

Biodiversiteit in natuureservaten

Een deel van het Stimuleringsprogramma Biodiversiteit besteedde aandacht aan de biodiversiteit in bestaande reservaten. Eén subprogramma ging in op de functionele rol van biodiversiteit en interacties tussen bovengrondse en ondergrondse diversiteit in matig voedselrijke graslanden. Een ander subprogramma onderzocht sturende factoren en processen bij de achteruitgang en het herstel van plantendiversiteit in het droge en natte heidelandschap. Dit artikel geeft de belangrijkste onderzoeksresultaten weer en de toepasbaarheid daarvan bij beheer en herstel van natuureservaten.

Een belangrijk deel van de biodiversiteit van Nederland wordt aangetroffen in natuureservaten, nu veelal gelegen binnen de Ecologische Hoofdstructuur (EHS). Echter, ook in deze natuureservaten staat de biodiversiteit al decennia onder druk; in de periode voor 1950 vooral door habitatvernietiging en versnippering, later door aantastingen als verzuring, vermessing en verdroging in combinatie met steeds toenemende biologische isolatie. Veel natuur in bestaande natuureservaten is ontstaan onder invloed van oud landgebruik door de mens en om in deze halfnatuurlijke systemen de kenmerkende biodiversiteit te handhaven (of te vergroten) is bijna altijd enige vorm van regulier beheer noodzakelijk. Maar ook herstelbeheer kan essentieel zijn voor het definitief voortbestaan van kenmerkende planten- en diersoorten. De variatie in natuureservaten van Nederland is groot: van open water en moerassen (variërend van zout tot zoet) tot zeer droge terrestrische milieus op verschillende bodemtypen met grote verschillen in nutriënteniveaus (onder andere Jansen & Schaminée, 2003). Twee typen zijn door het Stimuleringsprogramma Biodiversiteit nader onderzocht: matig voedselrijke graslanden en het droge en natte heidelandschap.

Biodiversiteit in graslandecosystemen

De invloed van biodiversiteit op het functioneren van (grasland)ecosystemen is een hot item in de hedendaagse ecologie. Soortenrijkdom van planten, zoals wordt nagestreefd in natuurbeheer, is ook belangrijk voor het functioneren van het systeem. Resultaten van verschillende

onderzoeksprojecten uit het Stimuleringsprogramma Biodiversiteit hebben deze veronderstelling bevestigd. Gebleken is dat hogere soortenrijkdom (vaatplanten) de productiviteit van deze systemen stimuleert, terwijl in veel gevallen soortenarme systemen een veel lagere opbrengst hebben (Van Ruijven & Berendse, 2005). Bovendien zijn soortenrijke vegetaties resistenter tegen invasies door (exotische) plantensoorten (Van Ruijven et al., 2003; Van Ruijven & De Deyn, dit nummer).

Hoge plantenrijkdom is ook belangrijk voor de diversiteit van hogere trofische niveaus. Planten beïnvloeden de diversiteit en dichtheden van de fauna waarmee ze rechtstreeks in contact staan (de herbivoren), maar ook die van organismen die leven in de wortelzone, zoals bacteriën, schimmels en bodemfauna. Deze effecten kunnen vervolgens weer doorwerken naar hogere trofische niveaus (hun predatoren). Uit experimenteel onderzoek naar de effecten van plantendiversiteit op aantallen en diversiteit van nematoden in verschillende trofische niveaus is gebleken dat een hogere soortenrijkdom na één jaar resulteerde in een meer divers bodemvoedselweb. Dit effect blijkt gerelateerd aan plantspecifieke eigenschappen. De mate waarin deze onderling complementair zijn, bepaalt grotendeels de omvang van het effect van hogere plantendiversiteit (De Deyn et al., 2004).

Diversiteit in het voedselweb is belangrijk om bodemprocessen zoals decompositie en mineralisatie goed te laten verlopen. Hoewel er een grote mate van *redundancy* van *decomposers* is in een diverse gemeenschap, zijn sleutel-

ROLAND BOBBINK

Dr. R. Bobbink Onderzoekcentrum B-Ware, Radboud Universiteit Nijmegen Postbus 9010, 6500 GL Nijmegen.
r.bobbink@b-ware.eu

Foto Roland Bobbink, Limburg, Voerendaal, Kunderberg.

groepen aan te wijzen zonder welke de processen traag verlopen. Een diverse bodemgemeenschap is beter gebufferd tegen verstoring en de processen komen na verstoring ook sneller op gang dan in een sterk verarmde bodemgemeenschap. Gezien de grote diversiteit aan bodemorganismen en de moeilijkheden om hen in situ te bestuderen zijn echter alle functies van alle soorten nog lang niet bekend.

De diversiteit van de verschillende trofische niveaus is omgekeerd ook belangrijk voor de regulering van de plantendiversiteit. Aan- of afwezigheid van bijvoorbeeld bepaalde worteleeters, mycorrhiza-schimmels en symbiotische bacteriën kan het succes of het falen van een plantensoort in interactie met andere soorten bepalen. Deze effecten hangen af van de mate van specificiteit en vaak ook van de dichtheden waarin de organismen voorkomen. Zo is in een potproef gevonden dat nematoden en ritnaalden (worteleeters) een sterke voorkeur hebben voor dominante grassen, met als gevolg dat de plantendiversiteit toeneemt als deze organismen aanwezig zijn (De Deyn *et al.*, 2003). Echter, in een veldexperiment is later gebleken dat nematodentoevoeging juist een negatief effect heeft op de rijkdom aan planten. Ook zijn de effecten van verschillende organismen op plantendiversiteit niet onafhankelijk. In een proeftuinexperiment met 16 plantensoorten, sprinkhanen, ritnaalden en nematoden is dit onderzocht. De resultaten laten zien dat zowel de effecten van herbivoren als de consequenties van veranderingen in diversiteit in een multitrofe context onderzocht moeten worden, hoewel dit in de praktijk vaak moeilijk is (zie Van Ruijven & De Deyn, dit nummer).

Vertaling naar de praktijk

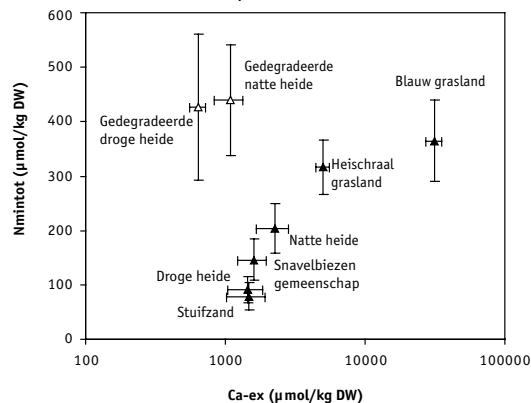
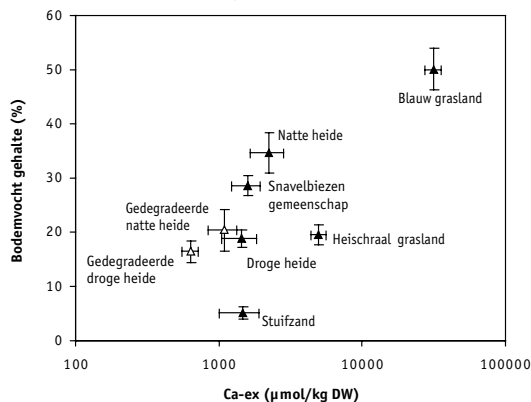
Er zijn grote verschillen tussen de bodemfauna van soortenrijke graslanden in natuurreservaten en die van landbouwpercelen. Door het jarenlange agrarische landgebruik (grondbewerkingen, meststoffen, pestici-

dengebruik en dergelijke) is de bodemdiversiteit ernstig gereduceerd en daarmee mogelijk ook het vermogen om de gewenste plantendiversiteit te ontwikkelen via multitrofe interacties. In veld- en potproeven is gevonden dat de effectiviteit van de introductie van bodembiota (nematoden, insectenlarven, mijten, spingstaarten, mycorrhiza-schimmels) sterk afhangt van de uitgangskondities bij introductie. Permanente vestiging van nieuwe taxa of groepen is lastig als al een hechte, maar wel laag diverse, bodemgemeenschap aanwezig is. Wanneer de grond eerst sterk 'biologisch verarmd' is, lukt introductie met bodembiota wel goed. Het duurt wel enige tijd voordat de samenstelling van de bodemgemeenschap redelijk overeenkomt met die van referentiesystemen (soortenrijke graslanden). De oorzaak hiervan is de grote initiële respons van organismen met een snelle voortplanting op de aanvankelijk makkelijk beschikbare nutriënten. De samenstelling en dichtheid van de nematodenfauna wordt bovendien sterk bepaald door de identiteit en beschikbaarheid van (waard)planten.

Omdat de verbreiding van veel van deze bodemorganismen zeer beperkt is, zullen ze geïntroduceerd moeten worden. Op biologische sterk gedegradeerde voormalige landbouwgrond kan dit gedaan worden door het enten met grond na verwijdering van de top laag of door het op veel plaatsen verspreid inplanten van bodemblokken uit soortenrijke gebieden, samen met de toevoer van zaden van kenmerkende plantensoorten. Deze maatregelen moeten nog wel op perceelschaal op hun effectiviteit worden getoetst.

Biodiversiteitherstel in heidelandschap

In Nederland zijn soortenrijke droge en natte heiden en heischrale graslanden van de pleistocene zandgronden ernstig aangetast door verzuring, verdroging en eutrofiëring. Bijna alle karakteristieke plantensoorten uit deze milieus, staan in Nederland op de Rode Lijst en zijn (zeer)



Figuur 1 overzicht van de abiotische condities in de verschillende vegetatietypen in het heidelandschap. Linker figuur bodemvochtgehalte (%) tegen uitwisselbare Ca-gehalte in de bodem; rechter figuur totaal gehalte mineraal-N tegen uitwisselbare Ca-gehalte in de bodem. Gemiddelde waarde plus SEM (standaardfout van het gemiddelde) is gegeven, gebaseerd op totaal 267 opnames met bodemchemische parameters (naar De Graaf *et al.*, in voorbereiding).

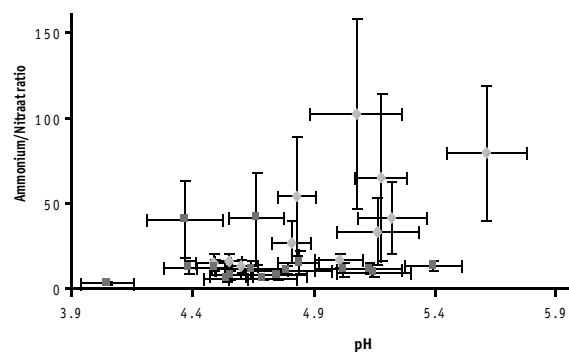
bedreigd. In twee projecten is onderzocht welke sturende abiotische factoren en processen hiervoor verantwoordelijk zijn en hoe herstelmaatregelen deze achteruitgang effectief kunnen keren, zodat de plantendiversiteit weer geoptimaliseerd wordt. Ook in deze systemen is dispersie van planten vaak een probleem. Daarom is de rol van grote grazers bij natuurherstel en de verbreiding van kenmerkende soorten uit het heidemilieu in een aansluitend project (Mouissie, 2004) onderzocht.

De rol van bodemfactoren

De vegetatiesamenstelling in het heidelandschap wordt naast landgebruik bepaald door drie bodemfactoren: zuurgraad, nutriëntenbeschikbaarheid en vochtvoorziening. Gebaseerd op bijna 270 vegetatieopnames met gemeten bodemparameters is recent in de derde fase van het Stimuleringsprogramma Biodiversiteit naar voren gekomen dat vochtgehalte, pH-gerelateerde factoren als uitwisselbaar calciumgehalte en beschikbaar stikstof (N) de belangrijkste abiotische randvoorwaarden zijn voor variatie in vegetatie van het Nederlandse heidelandschap (De Graaf *et al.*, in voorbereiding), zie figuur 1. In heischrale graslanden is pH (en gerelateerde factoren als calcium-gehalte) de bodemfactor die het meest de soortenrijkdom en het aantal Rode

Lijstsoorten bepaalt, in veel andere heidesystemen is dat het uitwisselbare ammoniumgehalte (of de ammonium/nitraat ratio). Als deze laatste hoog (of verhoogd) is, komen eigenlijk alleen meer algemene soorten uit het heidelandschap voor, onafhankelijk van de gradiënt in zuurgraad (Kleijn *et al.*, 2008), figuur 2.

Van verschillende plantensoorten die kenmerkend zijn voor (voorheen) soortenrijke droge en natte heiden en heischrale graslanden is in zowel hydrocultures als met pot- en mesocosm-experimenten vastgesteld dat verhoogd ammonium toxisch is, vooral in combinatie met lage bodem pH (Van den Berg & Dorland, dit nummer; Van den



Figuur 2 ammonium/nitraat ratio (op mol basis) plus SEM in de bodem waarop algemene soorten uit het heidelandschap (ruit) of waarop Rode Lijstsoorten (vierkant) groeien (Kleijn *et al.*, 2008)

Foto **Roland Bobbink**,
natte heide op de Veluwe



Berg *et al.*, 2005; 2008). Met name planten uit zwak gebufferde omstandigheden in heidemilieus zijn erg gevoelig voor dit effect. De meer algemene soorten zoals struikheide, gewone dopheide en grassen als pijpenstrootje en bochtige smele zijn goed bestand tegen deze condities of worden er zelfs door gestimuleerd. Kortom, wanneer de beschikbaarheid van ammonium in de bodem hoog is, dan is de kans op herstel van soortenrijke heiden en heischrale graslanden zeer laag, zeker als de pH ook nog eens laag is ($\text{pH} < 4,5$) en er bijna geen buffering meer is door kationen van het bodemadsorptiecomplex. Dit negatieve effect wordt voor verschillende doelsoorten nog eens versterkt door verhoogde aluminiumconcentraties, die kenmerkend zijn voor verzuurde zandbodems (De Graaf *et al.*, 1997). Bij herstel van het heidelandschap is het daarom van groot belang om zowel rekening te houden met de

accumulatie van ammonium als met bodemverzuring. Belangrijk is nog te vermelden dat ook een herstelmaatregel als pluggen onder zure omstandigheden ($\text{pH} < 4,5$) onder zowel droge als natte condities tot ernstig verhoogde ammoniumconcentraties in de bodem leidt, met alle negatieve effecten vandien (Van den Berg & Dorland, dit nummer; Dorland *et al.*, 2003; De Graaf *et al.*, 1998).

Zaadverbreiding en grote grazers

Ook is onderzoek gedaan naar de rol van grote herbivoren (landbouwhuisdieren en herten) bij verbreiding van zaden via de mest en via de vacht naar natuurontwikkelingsgebieden in voormalige heidelandschappen. Zaden van veel plantensoorten blijken gegeten te worden door grote herbivoren en overleven veelal het kauwen en de vertering. Uit mestmonsters van vrijlopende landbouw-



Foto **Edu Dorland**
Beenbreekrijke heide

huisdieren kwamen in totaal 61 soorten op (Mouissie *et al.*, 2005a). In een experiment waarin damherten zaden van 25 plantensoorten kregen aangeboden, kwamen er 24 levend door het maag-darmkanaal. Zaadoverleving blijkt negatief te correleren met zaadgewicht, maar positief met rondheid van de zaden en persistentie in de bodem.

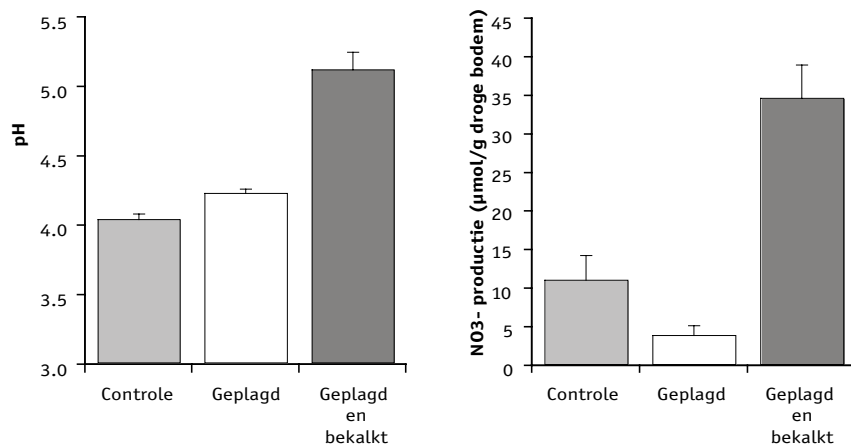
Via experimenteel onderzoek (onder andere rondlopen met vachtdummy's) is de zaadverspreiding via de vacht onderzocht (Mouissie *et al.*, 2005b). Aanhechting aan een gladde vacht is selectiever dan aan een dikke krullende vacht en heeft betrekking op minder zaden en soorten die over kortere afstanden verplaatst worden. Zo verbreiden schapen zaden van elk type over afstanden tot ongeveer 3 kilometer, terwijl herten en koeien alleen zaden met aanhangsels (haken, of haren) tot een afstand van ongeveer 1 kilometer transporteren. Voor het transport van zaden

van doelvegetaties naar nieuwe terreinen zijn schapen daarom het meest geschikt.

Samenvattend kan geconcludeerd worden dat de verblijftijd van zaden in de vacht en in het maag-darmkanaal lang genoeg is om grote herbivoren in staat te stellen zaden te verbreiden naar terreinen op honderden of zelfs duizenden meters afstand. In natte ecosystemen kan verspreiding via water een alternatief zijn, maar in droge gebieden zijn de meeste planten voor lange afstandverspreiding vrijwel geheel afhankelijk van grote herbivoren. Tegelijkertijd is vastgesteld dat grote herbivoren meer zaden van voedselrijke naar voedselarme delen verbreiden dan in omgekeerde richting, wat tegen de doelstellingen van natuurbeheerders ingaat. Dit blijkt ondermeer uit correlaties tussen relatieve zaaddichtheden in herbivorenmest en Ellenberg stikstof getallen (indicatoren voor de nutri-

Figuur 3 (rechts) relatie tussen Ellenberg stikstofgetallen en relatieve verspreiding via mest van pony's (zaden in mest/ zaadaanbod, log schaal). Lineaire regressie $R^2=0.48$, $p=0.006$ (Mouissie, 2004).

Figuur 4 de combinatie van plaggen en bekalken leidt tot hogere potentiële nitrificatie door verhoging van de bodem-pH in een verzuurde en vergraste, voorheen soortenrijke, natte heide (Dorland *et al.*, 2004).



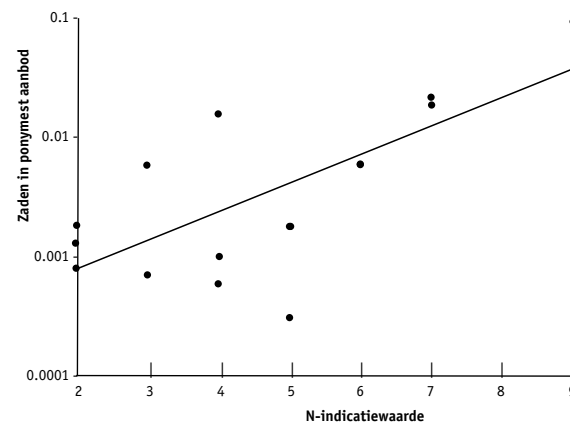
entenbeschikbaarheid voor plantensoorten) zie figuur 3. Aangezien mestplakken de onderliggende vegetatie kapot maken, betekent dit een netto achteruitgang van heiden, die integraal beweid worden met omliggend, nog voedselrijk, agrarisch land. Bovendien doen de soorten van voedselrijke standplaatsen het beter op de mestplakken dan die van schrale standplaatsen (Mouissie, 2004). Kortom, grote grazers kunnen zeker effectief zaden transporteren in het landschap, maar met bovengenoemde negatieve effecten dient rekening te worden gehouden.

Knelpunten en herstelmaatregelen

Ook is uitgebreid aandacht besteed aan de knelpunten bij het herstelbeheer van genoemde systemen om te komen tot oplossingen die op praktisch schaal toepasbaar zijn en de plantendiversiteit herstellen (Van den Berg & Dorland, dit nummer). Voor veel knelpunten in het herstelbeheer van droge en natte heiden en heischrale graslanden is zo langzamerhand een duurzame oplossing gevonden. Een combinatie van maatregelen is vaak noodzakelijk en het meest succesvol voor het herstel. Kleinschalig plaggen

waarbij restpopulaties worden overgelaten gecombineerd met bekalken in verzuurde omstandigheden leidt tot herstel van de abiotiek (Dorland *et al.*, 2004), zie figuur 4. Wel blijft de terugkeer van bedreigde soorten die niet meer in het reservaat voorkomen een groot probleem, vooral in voorheen soortenrijke droge heide en heischrale graslanden, en soms ook in natte situaties. Onderzoek heeft aangetoond dat de soorten niet terugkeren omdat een langlevende zaadvoorraad ontbreekt en hun verspreidingsvermogen vaak te gering is voor het sterk gefragmenteerde Nederlandse landschap. Herintroductie, wat buiten Nederland geen punt van discussie meer is, dient nu ook hier ernstig overwogen te worden. Ook het gebruik van maaisel of plagzoden uit referentiegebieden is kansrijk om dit probleem op te lossen (Bekker *et al.*, 2005).

In natte heiden en heischrale graslanden zijn combinaties van kleinschalig plaggen en hydrologische maatregelen – herstel van de invloed van licht gebufferd grondwater – optimaal gebleken, maar niet altijd mogelijk. Bekalking van het inrij gebied is een nieuwe en kansrijke herstelmaatregel om op landschapsschaal de negatieve gevolgen





van verzuring in zowel natte heide als zeer zwak gebu-ferde vennen te bestrijden. De bodem en het water zijn na één tot drie jaar weer op het oude bufferniveau. De vege-tatie van de vennetjes herstelt snel, terwijl dat proces in de natte heide wat trager lijkt te verlopen (Dorland *et al.*, 2005). In de toekomst kan deze beheermaatregel wellicht worden opgeschaald naar grotere landschapscomplexen. Zeer verheugend is verder dat de duurzaamheid van de onderzochte maatregelen toeneemt dankzij de bronge-

richte maatregelen tegen emissies van vooral zwavel en ook stikstof die steeds meer vruchten beginnen af te werpen. Ook de verschuiving in de depositie, van meer gere-duceerd naar geoxideerd stikstof is positief voor herstel van gevoelige systemen.

Literatuur

- Bekker, R.M., L.J.L. van den Berg, R.J. Strykstra & R. Verhagen 2005.** Heidevegetaties, zo gezaaid? Het opbrengen van maaisel als versnelde natuurontwikkelingmaatregel geëvalueerd. *De Levende Natuur* 106: 214-218.
- Berg, L.J.L. van den, E. Dorland, P. Vergeer, M.A.C. Hart, R. Bobbink & J.G.M. Roelofs, 2005.** Decline of acid-sensitive species in heathland can be attributed to ammonium toxicity in combination with low pH. *New Phytologist*, 66: 551-564.
- Berg, L.J.L. van den, C.J.H. Peters, M.R. Ashmore, & J.G.M. Roelofs, 2008.** Reduced nitrogen has a greater effect than oxidised nitrogen on dry heathland vegetation. *Environmental Pollution* 154: 359-369.
- Deyn, G.B. De, C.E. Raaijmakers, H.R. Zoomer, M.P. Berg, P.C. de Ruiter, H.A. Verhoef, T.M. Bezemer & W.H. van der Putten, 2003.** Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature* 422: 711-713.
- Deyn, G.B. De, C.E. Raaijmakers, J. van Ruijven, F. Berendse & W.H. van der Putten, 2004.** The response of nematodes from different trophic levels in the soil food web to the identity and diversity of plant species. *Oikos* 106: 576-586.
- Dorland, E., R. Bobbink, J.H. Messelink & J.T.A. Verhoeven, 2003.** Soil ammonium accumulation after sod cutting hampers the restoration of degraded wet heathlands. *Journal of Applied Ecology* 40: 804-814.
- Dorland, E., L.J.L. van den Berg, A.J. van de Berg, M.L. Vermeer, J.G.M. Roelofs & R. Bobbink, 2004.** The effects of sod cutting and liming on nitrification in heathland soils. *Plant and Soil* 265: 267-277.
- Dorland, E., L.J.L. van den Berg, E. Brouwer, J.G.M. Roelofs & R. Bobbink, 2005.** Catchment liming to restore degraded, acidified heathlands and moorland pools. *Restoration Ecology* 13: 302-311.
- Graaf, M.C.C. de, R. Bobbink, P.J.M. Verbeek & J.G.M. Roelofs, 1997.** Aluminium toxicity and tolerance in three heathland species. *Water Air and Soil Pollution* 98: 229-239.
- Graaf, M.C.C. de, P.J.M. Verbeek, R. Bobbink & J.G.M. Roelofs, 1998.** Restoration of species-rich dry heaths: the importance of appropriate soil conditions. *Acta Botanica Neerlandica* 47: 89-111.
- Graaf, M.C.C., R. Bobbink, N.A.C. Smits, R. van Diggelen & J.G.M. Roelofs, in voorbereiding.** Biodiversity, vegetation gradients and key biogeochemical processes in the heathland landscape.
- Jansen, J.A.M. & J.H.J. Schaminée, 2003.** Europese natuur in Nederland – Habitattypen. Utrecht. KNNV Uitgeverij.
- Kleijn, D., R.M. Bekker, R. Bobbink, M.C.C. de Graaf & J.G.M. Roelofs, 2008.** In search for key biogeochemical factors affecting plant species persistence in heathlands and acidic grasslands: a comparison of common and rare species. *Journal of Applied Ecology* 45: 1-8.
- Mouissie, A.M., 2004.** Seed dispersal by large herbivores – implications for the restoration of plant biodiversity. PhD-Thesis, University of Groningen.
- Mouissie, A.M., P. Vos, H.M.C. Verhagen & J.P. Bakker, 2005a.** Endozoochory by free-ranging, large herbivores: Ecological correlates and perspectives for restoration. *Basic and Applied Ecology* 6: 547-558.
- Mouissie, A.M., W. Lengkeek & R. van Diggelen 2005b.** Estimating adhesive seed dispersal distances: field experiments and correlated random walks. *Functional Ecology* 19:478-486.
- Ruijven, J. van, G.B. De Deyn & F. Berendse, 2003.** Diversity reduces invasibility in experimental plant communities: the role of plant species. *Ecology Letters*: 910-918.
- Ruijven, J. van, & F. Berendse, 2005.** Diversity-productivity relationships: Initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 695-700.