevolg zijn van hogere locomotorische activiteit van deze groep als gevolg van een snellere depletie van prooidieren. De hogere N:P ratio's op het Dwingelderveld in vergelijking met de Strabrechtse Heide (hoofdstuk 6) en de negatieve invloed die deze N:P ratio's uitoefenen op abundantie van primaire consumenten (tabel 7.1) kan derhalve het verschil in gemeten activiteit van de soorten die gebruikmaken van deze jaagstrategie verklaren.

De wandering sheet/tangle weavers correleren negatief met C:P (Dwingelderveld: $R^2=0.141$) of N:P ratio (Strabrechtse Heide: $R^2=0.206$). Space web builders correleren negatief met C:P en N:P ratio in beide gebieden (Dwingelderveld: $R^2=0.276$; Strabrechtse Heide: $R^2=0.139$) en/of N:P ratio (Dwingelderveld: $R^2=0.217$; Strabrechtse Heide: $R^2=0.241$). Beide groepen maken kleine webjes nabij de bodem, waarbij wandering sheet/tangle weavers een hogere mate van mobiliteit kennen ten opzichte van de Space web builders (wat ook gereflecteerd wordt door de verschillen in totaal aantal bemonsterde individuen). Voor beide groepen geldt dat het aantal bemonsterde individuen verband houdt met de beschikbaarheid van P en geen relatie vertonen met N beschikbaarheid. De dichtheid van deze soorten lijkt dus gekoppeld te zijn aan de voedselkwaliteit van de vegetatie in termen van P-beschikbaarheid.

Soortenrijkdom per jaagstrategie

Het aantal soorten ambushers (Strabrechtse Heide); wandering sheet/tangle weavers (Strabrechtse Heide en Dwingelderveld) en space web builders (Strabrechtse Heide en Dwingelderveld) is negatief gecorreleerd met C:P en/of N:P ratio (tabel 7.8: R^2 ligt tussen 0.135 en 0.251, de meeste relaties hebben een R^2 rond de 0.200). Ground active hunters zijn op de Strabrechtse Heide sterk positief gecorreleerd met C:N ratio; een hoge plant N ten opzichte

van C heeft hier dus een negatieve invloed op het aantal soorten ground runners.

Tab. 7.8 : Pearson correlaties op Strabrecht en Dwingelderveld tussen soortenrijkdom van verschillende voedselgildes en plant voedselkwaliteit parameters van bemonsterde spinnen. *: $p < 0.04$ **: $p < 0.01$.

Guild	# Soorten		Mobiliteit	Dwingelderveld			Strabrechtse Heide		
	DV	SB		C:P	C:N	N:P	C:P	C:N	N:P
Foliage runners	4	5	hoog	-0.199	-0.133	-0.279	-0.035	-0.011	-0.054
Ground runners	38	57	hoog	0.004	0.047	0.003	0.215	0.426*	-0.130
Stalkers	8	10	matig	0.145	0.151	0.086	-0.011	0.051	-0.044
Ambushers	8	10	laag	-0.109	-0.179	-0.025	-	0.047	-0.501**
Sheet web builders	8	11	laag	-0.129	-0.114	-0.076	-0.091	0.025	-0.139
Wandering sheet/tangle weavers	65	56	matig-laag	-0.451*	-0.439*	-0.461*	-0.197	0.172	-0.452*
Orb weavers	2	2	laag	-0.231	-0.210	-0.227	-0.116	-	-0.098
Space web builders	9	11	laag	-0.488**	-0.367*	-0.450*	-0.316	0.0946	-0.390*

7.1.7 Resumé en terugkoppeling met de onderzoeksvragen

We zijn dit deel van het onderzoek begonnen met de volgende vragen:

1. Is P, in stoichiometrische verhouding tot N danwel C een beperkend element voor heidefauna?
2. Op welke trofische niveaus treedt deze P-limitatie op?

Daar waar er een verband bestaat tussen voedselkwaliteit van vegetatie en dichtheid van individuen en/of aanwezigheid van soorten fauna van heideterreinen blijkt deze hoofdzakelijk door P- en niet de N-beschikbaarheid van de vegetatie gestuurd te worden. Dit wijst erop dat P een beperkende factor is voor de heidefauna. We vinden dit voor de dichtheden van Diptera, loopkevers en Veldkrekels en voor de soortenrijkdom en dichtheidsparameters van spinnen en/of spinnen behorende tot de minder mobiele jaagstrategieën. Dit suggereert dat een groot aantal fylogenetische groepen tegelijkertijd door P worden gelimiteerd en dat P-limitatie dus een belangrijke bepalende factor is voor het gehele systeem.

Bij de Diptera vonden we aanwijzingen voor P-limitatie in interacties tussen twee herbivore voedselgildes en bij soorten die direct betrokken zijn in de afbraak van plantaardig materiaal. Voedselgilden die geen correlatie vertonen, zijn met name de strategieën die specialiseren op kwalitatief hoogwaardiger voedsel (predatoren en strikt fungivore strategieën). De resultaten met betrekking tot de herbivore loopkevers is in lijn met de bevindingen op basis van de Diptera: herbivore en omnivore soorten worden in zowel dichtheid als soortenrijkdom door P gelimiteerd. Nog opmerksamer is de negatieve correlatie met specialistische predatore loopkevers (springstaartspecialisten) en met de soortenrijkdom van spinnen. Dit wijst erop dat de effecten van P-limitatie ook doorwerken naar hogere trofische niveaus. Predatore soorten in de onderzoeksgebieden worden kennelijk bottom-up gelimiteerd, in zowel dichtheden als soortenrijkdom. De groepen waarvan aangenomen mag worden dat de vangsten een goede benadering geven van daadwerkelijke dichtheden (webbouwende spinnen) geven directe aanwijzingen voor het

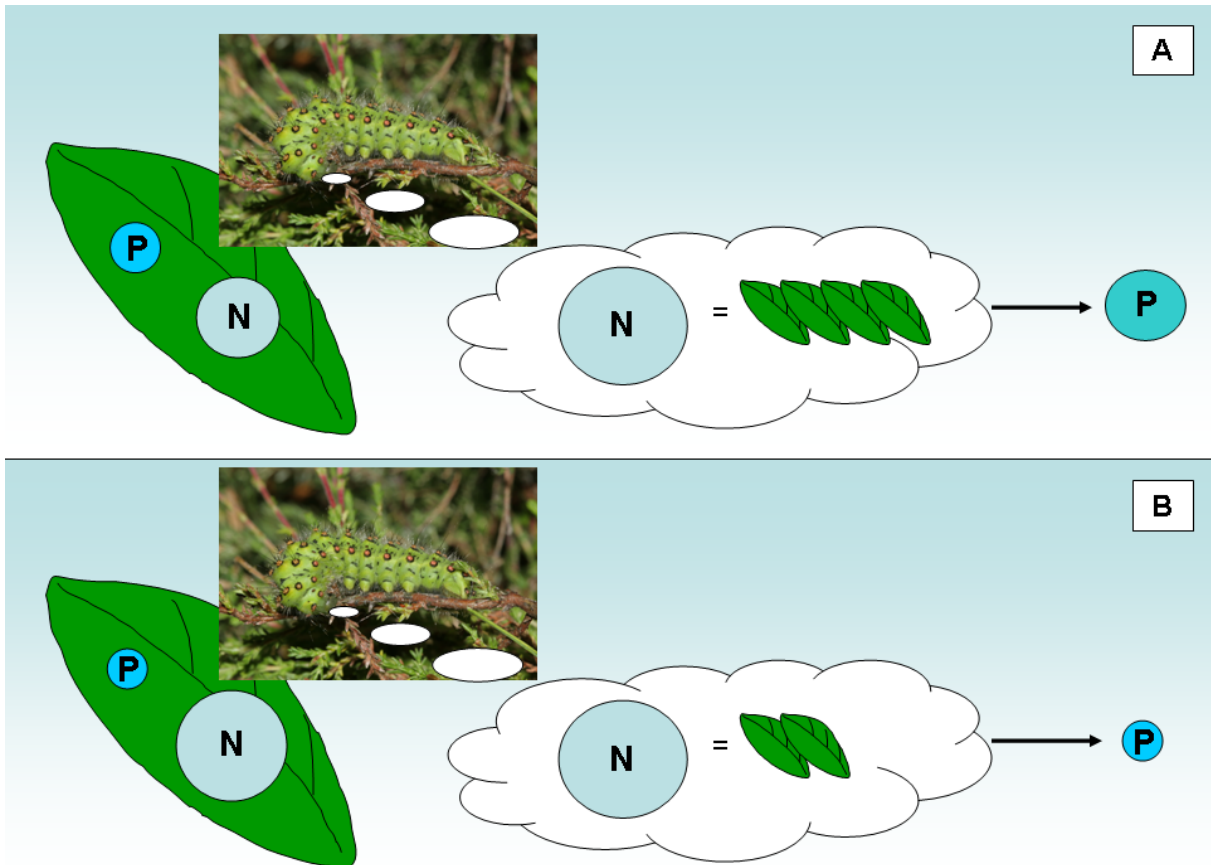


Fig. 7.1: Diersoorten meten hun totale voedselbehoefte vaak af aan de hoeveelheid N die zij innemen (compensatory feeding). Voor P is tot op heden geen compensatory feeding mechanisme gevonden.

A: bij planten met een relatief lage N:P-ratio wordt op deze manier voldoende P opgenomen. De hoeveelheid N is hier (meestal) limiterend voor de groei van het dier.

B: bij planten met een relatief hoge N:P-ratio wordt als gevolg van het compensatory feeding mechanisme relatief minder voedsel ingenomen. Hierdoor neemt de totale P-inname nog sterker af en treedt groei-limitatie door P op.

bestaan van deze limitatie. Van de actieve jagers (loopkevers, bodemactieve spinnen) is deze relatie moeilijk correlatief aantoonbaar; aangezien activiteit van deze groepen bepaald wordt door het voedselaanbod: een laag voedselaanbod leidt bij deze groepen tot een hogere mobiliteit (Fournier & Loreau, 2002, Ford, 1978, Persons & Uetz, 1996), waardoor de relatie tussen meerdere trofische niveaus verder wordt versluierd.

De grote verschillen in abundantie van Veldkrekels tussen monsterpunten op de Strabrechtse Heide lijken eveneens verband te houden met verschillen in N:P stoichiometrie. In een experimenteel onderzoek naar een verwante soort (*Acheta domesticus*) bleek dat limitatie in P leidde tot een afname in de lifetime reproductive effort. De P beschikbaarheid en hiermee corresponderende N:P ratio's in het voedsel van Veldkrekels op verschillende locaties op de Strabrechtse Heide kan de waargenomen patronen met betrekking tot de aantallen Veldkrekels per locatie verklaren.

De verschuiving van N naar P limitatie in heidegebieden heeft dus een negatief effect op de samenstelling van faunagemeenschappen van heideterreinen. Aangezien deze effecten consistent optreden bij 1^e orde consumenten is het aannemelijk dat dit verband houdt met een achteruitgang van de voedselkwaliteit van de vegetatie. Mogelijk verdwijnen soorten met

een relatief hoge behoefte aan P en/of soorten die de hoeveelheid voedselinname afstemmen op de hoeveelheid ingenomen N uit vegetaties met een hoge N:P ratio (en hierdoor een P-gebrek krijgen).

In van nature voedselarme heidegebieden zullen de karakteristieke soorten een overlevingsstrategie hebben die is aangepast aan schaarse voedselbronnen. Veel herbivore soorten kunnen hun voedselbehoefte afstemmen aan de hoeveelheid opgenomen N (compensatory feeding, zie ook Fig. 7.1). Berner *et al.* (2005) vonden aanwijzingen voor compensatory feeding bij de sprinkhaansoort *Omocestus viridulus* voor stikstof. Individuen consumeerden meer vegetatie wanneer deze een hoge C:N ratio had. Over compensatory feeding bij predatoren zijn vooralsnog weinig studies verricht, maar er werden wel aanwijzingen voor gevonden bij predatie van Lieveheersbeestjes *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) op bladluizen (Couture *et al.*, 2010). De schaarse studies naar P-limitatie bij terrestrische fauna vinden geen aanwijzingen voor compensatory feeding voor P (Perkins *et al.*, 2004, Visanuvimol & Bertram, 2010).

Op basis van de huidige wetenschappelijke studies blijken ongewervelden aanpassingen te hebben ontwikkeld voor lage N beschikbaarheid van het voedsel dat zij tot zich nemen; voor P is er vooralsnog geen aanwijzing dat dit optreedt. De N:P ratio's van de vegetatie in Nederlandse heidegebieden ligt tegenwoordig vaak ver in de range waarvan door Elser *et al.* (2000) wordt aangenomen dat P het limiterende element is voor herbivoren. Er zijn derhalve sterke aanwijzingen dat P limitatie onder de huidige omstandigheden een belangrijke limiterende factor is, waarvoor de soorten (van heidesystemen) naar verwachting geen compenserende mechanismen voor hebben ontwikkeld.

Dit proces kan derhalve een zeer sterke aantastende factor zijn in de samenstelling en abundantie van de ongewervelde faunagemeenschappen van heideterreinen. Het kan leiden tot een afname van populatiedichtheden van generalistische herbivoren, en daarmee negatieve effecten uitoefenen op hogere trofische niveaus, maar kan mogelijk ook een verklaring zijn voor het (lokaal) uitsterven van populaties specialistische herbivoren (bijvoorbeeld veel soorten dagvlinders (Riksen *et al.*, 2011; van Duinen *et al.*, in press).

7.2 Experimenteel onderzoek naar de effecten van beheer en mineralenrijkdom op een polyfage soort: de Veldkrekel *Gryllus campestris*.

7.2.1 Inleiding

Zowel factoren van aantasting door verzuring en vermesting, maar ook het uitvoeren van effectgerichte maatregelen, zijn van invloed op de samenstelling van heidevegetaties en daarbij behorende levensgemeenschappen. We hebben in dit project geprobeerd zowel de effecten op de fauna te begrijpen die zich voordoen via veranderingen van het totale systeem als via de kwaliteit van specifieke plantensoorten. Beide benaderingen zijn experimenteel getoetst, waarbij in dit hoofdstuk de effecten van het totale systeem centraal staan. Als modelsoort hebben we de Veldkrekel, een omnivore, grote soort genomen. De Veldkrekel wordt beschouwd als een karakteristieke soort van heidelandschappen, welke sterk in verspreiding achteruit is gegaan in de afgelopen 3 decennia. In de veldexperimenten hebben we de Veldkrekels beperkt de gelegenheid gegeven om zich als omnivoor te gedragen. We hebben hierdoor weliswaar weinig controle over de voedselinname van de dieren maar kunnen wel aangeven



Fig. 7.2: De veldopstelling van het kooiexperiment met veldkrekels op de Strabrechtse Heide. Inzet: student voert gewichtsmetingen uit in het veld.

wat de effecten van de behandelingen zijn. In de gecontroleerde laboratoriumopstellingen zijn de subjects gedwongen geweest om zich met uitsluitend vegetatie te voeden, waardoor effecten van de behandelingen direct koppelbaar zijn aan de kwaliteit van de vegetatie.

De behandelingen die we onderzocht hebben zijn beakkering (verlaten akker en extensief beheerde akker), plaggen en begrazen op een natte heide en als een referentie een (minimaal 30 jaar, maar waarschijnlijk veel oudere) "onbeheerde" oude droge struikheidevegetatie.

De vragen die we bij dit experiment hadden, waren:

- 1) Wat is het effect van de beheermaatregelen op de groei en reproductie van Veldkrekels?
- 2) Kunnen op basis van de groei en reproductie de verschillen in populatiedichtheden verklaard worden?
- 3) Hoe kunnen de waarnemingen verklaard worden vanuit de chemische analyses van de vegetatie?

7.2.2 Aanpak

Experimenten met vrouwelijke Veldkrekels zijn zowel in het veld (translocatie experiment) uitgevoerd als in een gecontroleerde laboratorium-opstelling.

Translocatie experiment

In het voorjaar van 2009 is het translocatie-experiment uitgevoerd op de Strabrechtse Heide. In het voorjaar zijn nymfen levend verzameld en op vier verschillende locaties, die naar verwachting verschillen in voedselkwaliteit, in kooien geplaatst. Deze locaties corresponderen met de monsterpunten gelegen op een voormalige akker (sbadd03), akkerexperiment (sbadd06), geplagd en begraasd pioniersstadium natte heide (sbg+p03) en meer dan 30 jaar niet beheerde oude droge heide (sbnul05). In al deze monsterlocaties zijn in de bemonstering van 2008 Veldkrekels in de potvallen aangetroffen. Door in het veld herhaaldelijke metingen aan de in kooien geplaatste veldkrekels uit te voeren kon de gewichtsverandering per individu bepaald worden, zodat nagegaan kon worden of er verschillen in groeisnelheid optraden tussen de locaties. Veldkrekels die tot volwassen stadium gekomen waren, werden nog 2 weken in het kooi-experiment gevolgd, waarna deze in het laboratorium op eiwit-, vet- en chitinegehalte werden geanalyseerd (voor het protocol, zie bijlage 11.9).

Kweekexperiment onder gecontroleerde omstandigheden

20 mannelijke en 20 vrouwelijke veldkrekels zijn gevangen en in het laboratorium afzonderlijk van elkaar opgekweekt tot volwassen exemplaren. De helft van de mannelijke en vrouwelijke Veldkrekels kregen vers plantaardig voedsel dat verzameld was van monsterpunt "voormalige akker" (sbadd03), de andere helft kregen vers plantaardig voedsel dat was verzameld van monsterpunt "oude heide" (sbnul05). Nadat alle individuen het

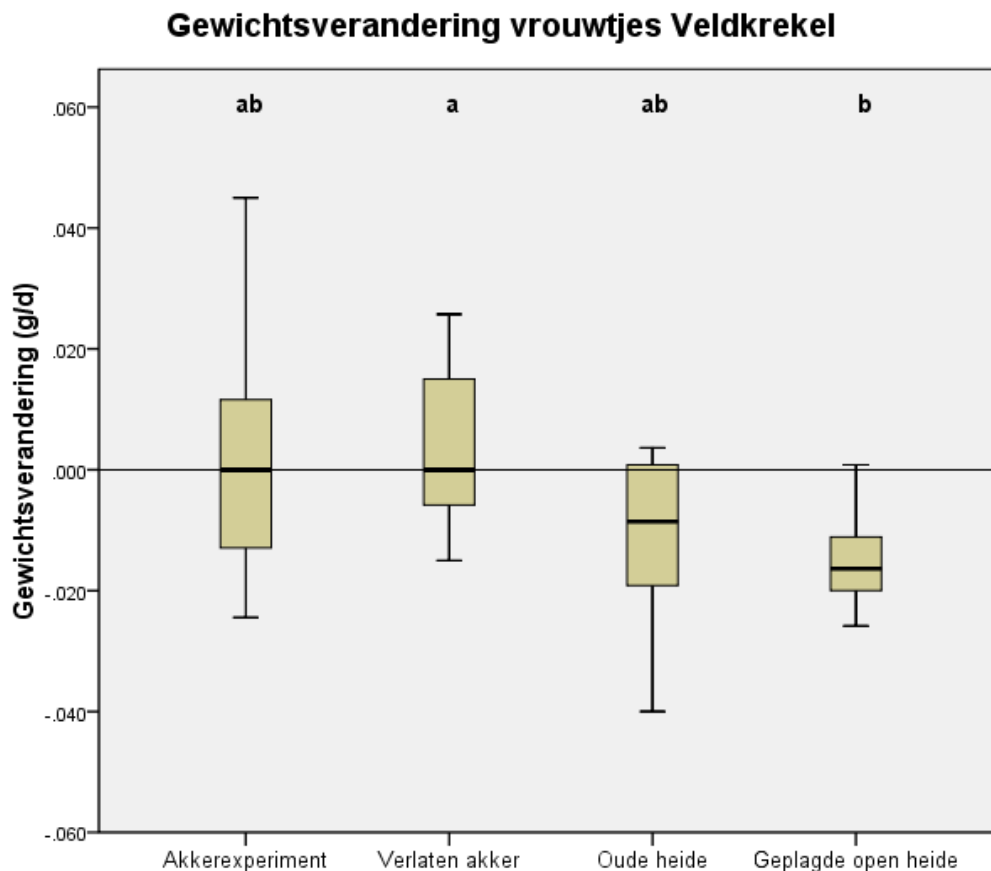


Fig. 7.3: Box-plots (rechthoek: bovenste en onderste kwartiel, lijn: mediaan, balken: minimum en maximum waarden) van de gewichtsverandering (gram per dag) van vrouwelijke veldkrekels in de vier onderzoekslocaties. Cijfers boven de behandelingen geven significante groepen weer.

volwassen stadium hadden bereikt, zijn mannelijke en vrouwelijke individuen bij elkaar geplaatst, zodat paring kon plaatsvinden. In iedere kweekbak was een laag zand aangebracht om ei-afzet mogelijk te maken, dit zand werd regelmatig bevochtigd om gunstige condities voor ei-ontwikkeling te verzekeren.

7.2.3 Resultaten van het veldexperiment

Gewichtsveranderingen

De gemiddelde gewichtsverandering van vrouwelijke Veldkrekels die op de verlaten akker en het akkerexperiment getransloceerd werden, lag in beide gevallen rond de nul gram per dag (Fig.7.3). Significante verschillen in gewichtsverandering van Velkrekels konden aangetoond worden tussen de voormalige akker (sbadd03) en de geplagde en begraasde pionier heide (sbg+p03) (ANOVA; tukey post hoc test: $p < 0.05$). De gemiddelde gewichtsverandering in de geplagde en begraasde heide was negatief (-0.015 g/d), die in de akker was nagenoeg nul (0.0006 g/d). Verschillen tussen de voormalige akker en de oude heide waren bijna significant (ANOVA; tukey post-hoc $p = 0.089$). Mogelijk is hier dus wel een effect aanwezig, maar is als gevolg van de lage monstergrootte ($n = 10$) niet statistisch significant aangetoond.

Het gebrek aan groei op de akkers is vermoedelijk te wijten aan het feit dat de

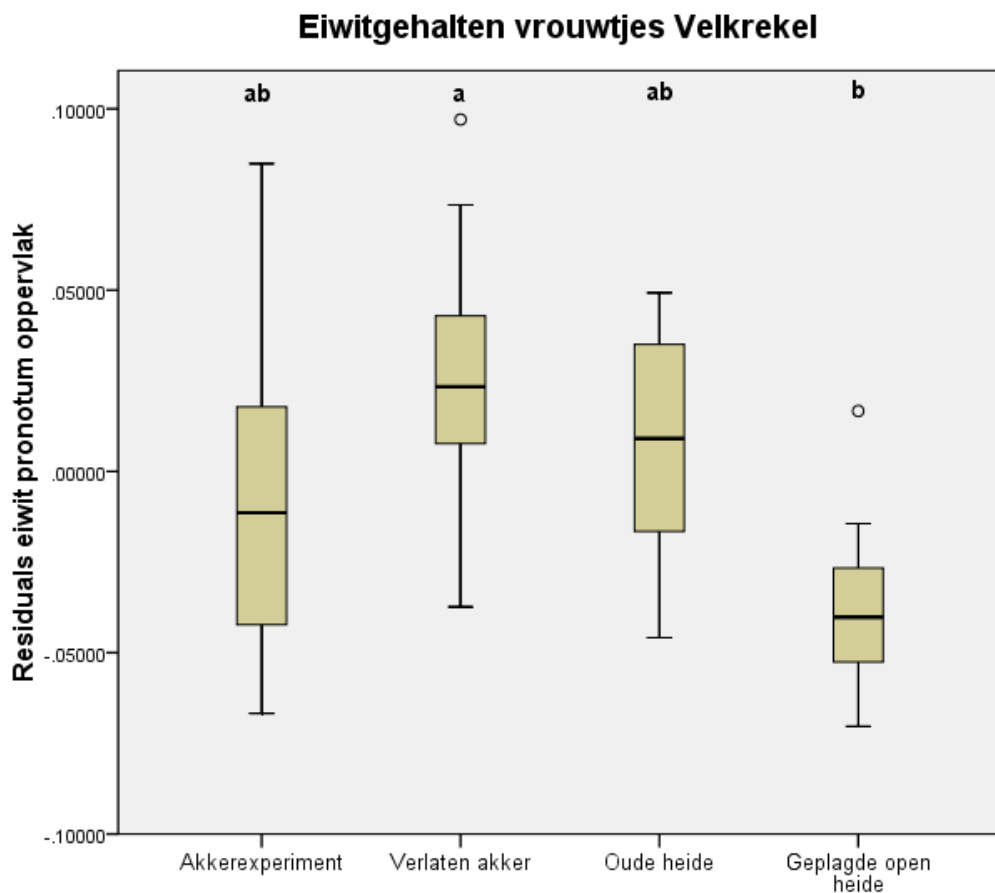


Fig. 7.4: Box-plots (rechthoek: bovenste en onderste kwartiel, lijn: mediaan, balken: minimum en maximum waarden exclusief outliers, cirkels: outliers) van de residuals van de relatie tussen pronotumoppervlak en totaal gewicht aan eiwit van vrouwelijke veldkrekels in de vier onderzoekslocaties. Cijfers boven de behandelingen geven significante groepen weer.

dieren in een kooi opgesloten zaten en hierdoor niet hun gebruikelijke bewegingsvrijheid hadden. Gegeven de hoeveelheid voedsel dat in het bereik van de dieren aanwezig was, hebben de dieren op de akker het beter gedaan in vergelijking met de geplagde en begraasde heide als de oude heide.

Verschillen in vet- en eiwitgehalten

In alle behandelingen traden grote verschillen in lichaamsgrootte en totaal gewicht tussen individuen op (bijvoorbeeld door endogene variatie in de ontwikkelingssnelheid en microklimatologische omstandigheden). Hierom zijn de gehalten eiwit en vet geanalyseerd op basis van de residuals van de regressie tussen het gewicht van eiwitten en vetten en de oppervlakte van het pronotum. Pronotum-oppervlakte is een goede maat voor de grootte. Deze residuals zijn vervolgens getest op significantie tussen de verschillende behandelingen. Het gehalte aan vetten van vrouwelijke Veldkrekels verschilde niet significant tussen de verschillende locaties (ANOVA; $p=0.123$). Het eiwitgehalte van vrouwelijke Veldkrekels verschilde wel significant tussen de verschillende behandelingen (Fig.7.4). Ook hier is een significant verschil (ANOVA; tukey post-hoc: $p<0.05$) aangetoond tussen de voormalige akker (sbadd03) en de begraasde en geplagde heide (sbg+p03). Veldkrekels die in de voormalige akker waren geplaatst hadden relatief hogere eiwitgehalten; Veldkrekels die in de geplagde en begraasde heide geplaatst waren hadden relatief lage eiwitgehalten.

Eiproductie Velkrekels labexperiment

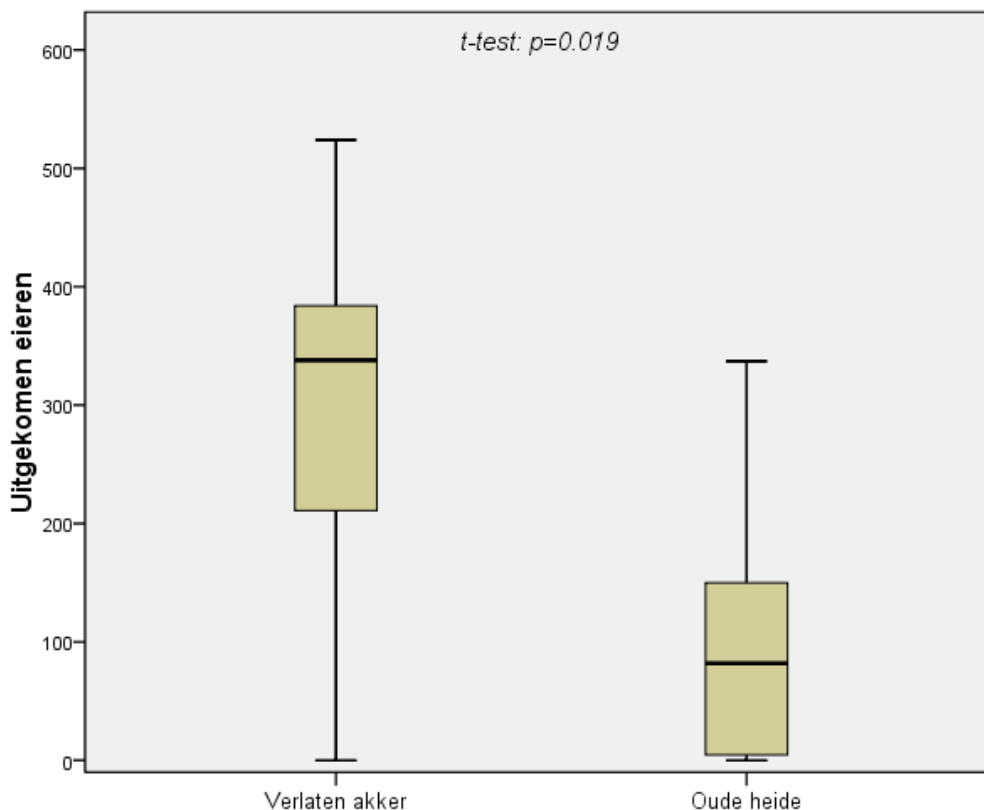


Fig. 7.5: Box-plots (rechthoek: bovenste en onderste kwartiel, lijn: mediaan, balken: minimum en maximum waarden) van de hoeveelheid uitgekomen eieren afkomstig van Veldkrekels uit het kweekexperiment. Links: aantal uitgekomen eieren afkomstig van Veldkrekels gevoerd met vegetatie van de verlaten akker. Rechts: aantal uitgekomen eieren afkomstig van Veldkrekels gevoerd met vegetatie van de oude heide.

7.2.4 Resultaten van het kweekexperiment

Groei

Vrouwelijke Veldkrekels die in het kweekexperiment met vegetatie van de voormalige akker gevoerd werden, groeiden sneller dan vrouwelijke Veldkrekels die met vegetatie van de oude heide gevoerd werden. Dit verschil was bijna statistisch significant (repeated measures ANOVA; $p=0.053$).

Reproductie

De productie van fertiele eieren bij Veldkrekels verschilde significant tussen de gebieden (t-test, $p<0.05$). Deze was bijna driemaal hoger bij individuen die gevoerd werden met vegetatie van de voormalige akker ten opzichte van individuen die gevoerd werden met vegetatie van de oude heide (Fig. 7.5; gemiddeld 290,9 tegen 104,0).

7.2.5 Discussie van de resultaten

De Veldkrekels groeien beter op (voormalige) akkerlocaties dan in oude heide of geplagde pionierheide. De meest basale reden hiervoor is de verrijking van de bodem (o.a. P, Ca) op deze locaties, waarbij ook de pH werd verhoogd. Dit heeft tot gevolg gehad dat zich meer kruidachtige planten konden vestigen (vermindering vrij Al), waardoor de variatie aan voedsel en de verteerbaarheid toenemen, in vergelijking met de geplagde heide en de oude struikheidevegetatie. Ook is de voedselkwaliteit van de totale vegetatie beter op de akkers, zoals blijkt uit de beduidend lagere N:P ratio's (Tab. 7.9). Ook andere mineralen zullen beter beschikbaar zijn geweest op de (voormalige) akker, wat bijgedragen kan hebben aan de betere groei en reproductie. Zowel de geplagde heide als de oude heide in dit experiment zijn echter sterk P-gelimiteerd, waardoor het effect van verhoogde P op de groei en reproductie parameters bij de beakkering doorslaggevend geacht wordt. Limitatie door P in het dieet is voor een verwante krekelsoort (de huiskrekkel, *Acheta domesticus*) recentelijk experimenteel aangetoond door Visanuvimol & Bertram (2010). Zij vonden een verband tussen de beschikbaarheid van P en de totale reproductie bij vrouwtjes van deze soort.

Tab. 7.9: voedselkwaliteitsparameters (C:N; C:P en N:P ratio) van vegetatie van de experimentele plots in het veldkrekkel-experiment.

Locatie	C:N ratio	C:P ratio	N:P ratio
Verlaten akker	35.8	391.6	13.9
Akkerexperiment	30.0	344.1	14.8
Geplagde open heide	41.3	965.7	29.9
Oude heide	37.1	716.8	24.8

7.2.6 Resumé en terugkoppeling met de onderzoeksvragen

We zijn dit experiment begonnen met de volgende vragen:

- 1) Wat is het effect van de beheermaatregelen op de groei en reproductie van Veldkrekels?
- 2) Kunnen op basis van de groei en reproductie de verschillen in populatiedichtheden verklaard worden?
- 3) Hoe kunnen de waarnemingen verklaard worden vanuit de chemische analyses van de vegetatie?

Standplaatscondities en daaraan gekoppeld het uitgevoerde beheer, hebben een aantoonbaar effect op zowel de groei als de voortplanting van Veldkrekels. Uit het veldexperiment is gebleken dat de groei en allocatie van eiwitten (van belang voor de eiproductie) hoger was bij Veldkrekels die gedwongen werd te leven in de voormalige akker ten opzichte van Veldkrekels die opgroeiden in geplagde heide in pioniersstadium. Eenzelfde trend was waarneembaar tussen de voormalige akker en de oude heide. Totale groei en de allocatie van voedingsstoffen vertaalt zich uiteindelijk in totale reproductiecapaciteit; deze bleek in het labexperiment dan ook beduidend hoger te zijn wanneer vegetatie van de voormalige akker aangeboden werd. Hieruit kan worden geconcludeerd dat de habitatkwaliteit voor Veldkrekels in ieder geval ten dele bepaald wordt door de kwaliteit van de vegetatie dat aanwezig is. Dit zal een belangrijke verklarende variabele zijn waarom op de akkers de Veldkrekels in veel hogere dichtheden voorkomen dan in de andere milieus.

Een beheer van heidelandschappen dient niet enkel gericht te zijn op het behoud van vegetaties die door Struik- en Dophei gedomineerd worden. De aanwezigheid van standplaatscondities met een hogere mineralenbeschikbaarheid voor planten en bijgevolg andere vegetatietypen, met een hogere voedselkwaliteit blijkt een sleutelfactor te zijn voor het reproductiesucces van een soort die beschouwd wordt als karakteristiek voor heidegebieden. Hierbij is de P-status van de planten van groot belang, omdat deze in heidegebieden vaak te laag is ten opzichte van het N gehalte en omdat P, onder de in heide gangbare N:P verhoudingen het limiterende element is voor fauna (Elser *et al.*, 2000, Perkins *et al.*, 2004, Visanuvimol & Bertram 2010).

7.3 Experimenteel onderzoek naar de plantkwaliteit van Struikheide voor herbivoren, aan de hand van de Kleine nachtpauwoog *Saturnia pavonia*.

7.3.1 Inleiding

De kwaliteit van planten kan bepaald worden door de aanwezigheid van gifstoffen ('antifeedants') of juist door tekorten van essentiële voedingselementen (zoals mineralen, aminozuren en vitaminen). Chemische analyses alleen zijn niet afdoende om te kunnen concluderen welke plant-chemische parameters doorslaggevend zijn voor de voedselkwaliteit. Aanvullende gegevens (correlatieve ondersteuning) en experimenten zijn noodzakelijk om vast te stellen welke verbindingen het meeste bijdragen aan de plantkwaliteit voor herbivoren. Een manier om experimenteel het effect van bepaalde stoffen te toetsen is het doen van vraatproeven met een herbivoor op planten die verschillen in kwaliteit. Door met een experimentele behandeling het knelpunt in de waardplantkwaliteit op te heffen of te induceren, kan vastgesteld worden of correlatieve verbanden ook causaal verband houden.

In dit deel van het onderzoek gaan we in op de volgende vragen:

- 1) Zijn er verschillen tussen heideplanten in de voedselkwaliteit voor herbivoren (rupsen van de Kleine nachtpauwoog *Saturnia pavonia*)?
- 2) Welke chemische parameters kunnen de verschillen in waardplantkwaliteit verklaren?

- 3) Hoe kunnen vanuit de bodemchemie en aantasting (verzuring en vermisting) de veranderingen in de belangrijke chemische parameters (gevonden bij vraag 2) worden verklaard (koppeling met hoofdstuk 5)?

Bij aanvang van het project hadden we twee hypothesen ten aanzien van een mogelijk verminderde voedselkwaliteit van heideplanten:

- 1) Door verzuring zijn bodems veel mineralen-arter geworden, waardoor heideplanten niet meer kunnen voorzien in de mineralenbehoeften van herbivoren.
- 2) Door stikstofdepositie ontstaat er een onbalans in de in de stikstofhuishouding van planten, doordat er veel stikstof als bulk opgeslagen wordt, hetgeen de voedselkwaliteit vermindert.

Het onderzoek is breed opgezet en niet alleen met het doel bovenstaande hypothesen te toetsen. In de verwerking en discussie van de resultaten zal wel expliciet naar deze hypothesen worden teruggekoppeld.

7.3.2 Aanpak

Keuze van de modelsoort

Bij aanvang van het project bestond de impressie dat Kleine Nachtpauwogen in de droge heidegebieden de laatste 10 jaar sterk zijn afgenomen, waarbij mogelijk een rol was weggelegd voor een verminderde waardplantkwaliteit. In 1994 zijn op het Oud-Reemsterveld (Nationaal Park Hoge Veluwe) nog 117 poppen gevonden op 750 m² (tabel 7.10) (Van den Burg, ongepubliceerde data), terwijl tijdens het veldonderzoek in het kader van het hier gepresenteerde project nog maar af en toe een cocon werd aangetroffen.

Tab. 7.10: Overzicht van poppen die in 1994 nog op het Oud-Reemsterveld werden aangetroffen. Er werden al geen levende poppen meer gevonden.

Omschrijving pop	% (N = 117)
vergaan	18
normaal uit	55
parasitering:	
sluipwesp	13
sluipvlieg	2
overige sterfte	13

De Kleine Nachtpauwoog is van oudsher een soort die onder andere voorkomt in droge heidegebieden, waar het Struikheide als voedselplant heeft. Hiernaast komt de rups ook op andere waardplanten voor, zoals Dopheide (*Erica tetralix*), braam (*Rubus* spp) en Meidoorn (*Crataegus* spp). Het is dus een soort die zich weliswaar in het zandlandschap in stand houdt, maar toch op de uitgestrekte droge heidevelden in aantallen achteruit gegaan lijkt te zijn. Omdat de soort wel in het landschap aanwezig is en de wijfjes de eieren verspreiden, lijken populatiebiologische verklaringen minder voor de hand liggend als verklaring waarom de soort zich minder op droge heiden manifesteert. Dit maakt de soort interessant om mogelijke effecten van waardplantkwaliteit te onderzoeken.

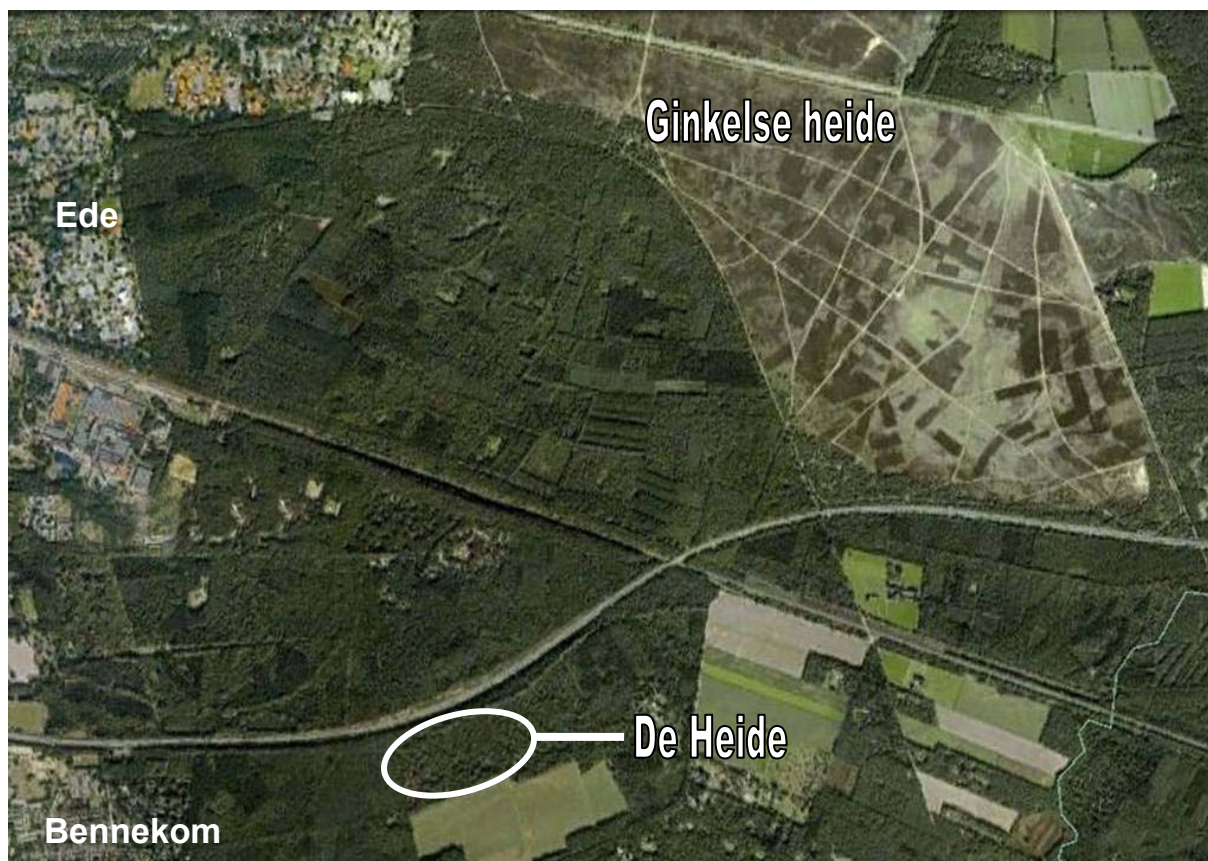


Fig. 7.6: Geografische ligging van De Heide bij Bennekom en de Ginkelse Heide (Bron:Google Earth).

De rupsen van de nachtpauwoog groeien op in het groeiseizoen van de heide (mei-eind juli), waarna de verpoping plaatsvindt op de bodem of tussen takjes in een taaie cocon. De volwassen vlinders vliegen in het volgende jaar van eind april tot half mei.

Keuze van de waardplantlocaties

Om logistieke redenen hebben we in de eerste plaats gezocht naar twee heidevelden op de Zuidwest-Veluwe die naar verwachting sterk van elkaar verschilden. Uit chemische analyses die in 2007 zijn verricht, bleek dat heide van "De Heide van Bennekom" wat betreft stikstof-load in de buurt kwam van de waarden die we gevonden hadden in de Duitse referentiegebieden in de omgeving van Berlijn. Enerzijds was dit opmerkelijk, omdat De Heide is ingeklemd tussen de A12 en een maïsakker (Fig. 7.6), maar anderzijds waren er ook factoren die het logischer maakten: het is een heel klein heitje, volledig omzoomd door bos, dat aan de bovenkant op de helling van de stuwwal ligt, waar de bodem bovendien veel grind bevat. Het bos zal een groot deel van de stikstof invangen, waardoor de stikstofdepositie op het heitje zelf tamelijk laag zal zijn en doordat de bodem grof van structuur is, is de uitspoeling (van bijvoorbeeld nitraat, en waarschijnlijk ook ammonium) hoog. Het gebied is nooit vergrast en er is ook geen plagbeheer gevoerd, alleen de boomopslag is van tijd tot tijd verwijderd om het terreintje open te houden. Vooruitlopend op het eerste vraatexperiment was de inschatting dat de kwaliteit van de hei op De Heide tamelijk goed zou zijn. Als 'slechte' heide hebben we de Ginkelse Heide bemonsterd. Dit was een sterk vergraste heide, waar intensief plagbeheer heeft plaatsgevonden (Fig. 7.6).

Experimentele basishandelingen

De jonge rupsen werden in mei 2008 en 2010 verzameld in de Engbertdijksvenen, waar nog een grote populatie aanwezig is. In 2009 werden rupsen gebruikt uit de kweek van 2008.

Zowel in de kweek als in de experimenten werden de rupsen solitair gehuisvest, omdat oudere rupsen elkaar verwonden. Alle rupsen werden in elkaars onmiddellijke nabijheid en bij kamertemperatuur gehuisvest en om de dag (soms na twee dagen) werd het voedsel verversd. Bij het verversen van het plantmateriaal werd al het oude voedsel weggegooid, ongeacht de mate waarin er van gegeten was.

7.3.3 De experimenten

Experiment I, 2008: is er verschil in voedselkwaliteit tussen De Heide en Ginkelse heide?

Jonge rupsjes (N=40) werden verdeeld over heide van De Heide van Bennekom en de Ginkel. De heidestruiken van De Heide en de Ginkel waren van vergelijkbare grootte. De heideplanten van De Heide werden verzameld aan de westzijde van het gebied, wat een verschil opleverde (hoger stikstofgehalte) met de metingen van heideplanten uit 2007, die aan de oostkant werden verzameld. Voor de eerste evaluatie van de rupsenvraatexperimenten worden uiteraard de planten gebruikt waarvan de rupsen gegeten hebben.

Al binnen twee weken werd een grootteverschil tussen de twee rupsengroepen duidelijk (Fig. 7.7). De rupsen op planten van De Heide van Bennekom lieten een snellere groei zien in vergelijking met de Ginkel. Ook trad direct na het inzetten van de proef sterfte op bij de rupsen van de Ginkel (Fig. 7.8). Uiteindelijk was de overleving hier duidelijk lager (p bij Chi-kwadraat tot inspinnen/verpoppen resp. 0.02 en 0.03). Ook de ontwikkelingsduur van de rupsen op heide van de Ginkel was langer dan op de heide van De Heide. In 2009 kon vastgesteld worden of de behandeling effect heeft op de grootte van poppen of vlinders en het aandeel van de poppen waaruit daadwerkelijk een vlinder tevoorschijn kwam. Van de Bennekomse Heide waren 17 poppen beschikbaar. Eén daarvan was gearasiteerd door een vlieg (Muscidae). Van de overige 16 zijn er drie niet uitgekomen. Van de 12 poppen van rupsen die gevoerd zijn met heide van de Ginkelse Heide kwam één pop niet uit. In het veld is het mogelijk dat poppen een extra jaar overwinteren. De grootten van de poppen of vlinders verschillen niet significant tussen de behandelingen. Dit kon alleen getoetst worden voor mannetjes, omdat de sex-ratio van de vlinders 75% mannetjes bedroeg. Uit dit experiment blijkt dat er verschillen zijn in voedselkwaliteit tussen heidegebieden voor de Kleine nachtpauwoog. Omdat dit verschil werd gevonden, is vervolgonderzoek gedaan met het doel een verklaring te vinden voor het gevonden verschil.

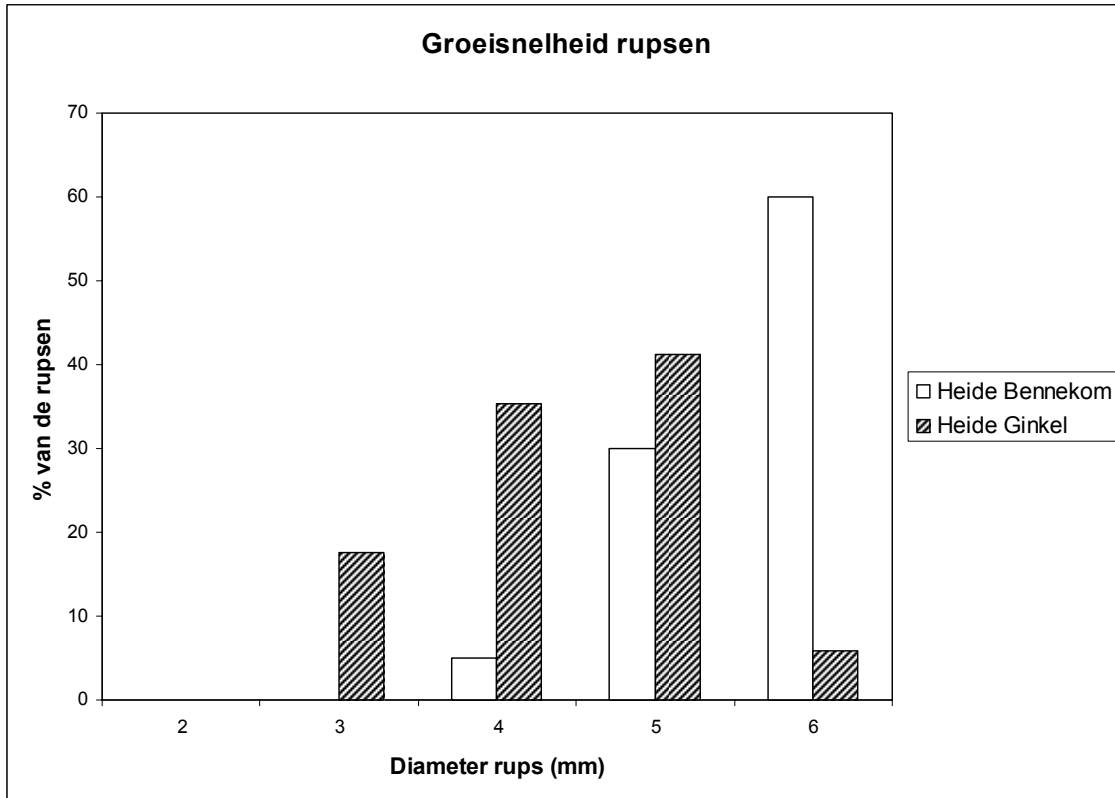


Fig. 7.7: Dikte van de rupsen na 12 dagen incubatie op heide van De Heide van Bennekom en heide van de Ginkel (N Bennekom = 20; N Ginkel = 15; Wilcoxon: $p < 0.001$).

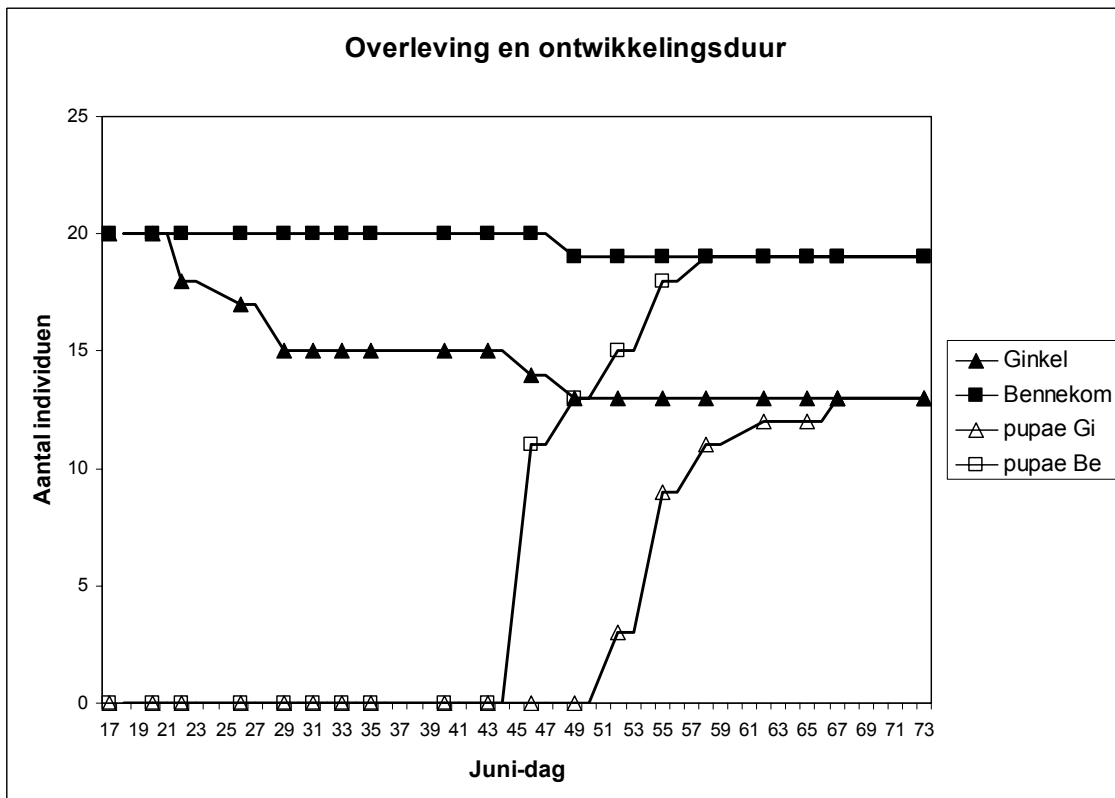


Fig. 7.8: Overleving (gesloten symbolen) en ontwikkelingsduur (open symbolen) van rupsen van de Kleine Nachtpauwoog op heideplanten van De Heide in vergelijking met heideplanten van de Ginkel.

Experiment II, 2009: Verklaart een tekort aan mineralen en vitaminen de slechtere overleving op heide van de Ginkelse Heide?

In 2009 hebben we geprobeerd om de kwaliteit van de heide van de Ginkelse Heide te verbeteren door de heide te verrijken met mineralen en vitaminen, met het in de detailhandel verkrijgbare supradyn-preparaat (samenstelling zie bijlage 11.7). De verrijking vond plaats door de heide eerst onder te dompelen in een oplossing van één tablet per liter en iets te laten drogen voordat het de rupsen werd aangeboden. Op basis van bloedconcentraties en in vergelijking met het menselijk gebruik (1 tablet per 24 uur voor grofweg 4.5 kg bloed, 1/4500 tablet per gram bloed per dag) krijgt de rups (met grofweg 0.5 gram haemolymfe) bij de gebruikte dosis voldoende binnen om een effect te kunnen verwachten (1 ml vloeistof over 3 dagen levert 1/1500 tablet per gram bloed per dag). Terwijl 20 rupsen dit experimenteel dieet kregen, moesten 20 andere het doen met in water gedompelde heide, zonder de extra voeding (controle dieet). Twaalf rupsen werden eerst op meidoornblad (*Crataegus* sp.) opgekweekt en pas later op het heidecontroledieet gezet.

De rupsen werden op jongere leeftijd dan in 2008 op de heide gezet. De overleving in vergelijking met 2008 was slecht (Fig. 7.9), wat het vermoeden bevestigd dat vooral jonge rupsen gevoelig zijn voor een slechte waardplantkwaliteit (zie ook experiment I). Hoewel de dosis aan extra mineralen en vitaminen welke de rupsen binnenkregen in het experimenteel dieet niet geoptimaliseerd was, was er toch een positief effect zichtbaar. Het effect was echter te klein om te kunnen concluderen dat de behandeling de knelpunten in de waardplantkwaliteit had verholpen.

De rupsen die hun eerste levensfase in de kweek op meidoorn doorbrachten, hadden een goede overleving, nadat ze op het controle dieet waren gezet (Fig. 7.9). Dit maakt het onwaarschijnlijk dat kweekomstandigheden (temperatuur, luchtvochtigheid, etc.) verantwoordelijk waren voor de slechte overleving. De jonge rupsen die de eerste 18 dagen op slechte kwaliteit heide zaten, behielden voor een groot deel de negatieve effecten hiervan in de periode van 18 tot 30 dagen. In dit tijdvak trad nog aanzienlijke sterfte op, terwijl de rupsen van gelijke leeftijd die de eerste 17 dagen van Meidoorn hadden gegeten in deze periode nauwelijks onder sterfte te lijden hadden.

Experiment III, 2009: Verklaart een tekort aan aminozuren de slechtere overleving op heide van de Ginkelse Heide?

Een groep halfwas rupsen werden gehouden op heide van slechte kwaliteit die als experimentele behandeling gedompeld was in een albumine oplossing om extra eiwit en aminozuren te verschaffen. Het was niet mogelijk het effect op de overleving goed te meten (de rupsen waren te oud), maar mogelijk waren er nog wel effecten op de ontwikkelingssnelheid tot het popstadium.

De verpoping verliep vlotter onder invloed van extra eiwit, maar dit was slechts een gradueel verschil (Fig. 7.10). Een experiment met albumine en jonge rupsen is niet uitgevoerd.

Experiment IV, 2010: Geldt het verschil in waardplantkwaliteit ook voor een andere soort, zoals de Veelvraat (*Macrothylacia rubi*)?

Van 6/6 (uitkomst eitjes) tot 18/8 (afsluiten experiment) hebben 9 veelvraatrupsen heide te eten gehad van de Ginkelse Heide en 10 van De Heide. De overleving tot 18/8 bedroeg respectievelijk 33% en 80%. Het lijkt er dus op dat het verschil in waardplantkwaliteit dat voor rupsen van de Kleine nachtpauwoog is vastgesteld, niet alleen aan deze soort is voorbehouden.

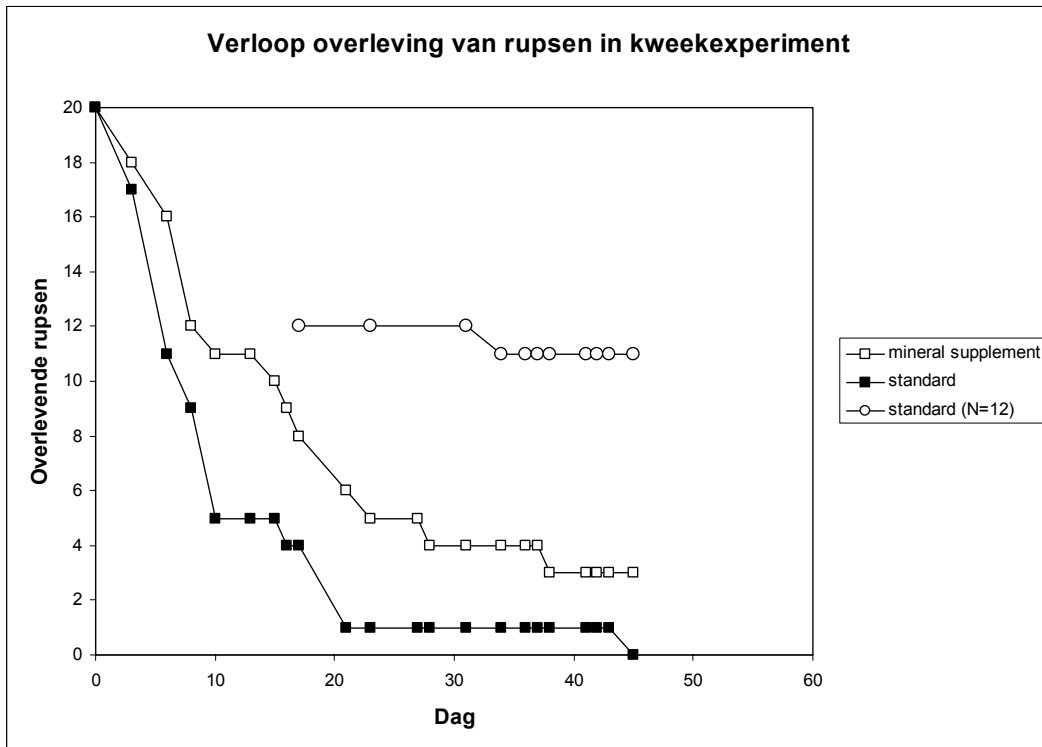


Fig. 7.9: Overleving van Kleine Nachtpauwoog rupsen op heide van de Ginkelse Heide met (open blokjes) en zonder (gesloten blokjes; standard) mineralen- en vitaminesupplement. Twaalf rupsen werden de eerste periode op meidoorn opgekweekt en werden toen overgezet op het controledieet (standard). Het supplement heeft maar een gering effect op de overleving; vooral jonge rupsen zijn gevoelig voor het slechte dieet.

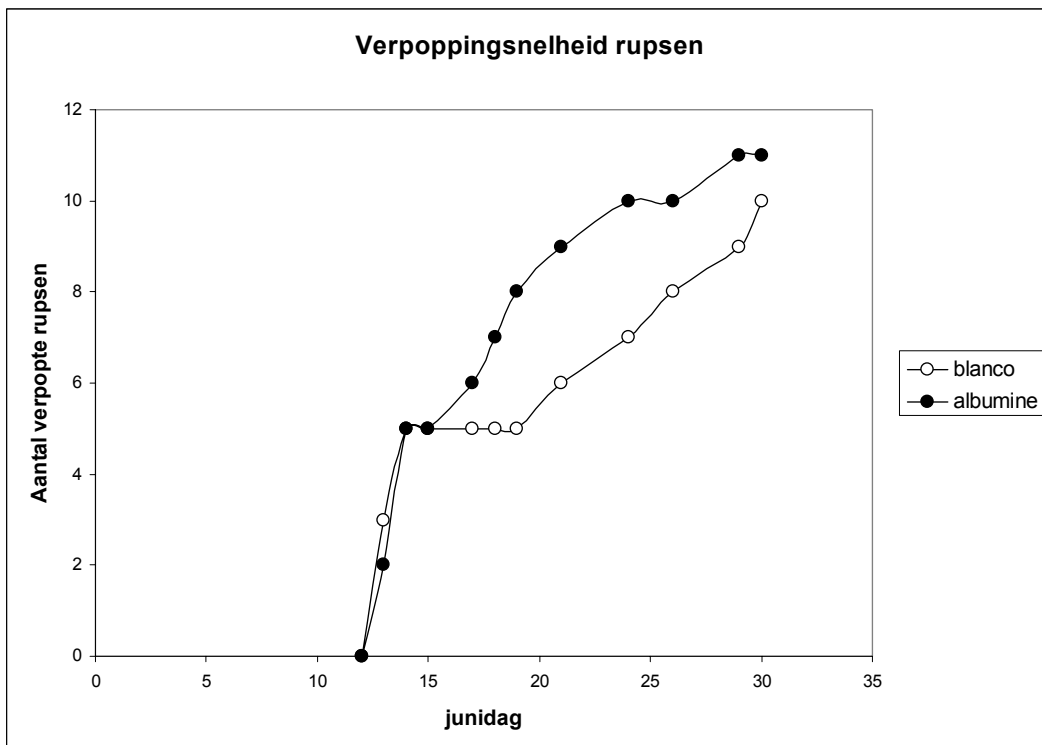


Fig. 7.10: Verpopping van rupsen van de Kleine Nachtpauwoog op een dieet die niet (blanco) of wel was aangevuld met albumine. De verpopping lijkt in de populatie wat sneller te verlopen als de rupsen extra eiwit hebben gekregen.

7.3.4 De koppeling met chemische analyses

De planten van de Ginkel en De Heide zijn onderzocht op een set chemische parameters (zie bijlage 11.8 voor onderzochte verbindingen). Parameters waarvoor het verschil tussen de gemiddelden in eenheden standaarddeviatie meer dan 1.645 (rechter α -punt van de normale verdeling) bedraagt, zijn opgenomen in tabel 7.11.

Voor Ca en Fe geldt dat de heide van de Ginkelse heide er meer van bevat dan De Heide. Het valt niet te verwachten dat deze verbindingen een toxische uitwerking hebben op de rupsen. Cr en Se zijn spore-elementen waarvan ook niet verwacht kan worden dat het gevonden verschil problemen voor de rupsen oplevert in hun Cr en Se voorziening, omdat ze er maar heel weinig van nodig hebben. Een gebrek aan deze metalen zou eerder op latere leeftijd problemen opleveren, wanneer de behoefte groter is, en niet direct al aan het begin van de ontwikkeling. Een P- of aminozuurgebrek zou de ontwikkeling wel sterk kunnen afremmen, maar verklaart niet waarom er zoveel jonge rupsen in de vraatproeven overlijden, tenzij de rupsen niet in staat zijn hun voedselinname te verhogen of ontwikkelingssnelheid te verlagen (zoals we bij oudere rupsen wel gezien hebben). Het patroon dat vooral jonge dieren last hebben van een gebrekkige voedselkwaliteit kan ook goed verklaard worden als er zich in het voedsel een antifeedant bevindt.

De stikstofconcentraties in heide van beide gebieden was in 2008 nagenoeg gelijk (een verschil van 1.8%). Omdat de variatie in aminozuren (27%) geen gelijke tred houdt met het totaal stikstof betekent dit dat in de heideplanten van de Ginkelse heide een aanzienlijk kleiner deel van het totaal aan stikstof in eiwitvorm in de plant zit in vergelijking met De Heide. Het is denkbaar dat de non-protein-nitrogen (NPN) in de heide van de Ginkelse heide antifeedant

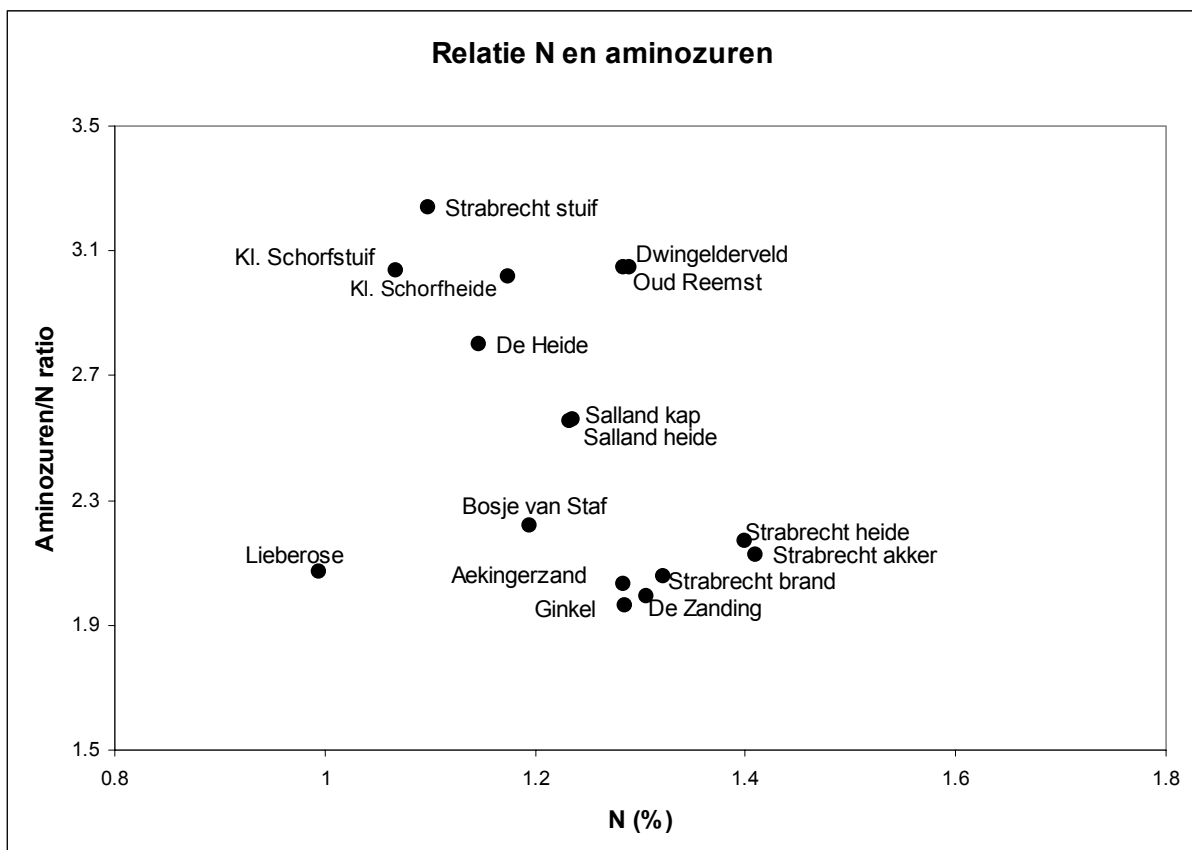


Fig. 7.11: Met een toenemende hoeveelheid stikstof in de plant, neemt het aandeel aminozuren (en dus eiwitten) af. Dit betekent dat met een toename van plant N, NPN zich ophoopt. (correlatie (met uitzondering van Lieberose): $R^2 = 0.47$ $p < 0.05$).

eigenschappen heeft, waaronder vooral jonge rupsen, met een nog weinig ontwikkeld darmstelsel, te lijden hebben. Of dit zo is, hangt sterk af van de vorm waarin het NPN in de plant aanwezig is (bijvoorbeeld lectines, geglycolyseerde aminozuren, etc.). Er is vastgesteld dat het opgehoopte stikstof geen ureum betreft. Metingen van stikstof in celwanden indiceren dat 65% van de totale stikstof in de celwand in een niet-eiwit vorm opgesloten ligt. Omdat Se en Cr sporenelementen zijn die rupsen maar nauwelijks nodig hebben en omdat er na toevoeging van deze stoffen in experiment II slechts een gering verbetering van de overleving optrad, is het onwaarschijnlijk dat Se en Cr de waardplantkwaliteit bepalen. Op basis van de andere resultaten van de eerste vergelijking van heide van De Heide en de Ginkelse Heide (tab.7.11) zullen we in de volgende paragraaf onderzoeken welke plant- en bodemfactoren bepalend zijn voor de P en de aminozuurgehalten van heideplanten. Hierbij zal de ratio tussen aminozuren en totaal N als indicator worden gebruikt voor de hoeveelheid NPN (een hoge aminozuur : totaal N ratio indiceert een laag gehalte NPN).

Tab. 7.11: Verschillen in plantchemische parameters tussen heideplanten van de Ginkelse heide en De Heide, waarvoor het verschil tussen de gemiddelden meer dan 1.645 eenheden standaarddeviatie bedraagt.

	verschil eenheden sd	verschil %	
Ca ($\mu\text{mol/g}$)	-2.9	-28.2	Ginkel > De Heide
Fe ($\mu\text{mol/g}$)	-2.8	-43.1	Ginkel > De Heide
P ($\mu\text{mol/g}$)	2.1	24.0	Ginkel < De Heide
Cr ($\mu\text{mol/g}$)	2.7	53.8	Ginkel < De Heide
Se ($\mu\text{mol/g}$)	2.0	111.2	Ginkel < De Heide
alanine (%)	2.6	24.5	Ginkel < De Heide
arginine (%)	2.8	27.8	Ginkel < De Heide
aspartic acid (%)	3.2	28.8	Ginkel < De Heide
cystine (%)	2.6	31.8	Ginkel < De Heide
glutamic acid (%)	2.7	25.7	Ginkel < De Heide
glycine (%)	3.0	26.7	Ginkel < De Heide
isoleucine (%)	2.8	26.7	Ginkel < De Heide
leucine (%)	2.9	29.0	Ginkel < De Heide
lysine (%)	3.0	26.2	Ginkel < De Heide
methionine (%)	3.7	27.0	Ginkel < De Heide
serine (%)	3.7	27.0	Ginkel < De Heide
threonine (%)	2.8	27.3	Ginkel < De Heide
valine (%)	3.3	28.7	Ginkel < De Heide
tryptophan (%)	4.5	34.5	Ginkel < De Heide

7.3.5 Verklarende variabelen voor aminozuren en NPN.

Aminozuren en NPN in de plant

Naarmate de totale hoeveelheid stikstof in de plant toeneemt, daalt de proportie dat als eiwitten terug te vinden is (fig. 7.11). Dit effect wordt veroorzaakt doordat over de gehele stikstof-range de aminozuurgehalten grofweg gelijk blijven. De totale hoeveelheid stikstof die de planten tot hun beschikking hebben, lijkt hiermee een sturende variabele te zijn voor de hoeveelheid NPN in heideplanten. Een uitzondering vormt de Duitse locatie

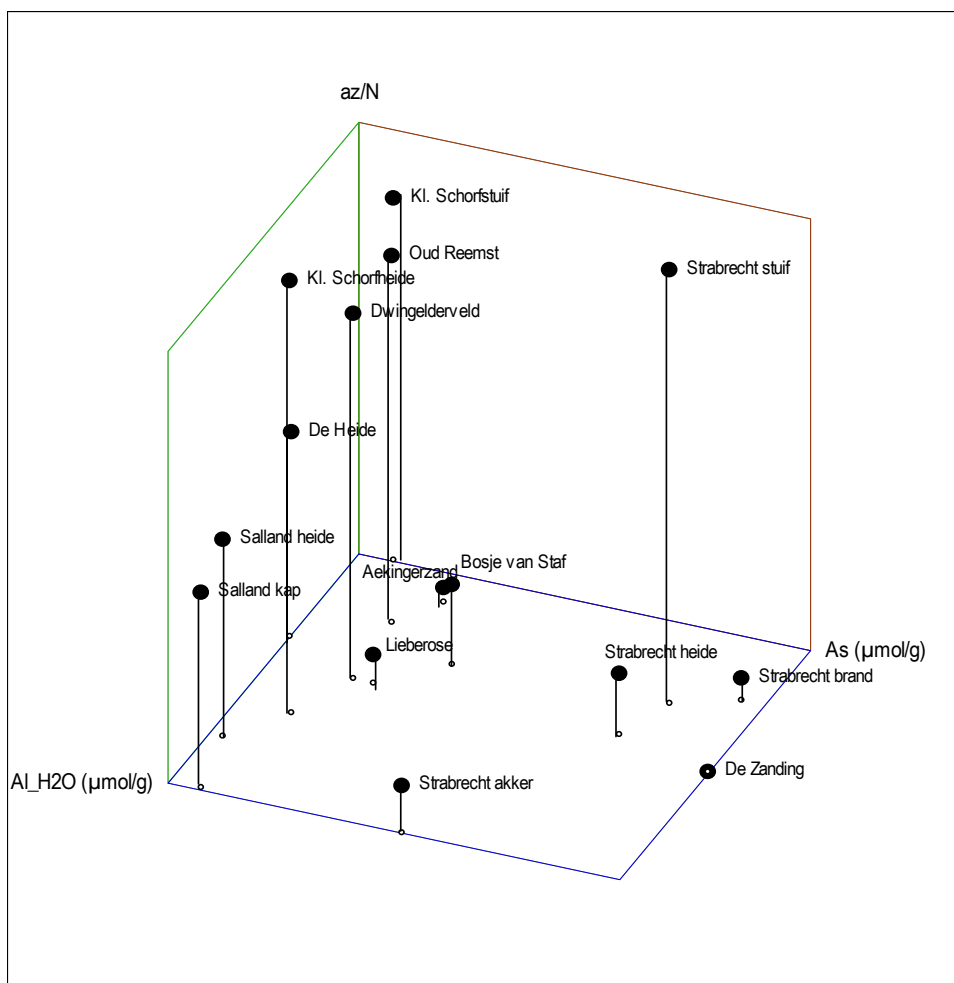


Fig. 7.12: Interacties tussen plant As en bodem Al (H₂O isolaat) en de aminozuur/N ratio (az/N). Bij lage As concentraties, is Al de belangrijkste verklarende variabele voor az/N. Bij hogere As concentraties speelt Al geen rol meer. De herverstuivingslocatie op Strabrecht vormt een uitzondering op de As - az/N relatie (zie tekst).

Lieberose, wat extreem stikstofarm is en waarschijnlijk als enige van de onderzochte heiden echt stikstof gelimiteerd is.

We hebben geen covariabelen gevonden die significant bijdragen aan een verklaring voor de hoeveelheid aminozuren in heideplanten. Met de aminozuur/N ratio, die we gebruiken als maatgever voor de NPN, hebben we wel correlaties gevonden. In een deel van de locaties treedt een negatief verband op met Al in de waterfractie van de bodem. Dit aluminium kan aluminium toxiciteit aan de wortels veroorzaken, waardoor de wortelpunten beschadigd raken. Hoge aluminiumconcentraties in de bodem, remmen het transport van aluminium en vermoedelijk andere metalen (Fe) naar de bovengrondse delen. Hierdoor is het te veronderstellen dat de aminozuurproductie (waarbij ook deze mineralen zijn betrokken) minder goed verloopt. Er is echter een tweede groep locaties met lage aminozuur/N ratio's die niet door aluminium worden beperkt. We hebben onderzocht waarin de twee groepen locaties van elkaar verschillen: dit bleek vooral in plant arseen (As) te zijn. De interacties tussen plant As, bodem Al (H₂O isolaat) en aminozuur/N staan weergegeven in fig. 7.12.

Er lijkt een drempelwaarde te bestaan in de correlatie tussen As en aminozuur/N waarboven de NPN fractie in de planten sterk toeneemt. Een verhoging van de NPN is een bekend toxisch effect van arseen in planten

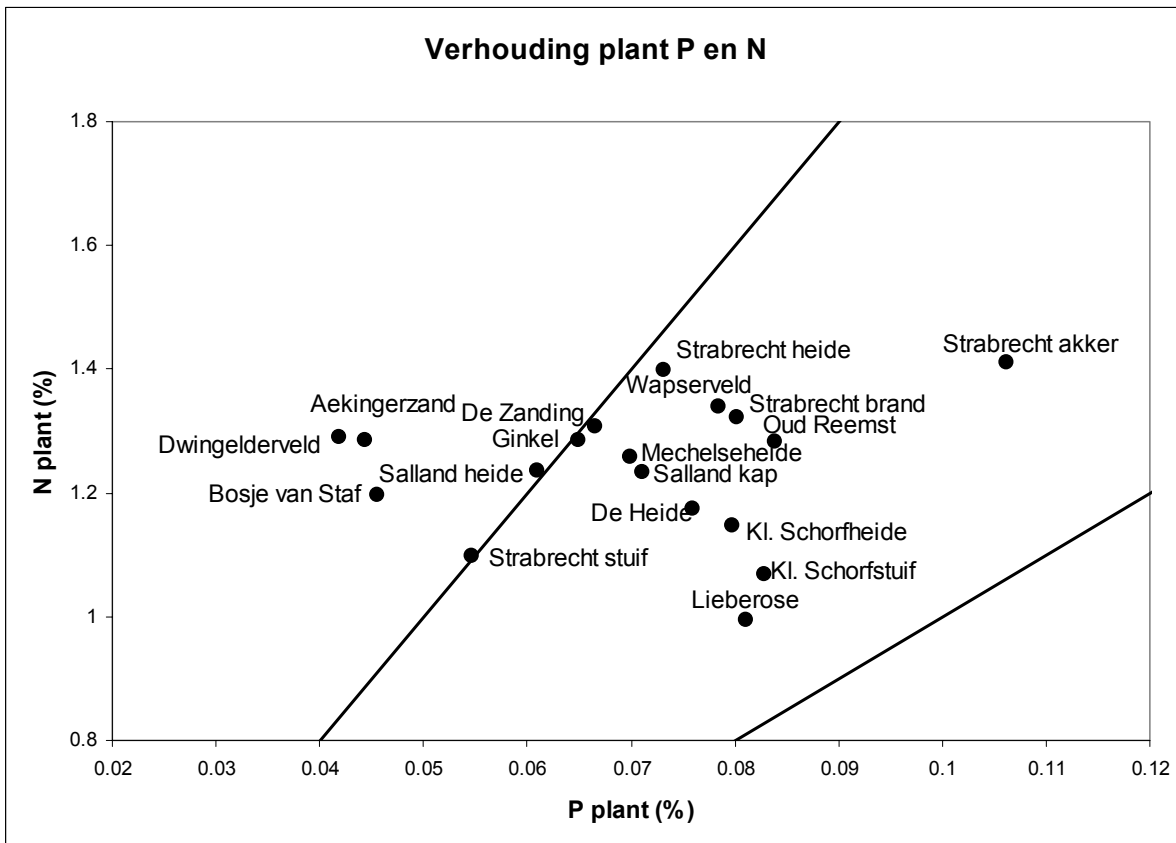


Fig. 7.13: N:P verhouding van heideplanten per locatie. De sterkst P-gelimiteerde planten (linker zijde in de grafiek) zijn de plaatsen met hoge V plant (vgl. Fig. 6.3). Linker lijn N:P = 20, rechter lijn N:P = 10.

(Schmidt *et al.* 2005). Een uitzondering op de trend vormt de herverstuiving op Strabrecht (waar de gehele bodem werd verwijderd), welke wel de arseenwaarden heeft die vergelijkbaar is met de andere locaties op Strabrecht, maar desondanks een hoge aminozuur/N verhouding heeft. Planten kunnen arseen detoxificeren (het wordt in de cel gecheleerd, Pickering *et al.* 2000, Raab *et al.* 2004) en het is mogelijk dat deze heideplanten dit efficiënt kunnen doen.

As is al bij lage concentraties schadelijk, omdat het interfereert met alle processen die samenhangen met het gebruik van PO_4^{3-} , zoals de productie van ATP (Indriolo *et al.* 2010). Het is niet duidelijk vanuit onze rupsenexperimenten of de As concentraties antifeedant eigenschappen hebben, omdat As in de planten van de Ginkelse Heide niet gemeten is. Als feeding-deterrent zullen de plant As-concentraties aan de lage kant zijn (vgl. Rathinasabapathi *et al.*, 2007; afwijzing van arseenhoudende varenbladeren door polyfage sprinkhanen).

7.3.6 De combinatie van factoren

Uit voorgaande analyses komen drie factoren naar voren waarvan verwacht wordt dat ze de kwaliteit van de heide voor rupsen van de Kleine nachtpauwoog negatief beïnvloeden. Dit zijn een hoog NPN gehalte (wat geïndiceerd wordt door een lage aminozuur : totaal N ratio), een laag P gehalte (hoge N:P-ratio) en een hoog As gehalte. Op basis van deze factoren zijn 'goede' en 'slechte' heiden dus van elkaar te onderscheiden (Fig. 7.13. en 7.14). We kunnen er van uitgaan dat planten die hogere P- en aminozuur/N en lagere As waarden hebben in vergelijking met De Heide, in ieder geval ook van goede kwaliteit zijn. Dit zijn twee van de Duitse referentiegebieden en (zij

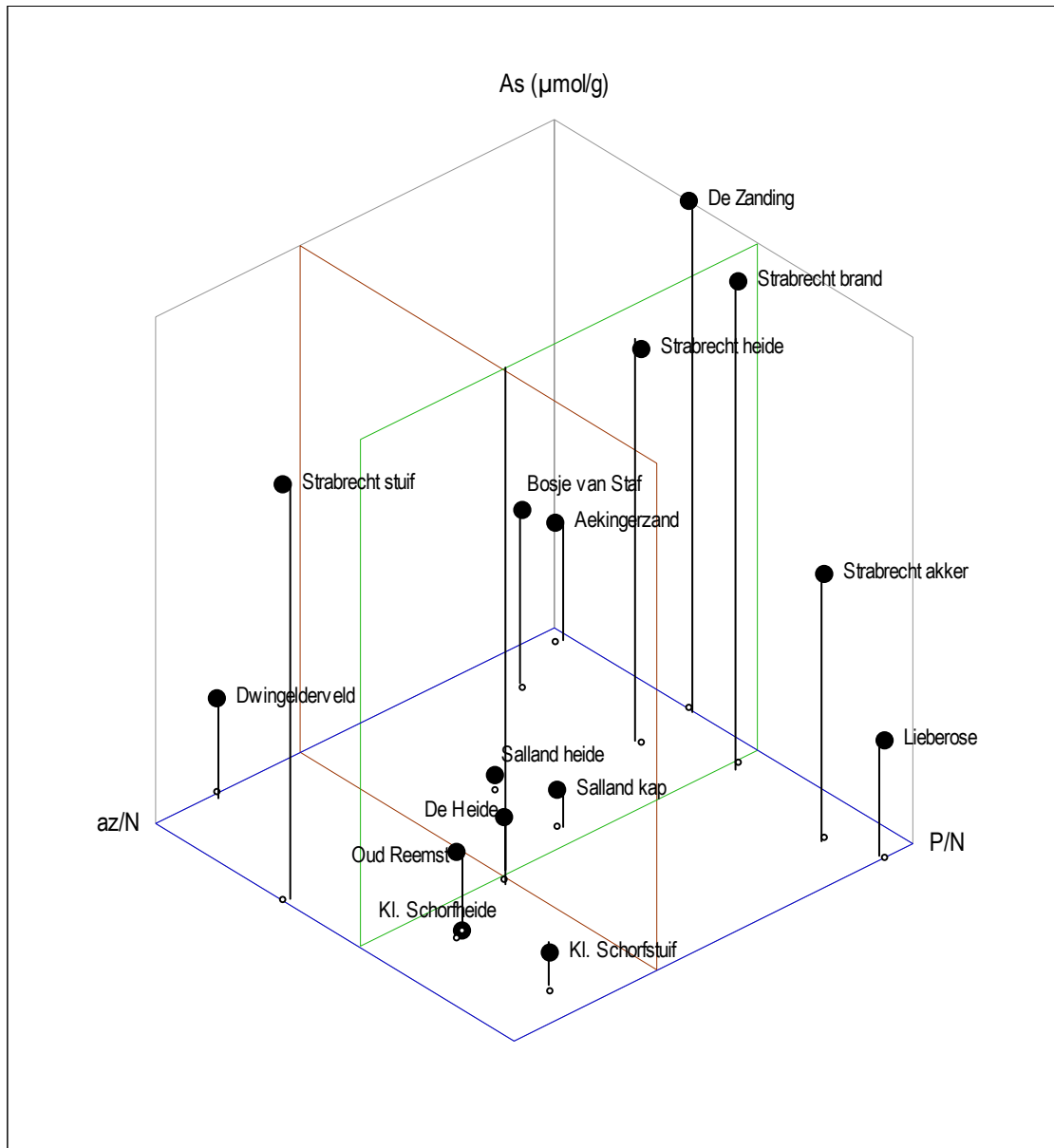


Fig. 7.14: De positionering van locaties in het assenstelsel die, op basis van de bevindingen in dit onderzoek, tezamen de voedselkwaliteit van heide voor rupsen van de Kleine nachtpauwoog zouden kunnen bepalen. Het roodbruine en groene vlak zijn de snijvlakken met het punt van De Heide. Punten die hogere P/N- en aminozuur/N en lagere As waarden hebben, zouden in ieder geval ook van goede kwaliteit moeten zijn. Let op dat P/N is uitgezet, de inverse van N/P.

het met een iets hogere plant As waarde) het Oud-Reemsterveld (waar in 1994 nog grote aantallen nachtpauwoogpoppen werden geteld).

In de andere richtingen vanuit het punt De Heide verwachten we dat de plantkwaliteit afneemt. De locaties op Salland lijken van intermediaire kwaliteit te zijn. Het Dwingelderveld onderscheidt zich door heel lage plant P-waarden en de herverstuiving op Strabrecht door heel hoge As waarden. Lieberose (het derde Duitse referentiegebied) heeft heel lage aminozuur/N waarden. De bodem in dit gebied is stikstofarm en er is ook maar weinig V aanwezig waardoor stikstofbinding door bacteriën met behulp van V mogelijk ook gelimiteerd is. Alle andere locaties hebben een lage aminozuur/N ratio, een hoge plant As waarde en zijn variabel in P-concentraties.

7.3.7 Resumé en terugkoppeling met de onderzoeksvragen

We zijn dit onderzoeksdeel begonnen met de volgende vragen:

- 1) Zijn er verschillen tussen heideplanten in de voedselkwaliteit voor herbivoren (rupsen van de Kleine nachtpauwoog *Saturnia pavonia*)?
- 2) Welke chemische parameters kunnen de verschillen in waardplantkwaliteit verklaren?
- 3) Hoe kunnen vanuit de bodemchemie en aantasting (verzuring en vermesting) de veranderingen in de belangrijke chemische parameters (gevonden bij vraag 2) worden verklaard?

We hebben met behulp van vraatproeven vastgesteld dat er variatie is in de kwaliteit van heideplanten en dat deze variatie de ontwikkelingssnelheid en overleving van rupsen heel sterk beïnvloedt (beantwoording vraag 1).

Uit de chemische analyses van heideplanten zijn NPN, P en As naar voren gekomen als potentiële veroorzakers van het verschil in voedselkwaliteit (beantwoording van vraag 2).

De NPN hangt samen met de N en As gehalten in de planten en de V en Al beschikbaarheid in de bodem (hoofdstuk 5). Omdat de N (plant) en V (bodem) gehalten samenhangen met de ammoniumconcentratie in de bodem, ligt een directe koppeling met verzuring en vermesting voor de hand. Evenzo is er een directe relatie tussen verzuring en aluminiumwaarden in de bodem (hoofdstuk 5). De P-waarde van de planten hangt samen met P en As waarden in de bodem en V concentraties in de plant (hoofdstuk 6). Zowel de V (plant) als As (plant) waarden hangen samen met het P transportmechanisme: oxiden van beide metalen worden door de P-receptor van planten aangezien voor P-oxiden.

Mycorrhizaschimmels spelen een belangrijke rol in de P-voorziening van heideplanten en de planten hebben hiermee verschillende routes om aan P te komen, die meer of minder gevoelig zijn voor de opname van As en V. De effecten van P en As hangen niet samen met bodemfactoren die de aantasting van het heidesysteem weergeven (lage pH, hoge ammonium). Omdat de verbanden tussen plantkwaliteit en verzuring en vermesting deels indirect verlopen, wordt de onderlinge koppeling van aantasting en plantkwaliteit minder gemakkelijk zichtbaar (beantwoording vraag 3).

De eerste hypothese die we bij aanvang van dit project hadden, was dat door mineralengebrek in de bodem (als gevolg van verzuring) de plantkwaliteit is afgenomen. Hiervoor hebben we geen aanwijzingen gevonden. De plantkwaliteit lijkt bepaald te worden door mineralen die juist relatief veel beschikbaar zijn, te weten Al, V en As. De mineralenstatus en buffercapaciteit van de bodem is dus wel belangrijk, maar op een heel andere manier dan dat we bij het opstellen van de hypothese voor ogen hadden.

De tweede hypothese betrof een verstoring in de stikstofhuishouding en planten, waarbij veel bulkmateriaal ontstaat, dat voor de herbivoren een zeer lage voedingswaarde heeft. Hiervan lijkt inderdaad sprake te zijn: heide van slechte kwaliteit heeft een lagere aminozuur/totaal stikstof verhouding dan heide van betere kwaliteit. Een groot deel van de stikstof lijkt in een niet-eiwit vorm opgeslagen te worden in de celwanden. De precieze relevantie hiervan voor de herbivoren is nog niet opgehelderd.

Onze nieuwe hypothese van sturende factoren voor de waardplantkwaliteit is dat de N:P ratio, de hoeveelheid NPN en arseen de kwaliteit van planten voor de herbivoren bepalen. Deze factoren kunnen afzonderlijk optreden, maar elkaar ook onderling versterken. Het onderzoek dat we uitgevoerd hebben ,

heeft directe aanwijzingen opgeleverd voor de betrokkenheid van de N:P ratio en NPN; de mogelijke relatie met As als antifeedant is nog onzeker. De mate waarin de NPN dan wel onbalansen in N:P stoichiometrie leiden tot de gevonden verschillen in voedselkwaliteit voor *Saturnia pavonia*, zijn tot op heden nog onopgehelderd. Er zijn vervolggelaxperimenten nodig om de effecten van P en NPN op Nachtpauwogen en Veldkrekels te toetsen.

7.4 Hoofdpunten van dit hoofdstuk

7.4.1 De belangrijkste onderzoeksbevindingen

- Daar waar er een verband bestaat tussen voedselkwaliteit van vegetatie en dichtheid van individuen en/of aanwezigheid van soorten fauna van heideterreinen blijkt deze hoofdzakelijk door P- en niet de N-beschikbaarheid van de vegetatie gestuurd te worden (analyse van macronutriënten).
- Standplaatscondities en daaraan gekoppeld het uitgevoerde beheer, hebben een aantoonbaar effect op zowel de groei als de voortplanting van Veldkrekels.
- De kwaliteit van de vegetatie is een bepalende factor voor de habitatkwaliteit van Veldkrekels. Verschillen in P-beschikbaarheid in het voedsel is waarschijnlijk de belangrijkste factor.
- Non-protein-nitrogen (NPN), P en As vormen de meest waarschijnlijke verklaringen voor de variatie in waardplantkwaliteit bij *Calluna vulgaris*, wanneer ook sporenelementen en aminozuren worden onderzocht.
- De NPN gehalten en N:P ratio's van heideplanten worden bepaald door bodemfactoren die samenhangen met vermessing, verzuring en het gevoerde beheer (zie hoofdstukken 5 en 6).

7.4.2 Van modelsoorten naar heidefauna

De hier gevonden relaties zijn afhankelijk van de gekozen modelsoorten. Voor een groot aantal groepen vonden we echter dat hogere P gehalten in het voedsel op een positieve wijze correleerden met de biodiversiteit. De effecten van P zullen dus de modelsoort overstijgen. Effecten van NPN zijn nog niet in een vergelijkbare analyse onderzocht en hierdoor is niet duidelijk wat de reikwijdte is van effecten van NPN in planten op de fauna. Obligate herbivoren hebben hier mogelijk meer last van dan omnivoren, zoals de Veldkrekkel. Omnivoren kunnen hun eiwitvoorraden immers aanvullen door het eten van dierlijk organisch materiaal.

Andere herbivoren zouden (ook) te lijden kunnen hebben onder bijvoorbeeld de lage ijzergehalten van aangetaste heideplanten. Weer andere soorten, zoals het heidehaantje, groeien zelfs goed op aangetaste heide. Onze hypothese hierbij is dat ze gebruik kunnen maken van de stikstof die in de vorm van NPN in plant is opgeslagen: darmbacteriën kunnen de NPN mogelijk afbreken, waardoor het uiteindelijk (na het afsterven van of uitscheiden van metaboliëten door de bacteriën) voor de kevers beschikbaar komt.

De rijkdom aan biodiversiteit van onze vroegere heiden (hoofdstuk 2) was te danken aan de evenwichtige balans tussen stikstof en andere plantenvoedingsstoffen en de hogere mineralengehalten in de bodem. Stikstofdepositie, verzuring en rigoureuus plagbeheer (grootschalig en tot op

de minerale bodem) zijn zeer nadelig voor de heidefauna, omdat de voedselkwaliteit er ernstig door wordt aangetast.

Hiernaast hebben de afnamen van verbindingen met andere landschapsonderdelen behalve bos en de areaalgrootte ook geleid tot een vermindering van de biodiversiteit. Mobielen soorten, zoals vogels (Wulp (*Numenius arquata*), Grauwe Klauwier (*Lanius collurio*), Koekoek (*Cuculus canorus*), Korhoen (*Lyrurus tetrix*)) en vlinders (Kleine Heidevlinder (*Neohipparchia statilinus*), Bruine Vuurvlinder (*lycaena tityrus*)) zijn gebaat bij overgangen tussen heide en nutriëntenrijkere systemen (landbouwgronden, beekdalen) of armere delen, te weten zandverstuivingen (Kleine Heidevlinder).

Het cultuurhistorische heidesysteem was in het verleden veel diverser. Heidevegetaties op rijkere bodemtypen kwamen in groter oppervlakken voor dan nu het geval is. Daarnaast was de interactie tussen extensieve akkers en heide eeuwenlang veel sterker was dan tegenwoordig was. Deze interactie bestond in het verleden uit de directe koppeling tussen es en heide. In de vroege "afbraakfase" van het heidelandbouwsysteem ontstonden ook op de heide kleine akkerontginningen, die de functie van de intensiever gebruikte essen deels overnamen. Deze sterke koppeling stond gerant voor er altijd locaties aanwezig waren die als voedselrijkere hotspots konden fungeren.

8 Conclusies en aanbevelingen

8.1 Conclusies: welk beeld van knelpunten in Nederlandse heideterreinen ontstaat wanneer we alle gegevens samenvoegen?

We onderscheiden twee hoofdvormen van aantasting van Nederlandse heidegebieden, die verantwoordelijk zijn voor het ontbreken van herstel van karakteristieke heidefauna. De eerste vorm is 'selectieve' areaalvernietiging geweest: de huidige heidegebieden representeren de armere varianten van voormalige heidelandschap, als gevolg van het omzetten van rijkere delen naar landbouwgronden (H2). Hier bovenop is door het verdwijnen van het agrarisch gebruik van heidegebieden de mate van verstoring afgenomen. In het kielzog hiervan zijn ook versturende invloeden die de bodem met mineralen verrijkten verdwenen. Onze huidige heidegebieden zijn ten opzichte van dit historische referentiebeeld erg arm van karakter en vormen slechts een klein deel van het brede palet aan landschapsonderdelen zoals in het historisch heidelandschap bestond (H2). Veel nu zeldzame karakteristieke heidesoorten vonden hun optimale habitatype in de rijkere elementen van het heidelandschap en zijn dus allereerst als gevolg van habitatvernietiging achteruitgegaan.

De tweede hoofdvorm van aantasting behelst de effecten van VER-factoren, met name verzuring en vermessing (en de interactie hiermee met verdroging; niet verder behandeld in deze rapportage). De effecten hiervan op de fauna worden primair gestuurd vanuit het voedsel (H4) en niet vanuit veranderingen in het microklimaat (H4 en H7). Koppeling tussen voeding en biodiversiteit komt in de eerste plaats tot stand door het wegvallen van plantensoorten in meer aangetaste heideterreinen, wat ook een teruggang van de faunabiodiversiteit veroorzaakt. Daarnaast heeft een homogenisatie van de vegetatie als gevolg van verzuring en vermessing een negatieve invloed op de faunadiversiteit. Een van de belangrijkste factoren, welke bepalend is voor de opbouw en diversiteit van de faunagemeenschappen, is de aanwezigheid van minerale bodemverrijking (H4). Beheermaatregelen zoals plaggen en de combinatie van plaggen en begrazing leiden in ieder geval niet zonder meer tot een herstel van de faunagemeenschappen. Hierbij kan opgemerkt worden dat in de regel de effectiviteit in natte heide hoger is dan in droge heide, in het laatste geval leidt het zelfs tot een netto afname van de biodiversiteit.

Bovendien tasten verzuring en vermessing de kwaliteit van voedselplanten aan. Struikheide in Nederlandse heidegebieden is stikstofverzadigd (H5 en 6). Een groot deel van de stikstof wordt als non-proteïen nitrogen (NPN) in de plant weggezet, vermoedelijk in celwanden (H7). Deze bulkmassa aan stikstof is één van de twee belangrijkste factoren die in het onderzoek naar voren komen als knelpunt in de voedselkwaliteit. Nachtpauwoogruppen groeien sneller en hebben een betere overleving op heide met een relatief lage NPN

concentratie. Een toename van aluminium in de bodem, en een toename van arseen en stikstof in de plant correleren met een verhoging van de hoeveelheid NPN (H7). Het is niet duidelijk of de arseenconcentraties in heideplanten hoog genoeg zijn om nadelige effecten te hebben op de fauna. Extra depositie zal niet leiden tot een nog hogere N opname door heideplanten (H5). Naast N beschikbaarheid in de bodem in de vorm van ammonium blijkt vanadium (V) een belangrijke verklarende variabele te zijn voor het N-gehalte van de plant. Deze relatie ontstaat mogelijk door stikstofbinding uit de lucht door vrijlevende bacteriën tussen de wortels.

Doordat heiderestanten vaak al P-arm zijn (H2), ontstaat er als gevolg van stikstofdepositie een onbalans tussen N en P in de heidevegetatie, waardoor de N:P-ratio's in heidevegetatie tegenwoordig zeer hoog is (H6). Dit treedt op bij zowel Struikheide, Schapenzuring en Schapengras en lijkt bij andere soorten dan Struikheide gemiddeld sterker op te treden (H6). Dit mechanisme is zowel een gevolg van de toename van N (als gevolg van stikstofdepositie) als verhoogde immobilisatie van P (als gevolg van verzuring). Beide processen versterken hiermee de verschuiving naar P limitatie (H6).

Naast processen die leiden tot een lage P beschikbaarheid in de bodem, wordt P-limitatie van heidevegetaties ook indirect in de hand gewerkt door hoge As beschikbaarheid in bodems en V in de plant (H6). V komt onder invloed van ammonium en verzuring in verhoogde mate beschikbaar voor de plant, verzuring en vermisting dragen in bodem-plant interacties dus eveneens bij tot veranderingen in stoichiometrische verhoudingen van nutriënten.

P-limitatie in heidevegetaties is de tweede belangrijke factor die in dit onderzoek naar voren is gekomen als knelpunt in de voedselkwaliteit. De effecten van P limitatie zijn terug te vinden in abundantie en soortenrijkdom bij herbivoren, detritivoren en predatoren (H7). Bij Veldkrekels zijn de groei en reproductie beter bij een hogere P beschikbaarheid in het voedsel. Bij Nachtpauwoogruppen was de ontwikkelingsduur korter en de overleving beter op heideplanten met lagere N:P ratio. P-gebreken zijn dus een belangrijke factor van aantasting voor de opbouw van faunagemeenschappen en van voedselwebrelaties.

Het optreden van P-limitatie in een van oudsher N-gelimiteerd of N/P co-gelimiteerd systeem is in potentie een sterke factor van aantasting voor veel faunasoorten van heideterreinen. Deze soorten zullen, zoals de meesten insecten, hun voedselinname met name afmeten aan de hoeveelheid opgenomen N, waardoor ze op N-verzadigde heides een vele malen lagere totale hoeveelheid P opnemen (H7). De vaststelling dat een hoge totaal N in heideplanten niet samengaat met hoge eiwitgehalten kan bovendien bijdragen aan een verlaagde eiwit inname wanneer fauna geen onderscheid kan maken tussen totaal N en verteerbaar N. In beide gevallen is het eindresultaat: voedselproblemen als gevolg van stikstofdepositie en verzuring.

Aanvullende effecten van verzuring van heidegebieden zijn onder andere toxische effecten van metalen zoals aluminium (H5). Doordat heide-achtigen (Ericaceae) het aluminiumtransport naar de bovengrondse delen remmen onder invloed van blootstelling aan aluminium in de bodem, wordt ook het ijzertransport geremd. Heideplanten hebben hele lage ijzerconcentraties in het bladmateriaal, wat in extreme gevallen beperkend kan zijn voor de planten zelf en herbivoren. Hoewel Struikheide niet uit het gebied verdwijnt gaat als gevolg van aluminiumstress (zoals bij kruidachtigen het geval is) wordt de kwaliteit van de planten voor herbivoren wel aangetast door aluminiumtoxiciteit.

In heidebodems is het organische stof in de bodem de belangrijkste bindingsplaats voor zowel nutriënten als toxische metalen (H5). Zeer lage gehalten aan organische stof in de bodem leiden al snel tot oververzadiging van de bindingsplaatsen met toxische stoffen zoals aluminium en ammonium. Heideplanten hebben een actieve strategie om deze verhoogde bezetting het hoofd te bieden: de calcium gehalten in vegetatie zijn in vergelijking met andere planten bijzonder hoog. Heideplanten pompen via bladval jaarlijks aanzienlijke hoeveelheden calcium de organische horizont in en verbeteren zo de aluminium-calcium verhouding van de organische laag. Dit verbetert de mogelijkheden voor de opname van P via mycorrhizaschimmels (H5).

Het verwijderen van de overmaat aan stikstof wordt tot op heden met name door plaggen verwezenlijkt. Hierdoor wordt naast de overmaat aan N, ook het gehele bufferende mechanisme van heidesystemen verwijderd. Onder de huidige omstandigheden treedt bovendien nog steeds een sterke mate van vermisting op, waardoor na een aantal jaren de hoeveelheid geaccumuleerd stikstof in de bodem weer op het oude niveau is terwijl de organische horizont nog niet hersteld is (H6). Hierdoor leidt plaggen niet tot een herstel richting meer N-gelimiteerde situaties maar werkt het P-limitatie verder in de hand. Bovendien nemen door verwijdering van organische stof de concentraties vrij opgelost ammonium en aluminium in de bodem toe, wat leidt tot soortenarme heidevegetaties en een verdere achteruitgang van de biodiversiteit tot gevolg heeft.

8.2 Aanbevelingen voor brongerichte maatregelen, regulier en effectgericht beheer van heidelandschappen

- Overal waar mogelijk moet beheer moet erop gericht zijn het volledige heidelandschap te herstellen, met graduele overgangen van de heide naar rijkere (landbouw-) gronden, stuifzanden, bossen etc. De rijkere componenten van de heide en heischrale graslanden zouden ten minste 10% van het heideareaal moeten beslaan voor het herstel van de biodiversiteit.
- Bij het maken van beheerplannen zou ruime aandacht moeten zijn voor de aanwezigheid van (historische) gradiënten in het landschap, waaromheen het beheerplan vorm kan krijgen. Kennis over verschillen in bodemtype en humusprofiel zijn eveneens van groot belang voor het opstellen van beheerplannen. Wanneer voorafgaand aan het schrijven van beheerplannen een landschapsecologische analyse wordt opgesteld, dient deze eveneens met lokale historische kennis onderbouwd te worden.
- Plaggen als effectgerichte maatregel dient met veel meer reserve te worden toegepast dan in het verleden het geval is. Plaggen dient alleen op zeer kleine schaal te worden toegepast, in situaties waar andere maatregelen niet mogelijk zijn en waar naar verwachting de geschetste negatieve effecten niet of in mindere mate op zullen treden. Maatregelen die de voorkeur krijgen boven plaggen zijn onder andere maaien, branden in combinatie met begrazen en chopperen.
- Wanneer toch gekozen wordt om plagwerkzaamheden in droge en natte heides uit te voeren moet altijd (licht) bekalkt worden, om het verlies aan bufferwerking van organische stof tegen te gaan. Door te bekalken met een onzuiver mengsel, wordt ook de status van andere

- mineralen weer verhoogd en kan de P-retentie in het systeem bevorderd worden.
- Vanwege het grote belang van de bufferende werking van organische stof, de bijdrage die het levert aan het wegvangen van giftige elementen zoals zware metalen en ammonium en het belang van organische stof in de P huishouding is het van belang nooit tot op de minerale bodem te plaggen, maar om een deel van de organische stof te behouden.
 - Atmosferische depositie van vermestende (NO_x , NH_y) en verzurende (SO_x , NH_y) stoffen leidt niet alleen tot verschuivingen in vegetatiesamenstelling, maar werkt ook door via plantkwaliteit naar de hogere trofische niveaus. Effectgerichte maatregelen (zoals plaggen) die op dit moment voorhanden zijn, kunnen deze effecten niet ongedaan maken. Dit benadrukt nogmaals de noodzaak om een snelle en significante reductie van de uitstoot van stikstofverbindingen en verzurende stoffen na te streven.

8.3 Nieuwe maatregelen die kansrijk geacht worden en nader onderzoek behoeven

Na het vaststellen van knelpunten op basis van dit onderzoek kunnen we een aantal maatregelen voorstellen die mogelijk de knelpunten verlichten of wegnemen. Er zijn beheerexperimenten nodig om de effectiviteit van deze maatregelen te toetsen.

- Het functioneren van extensieve akkers in het heidelandschap. Naar de werking hiervan wordt momenteel een onderzoek uitgevoerd onder begeleiding van het Deskundigenteam Droog zandlandschap. Er is een gebrek aan kennis over het historisch gebruik van akkers in het heidelandschap, wat deels opgevuld kan worden door bestudering van extensieve akkerbouw in heideterreinen in Zuid-Europa.
- Bij omvorming van heide uit voormalige landbouwgrond, deze niet te diep plaggen, maar als extensieve akker of naar heischraal grasland beheren. De kansrijkheid hiervan is afhankelijk van de mate van mestgift uit de voorgaande decennia en dient uitgangspunt te zijn voor de keuze voor extensief akkerbeheer (bij hoge mestgift) of voor schraallandbeheer (bij lagere N en P verzadiging).
- Locaties die in het verleden een hogere mate van dynamiek gekend hebben (kleine zandverstuivingen, maar ook antropogeen bewerkte bodems zoals voormalige akkers, bommenvelden, omgeploegde heidevelden, etc.), blijken tegenwoordig een betere bodem en plantchemische status te hebben dan de stabielere podzolbodems. Het bevorderen van (kleinschalige) dynamische processen en/of het introduceren van antropogene verstoring op deze locaties kan een bijdrage leveren aan het verbeteren van de overlevingskansen van populaties die afhankelijk zijn van deze relictsituaties. Door juist deze locaties weer op te zoeken wordt bovendien voorkomen dat nog intacte podzolprofielen door deze beheervormen verloren gaan.
- Herstel van zwak gebufferde condities is allereerst een kansrijke maatregel ten behoeve van de uitbreiding van het leefgebied van veel sterk bedreigde soorten van het heidelandschap, maar kan mogelijk ook een mitigerende invloed uitoefenen op de beschikbaarheid van N voor hogere planten. Het herstellen van de buffercondities en verhogen van de zuurgraad van de bodem leidt tot het bevorderen van

bacteriële groei, waardoor de beschikbaarheid van N voor hogere planten gereduceerd kan worden (Nitrate depression).

- Branden in combinatie met begrazing kan een efficiënte maatregel zijn om zoveel mogelijk N uit het systeem te verwijderen, zonder de organische horizont aan te tasten. Op korte termijn leidt het bovendien tot een kortstondige verbetering van de plant kwaliteit (Green flush) en kan het daarmee een positieve bijdrage leveren aan het ondersteunen van hogere trofische niveaus (Bobbink *et al.* 2009).
- Uitmijnen van N uit de bodem door toevoeging van limiterende stoffen (P, eventueel ook K), al dan niet in combinatie met bufferstoffen. Bij toevoeging van deze stoffen zal de primaire productie (en bij toevoeging van kalk ook de mineralisatie) sterk toenemen. Dit leidt in de eerste jaren tot een sterke mate van verruiging, welke door maatregelen zoals jaarlijks maaien en afvoeren en/of intensief gescheperd begrazen tegengegaan moet worden. Kansrijk kan verder zijn een terrein eerst te plaggen en daarna P, eventueel in combinatie met bufferstoffen, toe te voegen.

8.4 Kennislacunes, anders dan het ontwerpen en evalueren van boven geschetste beheervormen

- De exacte rol, precieze werkingsmechanismen en onderlinge bijdrage van de geïdentificeerde knelpunten in voedselkwaliteit zijn nog niet volledig opgehelderd:
- De rol van Ca, As en V in bodem-plant interacties en op de elementenhuishouding van planten is in deze rapportage aannemelijk gemaakt. De precieze werkingsmechanismen zijn echter nog niet volledig opgehelderd.
- In welke vorm manifesteert Non Protein Nitrogen zich in planten?
- Welke implicatie hebben de geïdentificeerde NPN vormen voor de voedselkwaliteit van planten?
- Baseren ongewervelden hun totale N-opname op NPN+eiwitten of op eiwitten alleen?
- Hoe sterk wordt de fitness van heidekarakteristieke ongewervelden aangetast als gevolg van de huidige, gangbare verhoudingen tussen N en P in de plant?
- Wat is de rol van Fe-gebrek en hoge As gehalten in planten op herbivoren?

9 Aanbevelingen aan beheerders voor effectgericht beheer van heidelandschappen

9.1 Belangrijke vuistregels op landschapsschaal

9.1.1 Landschapsecologische systeemanalyse: een zinvol startpunt

Wanneer een beheerstrategie ontwikkeld wordt voor een heideterrein, is het belangrijk vooraf een landschapsecologische systeemanalyse uit te voeren. Door zowel de huidige ligging en staat van een heideterrein goed in kaart te brengen, maar ook de relatie met de historische situatie goed te evalueren, kunnen kansrijke gebiedsdelen voor herstel beter worden onderscheiden. Een goed overzicht van de ruimtelijke ligging van nutriëntarmere en -rijkere bodemtypen dient als leidraad voor plannen van gedifferentieerd beheer. Rijkere, vaak minder fosfaatarme bodemtypen, zijn kansrijke gebieden voor het herstel van soortenrijke faunagemeenschappen. Ook kan in historisch perspectief gekeken worden op welke locaties in het verleden dergelijke soortenrijke gemeenschappen aanwezig zijn geweest en waar zich gradiënten in bodemtypen voordoen. Wanneer er voldoende kennis over zowel historische als huidige verspreiding van deze heidetypes aanwezig is, kan dit bijdragen aan het identificeren van huidige knelpunten.

Bij het maken van een dergelijke systeemanalyse is het allereerst zinvol om te zoeken naar huidige en/of historische gradiënten en variatie in bodemgesteldheid. Daarnaast is het zinvol om op het eerste gezicht verstoorde elementen in het heidelandschap in kaart te brengen, aangezien deze terreindelen vaak de beste kansen bieden voor het verbeteren van de koppelingen tussen heide in strikte zin en voedselrijkere milieus die traditioneel een plaats kenden in het heidelandschap. Voor de instandhouding van de biodiversiteit is het naar schatting noodzakelijk ten minste 10% van het heideareaal uit de rijkere heidetypes en heischrale graslanden te laten bestaan.

9.1.2 Identificeer kansrijke gebiedsdelen

Terreindelen met een mineralenrijker karakter zijn tegenwoordig zeldzamer dan in het verleden. Tegenwoordig zijn deze vaak te vinden op vaaggronden, moder-podzolen en/of leemrijkere heidebodems. Wanneer deze gebieden niet zeer sterk vergrast zijn, is een beheer gericht op het bevorderen van gunstige abiotische randvoorwaarden voor fauna en kieming van kruidachtigen hier de meest logische beheerkeuze. Speerpunten voor het beheer zijn het bevorderen van een gevarieerde vegetatiestructuur en de aanwezigheid van verschillende leeftijdsklassen van heide (pionier: 10-15%, opbouw: 10-15%, volwassen: 30-40%, degeneratief: 40-50%). Het ontwikkelen van pionierstadia van heide kan worden verkregen door te plaggen op beperkte, zeer kleinschalige wijze. Plaggen hoeft in deze gevallen geen dominante

beheermethode te zijn. Andere, minder ingrijpende maatregelen die leiden tot heideverjonging kunnen hier ook toegepast worden. Voorbeelden zijn branden, maaien en chopperen, al dan niet in combinatie met extensieve, gescheperde begrazing.

Voormalige zandverstuivingen zijn eveneens gebieden, die met gericht beheer, een positieve bijdrage kunnen leveren aan de kwaliteit van een heidegebied. Vaak zijn de nog actieve zandverstuivingen binnen deze heidegebieden klein in oppervlak en is het behoud van hun dynamische karakter afhankelijk van versturende invloed door het beheer. Deze zandverstuivingen zijn vaak geassocieerd met oude wegen en schapendriften. De invloed van kleinschalige verstuiving in het gebied kan terug gebracht worden door delen weer open te graven en verstoring toe te staan (bijvoorbeeld door betreding door schapen, of door delen open te stellen voor recreatie), waardoor de plekken open blijven. Op lokale schaal, dus in de directe omgeving van de zandige plek kan dit bijdragen aan het verbeteren van de bufferstatus van de omliggende heidegebieden, wanneer basenrijker zand vanuit deze zandverstuivingen hier inwaait. Op grotere schaalniveaus is de bijdrage van het herstel van deze elementen op de kwaliteit van heidevegetaties echter gering.

9.1.3 Benut de mogelijkheden van natuurontwikkeling maximaal

Wanneer omliggende terreinen aangekocht worden, kan een beheerplan geschreven worden dat gericht is op het verbreden van de variatie in het heidelandschap. Verder kunnen ook terreinen in de buurt, die niet in bezit van de terrein beherende organisatie zijn, maar wel open staan voor natuurontwikkeling (zoals bijv. boerenland of ander, particulier land), meegenomen worden in een uitgebreider beheerplan. De bodemgesteldheid speelt bij al deze terreinen een belangrijke rol. Gestreefd dient te worden naar gradiëntherstel (bodemgesteldheid, vochtgradiënt) en herstel van combinaties van standplaatscondities (voedselarm – relatief voedselrijk). Dit betekent dat het streefbeeld van nieuwe, al dan niet aangekochte grond niet altijd volledig gericht moet zijn op nutriëntarme heide (volledig afvoeren van de verrijkte bodem), maar dat hierin wordt gevarieerd. Vaak betekent dit dat nog steeds een aanzienlijk deel van de hypertrofe bovengrond verwijderd moet worden. Wel kan gestreefd worden naar enige variatie in voedselrijkdom over het totaaloppervlak. Sommige delen zullen als gevolg hiervan een ruiger, ruderaler karakter behouden. Op weer andere delen kan struweel- en bosontwikkeling toegelaten worden. Dit hoeft geen probleem te zijn, mits het niet het gehele oppervlak omvat. Deze ruigere stukken kunnen een positieve bijdrage leveren aan de biodiversiteit van het geheel. Een tweede mogelijkheid is om een gradiënt in voedselrijkdom aan te brengen op de te ontwikkelen gronden. Dichtbij het bestaande heideareaal kan door het volledig verwijderen van de met stikstof en fosfaat verrijkte bodem heideherstel nagestreefd worden. Op grotere afstand van de heide kan een ruderaalvegetatie als tussen-, dan wel einddoel worden gekozen, met een geleidelijke overgang hier tussenin. Een deel van de aangekochte grond zou ook beheerd kunnen worden als extensief beheerde akker. Door in de eerste jaren een uitmijningsbeheer uit te voeren (inzaaien en oogsten van maïs, met als doel de extreme fosfaatbelasting van de bodem te verlagen) en vervolgens deze gebieden als extensieve graanakker (bijv. met rogge, haver of boekweit) te beheren, kan de koppeling tussen heide en extensieve akkers worden versterkt, met hogere biodiversiteitswaarden als gevolg.

9.1.4 Streef naar het herstel van het heidelandschap: koppel rijkere gronden met arme heide

Voor het versterken van de koppeling van een voedselarme heide met nutriëntrijkere, extensieve agrarische gronden is een historisch overzicht van (voormalige) kampongtingningen, wildakkers en andere in het verleden uitgevoerde "storings-milieus" erg zinvol. In de laatste decennia is vaak geprobeerd om deze akkerrelicten weer terug te vormen naar door heide gedomineerde vegetatie. Doordat deze gebieden een verstoord bodemprofiel kennen (vaak is de toplaag meerdere malen geploegd), treedt zonder gericht beheer vaak verzuuring op. Door het afvoeren van de bovengrondse biomassa door maaibeheer of geschepede begrazing kunnen zich op deze voormalige akkers soortenrijkere (heischrale) graslanden ontwikkelen, mits de bemestingshistorie niet te intensief is geweest. Deze graslanden kunnen een belangrijk habitat zijn voor fauna, die niet door heidevegetaties kan worden vervuld. Dergelijke graslanden kunnen onder ander als bronpopulaties voor sprinkhanen en krekels dienen en een positieve bijdrage leveren aan de populaties van deze groepen (in hoofdstuk 4 en 7 in dit rapport is dit voor de Veldkrekkel onderzocht). Op langere tijdschalen zal op deze terreindelen een mix van heide en heischraal grasland tot ontwikkeling komen. Aangezien deze mineralenrijkere standplaatscondities relatief sterk in oppervlak achteruit zijn gegaan in het totale heideareaal verdienen deze typen in het beheer meer aandacht dan nu het geval is.

Daarnaast zijn akkerrelicten ook als extensieve heideakkers te herstellen. Doordat akkerrelicten in het verleden al geploegd zijn, worden er geen intacte podzolbodems verstoord bij het hernieuwd bewerken van deze gronden. Het invoeren van extensief akkerbeheer kan een positieve bijdrage leveren aan het behoud en verspreiding van tegenwoordig ernstig bedreigde akkeronkruiden. Het gebruik van ongeschoond zaaigoed is hiervoor wel een vereiste. Het nectaraanbod in een heidegebied kan sterk verhoogd worden wanneer langdurig braakliggende akkers in het terrein aanwezig zijn, of wanneer boekweit als gewas wordt geteeld.

9.2 Belangrijke vuistregels op standplaatsschaal

9.2.1 Doorwerking van de bodemchemie naar flora en fauna

Verzuring zorgt ervoor dat er mineralen in de bodem in oplossing gaan en vervolgens uitspoelen uit de bodemlaag waarin planten hun wortels hebben. De organische biomassa bovenin het bodemprofiel vormt in heidebodems de belangrijkste bindings- en opslagplaats voor nutriënten. Vooral fosfor en kalium worden hier intern gerecycled en langzaam aan het systeem toegevoegd. De afbraak van organisch materiaal verloopt onder zure omstandigheden langzamer, zodat voedingsstoffen minder snel aangevuld worden. Ook komt er aluminium vrij wat giftig is voor plantenwortels. Door stikstofdepositie neemt tegelijkertijd de beschikbaarheid van stikstof sterk toe, waardoor de verhouding tussen stikstof en andere mineralen, waaronder fosfor, hoger wordt, en er van de andere mineralen een relatief tekort ontstaat.

Door de lagere beschikbaarheid van een groot aantal minerale voedingsstoffen en hogere aluminiumgehalten neemt de kwaliteit van de bodem voor plantengroei af. Grassen en heidesoorten (*Calluna*, *Erica*, *Empetrum* enz.) kunnen beter omgaan met de aluminiumtoxiciteit dan veel kruidachtigen. Planten worden gedwongen zich fysiologisch aan te passen. Wanneer zij dit niet kunnen zullen zij uit het heidegebied verdwijnen, hetgeen voor veel kruidachtigen in de laatste decennia gebeurd is. Stikstof is van

nature een belangrijke beperkende voedingsstof voor planten en de overgebleven plantensoorten nemen de extra stikstof op totdat een verzadigingspunt wordt bereikt. Dit punt ligt voorbij het gehalte waarbij stikstof geen beperkende factor meer is voor de plantengroei. De extra stikstof wordt niet gebruikt om eiwitten van te maken, maar in andere verbindingen omgezet. In plaats van stikstof wordt fosfor belangrijker als limiterende factor voor de plantengroei.

9.2.2 Knelpunten voor de fauna

Herbivore insecten worden geconfronteerd met planten waarin de gehalten van een aantal mineralen zoals ijzer zijn gedaald. Tevens is de hoeveelheid stikstof gestegen. Dit zou op zich goed kunnen uitpakken voor de herbivoren, maar niet alle stikstof is beschikbaar in de vorm van eiwit (in struikheide naar schatting ongeveer 50%). Normaal gesproken meten herbivore insecten de hoeveelheid bladmateriaal dat ze moeten consumeren af aan de hoeveelheid stikstof die ze binnenkrijgen. Doordat er veel minder fosfor in de planten zit in vergelijking met stikstof dan voorheen het geval was, kan in de insecten gemakkelijk een fosfortekort ontstaan (ze eten minder bladmateriaal door de hoge stikstofconcentratie). Mineralen- en, fosforgebrek en lagere eiwitgehalten in het plantenweefsel ten opzichte van het totale stikstofgehalte zijn de belangrijkste standplaatsfactoren die afname in dichtheid en diversiteit van herbivoren in heideterreinen tot gevolg hebben. Deze afname heeft op haar beurt een negatief effect op dichtheid en diversiteit van hogere trofische niveaus. Dit is in hoofdstuk 7 voor verschillende trofische groepen binnen ongewervelde fauna aangetoond. Hiernaast zorgen vergrassing en vermossing voor een koeler microklimaat waarin warmteminnende soorten minder goed gedijen.

Een verslechterd aanbod aan insecten kan zich ook doorvertalen naar lagere aantallen vogels en reptielen. Het is nog onduidelijk wat de respectievelijke bijdragen zijn van de achteruitgang in het prooiaanbod of de prooikwaliteit bij het teruglopen van de biodiversiteit van de gewervelde, carnivore fauna. In voedselarme systemen (bossen op droge zandgrond, hoogvenen) komen aminozuurgebreken bij vogels voor tot in de top van de voedselketen, waarbij de samenhang met het veranderde stikstofmetabolisme in planten voor de hand ligt.

Fosfor is een belangrijk bestanddeel van dragers van erfelijke informatie (DNA, RNA), stoffen die een cruciale rol spelen in de energiehuishouding (bijvoorbeeld ATP) en complexe verbindingen met vetzuren. Fosfortekorten bij insectivore vogels en reptielen zullen er in het algemeen toe leiden dat er geen eieren worden gelegd of dat deze niet meer uitkomen. Bij roofvogels, die muizen, zangvogels en reptielen eten, zal fosforgebrek in de vegetatie geen probleem zijn door de fosfor accumulatie in hun prooien en in hun eigen lichaam. Fosfor is een belangrijk bestanddeel van bot dat ze met hun voedsel binnenkrijgen. Het ruimtegebruik van vogels en reptielen is in het algemeen groter dan die van insecten, waardoor bij de gewervelden de ruimtelijke inbedding van heidevlakken (arme heide in directe relatie met rijkere landschapsonderdelen, zoals akkers, heischrale graslanden, beekdalen, etc) een grotere rol speelt voor het voorkomen dan alleen de lokale standplaatsfactoren.

9.2.3 Verdere verslechtering indien geen maatregelen worden genomen

De ontwikkeling van de biodiversiteit van droge heidegebieden is nog altijd ongunstig. Verzurende depositie door zwavelverbindingen is sterk verminderd, maar daarmee is het effect van de verzuring van de laatste decennia nog niet opgeheven. Veel bodems zijn onder de huidige omstandigheden verzuurd. Daarnaast is het niveau van de stikstofdepositie nog te hoog om te kunnen

rekenen op de natuurlijke veerkracht van heidesystemen. Het valt voor Zuid- en Midden-Nederland ook niet te verwachten dat de stikstofdepositie snel verder zal dalen. De vermossing en vergrassing zullen dus een probleem blijven als er geen beheer wordt gevoerd. Ook zullen plantensoorten niet terugkomen en zal de kwaliteit van planten voor herbivoren niet zomaar verbeteren. In hoeverre de plantkwaliteit nog verder kan verminderen in de richting van een ongunstige mineralen huishouding is niet duidelijk, maar voor veel kruidachtigen zijn de fysiologische grenzen voor hun voorkomen al lang overschreden. Ze zijn inmiddels verdwenen en het is te verwachten dat ook relictpopulaties uiteindelijk zullen verdwijnen en de biodiversiteit dus verder zal afnemen.

9.3 Algemene adviezen voor maatregelen

9.3.1 Meer rijkere gronden en graduele overgangen

Onze huidige heidegebieden zijn erg arm van karakter en vormen slechts een klein deel van het brede palet aan landschapsonderdelen zoals in het historisch heidelandschap bestond. Waar mogelijk is het altijd de beste keuze om het beheer erop te richten het volledige heidelandschap te herstellen, met graduele overgangen van de heide naar rijkere (landbouw-) gronden, stuifzanden, bossen enz. Verder is het raadzaam om een beheerplan op te stellen rondom de aanwezige of historische gradiënten in het landschap. Gezien de cultuurhistorische achtergrond van heidegebieden is het zeker belangrijk om in landschapsecologische analyses de lokale, historische aspecten mee te nemen.

9.3.2 Verwijder selectief stikstof, behoud andere nutriënten zo veel mogelijk in het systeem

Op standplaatsniveau is het doel de effecten van verzuring en vermessing tegen te gaan. De effecten van stikstof kunnen met behulp van verschralingsbeheer verminderd worden. Het verschralingsbeheer moet echter tot doel hebben vooral stikstof uit het systeem te verwijderen en niet de andere mineralen en sporen-elementen, die door de verzuring al schaars zijn geworden.

Verscheidene meer of minder intensieve maatregelen worden regelmatig in heideterreinen in Nederland uitgevoerd: plaggen, maaien, branden, begrazen en in mindere mate chopperen en aanleg van stuivende, open zandplekken. Deze maatregelen hebben verschillende invloed op de verwijdering van nutriënten (tabel 9.1). Bij begrazen of maaien wordt alleen bovengrondse biomassa verwijderd. Bij branden wordt een deel van de humuslaag mee verbrand (afhankelijk van de intensiteit) en als as gedeponeerd. De meest intensieve maatregelen zijn chopperen en plaggen. Bij chopperen worden zowel de bovengrondse biomassa als een deel van de humuslaag verwijderd. Plaggen is nog intensiever: hierbij wordt naast de bovengrondse biomassa bijna de hele minerale, humusrijke bodemlaag (A-horizont) verwijderd. Deze intensiteitsverschillen zijn ook duidelijk te zien in de hoeveelheden stikstof, fosfor en kalium die verwijderd worden (tabel 9.1).

De theoretische werkingsduur geeft aan na hoeveel jaren de door de maatregel verwijderde hoeveelheid nutriënten is weer opgebouwd door de depositie uit de lucht. Op verschillende manieren kunnen ook andere bronnen de mineralenbalans weer opbouwen. De vegetatie kan mineralen uit diepere bodemlagen opnemen. Hierdoor kan de bovenste bodemlaag door bladafval en recycling van deze mineralen weer verrijkt worden. Ook kan door verwerking van bodemdeeltjes de mineralenstatus van de bovenste bodemlaag

Tab. 9.1: Hoeveelheden (net output) van stikstof, fosfor en kalium in het verwijderde deel (biomassa en bodem afhankelijk van de maatregel) bij verschillende maatregelen in droge heide (*Calluna vulgaris* gedomineerde heide) en de theoretische werkingsduur van deze maatregelen onder verschillende depositie scenario's. (Data van de Lüneburger Heide, Duitsland; tabel aangepast naar Fottner *et al.*, 2007 ; Härdtle *et al.*, 2006; Niemeyer *et al.*, 2007). De theoretische werkingsduur geeft aan na hoeveel jaren de door de maatregel verwijderde hoeveelheid nutriënten is weer opgebouwd door depositie uit de lucht.

maatregel	specificatie	net output van elementen			theoretische werkingsduur [jaren]				
		stikstof [kg/ ha]	fosfor [kg/ ha]	kalium [kg/ ha]	verschillende depositie scenarios			stikstof [kg/ ha jr]	stikstof [kg/ ha jr]
					fosfor [kg/ ha jr]	kalium [kg/ ha jr]	stikstof [kg/ ha jr]		
					< 0.5	4	10	20	30
begrazen	hele jaar, gescheperde schapen	27	2	9	4	2	3	1,3	0,9
maaïen	10 jaar cyclus	100	<9	40	17	10	10	5	3
branden	10 jaar cyclus	106	<3	29	6	7	11	5	4
chopperen	10-20 jaar cyclus	1008	<42	70	84	17	101	50	34
plaggen	30 jaar cyclus	1716	265	<80	530	20	172	86	57

verrijkt worden. In de praktijk zal de aanvulling van fosfor naar verwachting sneller verlopen, maar de duur waarin weer op het oude nivo is aangevuld zal nog steeds beduidend langer zijn dan de aanvulling van stikstof door depositie. Er zijn echter geen studies bekend die de orde van grootte van deze input aangeven bij verschillende maatregelen. De in tabel 9.1 genoemde theoretische werkingsduur zijn dus maximale aantallen van jaren. Verder geeft deze studie in de Lüneburger Heide wel een goed overzicht van de verhoudingen tussen de maatregelen in de mate van nutriënten afvoer.

Met chopperen en plaggen wordt een grote hoeveelheid stikstof verwijderd: tien keer meer dan met branden en maaïen. Zelfs bij een hoge depositie van stikstof (40 kg N/ha jr) duurt het 25-43 jaar voordat de stikstof weer op het oorspronkelijke niveau terug is (dus gelijk aan het gehalte van voor de maatregel). Bij een beheerrotatie van 20-30 jaar wordt dus met deze maatregelen altijd meer stikstof afgevoerd dan er vanuit de lucht weer bijkomt. Geen van de andere maatregelen is onder de huidige stikstof depositiewaarden (op het vasteland in Nederland > 20 kg N/ ha jr) in staat om een heideterrein ten opzichte van stikstof te versralen. Het probleem met plaggen is echter dat er met de stikstof ook veel te veel fosfor en andere nutriënten worden afgevoerd.

Met chopperen wordt slechts ca. 15 % van de hoeveelheid fosfor afgevoerd in vergelijking met plaggen, maar dit is nog steeds te veel om in de gebruikelijke rotatieperiode van de maatregel weer terug te komen op het gehalte van voor de maatregel. Dit duurt bij chopperen nog maximaal 84 jaar, bij plaggen maximaal 530 jaar. Branden pakt het beste uit voor het behoud van bepaalde mineralen: er wordt veel stikstof en weinig fosfor uit het systeem verwijderd. Fosfor en ook andere mineralen, zoals kalium, magnesium en calcium, vervliegen niet in grote mate en logen ook niet uit, maar blijven op de standplaats in de as. Branden, zoals nu in het beheer wordt toegepast, is helaas niet in staat om op lange termijn het stikstof-gehalte in het systeem te verlagen, omdat er te weinig van de humuslaag mee wordt verbrand. Al na 5 jaar is bij een depositie van 20 kg N/ha jr de beginhoeveelheid stikstof weer opgebouwd.

Begrazen is in vergelijking tot andere maatregelen ook een goede maatregel zijn voor de mineralenbalans, omdat er relatief weinig fosfor en kalium wordt afgevoerd. Met een gescheperde schaapskudde (jaarrond continue begrazing) is het zelfs bij een hoeveelheid van 30 kg N/ha jr het nog mogelijk om de stikstofbalans van een terrein stabiel te houden en dus niet nog meer stikstof op te bouwen in het systeem. De jaarlijkse afvoer van fosfor en kalium is echter nog steeds beduidend hoger dan de jaarlijkse aanvoer vanuit de lucht. De tijdsduur nodig om de fosfor verliezen vanuit depositie weer aan te vullen is vier jaar. Mogelijk kan input vanuit de eerdergenoemde andere bronnen hiervoor compenseren.

Met de gangbare maatregelen wordt dus onder de huidige stikstofdepositieniveaus ofwel te weinig stikstof afgevoerd of teveel aan andere nutriënten.

9.3.3 Advies voor maatregel plaggen/ chopperen

Plaggen leidt op middellange termijn niet tot een herstel richting meer stikstof gelimiteerde situaties maar werkt fosfor limitatie verder in de hand. Bovendien nemen door verwijdering van organische stof de concentraties vrij opgelost ammonium en aluminium in de bodem toe, wat een verdere achteruitgang van de biodiversiteit tot gevolg heeft.

Organische stof heeft een bufferende werking, die een bijdrage levert aan het wegvangen van giftige elementen zoals zware metalen en ammonium. Daarnaast is organische stof van belang in de fosforhuishouding. Hierom is het dus belangrijk om niet tot op de minerale bodem te plaggen, maar een substantieel deel van de organische stof te behouden.

Beheermaatregelen zoals chopperen lijken daarom een veel geschiktere methode te zijn dan plaggen. Plaggen dient dan ook niet als hoofdmaatregel voor bestrijding van vermessing te worden gebruikt.

Indien toch geplagd wordt, moet bij het uitvoeren van plagwerkzaamheden in droge en natte heides altijd bekalkt worden, om het verlies aan bufferwerking van organische stof tegen te gaan. Door te bekalken met een onzuiver mengsel, wordt ook de status van andere mineralen weer verhoogd en kan de fosfor retentie in het systeem bevorderd worden. Door te bekalken met pellets, kan de effectiviteitsduur van de maatregel worden verlengd. Plaggen dient daarnaast op zeer kleinschalige manier te worden toegepast. Verder wordt aangeraden om niet overal even diep te plaggen, maar met een zekere onregelmatigheid. Hierdoor ontstaan er 'vlekken' van diepere en minder diep geplagde delen. Op deze manier kan plaggen een bijdrage leveren aan het bevorderen van het lokaal voorkomen van open zand, en zal de vegetatieontwikkeling binnen het plagvlak minder eenvormig verlopen. Uiteindelijk leidt dit tot een heterogenere vegetatiestructuur.

9.3.4 Een toekomstige andere benadering?

Een andere strategie om de onbalans tussen stikstof en andere minerale voeding van planten te herstellen is het toevoegen van de andere elementen in plaats van het proberen alleen te verwijderen van de stikstof. Tot nu toe zijn hier echter geen praktijkervaringen van, noch zijn er experimenten van deze strekking uitgevoerd. Op basis van de huidige kennis kan een dergelijk beheersadvies dus nog niet gegeven worden. Of dit idee in de praktijk toepasbaar en effectief is, zonder versneld verder vergrassen en verruigen, en of er andere negatieve bijeffecten optreden zal verder moeten worden onderzocht. Ook naar mogelijke combinaties van beheervormen (maaien, begrazen) moeten worden gezocht. Dit wordt waarschijnlijk in de nabije toekomst onderzocht.

10 Literatuur

- Aerts, R. (1990) Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia*, 84, 391-397.
- Ahmad, M.H., Neckelmann, J. (1978). N₂-Fixation by roots and rhizosphere of sand dune plants. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 141: 117-121.
- Bala Rathinasabapathi, B., Rangasamy, M., Froeba, J., Cherry, R.H., McAuslane, H.J., Capinera, J.L., Srivastava, M., Ma, L.Q. (2007) Arsenic hyperaccumulation in the Chinese brake fern (*Pteris vittata*) deters grasshopper (*Schistocerca americana*) herbivory. *New Phytologist*: 175: 363-369.
- Behmer, S.T. (2006). Insect Dietary Needs: Plants as Food for Insects. In: *Encyclopedia of Plant and Crop Science*. DOI: 10.1081/E-EPCS-120010479
- Berner, D., Blanckenhorn, W. U. & Korner, C. (2005) Grasshoppers cope with low host plant quality by compensatory feeding and food selection: N limitation challenged. *Oikos*, 111, 525-533.
- Beuk, P. L. T. (2002) *Checklist of the Diptera of the Netherlands*, KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Bieleman, J. (1987) *Boeren op het Drentse zand 1600-1910. Een nieuwe visie op de 'oude' landbouw*. pp. 834. Landbouwuniversiteit Wageningen, Wageningen.
- Bieleman, J. (1992) *Geschiedenis van de landbouw in Nederland 1500~1950 - veranderingen in verscheidenheid*, Boom, Meppel-Amsterdam.
- Bieleman, J., Elerie, J. H. N. & Hoppenbrouwers, P. C. M. (1995) *Anderhalve eeuw Gelderse landbouw. De geschiedenis van de Geldersche maatschappij van landbouw en het Gelderse platteland.*, RegioProject, Groningen.
- Bijlsma, R. J., de Waal, R. W. & Verkaik, E. (2009a) *Natuurkwaliteit dankzij extensief beheer - nieuwe mogelijkheden voor beheer gericht op een veerkrachtig bos- en heidelandschap*. pp. 112. Alterra, Wageningen.
- Bijlsma, R. J., den Ouden, J. & Siebel, H. (2009b) Oude eikenbossen: nieuwe inzichten en kansen voor beheer. *De Levende Natuur*, 110, 77-82.
- Bink, F. A. (1992) *Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa*, Schuyt & Co, Haarlem.

- Bobbink, R. (1991) Effects of nutrient enrichment in dutch chalk grassland. *Journal of Applied Ecology*, 28, 28-41.
- Bradley, R., Burt, A. J. & Read, D. J. (1982) The biology of mycorrhiza in the ericaceae .8. The role of mycorrhizal infection in heavy-metal resistance. *New Phytologist*, 91, 197-209.
- Britton, A. & Fisher, J. (2007) NP stoichiometry of low-alpine heathland: Usefulness for bio-monitoring and prediction of pollution impacts. *Biological conservation*, 138, 100-108.
- Britton, A.J., Helliwell, R.C., Fisher, J.M. & Gibbs, S. 2008. Interactive effects of nitrogen deposition and fire on plant and soil chemistry in an alpine heathland. *Environmental Pollution* 156: 409-416.
- Buchwald, K. (1984) Zum Schutz des Gesellschaftinventars vorindustriell geprägter Kulturlandschaften in Industriestaaten - Fallstudie Naturschutzgebiet Lüneburger Heide. *Phytocoenologia*, 12, 395-432.
- Burny, J. & Lejeune, M. (1999) *Bijdragen tot de historische ecologie van de Limburgse Kempen (1910-1950). "Tweehonderd gesprekken samengevat"*, Stichting Natuurpublicaties Limburg van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg (Nederland), Maastricht.
- Chapman, S. B., Hibble, J. & Rafarel, C. R. (1975) Litter accumulation under *Calluna-vulgaris* on a lowland heathland in britain. *Journal of Ecology*, 63, 259-271.
- Clerkx, S. & Bijlsma, R. J. (2003) Veluwe heide blijkt open boslandschap na ecologische interpretatie van het kadastrale archief van 1832. *De Levende Natuur*, 104, 148-155.
- Colwell, R. K. (2006) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples.
- Colwell, R. K. (2009) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. SPSS (2007) SPSS 16.0 for Windows.
- Colwell, R. K., Mao, C. X. & Chang, J. (2004) Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85, 2717-2727.
- Couture, J. J., Servi, J. S. & Lindroth, R. L. (2010) Increased nitrogen availability influences predator-prey interactions by altering host-plant quality. *Chemoecology*, 20, 277-284.
- Cuesta, D., Taboada, A., Calvo, L. & Salgado, J. M. (2008) Short- and medium-term effects of experimental nitrogen fertilization on arthropods associated with *Calluna vulgaris* heathlands in north-west Spain. *Environmental Pollution*, 152, 394-402.
- de Graaf, M. C. C., Bobbink, R., Roelofs, J. G. M. & Verbeek, P. J. M. (1998) Differential effects of ammonium and nitrate on three heathland species. *Plant Ecology*, 135, 185-196.
- De Jong, T.J., Klinkhamer, P.G.L. (1983). A simulation model for the effects of burning on the phosphorus and nitrogen cycle of a heathland ecosystem. *Ecological modelling* 19: 263-284.

- de Smidt, J. T. (1975) *Nederlandse Heidevegetaties*. pp. 101. Rijksuniversiteit Utrecht, Utrecht.
- Detzel, P (1998). *Die Heuschrecken Baden-Württembergs*. Ulmer, Stuttgart. 580 pag.
- Diemont, W. H. (1996) *Survival of Dutch heathlands*. "IBN Scientific Contributions 1.". pp. 7-78. DLO Institute for Forestry and Nature Research (IBN-DLO), Wageningen.
- Elser, J. J., Fagan, W. F., Denno, R. F., Dobberfuhl, D. R., Folarin, A., Huberty, A., Interlandi, S., Kilham, S. S., McCauley, E., Schulz, K. L., Siemann, E. H. & Sterner, R. W. (2000) Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408, 578-580.
- Fernández, V., Eichert, T., Del Río, V., López-Casado G., Heredia-Guerrero J.A., Abadía, A., Heredia A., Abadía J. (2008). Leaf structural changes associated with iron deficiency chlorosis in field-grown pear and peach: physiological implications. *Plant Soil* 311: 161–172.
- Ford, M. J. (1978). Locomotory activity and predation strategy of wolf-spider *pardosa-amentata* (clerck) (lycosidae). *Animal Behaviour*, 26, 31-35.
- Fottner, S., Härdtle, W., Niemeyer, M., Niemeyer, T., von Oheimb, G., Meyer, H. & Mockenhaupt, M. (2007) Impact of sheep grazing on nutrient budgets of dry heathlands. *Applied Vegetation Science*, 10, 391-398.
- Fournier, E. & Loreau, M. (2002) Foraging activity of the carabid beetle *Pterostichus melanarius* Ill. in field margin habitats. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 89, 253-259.
- Gimingham, C. H. (1972) *Ecology of Heathlands*, Chapman and Hall, London.
- Goodman, B.A., Cheshire, M.V. (1975). The bonding of vanadium in complexes with humic acid: an electron paramagnetic resonance study. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 39: 1711-1713
- Gotelli, N. J. & Colwell, R. K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4, 379-391.
- Gusewell, S. (2004) N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243-266.
- Haddad, N. M., Crutsinger, G. M., Gross, K., Haarstad, J., Knops, J. M. H. & Tilman, D. (2009) Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters*, 12, 1029-1039.
- Härdtle, W., Niemeyer, M., Niemeyer, T., Assmann, T. & Fottner, S. (2006) Can management compensate for atmospheric nutrient deposition in heathland ecosystems? *Journal of Applied Ecology*, 43, 759-769.
- Hashem, A. R. (1995) The role of mycorrhizal infection in the tolerance of *vaccinium macrocarpon* to iron. *Mycorrhiza*, 5, 451-454.

- Hermann, G. & Steiner, R. (1997) Eiablage- und Larvalhabitat des Komma-Dickkopffalters (*Hesperia comma* Linn, 1758) in Baden-Württemberg (Lepidoptera, HesperIIDae). *Carolinea*, 55, 35-42.
- Hill, M. O. (1979) *Twinspan*. "A FORTRAN Programm for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two-way Table by Classification of the Individuals and Attributes". pp. 1-49. Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca, New York.
- Hjermann, D. O. & Ims, R. A. (1996) Landscape ecology of the wart-biter *Decticus verrucivorus* in a patchy landscape. *Journal of Animal Ecology*, 65, 768-780.
- Hommel, P. W. F. M., Diemont, W. H. & de Waal, R. W. (2009) Bodemtype bepaalt effectiviteit plagbeheer in droge heidegebieden. *Stratiotes*, 38, 5-17.
- Illmer, P., Barbato, A. & Schinner, F. (1995) Solubilization of hardly-soluble AlPO₄ with P-solubilizing microorganisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 27, 265-270.
- Indriolo, E., Na, G.-N., Ellis, D., Salt, D.E., Banks J.O. (2010). A Vacuolar Arsenite Transporter Necessary for Arsenic Tolerance in the Arsenic Hyperaccumulating Fern *Pteris vittata* Is Missing in Flowering Plants. *Plant Cell Advance Online Publication* Published on June 8, 2010; 10.1105/tpc.109.069773.
- Ingrisch, S. (1986a) The plurennial life-cycles of the european tettigoniidae (insecta, orthoptera) .1. The effect of temperature on embryonic-development and hatching. *Oecologia*, 70, 606-616.
- Ingrisch, S. (1986b). The plurennial life-cycles of the european tettigoniidae (insecta, orthoptera) .2. The effect of photoperiod on the induction of an initial diapause. *Oecologia*, 70, 617-623.
- Ingrisch, S. (1986c). The plurennial life-cycles of the european tettigoniidae (insecta, orthoptera) .3. The effect of drought and the variable duration of the initial diapause. *Oecologia*, 70, 624-630.
- Ingrisch, S. & Köhler, G. (1998) *Die Heuschrecken Mitteleuropas*, Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- Kleukers, R. M. J. C., van Nieukerken, E. J., Od, B., Willemse, L. P. M., van Wingerden, W. K. R. E., van Nieukerken, E. J. & Littel, A. (1997) *De sprinkhanen en krekels van Nederland (Orthoptera)*, KNNV, EIS, Utrecht, Leiden.
- LNV (1998) *Rode lijst Krekels en Sprinkhanen*. (ed N. e. V. Ministerie van Landbouw), pp. 11. Staatscourant.
- LNV (2004) *Besluit Rode lijsten flora en fauna*. (ed N. e. V. Ministerie van Landbouw), pp. 21. Staatscourant.
- Mandiwana, K.L., Panichev, N. (2009). The leaching of vanadium(V) in soil due to the presence of atmospheric carbon dioxide and ammonia. *Hazard Mater.* 170:1260-1263.

- Mattson, W. J. (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual review of ecology and systematics*, 11, 119-161.
- Meda, A.R., Scheuermann, E.B., Prechsl, U.E., Erenoglu, B., Schaaf, G., Hayen, H., Weber, G., von Wirén, N. (2007) Iron Acquisition by Phytosiderophores Contributes to Cadmium Tolerance. *Plant Physiology* 143:1761-1773.
- Medici, J.C., Wight Taylor, M. (1966). Mineral Requirements of the Confused Flour Beetle, *Tribolium confusum* (Duval). *The Journal of nutrition* 88: 181-186.
- Meharg, A.A., Hartley-Whitaker, J. (2002). 29-43 Tansley review no. 133: Arsenic uptake and metabolism in arsenic resistant and nonresistant plant species. *New Phytologist* 154: 29-43.
- Melbourne, B. A. (1999) Bias in the effect of habitat structure on pitfall traps: An experimental evaluation. *Australian Journal of Ecology*, 24, 228-239.
- Miller, R. W., Eady, R.R. (1988). Molybdenum and vanadium nitrogenases of *Azotobacter chroococcum*. Low temperature favours N₂ reduction by vanadium nitrogenase. *Biochem J.* 256: 429-432.
- Mitchell, D. T. & Read, D. J. (1981) Utilization of inorganic and organic-phosphates by the mycorrhizal endophytes of *vaccinium-macrocarpon* and *rhododendron-ponticum*. *Transactions of the British Mycological Society*, 76, 255-260.
- Nalewajko, C., Lee, K., Olaveson, M. (1995). Responses of freshwater algae to inhibitory vanadium concentrations: the role of phosphorous. *Journal of Phycology*, 31: 332-343.
- Natuurmonumenten, van Tooren, B., van der Ploeg, N. & Dirks, P. (2004) *Heide-evaluatie 2004 - Een evaluatie van het heide- en stuifzandbeheer bij Natuurmonumenten* pp. 78. Natuurmonumenten, 's Graveland.
- Niemeyer, M., Niemeyer, T., Fottner, S., Härdtle, W. & Mohamed, A. (2007) Impact of sod-cutting and choppering on nutrient budgets of dry heathlands. *Biological conservation*, 134, 344-353.
- Niemeyer, T., Niemeyer, M., Mohamed, A., Fottner, S. & Härdtle, W. (2005) Impact of prescribed burning on the nutrient balance of heathlands with particular reference to nitrogen and phosphorus. *Applied Vegetation Science*, 8, 183-192.
- Nietschke, B. S., Magarey, R. D., Borchert, D. M., Calvin, D. D. & Jones, E. (2007) A developmental database to support insect phenology models. *Crop Protection*, 26, 1444-1448.
- Odé, B. (1999) *Bedreigde en kwetsbare sprinkhanen en krekels in Nederland (Orthoptera). Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst*. EIS-Nederland, Leiden.
- Olive, C. W. (1982) Behavioral-response of a sit-and-wait predator to spatial variation in foraging gain. *Ecology*, 63, 912-920.

- Ouedraogo, R. M., Goettel, M. S. & Brodeur, J. (2004) Behavioral thermoregulation in the migratory locust: a therapy to overcome fungal infection. *Oecologia*, 138, 312-319.
- Pearson, V. & Read, D. J. (1973) biology of mycorrhiza in ericaceae .2. transport of carbon and phosphorus by endophyte and mycorrhiza. *New Phytologist*, 72, 1325-1331.
- Perkins, M. C., Woods, H. A., Harrison, J. F. & Elser, J. J. (2004) Dietary phosphorus affects the growth of larval *Manduca sexta*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 55, 153-168.
- Persons, M. H. & Uetz, G. W. (1996) The influence of sensory information on patch residence time in wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Animal Behaviour*, 51, 1285-1293.
- Pickering, I.P, Prince, R.C., George, M.J., Smith, R.D. George, G.N., Salt, D.E. (2000). Reduction and Coordination of Arsenic in Indian Mustard. *Plant Physiol.* 122: 1171-1178.
- Provincie Drenthe. (2010) *Natuur in Drenthe. Zicht op biodiversiteit*. (Basisrapport.). pp. 410. Assen.
- Qiang Yang, W., Goulart, B.L., Demchak, K. (1996). The effect of aluminium and media on the growth of mycorrhizal and nonmycorrhizal highbush blueberry plantlets. *Plant and Soil* 183: 301-308.
- Raab, A., Feldmann, J., Meharg, A.A. (2004). The Nature of Arsenic-Phytochelatin Complexes in *Holcus lanatus* and *Pteris cretica*. *Plant Physiology* 134:1113-1122
- Rout, G.R., Samantary, S., Das, P (2001). Aluminium toxicity in plants: a review. *Agronomie* 21: 3-21.
- Read, D. J. (1991) Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, 47, 376-391.
- Riksen, M., Nijssen, M., Sparrius, L., Kuiters, L., Kooijman, A., Bijlsma, R.J., Jungerius, P., van den Burg, A., van Dobben, H., Ketner-Oostra, R., van Swaay, C., van Turnhout, C. & de Waal, R. (2011) *Effectgerichte maatregelen voor het hesrtel en beheer van Stui fzanden. OBN Stui fzandonderzoek 2006-2010*. Directie Kennis en Innovatie, Ministerie van Economische zaken, Landbouw en Innovatie. Rapport nr. 2011/OBN144-DZ, Den Haag.
- Robson, R.L., Eady, R.R., Richardson, T.H., Miller, R.W., Hawkins, M., Postgate, J.R. (1986). The alternative nitrogenase of *Azotobacter chroococcum* is a vanadium enzyme. *Nature* 322: 388-390.

- Roem, W. J., Klees, H. & Berendse, F. (2002) Effects of nutrient addition and acidification on plant species diversity and seed germination in heathland. *Journal of Applied Ecology*, 39, 937-948.
- Romheld, V., Marschner H. (1986) Evidence for a Specific Uptake System for Iron Phytosiderophores in Roots of Grasses. *Plant Physiol.* 80: 175-180.
- Scheffer, F. & Schachtschabel, H. C. P. (1998) *Lehrbuch der Bodenkunde*. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.
- Schmidt, A.-C., Mattusch, J., Reisser, W., Wennrich, R. (2005). Evaluation of the influence of arsenic species on the nitrogen metabolism of a model angiosperm: nasturtium, *Tropaeolum majus*. *Applied Organometallic Chemistry* 19: 590–599.
- Schmidt, I. K., Tietema, A., Williams, D., Gundersen, P., Beier, C., Emmett, B. A. & Estiarte, M. (2004) Soil solution chemistry and element fluxes in three European heathlands and their responses to warming and drought. *Ecosystems*, 7, 638-649.
- Scriber, J. M. & Slansky, F. (1981) The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology*, 26, 183-211.
- Shaw, G. & Read, D. J. (1989) The biology of mycorrhiza in the ericaceae .14. Effects of iron and aluminum on the activity of acid-phosphatase in the ericoid endophyte *hymenoscyphus-ericae* (read) korf and kernan. *New Phytologist*, 113, 529-533.
- Siemann, E., Haarstad, J. & Tilman, D. (1999) Dynamics of plant and arthropod diversity during old field succession. *Ecography*, 22, 406-414.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1996). *Biometry*, 3rd ed. W.H. Freeman and Company, New York.
- Spek, T. (2004) *Het Drentse esdorpenlandschap. Een historisch-geografische studie*, Matrijs, Utrecht.
- Stribley, D. P. & Read, D. J. (1980) the biology of mycorrhiza in the ericaceae .7. the relationship between mycorrhizal infection and the capacity to utilize simple and complex organic nitrogen-sources. *New Phytologist*, 86, 365-371.
- Stuijzand, S., van Turnhout, C. & Esselink, H. (2004) *Gevolgen van verzuring, vermessing en verdroging en invloed van herstelbeheer op heidefauna* - Basisdocument. pp. 298. EC-LNV, Ede.
- Treseder, K. K. & Vitousek, P. M. (2001) Effects of soil nutrient availability on investment in acquisition of N and P in Hawaiian rain forests. *Ecology*, 82, 946-954.

- Turin, H. (1991) De loopkevers van de Nederlandse waddeneilanden (Coleoptera:Carabidae). *Entomologische Berichten Amsterdam*, 51, 69-78.
- Turin, H. (2000) *De Nederlandse loopkevers. Verspreiding en oecologie (Coleoptera: Carabidae)*. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & EIS-Nederland, Leiden.
- Uetz, G. W., Halaj, J. & Cady, A. B. (1999) Guild structure of spiders in major crops. *Journal of Arachnology*, 27, 270-280.
- van Dam, C.S.P. (1963). *Ecologische waarnemingen in het droge duin van Terschelling betreffende de adulten van de daar algemeen voorkomende Acrididae: Myrmeliotettix maculatus Thunb., Chorthippus Brunneus Thunb., en Oedipoda coerulescens L.* RIN, Leersum, Rapport nr 61. 28 pag.
- van der Berg, A., Haveman, R. & Hornman, M. (2000) De Kleine Wrattenbijter *Gampsocleis glabra* herontdekt in Nederland (Orthoptera: Tettigoniidae). *Nederlandse Faunistische Mededelingen II*, 1-12.
- van den Berg, L. J. L., Vergeer, P. & Roelofs, J. G. M. (2003) Heathland restoration in The Netherlands: Effects of turf cutting depth on germination of *Arnica montana*. *Applied Vegetation Science*, 6, 117-124.
- Van Meeteren, M. J. M., Tietema, A. & Westerveld, J. W. (2007) Regulation of microbial carbon, nitrogen, and phosphorus transformations by temperature and moisture during decomposition of *Calluna vulgaris* litter. *Biology and Fertility of Soils*, 44, 103-112.
- van Meeteren, M. M., Tietema, A., van Loon, E. E. & Verstraten, J. M. (2008) Microbial dynamics and litter decomposition under a changed climate in a Dutch heathland. *Applied Soil Ecology*, 38, 119-127.
- van Wingerden, W. K. R. E., Musters, J. C. M. & Maaskamp, F. I. M. (1991) The influence of temperature on the duration of egg development in West European grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia*, 87, 417-423.
- Velders, G. J. M., Aben, J. M. M., van Jaarsveld, J. A., van Pul, W. A. J., de Vries, W. J. & van Zanten, M. C. (2010) *Grootschalige stikstofdepositie in Nederland. Herkomst en ontwikkeling in de tijd*. pp. 63.
- Visanuvimol, L. & Bertram, S. M. (2010) Dietary phosphorus availability influences female cricket lifetime reproductive effort. *Ecological Entomology*, 35, 386-395.
- Vogels, J. & Smits, J. (2009) Casus: Faunagericht beheer op de Strabrechtse Heide. *De Levende Natuur*, 110, 130-133.
- von Oheimb, G., Power, S. A., Falk, K., Friedrich, U., Mohamed, A., Krug, A., Boschatzke, N. & Hardtle, W. (2010) N:P Ratio and the Nature of Nutrient Limitation in *Calluna*-Dominated Heathlands. *Ecosystems*, 13, 317-327.
- Willott, S. J. (1997) Thermoregulation in four species of British grasshoppers (Orthoptera : Acrididae). *Functional Ecology*, 11, 705-713.

Willott, S. J. & Hassall, M. (1998) *Life-history* responses of British grasshoppers (Orthoptera : Acrididae) to temperature change. *Functional Ecology*, 12, 232-241.

11 Bijlagen

11.1 Samenvatting output Twinspan analyse vegetatie van monsterpunten

TWINSPAN - Mark O.Hill & modified by C.J.F. ter Braak and H.J.B. Birks and Petr Smilauer

Version 2.3- August 2005

Number of cut levels: 9

Cut levels:

1.00 2.00 3.00 4.00 5.00 6.00 7.00 8.00 9.00

Number of samples 60

Number of species 108

Omitted samples:

End of list of omissions

Omitted species:

End of list of omissions

Minimum group size for division: 5

Maximum number of indicators per division: 7

Maximum number of species in final tabulation: 100

Maximum level of divisions: 3

Machine readable copy is wanted

Weights for levels of pseudospecies:

1.0000 1.0000 2.0000 2.0000 2.0000 2.0000 1.0000 1.0000
1.0000

Indicator potentials for cut levels:

1 1 1 1 1 1 1 1 1

Species omitted from the list of potential indicators

Omit item 104 Taraxacum spec.

Omit item 105 Epilobium spec.

Omit item 106 Cephaloziella spec.

Omit item 107 Bryum spec.

Omit item 108 Cladonia spec.

End of list of omissions

Length of data array after defining pseudospecies 2479

Total number of species and pseudospecies 391

Number of species, excluding pseudospecies and ones with no occurrences
108

Sample weights:

Species weights:

Enter NUMBERS (NOT NAMES) of items to be weighted
one per line, ending list with a -1.

Other negative numbers denote sequences. For example
a 3 followed by a -6 weights items 3 through 6.

Weight 0.20 is given to item 2 *Calluna vulgaris*

groep	1	1	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	
	dvnu104	sbadd01	dvplg04	sbplg04	sbg+p01	sbg+p03	sbg+p04	sbplg03		dvadd03	dv+g+p02	dvplg05	dvplg03	sbg+p02	dv+g+p01	dv+g+p04	dvplg02	dvadd04	sbg+p05	dv+g+p03	dvgrs03	dvnu105
	24	31	29	59	41	43	44	58		3	12	30	28	42	11	14	27	4	45	13	18	25
	6	15	9	11	12	9	6	7		8	6	8	12	8	10	10	13	8	6	8	7	9
SPHACOMP		3																				
AGROCANI		2																				
ERIOANGU	5	3																				2
SPHADENT		5	3	3																		
SPHACUSP	8	5			6		3															
ELEOMULT			2																			
GENTPNEU						4				1												
RHYNALBA			4													2						
LYCOINUN		4		2													5					
RHYNFUSC	3	5	5	6	5	7	7	4				4	5	3	2	4	4					
DROSINTE		4	3	4	4	4	3	3				2	2	2	4	3	4					
CLADFLOE																						
CLADMACI					2																	2
CAREPANI		2					3			3	2	3	2		2		2	2				
TRICCESP		3	2							5	6	5	2	2	4	5	4	2		2	5	3
ERICTETR	6	7	8	5	5	5	4	6		8	8	8	8	8	8	9	8	6	6	8	8	8
CLADGRAY					2																	
CAMPINTR					4	4		4					5		4	5	3			5	5	3
PINUSILV		2		2	2	3		3					2	4	2		2			2		
MOLICAER	8		6	8	6	7	8	8		5	3	7	5	5	5	4	6	8	5	5	6	5
GENIANGL																						
RHAMFRAN																						
CARENIGR		2																				
BETUPUBE					2																	
LEUCGLAU																						2
CALLVULG	2	7	3	5	7	5		5		5	6	2	7	6	6	4	4	6	8	5	5	6
BETUPEND																						
CAREPILU			2	2						2		2	2		2	3	2	2	3	2	2	
JUNCSQUA						2					2		3	3			3					
CLADFURC																						
POLYJUNI													3						3			
CERAFONT				1																		
JUNCEFFU		2																				
BRYUSPEC																						
TARASPEC																						
RHYTSQUA																						
PSEUPURU																						
PLEUSCHR																						
CERAPURP																						
RUMEACET																						
CAREOVAL																						
CALACANE																						
SENEJACO																						
LUZUMULT																						
VEROOFFI																						
TRIFDUBI																						

groep	4	4	4	4	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5		
	sbnu103	sbplg05	sbgrs03	sbplg01	sbplg02	dvadd09	sbadd08	sbgrs05	sbnu101	sbnu102	sbnu105	dvadd02	sbadd10	sbnu104	dvgrs02	dvgrs05	dvnu101	dvnu102	dvnu103	dvadd01	dvadd08	dvgr+p05	dvgrs04					
	53	60	48	56	57	9	38	50	51	52	55	2	40	54	17	20	21	22	23	1	8	15	19					
	4	4	11	8	6	21	10	9	7	6	6	8	7	9	7	12	9	8	11	13	10	9	7					
SPHACOMP																												
AGROCANI																												
ERIOANGU																												
SPHADENT																												
SPHACUSP																												
ELEOMULT																												
GENTPNEU																												
RHYNALBA																												
LYCOINUN																												
RHYNFUSC																												
DROSINTE																												
CLADFLOE			2																									
CLADMACI			2	3	2																							
CAREPANI																												
TRICCESP															2						5	2	3	5				
ERICTETR	2	5	3	3	3		5	3				5			3	3	3	2	3	5	6	8	5					
CLADGRAY			3	3		3																						
CAMPINTR	3		5	6	6	3						5	5	6														
PINUSILV		2		2	3		2	2	2		2		2	1							2							
MOLICAER	9	6	7	5	4		3	3		2	4	2	2	2	5	5	3	3	3	7	2			3				
GENIANGL			2																									
RHAMFRAN			3																									
CARENIGR																												
BETUPUBE																												
LEUCGLAU															3													
CALLVULG		8	8	8	8	6	8	9	8	9	9	9	9	9	5	8	9	9	9	7	8	6	8					
BETUPEND				2										2														
CAREPILU						3		2				3		2			2	2	3	2	3	4						
JUNCSQUA							3	2				2								2	2	2						
CLADFURC			2			3																						
POLYJUNI							6	6																				
CERAFONT																2												
JUNCEFFU																												
BRYUSPEC																												
TARASPEC																												
RHYTSQUA																												
PSEUPURU																												
PLEUSCHR																												
CERAPURP																												
RUMEACET																												
CAREOVAL																												
CALACANE																												
SENEJACO																												
LUZUMULT																					2							
VEROFFFI																												
TRIFDUBI																												

groep	6 sbadd07	6 sbgrs01	6 sbgrs02	6 dvp1g01	6 sbadd02	6 sbadd09	6 dvgrs01	6 sbadd04	6 sbadd05	6 sbgrs04	6 dvadd05	6 dvadd10	7 dvadd06	7 dvadd07	7 sbadd03	7 sbadd06
	37	46	47	26	32	39	16	34	35	49	5	10	6	7	33	36
	6	13	15	8	10	10	17	12	8	10	12	14	23	17	24	35
SPHACOMP																
AGROCANI																
ERIOANGU																
SPHADENT																
SPHACUSP																
ELEOMULT																
GENTPNEU																
RHYNALBA																
LYCOINUN																
RHYNFUSC																
DROSINTE																
CLADFLOE																
CLADMACI																
CAREPANI																
TRICCESP																
ERICTETR		2				2	5	4	2	3	4	2	2	3		2
CLADGRAY																
CAMPINTR			4	4	4	4		4		3						
PINUSILV	2	1		2		2				2						
MOLICAER		4	2	2		6	2	7	7	9	7	7	7	3	2	8
GENIANGL						2										
RHAMFRAN												2				
CARENIGR													4			
BETUPUBE												2		2		2
LEUCGLAU																
CALLVULG	8	7	7	7	5	7	7	5	6	5	6	5	3	7	6	3
BETUPEND																3
CAREPILU				2	2	2	7	2	3	3	3	3	3	5		2
JUNCSQUA		2	2	2	2			2					3			3
CLADFURC							3								3	
POLYJUNI													5		3	
CERAFONT							2							3		2
JUNCEFFU								2					3	2		6
BRYUSPEC																3
TARASPEC																2
RHYTSQUA													5			
PSEUPURU															4	
PLEUSCHR	4													3	3	
CERAPURP																4
RUMEACET													2			
CAREOVAL													3			
CALACANE														2		
SENEJACO																2
LUZUMULT										2	2		5		5	
VEROOFFI																2
TRIFDUBI																2
PRUNVULG																2

11.2 Overzicht geteste responsvariabelen

H2O	NaCl	Olsen	plant
Na	Ca	P	N
K	Mg		Na
Cl	Mn		K
o-PO4	Fe		Ca
Ca	Si		Mg
Mg	Zn		Mn
Mn	P (t)		Fe
Fe	S (t)		Zn
Si	Al		P
Zn			S
P (t)			Al
S (t)			Li
Al			V
Li			Cr
V			Co
Cr			Ni
Co			Cu
Ni			As
Cu			Se
As			Sr
Se			Mo
Sr			Cd
Mo			Sn
Cd			Ba
Ba			Hg
Pb			Pb
K			amino

11.3 Resultaten multiple lineaire regressie bodem parameters

Resultaten van multiple lineaire regressie analyse van de interactie tussen organische stofgehalte (LOI), zuurgraad ($H^+_{H_2O}$, H^+_{NaCl}) en wateroplosbare humuszuren (E450) met bodemchemische parameters in water en zoutuutspoelfracties. Voor H^+_{NaCl} zijn alleen de interacties getoond waar H^+_{NaCl} significant aan bijdraagt. aangezien de overige interacties identiek zijn aan die van de multiple lineaire regressie met $H^+_{H_2O}$ als predictorvariabele .

C: constante die het snijpunt van de regressie met de Y as bepaalt.

Model: intercept (constante) resp. richtingscoëfficiënten behorende bij de predictorvariabelen die significant bijdragen aan het model.

St. Coef: standardized coëfficiënts, een maat voor de bijdrage van desbetreffende predictorvariabele aan het lineaire model.

Deze tabel laat zich als volgt lezen: per element wordt eerst de verklarende waarde van het model gegeven (R^2), gevolgd door de significantiewaarden behorende bij de constante D, (het snijpunt met de y-as) en de drie verklarende variabelen LOI, H en E450. Vervolgens worden de waarde van de constante (D) de coëfficiënten (A,B,C) per verklarende variabelen gegeven en tenslotte worden de gestandaardiseerde coëfficiënten weergegeven. Deze laatste zijn een maat voor de mate waarin een verklarende variabele bijdraagt aan het model. Waarden die verder van 0 verwijderd liggen (dus zowel positief als negatief) dragen sterker bij aan het model dan waarden die dicht bij 0 liggen. De onderlinge vergelijking van deze waarden per regressievergelijking geeft extra inzicht in de mate waarin een predictorvariabele bijdraagt aan de door het model verklaarde variatie.

H ⁺ _{H2O}		Significantie					Model				St. Coef		
Fractie	Element	R ²	C	LOI	H ⁺ _{H2O}	E450 _{H2O}	C	A*LOI	B*H _{H2O}	D*E450	LOI	H _{H2O}	E450
H2O	E450	0.602	ns	>0.001	0.004	X		0.0028	0.0005	X	0.699	0.256	X
H2O	Na	0.617	0.001	>0.001	ns	ns	0.040	0.008					
H2O	K	0.303	>0.001	>0.001	ns	ns	0.065	0.003					
H2O	Cl	0.434	0.001	>0.001	ns	ns	0.038	0.006					
H2O	oPO4	0.302	ns	ns	>0.001	ns			0.000235				
H2O	NO3	0.198	ns	ns	ns	0.001				0.503			
H2O	NH4	0.710	0.043	0.006	ns	>0.001	-0.083	0.11		5.448	0.306		0.592
H2O	Ca	0.234	>0.001	>0.001	ns	ns	0.013	0.000943					
H2O	Mg	0.302	ns	>0.001	ns	ns		4.66E-08					
H2O	Mn	0.137	ns	0.006	ns	ns		6.38E-12					
H2O	Fe	0.496	ns	ns	ns	>0.001				0.141			
H2O	Si	0.645	ns	>0.001	ns	ns		0.004					
H2O	Zn	0.532	ns	0.001	ns	0.040		3.51E-05		0.005	0.493		0.286
H2O	P(tot)	0.414	ns	ns	>0.001	ns			0.0004				
H2O	Stot	0.637	0.031	>0.001	ns	0.032	0.021	0.004		0.503	0.585		0.263
H2O	Al	0.531	0.002	ns	ns	>0.001	0.017			6.79			
H2O	Al/Ca	0.097	>0.001	ns	0.018	ns	1.685		0.023				
H ⁺ _{H2O}		Significantie					Model				St. Coef		
Fractie	Element	R ²	C	LOI	H ⁺ _{H2O}	E450 _{H2O}	C	A*LOI	B*H _{H2O}	D*E450	LOI	H _{H2O}	E450
NaCl	K	0.586	0.002	>0.001	ns	ns	0.316	0.066					
NaCl	NO3	0.254	0.02	ns	ns	>0.001	0.031			0.682			
NaCl	NH4	0.742	ns	>0.001	0.039	>0.001		0.122	-0.019	24.98	0.524	-	0.427
NaCl	Ca	0.544	ns	>0.001	ns	ns		0.158					
NaCl	Mg	0.758	>0.001	>0.001	>0.001	ns	1.078	0.153	-0.032		0.848	-	
NaCl	Mn	0.255	ns	0.001	0.040	ns		0.0006	0.0002		3.486	0.341	
NaCl	Fe	0.477	ns	>0.001	ns	ns		0.0008				2.099	
NaCl	Si	0.648	ns	>0.001	ns	ns		0.0044					
NaCl	Zn	0.697	ns	>0.001	ns	0.001		0.003		0.589	0.503		0.393
NaCl	P(tot)	0.365	ns	>0.001	>0.001	ns		0.0003	0.0002		0.399	0.386	
NaCl	S(tot)	0.624	>0.001	>0.001	>0.001	ns	0.445	0.034	-0.010		0.736	-	
NaCl	Al	0.420	0.003	>0.001	0.034	ns	0.4867	0.0485	0.0099			0.402	
NaCl	Al/Ca	0.256	>0.001	>0.001	ns	ns	1.795	-0.059			0.579	0.225	
Olsen	o-PO4	0.150	0.025	ns	0.003	ns	0.060		0.0028				
H ⁺ _{NaCl}		Significantie					Model				St. Coef		
Fractie	Element	R ²	C	LOI	H ⁺ _{NaCl}	E450 _{H2O}	C	A*LOI	B*H _{NaCl}	D*E450	LOI	H _{NaCl}	E450
H2O	oPO4	0.161	ns	ns	0.002	ns			5.54E-06				
H2O	Zn	0.757	ns	>0.001	0.026	0.013		3.91E-05	-2.99E-07	0.006	0.549	-	0.344
H2O	P(tot)	0.229	ns	ns	>0.001	ns			9.84E-06				
H2O	Stot	0.663	0.005	>0.001	0.044	0.011	0.029	0.005	-2.65E-05	0.593	0.630	-	0.310
H2O	Al	0.594	>0.001	0.050	0.019	>0.001	0.20	0.001	-1.61E-05	0.597	0.260	-0.237	0.641
NaCl	Mg	0.690	0.003	>0.001	0.006	ns	0.638	0.164	-0.0008		0.905	-	
NaCl	P(tot)	0.372	ns	ns	0.001	0.017			5.90E-06	0.056		0.414	0.297
NaCl	S(tot)	0.553	>0.001	>0.001	0.002	ns	0.327	0.038	-0.0003		0.824	-	

11.4 Resultaten multiple lineaire regressie: interactie bodem en plant chemie

Resultaten van multiple lineaire regressie analyse van de interactie tussen bodem en plant chemie. Per responsvariabele zijn enkel die variabelen die in enkele interacties significant correleerden (Pearson-correlatie) in het model opgenomen. Enkel de vet-gedrukte variabelen dragen bij aan het multiple lineaire regressiemodel.

St. Coef: standardized coëfficiënt, een maat voor de bijdrage van desbetreffende predictorvariabele aan het lineaire model.

Model: intercept (constante) resp. richtingscoëfficiënten behorende bij de predictorvariabelen die significant bijdragen aan het model.

Plant parameter	predictors in model	R2	significantie	st. Coef.	Model			
N%	Constante	0.261	>0.001		1.154			
	H _{H2O}							
	NO _{3H2O}							
	NH _{4H2O}							
	Fe _{H2O}							
	NO _{3NaCl}							
	NH _{4NaCl}							
	P(tot) _{NaCl}							
o-PO _{4Olsen}	>0.001		0.880					
C/N ratio	Constante	0.461	>0.001		46.94			
	H _{H2O}							
	E450					0.002	-0.586	-107.80
	o-PO _{4H2O}							
	NO _{3H2O}							
	NH _{4H2O}							
	Fe _{H2O}							
	Zn _{H2O}					0.041	0.382	47.82
	P(tot) _{H2O}							
	Al _{H2O}							
	H _{NaCl}							
	NO _{3NaCl}							
	NH _{4NaCl}							
	Mn _{NaCl}							
	Zn _{NaCl}							
	P(tot) _{NaCl}							
Al/Ca ratio _{NaCl}	>0.001	-0.526	-31.20					
o-PO _{4Olsen}								
C/P ratio	Constante	0.426	>0.001		1325.22			
	H _{H2O}							
	o-PO _{4H2O}					0.011	-0.328	-1.89E04
	NO _{3NaCl}							
	Mn _{NaCl}							
	Al/Ca ratio _{NaCl}							
o-PO _{4Olsen}	0.001	-0.456	-1623.07					
N/P ratio	Constante	0.352	>0.001		29.16			
	o-PO _{4H2O}					0.010	-0.356	-334.18
	P(tot) _{H2O}							
	P(tot) _{NaCl}							
	Al/Ca ratio _{NaCl}							
o-PO _{4Olsen}	0.008	-0.364	-20.77					
P	Constante	0.533	>0.001		14.71			
	H _{H2O}							
	o-PO _{4H2O}							
	NO _{3H2O}							
	P(tot) _{H2O}					0.006	0.338	223.08
	NO _{3NaCl}							
	Mn _{NaCl}							
	P(tot) _{NaCl}					0.013	-0.271	-2.20
	Al _{NaCl}							
o-PO _{4Olsen}	>0.001	0.469	25.73					
Mg	Constante	0.179	<0.001		43.43			
	P(tot) _{H2O}							
	Mg _{NaCl}							
	Mn _{NaCl}							
	Al _{NaCl}							
	Al/Ca ratio _{NaCl}					0.003	-0.424	-3.04
Plant parameter	predictors in model	R2	significantie	st. Coef.	Model			
Al	Constante	0.413	>0.001		6.86			
	Organisch stofgehalte							
	H _{H2O}							
	E450					0.002	-0.497	-24.84
	NH _{4H2O}							
	Fe _{H2O}							
	P(tot) _{H2O}							
	S(tot) _{H2O}							
	Al _{H2O}							
	H _{NaCl}					0.010	-0.433	-0.002

NH ₄ NaCl				
Ca _{NaCl}				
Mn _{NaCl}				
Zn _{NaCl}				
P(tot) _{NaCl}	0.021	0.437	130.16	
Al/Ca ratio _{NaCl}				
O-PO ₄ Olsen	0.009	-0.364	-5.797	

11.5 Resultaten van multiple lineaire regressie analyse tussen onderlinge plant chemische interacties.

St. Coef: standardized coëfficiënts, een maat voor de bijdrage van desbetreffende predictorvariabele aan het lineaire model.

Model: intercept (constante) resp. richtingscoëfficiënten behorende bij de predictorvariabelen die significant bijdragen aan het model.

Plant parameter	predictors in model	R ²	significantie	st. Coef.	Model	
N%	Constante	0.783	0.011		0.40	
	K					
	Mg					
	Fe					
	P			<0.001	0.459	0.02
	S			<0.001	0.422	0.02
	Al			0.001	-0.273	-0.03
C/N ratio	Constante	0.818	<0.001		68.19	
	K					
	Mg					
	Fe					
	P			<0.001	-0.558	-0.63
	S			<0.001	-0.348	-0.59
	Al			0.001	0.264	1.05
C/P ratio	Constante	0.776	<0.001		2999.64	
	N%			<0.001	-0.455	-911.16
	K			<0.001	-0.534	-7.58
	Mn			0.010	-0.218	-28.76
	Mg					
	Fe					
	S					
N/P ratio	Constante	0.608	<0.001		42.78	
	C%					
	Na					
	K			<0.001	-0.744	-0.17
	Mg					
	Mn			0.006	-0.294	-0.61
	Fe					
P	Constante	0.734	0.004		-9.42	
	N%			>0.001	0.416	11.94
	C%					
	K			>0.001	0.524	0.10
	Mg					
	Mn			0.009	0.243	0.45
	Fe					
Mg	Constante	0.162				
	N%					
	Fe					
	P					
	S			0.006		0.70

11.6 Onderlinge relatie van plantchemische parameters

Gegeven zijn R^2 waarden. Cursief zijn relaties waarvoor geldt $p < 0.05$. De andere waarden zijn verbanden waarbij geldt $p < 0.01$. Lege vakken geven aan dat er geen correlatie werd gevonden.

	N	Mg	Fe	Zn	Al	Li	Ni	Se	Sr	Pb
N	X	0.64	-0.46	0.49	-0.54	-0.33	-0.54		-0.54	
Ca										
Mg	0.64	X	-0.32	0.45	-0.33		-0.37			
Fe	-0.46	-0.32	X		0.8		0.52	0.35	0.33	0.37
Zn	0.49	0.45		X			-0.3			
P										
Al	-0.54	-0.33	0.8		X		0.42	0.28	0.57	0.32
Li	-0.33					X	0.4		0.4	
V			0.32							
Co	-0.3									
Ni	-0.54	-0.37	0.52	0.3	0.42	0.4	X		0.4	0.35
Cu									-0.31	
Se			0.35		0.28			X	0.33	0.33
Sr	-0.54		0.33		0.57	0.63	0.4	0.33	X	0.29
Mo		0.33		0.32						
Cd							0.32			0.51
Ba					0.41				0.44	
Pb			0.37		0.32		0.35	0.33	0.29	X

11.7 Supradynkweek 2009

1 TABLET PER LITER

inhoud per tablet:

vitamine A: 800 mcg
vitamine B1: 1,4 mg
vitamine B2: 1,6 mg
vitamine B3: 18 mg
vitamine B5: 6 mg
vitamine B6: 2 mg
vitamine B8: 0,15 mg
vitamine B11: 200 mcg
vitamine B12: 1 mcg
vitamine C: 60 mg
vitamine D: 5 mcg
vitamine E: 10 mg
vitamine K: 30 mcg

Calcium: 120 mg
Chloride: 21 mg
Chroom: 25 mcg
Fosfor: 126,3 mg
IJzer: 8 mg
Jodium: 75 mcg
Kalium: 20,4 mg
Koper: 0,9 mg
Magnesium: 45 mg
Mangaan: 1,8 mg
Molybdeen: 45 mcg
Selenium: 55 mcg
Zink: 8 mg

Verder:

citroenzuur, natriumwaterstofcarbonaat (zuurteregelaar), sorbitol, mineralen (zie boven), vitamines (zie boven, vitamine D bevat soja), zoetstoffen (maltitol, aspartaam, acesulfaam-K), sinaasappelaroma, passievruchtaroma, povidon K30, stabilisatoren (crospovidone, polysorbaat 60)

11.8 Opgave van stoffen die zijn onderzocht in de vergelijking in plantkwaliteit tussen De Heide en de Ginkelse Heide.

K ($\mu\text{mol/g}$)
Ca ($\mu\text{mol/g}$)
Mg ($\mu\text{mol/g}$)
Mn ($\mu\text{mol/ml}$)
Fe ($\mu\text{mol/g}$)
Zn1 ($\mu\text{g/l}$)
t-P ($\mu\text{mol/g}$)
t-S ($\mu\text{mol/g}$)
Al ($\mu\text{mol/g}$)
Al/Ca-ratio
Li ($\mu\text{mol/g}$)
Cr ($\mu\text{mol/g}$)
Co ($\mu\text{mol/g}$)
Ni ($\mu\text{mol/g}$)
Cu ($\mu\text{mol/g}$)
Se ($\mu\text{mol/g}$)
Sr ($\mu\text{mol/g}$)
Mo ($\mu\text{mol/g}$)
Ag ($\mu\text{mol/g}$)
Cd ($\mu\text{mol/g}$)
Sn ($\mu\text{mol/g}$)
Ba ($\mu\text{mol/g}$)
Hg ($\mu\text{mol/g}$)
Pb ($\mu\text{mol/g}$)
alanine (%)
arginine (%)
aspartic acid (%)
cystine (%)
glutamic acid (%)
glycine (%)
isoleucine (%)
leucine (%)
lysine (%)
methionine (%)
serine (%)
threonine (%)
valine (%)
tryptophan (%)

11.9 Protocol labanalyses Veldkrekels

Bepaling drooggewicht

Het drooggewicht is berekend met behulp van de bepaling van het vet, eiwit en chitine gehalte. Daarnaast is het drooggewicht ook aan de hand van twee hele veldkrekels bepaald. De veldkrekels zijn in 2 ml epjes gestopt, na deze leeg gewogen te hebben, en overnacht in een stoof van 104 graden Celsius geplaatst. Daarna zijn de epjes opnieuw gewogen, het verschil tussen de twee metingen is het drooggewicht. Drooggewicht is bepaald om de hoeveelheid water in de veldkrekkel mee te nemen bij de waterfractie.

Bepaling eiwit, vet en chitine gehalte

De veldkrekels zijn gehalveerd en in 2 ml epjes gestopt die eerst leeg gewogen zijn. De volle epjes zijn gewogen en omdat er maar van één helft van de veldkrekkel bepalingen gedaan zijn, is de andere helft weer ingevroren. De halve veldkrekels zijn geplet met behulp van een kogelmortier. In elke epje zijn twee kogels (ongeveer 1 á 2 mm) geplaatst en één keer 2 minuut vermalen. Wanneer bleek dat de veldkrekels niet goed genoeg vermalen waren is er nog één keer 1 minuut gemalen. De kogels zijn schoongespoeld door 1 ml gedestilleerd water aan de epjes toe te voegen en daarna verwijderd. Vervolgens zijn de epjes gewogen en is er 0,4 ml chloroform aan toegevoegd, waarna de epjes gemengd zijn met behulp van een vortex en 4 min gecentrifugeerd (12.000 rpm). Er zijn drie lagen ontstaan, namelijk een waterlaag, een vaste laag en een chloroformlaag. Zoveel mogelijk van de waterlaag is over gepipetteerd naar een 2 ml ep, die eerst leeg gewogen is. Hiervan is 0,4 ml over gepipetteerd in een 0,5 ml ep, die ook eerst leeg gewogen is. De 2 ml ep is ingevroren voor de vitamine B2 bepaling. De ep met 0,4 ml van de waterlaag is gewogen en geopend overnacht gezet in een warmteblok van 95 graden Celsius. Daarna is de ep opnieuw gewogen, het verschil tussen de eerste weging en de laatste weging is de hoeveelheid eiwit in het sample.

Van de chloroformlaag is 0,4 ml over gepipetteerd naar een 0,5 ml ep, die eerst leeg gewogen is. Het volle epje is gewogen en geopend overnacht gezet in een warmteblok van 60 graden Celsius. Daarna is het epje weer gewogen, het verschil tussen de eerste en de laatste weging is de hoeveelheid vet in het overgebleven chloroform. Dit is naderhand omgerekend naar vetgehaltes in de samples. De epjes met de vaste laag erin zijn geopend overnacht gezet in een warmteblok van 60 graden Celsius. Daarna zijn de epjes gewogen en is er 1 ml 15% KOH (2,7 M) toegevoegd. Met een pincet zijn er gaatjes in de deksels van de epjes gemaakt, om de druk te verminderen. De epjes zijn één tot anderhalf uur in een warmteblok van 95 graden Celsius geplaatst om het eiwit van het chitine te scheiden. Vervolgens zijn de epjes 4 min gecentrifugeerd (12.000 rpm) en is het supernatant verwijderd (dat de vrijgekomen eiwitten bevat). Er is aan elk epje 1 ml gedestilleerd water toegevoegd, gemengd met de vortex en opnieuw 4 min gecentrifugeerd. Het supernatant is verwijderd en deze stappen zijn herhaald tot dat het supernatant kleurloos en helder is geworden. Het supernatant is weer verwijderd en de epjes zijn geopend overnacht in een warmteblok van 60 graden Celsius gezet. Daarna zijn de epjes gewogen, het verschil tussen de laatste weging en de weging van het lege epje is de hoeveelheid chitine in het sample.