

# Landschapsverandering in het Hageland: extinctieschuld en kolonisatiekrediet van plantensoorten in semi-natuurlijke habitattypes

**Jozefien GOOVAERTS**

Promotor: Prof. Dr. Ir. O. Honnay  
Afdeling Ecologie, Evolutie en  
Biodiversiteitsbehoud

Co-promotor: Dr. T. Ceulemans  
Afdeling Ecologie, Evolutie en  
Biodiversiteitsbehoud

Proefschrift ingediend tot het  
behalen van de graad van  
Master of Science in de Biologie

Academiejaar 2016-2017

---

© Copyright by KU Leuven

Zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van zowel de promotor(en) als de auteur(s) is overnemen, kopiëren, gebruiken of realiseren van deze uitgave of gedeelten ervan verboden. Voor aanvragen tot of informatie i.v.m. het overnemen en/of gebruik en/of realisatie van gedeelten uit deze publicatie, wend u tot de KU Leuven, Faculteit Wetenschappen, Geel Huis, Kasteelpark Arenberg 11 bus 2100, 3001 Leuven (Heverlee), Telefoon +32 16 32 14 01.

Voorafgaande schriftelijke toestemming van de promotor(en) is eveneens vereist voor het aanwenden van de in dit afstudeerwerk beschreven (originele) methoden, producten, schakelingen en programma's voor industrieel of commercieel nut en voor de inzending van deze publicatie ter deelname aan wetenschappelijke prijzen of wedstrijden.

De data afkomstig van Waarnemingen.be blijven eigendom van Natuurpunt Studie vzw. Deze gegevens mogen niet door derden worden gebruikt zonder specifieke gebruiksovereenkomst.

# Dankwoord

---

Na een drukke periode van tien maanden, leg ik momenteel de laatste hand aan deze thesis met het schrijven van het dankwoord. Het was een periode waarin ik veel heb geleerd, zowel op wetenschappelijk als op persoonlijk vlak. Ik wil graag stilstaan bij de mensen die mij de afgelopen periode enorm hebben gesteund en geholpen.

Eerst en vooral wil ik Tobias Ceulemans bedanken. Door het beschikbaar stellen van dit thesisonderwerp gaf hij me de kans om mijn laatste jaar biologie af te sluiten in het mooie en voor mij vertrouwde Hageland. Daarenboven wil ik hem ook bedanken voor zijn uitstekende begeleiding. Zijn inzichten en suggesties waren zeer waardevol, en zijn enthousiasme inspireerde en motiveerde me tijdens het afwerken van deze thesis. Verder wil ik eveneens professor Olivier Honnay bedanken voor de begeleiding, het nalezen en het geven van feedback.

Kasper Van Acker, Eva en David wil ik bedanken voor hun hulp tijdens het veldwerk. Eva wil ik ook bedanken voor de hulp bij het tellen van de vele plantenzaden. Daarnaast wil ik Luc Vervoort en Bert Dervaux bedanken voor het verzamelen van Hagelands plantenzaadmateriaal.

Ook Natuurpunt en het Agentschap voor Natuur en Bos ben ik dank verschuldigd voor het verlenen van toestemming voor het uitvoeren van de herintroductie-experimenten. Daarenboven bedank ik Natuurpunt Studie voor het verstrekken van gegevens van Waarnemingen.be.

Specifiek bedank ik nog Maxime voor het beantwoorden van mijn R-vragen. In het bijzonder wil ik, als laatste mijn ouders en vrienden bedanken voor al hun steun, zowel moreel als financieel, en hulp doorheen het jaar, ik kon bij hen altijd terecht voor een luisterend oor.

# Inhoudsopgave

Dankwoord .....	i
Samenvatting .....	iv
Summary .....	v
1. Inleiding .....	1
1.1. Studiegebied: het Hageland .....	1
1.1.1. Landschapsgeschiedenis van het Hageland.....	2
1.2. Habitattypen in het studiegebied .....	5
1.2.1. Beschrijving .....	5
1.2.2. Verspreiding .....	9
1.2.3. Bedreigingen .....	11
1.3. Habitatfragmentatie .....	13
1.3.1. Conceptuele benaderingen .....	14
1.3.2. Gevolgen voor habitatfragmenten, soorten en individuen .....	15
1.3.3. Populatiegenetische gevolgen .....	16
1.3.4. Soortenbehoud.....	17
1.4. Extinctieschuld .....	18
1.4.1. Wanneer treedt extinctieschuld op? .....	19
1.4.2. Vaststellen van een extinctieschuld.....	20
1.5. Kolonisatiekrediet.....	22
1.5.1. Herintroductie.....	22
1.6. Doelstellingen .....	23
2. Materiaal & Methoden .....	25
2.1. Studiesoorten .....	25
2.2. Ruimtelijk-temporele analyse .....	26
2.2.1. Landschapsverandering doorheen de tijd.....	26
2.2.2. Soortendata.....	27
2.2.3. Analyse extinctieschuld en kolonisatiekrediet .....	27
2.3. Fitness analyse .....	29
2.3.1. Verzameling zaadmateriaal .....	29

2.3.2.	Kiemexperimenten in serre .....	30
2.3.3.	Herintroductie-experimenten .....	31
3.	Resultaten .....	33
3.1.	Ruimtelijk-temporele analyse .....	33
3.1.1.	Landschapsverandering doorheen de tijd .....	33
3.1.2.	Analyse extinctieschuld en kolonisatiekrediet .....	37
3.2.	Fitness-analyse.....	44
4.	Discussie.....	47
4.1.	Landschapsverandering doorheen de tijd .....	47
4.2.	Analyse extinctieschuld en kolonisatiekrediet .....	49
4.2.1.	Hooiland & heide .....	50
4.2.2.	Bos.....	55
4.3.	Fitness-analyse.....	57
4.4.	Conclusie .....	60
5.	Referenties.....	61
Addendum .....		A1
Risicoanalyse.....		A1
Bijkomende tabellen.....		A1

## Samenvatting

---

Gedurende de laatste eeuwen vonden, net zoals in de rest van West-Europa, grote landschapsveranderingen plaats in het Hageland, een regio in het noordoosten van Vlaams-Brabant. In dit onderzoek gaan we na in welke mate deze landschapsveranderingen hebben geleid tot extinctie, extinctieschuld of kolonisatiekrediet bij karakteristieke hooiland-, heide- en bossoorten.

Door de digitalisatie en analyse van zes historische kaarten van het Hageland, stelden we vast dat de huidige soortenrijkdom in heide- en hooilandfragmenten het best verklaard wordt door de historische oppervlakten van respectievelijk 1775 en 1990. We vonden verder vooral aanwijzingen van extinctieschuld. Deze zijn namelijk redelijk recent, vanaf de 19<sup>e</sup> eeuw, plots in oppervlakte afgenomen. Voor bosfragmenten was de huidige oppervlakte en fragmentouderdom het belangrijkste en vonden we eerder aanwijzingen voor kolonisatiekrediet. De ontbossing in het studiegebied startte immers reeds geruime tijd geleden, vanaf de 11<sup>e</sup> eeuw, en de bosoppervlakte is de laatste jaren bovendien terug toegenomen.

Daarnaast evalueerden we de fitness van een aantal Hagelandse relictpopulaties aan de hand van het kiemsucces. We vonden, in overeenstemming met vele andere studies, een significant positief effect van populatiegrootte voor zes van de negen bestudeerde soorten onder optimale omstandigheden en drie van de zes bestudeerde soorten onder veldomstandigheden. Daarenboven vonden we voor mengpopulaties, die waarschijnlijk hogere genetische variaties herbergen, duidelijk hogere kiempercentages dan natuurlijke populaties van dezelfde grootte.

De toekomstige betaling van de extinctieschuld in het studiegebied zal leiden tot het uitsterven van meerdere hooiland- en heidesoorten. Daarom is herstel en het voorkomen van verder verlies noodzakelijk. Daarnaast is, door de weinig persistente zaadbank van graslandspecialisten en de beperkte zaadverbreding in het momenteel versnipperde landschap, het handhaven van grote populaties of mengpopulaties waarschijnlijk de enige oplossing om langdurige overleving van deze soorten te garanderen.

## Summary

---

Over the last centuries major land changes took place in the Hageland region in north-eastern Flemish Brabant, parallel to the rest of Western Europe. In this research, we investigate the extent to which these land changes have led to extinction, extinction debt or colonization credit in characteristic grassland, heathland and forest species.

By digitizing and analysing six historical maps of the Hageland, we found that the current species richness in heath and grassland fragments is best explained by the historical areas of 1775 and 1990 respectively. We found evidence of extinction debt. These habitats have decreased in area only recently, since the 19<sup>th</sup> century. In forest fragments, the current area and fragment age was the most important in explaining the current species richness, and we found indications of colonization credit. The onset of deforestation in the study area took place in the 11<sup>th</sup> century, and forest area also increased in recent years.

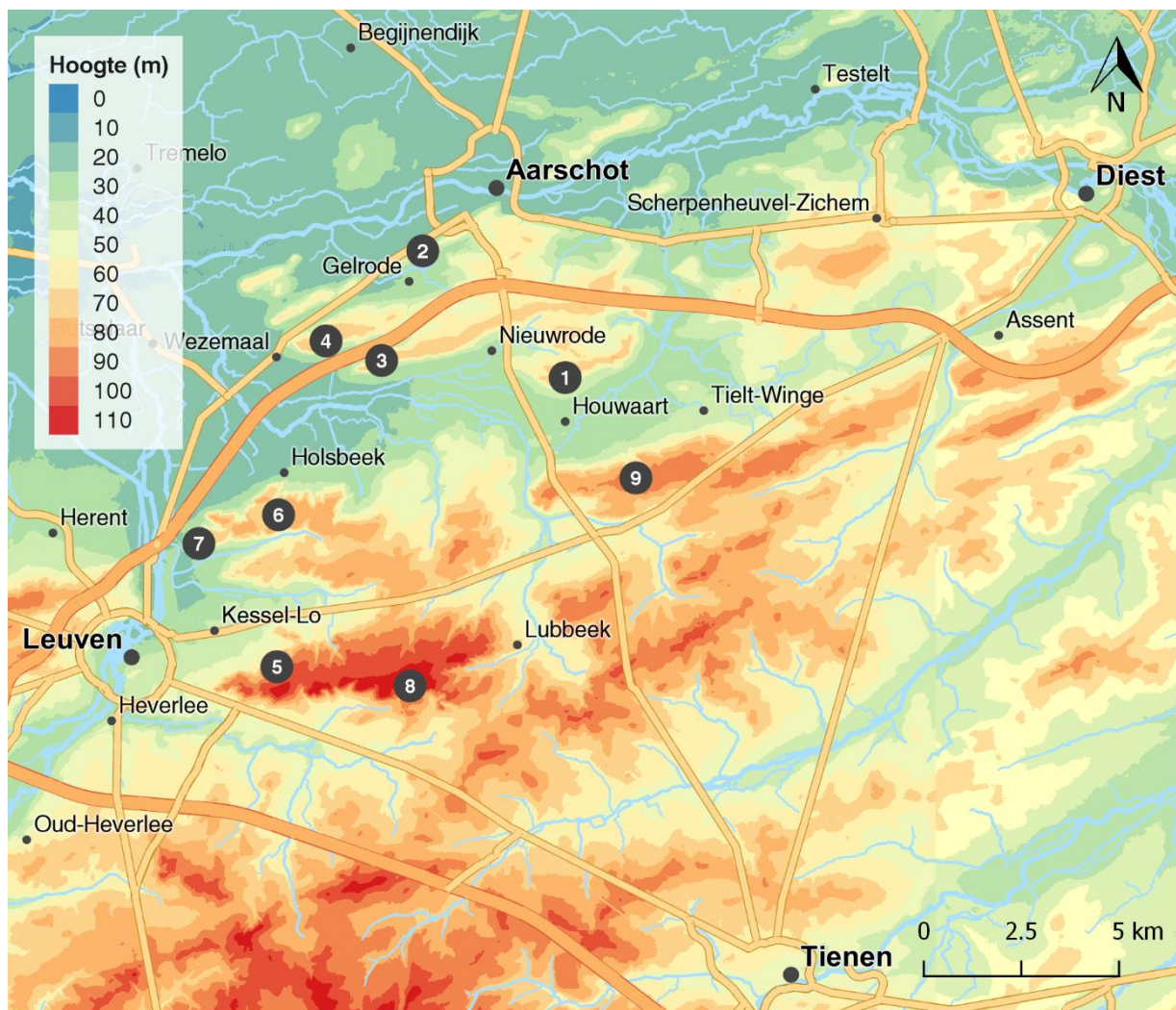
In addition, we evaluated the fitness of several relict populations of the Hageland based on germination. In accordance with many other studies, we found a significant positive effect of population size for six of the nine studied species under optimal conditions and three of the six studied species under field conditions. Furthermore, the mixed populations, which probably harbour higher genetic variation, had clearly higher germination percentages than natural populations of the same size.

The future payment of extinction debt in the study area will result in the extinction of several grassland and heath species. Therefore, recovery and the prevention of further loss are necessary. In addition, due to the low-persistent seedbank of many grassland specialists and the limited seed dispersion in the currently fragmented landscape, maintaining large populations or mixed populations is probably the only solution to ensure long-term survival of these species.

# 1. Inleiding

## 1.1. Studiegebied: het Hageland

Het Hageland is een 50 000 ha groot gebied dat ruwweg gelegen is tussen de steden Leuven, Aarschot, Diest en Tienen, in het oosten van de provincie Vlaams-Brabant en een klein deel in het westen van Limburg (Fig. 1). De noordgrens met de Antwerpse Kempen valt ongeveer samen met de Demervallei, terwijl men in het oosten de Demer en de Gete als natuurlijke begrenzing kan beschouwen. De Westgrens valt gedeeltelijk samen met de Dijlevallei. In het zuiden is er geen duidelijke natuurlijke begrenzing aanwezig, conventioneel wordt de steenweg die Leuven en Tienen verbindt als grenslijn met het zuidelijk Haspengouw genomen.



**Figuur 1.** Topografie van het Hageland met aanduiding van enkele typische Hagelandse heuvelruggen: (1) Houwaartseberg; (2) Eikelberg; (3) Beninksberg; (4) Wijngaardberg; (5) Heideberg; (6) Chartreuzenberg; (7) Kesselberg; (8) Pellenberg en (9) Roeselberg.

Het Hageland vormt een natuurlijk landschap waarbij het reliëf varieert van een tiental meter in het noorden tot ongeveer 100 meter boven de zeespiegel in het centrale en zuidelijke deel (Fig. 1). Langgerekte ZW-NO gerichte heuvelruggen, ‘Diestiaanheuvels’ die bestaan uit



ijzerzandsteen, wisselen af met valleien. De heuvels, met doorgaans vlakke toppen, hebben een micro-klimaat met thermofiele zuidhellingen en koele noordhellingen. Het Hageland bevindt zich op de overgang tussen de Brabantse leemstreek en de Kempische zandgronden. Het noorden sluit aan bij de Antwerpse Kempen en bestaat uit lemige zandgronden met duidelijke Podzolen. Het zuiden gaat over in de vruchtbare leemstreek van Haspengouw waarin Luvisolen met of zonder substraat domineren.

De hellingen van de Diestiaanheuvels worden gekenmerkt door het voorkomen van verscheidene warmte- en droogteminnende graslanden, heides en bosvegetaties. Deze Hagelandse heides verschillen in belangrijke mate van de Kempische heide door een hoger leemgehalte en een hoger ijzergehalte, in de vorm van glauconiet/ijzerzandsteen in de bodem. Naast deze hoger gelegen biotopen wordt het Hageland ook gekenmerkt door zijn natte valleigebieden, met name de Vallei van de Winge en de Motte en de Demervallei. Deze bevatten o.a. natte soortenrijke graslanden, moeras- en veengebieden en valleibossen.

### 1.1.1. Landschapsgeschiedenis van het Hageland

In het Hageland domineerde een aaneengesloten bosmassief het landschap tot in de 11<sup>e</sup> eeuw (Minnen en Van Kerckhove 2000). Dit bosmassief was oorspronkelijk een onderdeel van het Kolenwoud dat zich in de Romeinse periode uitstreekte van het noorden van Henegouwen tot aan de Demer en de Gete. Hedendaagse restanten van dit woud in Vlaams-Brabant zijn het Heverleebos, het Meerdaalwoud, het Zoniënwoud en het Hallerbos. Toen de Franken zich vanaf de 4<sup>e</sup>-5<sup>e</sup> eeuw in het huidige België vestigden, zochten zij de vruchtbaarste gebieden op met lichte, gemakkelijk te bewerken gronden. Daardoor kozen ze voor het zandleem- en leemgebied van Haspengouw dat reeds intens door de Romeinen in cultuur was gebracht. Daarom bleven vele bosgebieden in het Hageland relatief lang gespaard en behield de streek zijn bebost karakter. Voorbeelden van relictten van oude bosgebieden in het Hageland zijn het Troostenbergbos in Sint-Joris-Winge, het Chartreuzenbos in Holsbeek, het Tienbunderbos, het Mostingbos en delen van het Walenbos en het bos te Horst. Deze bosgebieden sloten in de middeleeuwen nog naadloos aan op het huidige Meerdaalwoud en Zonienwoud.

Vanaf de 10<sup>e</sup> eeuw kwam in heel West-Europa echter een massale ontginningsbeweging op gang door de toenemende bevolkingsdruk (Minnen en Van Kerckhove 2000). Hierdoor ontstonden grote, aaneengesloten akkercomplexen. Enkel de schrale gronden, die met de toenmalige technische beperkingen niet op een rendabele manier geëxploiteerd konden worden, bleven onaangeroerd. Ook belangrijke delen van het Hageland werden niet gespaard tijdens deze ontginningsbeweging. De streek bleef haar bebost karakter behouden, maar door de ontginningen ontstonden er in het bos cultuureilanden, waardoor het zijn aaneengesloten karakter verloor.

Tijdens de late middeleeuwen kende het Hageland een grote economische bloei. De Hagelandse bossen waren een belangrijke leverancier van hout en houtskool voor Brabant, en de houtkap was strikt gereguleerd. Het meest typische product was echter de wijn. In dit noordelijke deel van West-Europa waren de Hagelandse heuvels, met hun naar het zuiden gerichte hellingen, uitermate geschikt voor de teelt van de wijnstok (Minnen en Van Kerckhove 2000).

De bossen werden in de brede valleien onderbroken door drassige hooi- en moeraslanden. De hooilanden vervulden een belangrijke functie, aangezien gras tot voor een paar decennia het basisruwvoeder voor vee vormde (Hermy et al. 2004). Maïs, de huidige vervanger van dat ruwvoeder werd toen nog niet verbouwd. Er waren bijgevolg grote oppervlakten nodig om voldoende hooi te produceren. Er bestonden bovendien nog geen tractoren, waardoor paarden, die zelf ook grote verbruikers van hooi zijn, als lastdier en transportmiddel werden gebruikt. De grote oppervlakten grasland waren bijgevolg rechtstreeks het gevolg van een agrarisch-economisch systeem. Eerst werden de gemakkelijk toegankelijke drogere gronden in hooiland omgezet, waarna ook de moeilijker bewerkbare natte valleigronden omgezet werden. Natte en venige beekdalen werden voorzien van afwateringssloten en greppels. Bossen en laagveenmoerassen werden omgezet in grasland, en op de drogere plaatsen, in akkers. Het resultaat was meestal een zeer soortenrijke vegetatie. De toenmalige graslanden waren halfnatuurlijke vegetaties waarbij de soortensamenstelling enkel door de mens werd beïnvloed via het maai- en graasregime. Plantensoorten vestigden zich spontaan afhankelijk van de standplaatsomstandigheden en de aanwezige zaadbronnen. Al dan niet natuurlijke overstromingen zorgden voor een regelmatige en gespreide aanvoer van nutriënten, die vanuit ecologisch standpunt opnieuw waardevolle en soortenrijkere vegetaties opleverden.

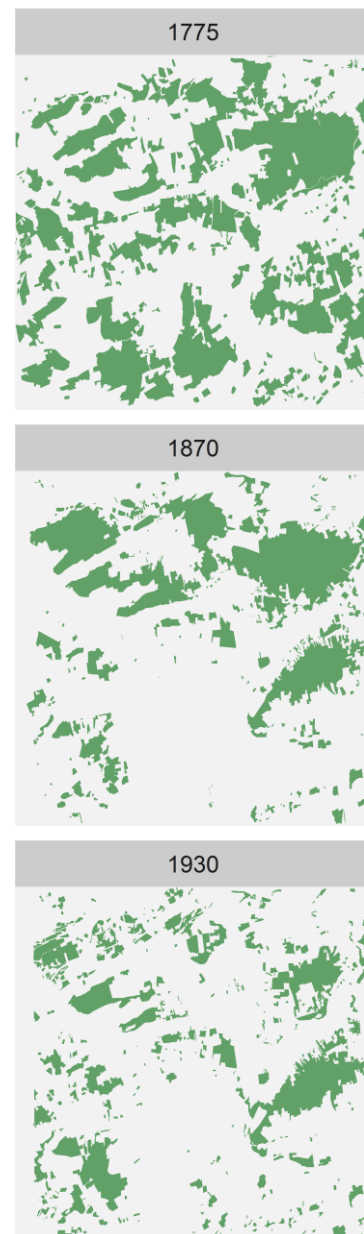
Vanaf de Middeleeuwen, met de introductie van akkerbouw en veeteelt, ontwikkelden zich op de zandgronden eveneens droge heidevegetaties. Dit was mogelijk door de degradatie en achteruitgang van de boshabitats. Beweiding en de tijdelijke ingebruikname van voormalige bosbodems voor landbouwactiviteiten zorgden voor verarming van de bodem. Het afbranden van de droge heide was een klassieke onderhoudstechniek. Hierdoor werd de heide sterk verjongd en kon een hogere biomassa-productie bereikt worden. Met de opkomst van grootschalige schapenteelt voor de commerciële lakenhandel kenden de droge heides een sterke uitbreiding (Bastiaens en Deforce 2005).

Door allerlei tegenslagen in de 15<sup>e</sup> en 16<sup>e</sup> eeuw belandde het Hageland voor lange tijd in een sociaaleconomische afzondering (Minnen en Van Kerckhove 2000). Pas in de 18<sup>e</sup> eeuw herwonnen Demerstadjes hun functie van regionale marktcentra. Het Hageland werd door steenwegen ontsloten, en de Demer werd bevaarbaarder gemaakt. In de tweede helft van de 18<sup>e</sup> eeuw werden eerder onaangeroerde gronden verder in cultuur gebracht. Heides en bossen moesten in vruchtbare landerijen omgezet worden. De bossen op de noordelijke heuvelruggen

met schrale gronden werden echter niet vervangen door akkerlanden. Op sommige heuvels werden de loofbomen op grote schaal vervangen door voor de mijnbouw meer interessante naaldbomen, een cultuur die zich in de 19<sup>e</sup> eeuw verder zou uitbreiden. In de Demervallei werden tussen ca. 1780 en 1850 talrijke hooi- en weilanden omgezet in akkerland. Dit werd noodzakelijk door de aanhoudende bevolkingsdruk en door het ontwerpen van verbeterde ploegen, geschikt voor de zware kleigronden. In de vochtigste veengebieden van de Demervallei werd turf gestoken.

In 1847, na de zware landbouwcrisis van de jaren 1840 verplichte de Belgische regering de gemeentebesturen hun gronden te ontginnen of te verkopen. Het gevolg was dat nu ook de grote bosrestanten op de Hagelandse heuvels omgezet werden in landbouwgrond (Fig. 2). De schrale gronden konden, dankzij de invoering van de kunstmest, in cultuur worden gebracht. Aan het einde van de 19<sup>e</sup> eeuw bleek de schapenteelt in Australië veel goedkoper waardoor schapenkuddes in Europa uit het landschap verdwenen. De heidegebieden werden omgezet naar landbouwgrond of werden beplant met naaldhout (Minnen and Van Kerckhove 2000). Sommige heides of graslanden waren te nat om omgezet te worden in landbouwgrond en verbosten spontaan door het stopzetten van beheer. Zo ontstond bijvoorbeeld het Walenbos in Tielt-Winge (De Keersmaecker et al. 2004).

Na de Eerste Wereldoorlog kwam een bloeiende fruit- en groententeelt tot stand (Minnen en Van Kerckhove 2000). Eerst verschenen op de zuidhellingen van de heuvels perzikbomen en op de zandige, lagere gronden asperges en aardbeien. Recenter zijn heel wat Hagelandse boeren zich met succes gaan toeleggen op het laagstamfruit, waarvan de 'Jonagold' er boventuit steekt. Vanaf 1950 tot diep in de jaren 1980 werden ook steeds meer hooilanden beplant met populieren waardoor de vallei steeds meer toegroeide. De vraag naar hooi daalde immers enorm door de opkomst van de auto, en het daarmee gepaard gaande verminderde gebruik van paarden. Langs de wegen spreidde een sterke bebouwing uit. Het Hageland werd ontdekt als woongebied en enkele van de meest waardevolle natuurgebieden werden hierdoor opgeofferd. Op die manier werden ganse heuvelruggen omgezet in woonparken.



**Figuur 2.** Ontbossing in de 18<sup>e</sup> en 19<sup>e</sup> eeuw geïllustreerd aan de hand van de oppervlakten bos in 1775, 1870 en 1930.

## 1.2. Habitattypen in het studiegebied

### 1.2.1. Beschrijving

#### Heischrale graslanden en heides

Heischrale graslanden zijn typische vegetaties van vrij schrale, zwak tot matig zure bodems. Ze behoren tot het *Nardo-galion* verbond (Zwaenepoel et al. 2002a). Droge heide behoort tot de Struikhei-orde (*Calluno-Ulicetea*) en natte heide behoort tot het Dophei-verbond (*Ericion tetralicis*). In het studiegebied van deze thesis komt vrijwel geen natte heide voor. Daarom richten we ons in wat volgt voornamelijk op droge heides en heischrale graslanden.

Beide habitattypes zijn ontstaan en in stand gehouden door het extensief gebruik van gras- en hooilanden in grote delen van Europa en kunnen beschouwd worden als plagioclimax (Galvnek and Jank 2008). Het jaarlijks afvoeren van nutrinten (met name stikstof en fosfor) door hooien en begrazing zonder bemesting, resulteerde in weinig productieve, soortenrijke plantengemeenschappen (Decler 2007).

In heischrale graslanden domineren grassen zoals Borstelgras (*Nardus stricta*), Tandjesgras (*Danthonia decumbens*), Pijpenstrootje (*Molinia caerulea*) en Gewoon struisgras (*Agrostis capillaris*), en kruidachtige soorten, eventueel in combinatie met dwergstruiken met een geringe bedekking. Een boomlaag is vrijwel volledig afwezig. Dit habitat wordt gekenmerkt door een hoge soortenrijkdom (> 20 plantensoorten/m<sup>2</sup>) (Veen et al. 2009). Heischrale graslanden die voorkomen op lemige zandbodems zijn opvallend soortenrijker. In Vlaanderen komen verschillende types heischrale graslanden voor, waartussen het onderscheid weliswaar vaak moeilijk te maken valt en vele overgangsvormen bestaan (Zwaenepoel et al. 2002, Decler 2007):

- Vochtig zuur heischraal grasland (*Gentiano pneumonanthes-Nardetum*): Vochtig en droog heischraal grasland hebben een aantal gemeenschappelijke kenmerkende soorten zoals Tormentil (*Potentilla erecta*), Mannetjesereprijs (*Veronica officinalis*), Hondsviooltje (*Viola canina*), Borstelgras (*N. Stricta*) en Tandjesgras (*D. decumbens*). De soorten die kenmerkend zijn voor vochtig heischraal grasland zijn Heidekartelblad (*Pedicularis sylvatica*), Liggende vleugeltjesbloem (*Polygala serpyllifolia*), Gevlekte orchis (*Dactylorhiza maculata*), Blauwe knoop (*Succisa pratensis*), Klokjesgentiaan (*Gentiana pneumonanthe*) en Dopheide (*Erica sp.*). Blauwe knoop (*S. pratensis*) en Gevlekte orchis (*D. maculata*) zijn eveneens terug te vinden in blauwgraslanden, Klokjesgentiaan (*G. pneumonanthe*) en Dopheide (*Erica sp*) in vochtige heide.
- Droog zuur heischraal grasland (*Galio hercynici-Festucetum ovinae*): In droog heischraal grasland groeien de indicatieve soorten Zandblauwtje (*Jasione montana*), Zandzegge (*Carex arenaria*), Schapenzuring (*Rumex acetosella*) en Muizenoor (*Pilosella officinarum*). Daarnaast zijn eveneens Liggend walstro (*Galium saxatile*),

Hondsviooltje (*V. canina*), en Mannetjesereprijs (*V. officinalis*) te vinden. Er worden soms twee verschillende varianten onderscheiden: één met Rode dophei (*Erica cinerea*), en één met boszoomplanten zoals Echte guldenroede (*Solidago virgaurea*) en Hengel (*Melampyrum pratense*). De laatste komt vaak voor in het studiegebied.

- ‘Kalkrijk’ heischraal grasland (*Festuco rubrae-Genistelletum sagittallis* of *Betonico-Brachypodietum*): Vaak wordt verondersteld dat dit subtype in Vlaanderen enkel voorkomt op de Sint-Pietersberg/Tiendeberg (Kanne), maar (relict)voorbeelden worden tot in het studiegebied over de hele leemstreek gevonden (o.a. Dupae 2004). Het is typisch voor meer basenrijke, leemrijke bodems vergeleken met het droog en vochtig heischraal grasland. Het wordt gekenmerkt door een groot aantal soorten waaronder Borstelgras (*N. Stricta*), Tandjesgras (*D. decumbens*), Welriekende nachtorchis (*Platanthera bifolia*), Gevinde kortsteel (*Brachypodium pinnatum*), Bevertjes (*Briza media*), Betonie (*Stachys officinalis*), Kleine bevernel (*Pimpinella saxifraga*) en Ruige leeuwentand (*Leontodon hispidus*).

Heidevegetaties zijn soortenarmer dan heischrale graslanden en worden gedomineerd door dwergstruiken zoals Struikhei (*Calluna vulgaris*). Plaatselijk kan boom- of struikopslag van Grove den (*Pinus sylvestris*), Zomereik (*Quercus robur*), Ruwe berk (*Betula pendula*), Sporkehout (*Rhamnus frangula*), Brem (*Cytisus scoparius*), Jeneverbes (*Juniperus communis*) of Bramen (*Rubus spp.*) optreden. In droge heides kunnen mossen en korstmossen abundant voorkomen. De vegetatiestructuur en -samenstelling hangt sterk af van de voedselrijkdom van de bodem, het gevoerde beheer, de voorgeschiedenis en de ouderdom van Struikhei (*C. vulgaris*) (Decler 2007). De vegetatie is gevarieerder naarmate de bodem beter gebufferd is tegen verzuring, bijvoorbeeld in meer leemrijke bodems. Een soortenrijkere heide wordt eveneens bekomen wanneer de groei van dwergstruiken in toom gehouden wordt door bijvoorbeeld maai- of graasbeheer. In Vlaanderen onderscheidt men vaak de volgende heidetypen (Vandenbussche et al. 2002, Decler 2007):

- Droge heide met veel mossen en korstmossen, Stekelbrem (*Genista anglica*) en Kruipbrem (*Genista pilosa*): de heide is gevarieerd met een groot aandeel oude struiken die opengevallen of afgestorven zijn door bijvoorbeeld hevige vorst, zomerdroogte of een plaag van de Heidekever (*Lochmaea suturalis*). Hierdoor stijgen de vestigingsmogelijkheden voor mossen en korstmossen door de grotere lichtbeschikbaarheid. Dit type wordt voornamelijk aangetroffen in oude duingebieden.
- Droge heide met Blauwe bosbes (*Vaccinium myrtillus*): deze soort is abundanter in de droge heide bij verdere ontwikkeling van het humusprofiel en komt vaak voor in een overgangszone van heide naar een open Eiken-Berkenbos. Dit type heeft in het studiegebied een zwaartepunt voor Vlaanderen.
- Droge heide met Rode dopheide (*Erica cinerea*): vegetaties waarin deze soort overheerst zijn zeldzaam in Vlaanderen, voornamelijk omdat deze Atlantische soort

haar noordelijke verspreidingsgrens bereikt in onze contreien. Deze soort groeit zowel in heischrale graslanden als in gesloten, droge tot vochtige heide gedomineerd door Struikhei (*C. vulgaris*) en vergezeld van Gewone dophei (*Erica tetralix*).

- Droge heiden met open Bremstruwelen (*Cytisus scoparius*): door stikstoffixatie in de wortelnodules van deze vlinderbloemigen worden deze heidestruiken groter. Mogelijk andere voorkomende soorten zijn Gaspeldoorn (*Ulex europaeus*), Braam (*Rubus spp.*), en de zeldzame parasiet op verschillende bremsoorten, de Grote bremraap (*Orobancha rapum-genistae*).

## Hooilanden

### *Glanshaverhooiland*

Glanshaverhooilanden zijn gebonden aan onbemeste, matig vochtige, neutrale tot basische, en enigszins voedselrijke bodems die ontstaan zijn door het historische hooi- en graasregime (Decler 2007). Momenteel komt dit type door het afnemen van beheer en de intensivering van de landbouw enkel nog voor in natuurreservaten en op bermen en dijken. Typische kensoorten zijn Glanshaver (*Arrhenatherum elatius*), Gewoon reukgras (*Anthoxanthum odoratum*), Groot streepzaad (*Crepis biennis*), Grote bevernel (*Pimpinella major*), Rapunzelklokje (*Campanula rapunculus*), Glad walstro (*Galium mollugo*) en Beemd kroon (*Knautia arvensis*).

### *Dotterbloemgrasland*

Dit habitatype is vooral te vinden op vochtige, gemaaide hooilanden. De vrij voedselrijke bodem zorgt voor de aanwezigheid van een hoogproductieve vegetatie met typische soorten als Echte koekoeksbloem (*Silene flos-cuculi*), Grote ratelaar (*Rhinanthus angustifolius*), Brede orchis (*Dactylorhiza majalis*), Kale jonker (*Cirsium palustre*), Bosbies (*Scirpus sylvaticus*) en Gewone dotterbloem (*Caltha palustris*). Veel dotterbloemgraslanden zijn tegenwoordig aanwezig in een verruigingsfase door verminderd hooibeheer (Decler 2007).

### *Blauwgrasland*

Blauwgraslanden komen voor op onbemeste, in de winter natte en in de zomer oppervlakkig uitgedroogde bodems. Er komen zowel types op mineraalrijke als types op meer venige bodems voor. Typische soorten zijn Blauwe zegge (*Carex panicea*), Zeegroene zegge (*Carex flacca*), Blonde zegge (*Carex hostiana*), Tandjesgras (*D. decumbens*), Pijpenstrootje (*M. caerulea*) en Blauwe knoop (*S. pratensis*). Deze graslanden worden één keer per jaar gehooid. In Vlaanderen komen twee types voor, één met basenrijk kwelwater en één op (zwak) zure bodems. Bij het stopzetten van het hooibeheer treedt verruiging op en verschijnen soorten als Melkeppe (*Peucedanum palustre*), Moerasspirea (*Filipendula ulmaria*), Gewone engelwortel (*Angelica sylvestris*) en Echte valeriaan (*Valeriana officinalis*) (Zwaenepoel et al. 2002b).

## Bossen

### *Elzenbroekbossen*

Elzenbroekbossen zijn voornamelijk te vinden op eerder venige bodems, met regelmatig langdurig stagnerend oppervlaktewater of met een sterke kweltoevoer (Decler 2007). Elzenbroekbossen hebben een eerder beperkte nutriëntenbeschikbaarheid, en komen in zure tot pH-neutrale bodems voor. Mesotrofe broekbossen kunnen ontstaan door spontane successie van andere vallei-ecotopen zoals natte hooilanden en in tegenstelling tot de meeste andere bostypen, kunnen ze relatief snel grotere aaneengesloten entiteiten met een hoge natuurwaarde vormen. In dit type bos komen heel wat vochtminnende soorten voor zoals Bitterzoet (*Solanum dulcamara*), Gele lis (*Iris pseudacorus*) en Grote kattenstaart (*Lythrum salicaria*), naast soorten van meer droge standplaatsen zoals Gewone braam (*Rubus fruticosus*), Brede stekelvaren (*Dryopteris dilatata*) en Wijfjesvaren (*Athyrium filix-femina*) (Durwael et al. 2000).

### *Eiken-Berkenbossen*

Zuurminnende Eiken-Berkenbossen zullen in Vlaanderen meestal evolueren naar de climaxvegetatie Eiken-Beukenbossen. Enkel op zeer voedselarme zandgronden in de Kempen gaat deze successie zeer traag. Indien de strooisellaag en schaduwboomsoorten zoals de Beuk (*Fagus sylvatica*) verwijderd kunnen worden, kunnen Eiken-Berkenbossen eveneens in stand worden gehouden. Dominerende boomsoorten zijn Zomereik (*Quercus robur*), Ruwe (*Betula pendula*) en Zachte berk (*Betula pubescens*), vaak in combinatie met Wilde lijsterbes (*Sorbus aucuparia*) en Ratelpopulier (*Populus tremula*). De stuiklaag kan Sporkehout (*Rhamnus frangula*) en berk bevatten. De kruidlaag is arm aan soorten en bestaat vooral uit grassen en kruiden van zure bodems zoals Bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*), Blauwe bosbes (*V. myrtillus*) en Struikhei (*C. vulgaris*) (Durwael et al. 2000).

### *Eiken-Beukenbossen*

Eiken-Beukenbossen komen op vrij voedselarme zand- en zandleemgronden met een relatief lage pH voor. Deze bostypen zijn te herkennen aan verschillende zuurtolerante soorten zoals Lelietje-van-dalen (*Convallaria majalis*), Dalkruid (*Maianthemum bifolium*), Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*), Blauwe bosbes (*V. myrtillus*), Valse salie (*Teucrium scorodonia*) of Bosanemoon (*Anemone nemorosa*). In onze streken is vaak zowel Zomer- (*Q. robur*) als Wintereik (*Quercus petraea*) de dominante boomsoort. Daarnaast komen ook Beuk (*F. sylvatica*), en plaatselijk Gewone esdoorn (*Acer pseudoplatanus*), Es (*Fraxinus excelsior*) en Zoete kers (*Prunus avium*) voor. Bij de vochtige variant kan Zwarte els (*Alnus glutinosa*), Zachte berk (*B. pubescens*) en Geoorde wilg (*Salix aurita*) aanwezig zijn (Durwael et al. 2000).

### *Essen-Eikenbossen*

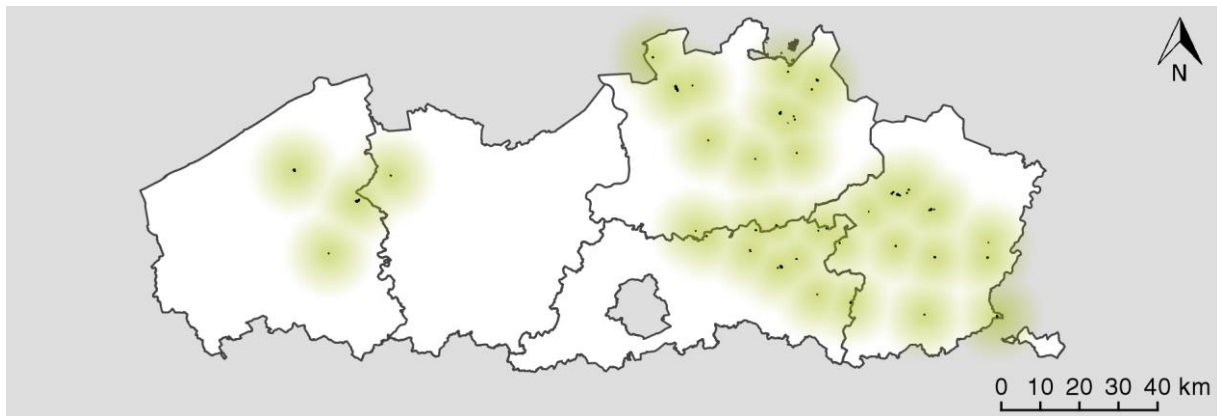
De voedselrijkdom en zuurtegraad van de bodem is bij Essen-Eikenbossen variabel waardoor twee subtypes onderscheiden kunnen worden. Eén type komt voor op vrij voedselarme leembodems met zuurtolerante voorjaarssoorten als Bosanemoon (*A. nemorosa*), Gele

dovennetel (*Lamium galeobdolon*) en Grote muur (*Stellaria holostea*). Het andere type komt voor op minder zure en iets voedselrijkere bodems met sleutelsoorten als Bosbingelkruid (*Mercurialis perennis*), Slanke sleutelbloem (*Primula elatior*), Eenbes (*Paris quadrifolia*) en Daslook (*Allium ursinum*). Doorheen het jaar kan de vochttoestand sterk wisselen door de aanwezigheid van een stuwwatertafel en een ondiepe grondwatertafel in natte gronden. De boomlaag bestaat uit een combinatie van Zomereik (*Q. robur*), Wintereik (*Q. petraea*), Es (*F. excelsior*), Haagbeuk (*Carpinus betulus*) en Linde (*Tilia*). Beuk (*F. sylvatica*) komt nauwelijks voor als dominante boomsoort doordat het bostype periodiek te vochtig is (Durwael et al. 2000).

## 1.2.2. Verspreiding

### Heischrale graslanden en heides

Heischrale graslanden zijn in Europa wijdverspreid en komen over grote oppervlakten voor in gebergten. In het laagland zijn ze zeldzamer en beperkt tot kleinere oppervlakten (Smits et al. 2008). In Vlaanderen zijn heischrale graslanden een van de meest bedreigde habitattypen met een oppervlakte van ongeveer 300 ha (Van Uytvanck et al. 2012) (Fig. 3). In goed ontwikkelde vorm zijn heischrale graslanden in Vlaanderen nog slechts marginaal aanwezig. De belangrijkste oppervlaktes bevinden zich in de Kempen, in het Hageland en lokaal in de Vlaamse Zandstreek. Vaak bevinden de heischrale graslanden zich enkel nog in bermen langs de weg of kanalen, en in bosdreven. (Decleer 2007).

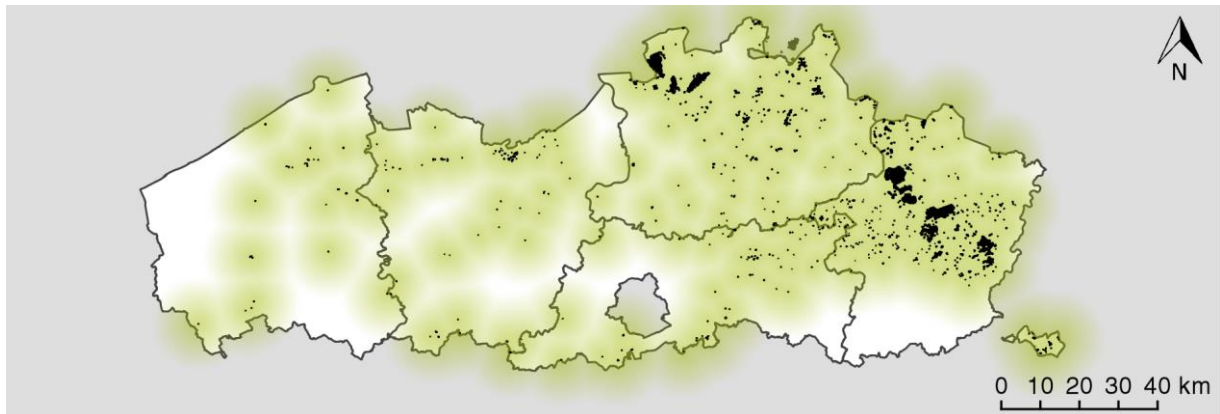


**Figuur 3.** Heischrale graslanden in Vlaanderen. De fragmenten van dit habitatype zelf zijn aangeduid in het zwart en voor verbeterde zichtbaarheid omgeven door een groene gloed. Databron: Biologische Waarderingskaart (INBO).

Heides behoren eveneens tot de zeer zeldzame biotopen in Vlaanderen waarvan de natte heiden met hoogveenelementen en hoogvenen nagenoeg verdwenen zijn (Vandenbussche et al. 2002). Droge heide, met ca. 5000 ha in Vlaanderen is iets minder zeldzaam (Van Uytvanck et al. 2012), en komt vooral voor in de Kempen met grote gebieden voornamelijk in militaire domeinen en enkele Vlaamse natuureservaten zoals de Kalmthoutse Heide (Fig. 4). Kleinere oppervlakten heide zijn te vinden op de toppen van de Hagelandse Diestiaanheuveld, op dekzanden en andere geïsoleerde zure bodems in Vlaams-Brabant en Oost- en West-Vlaanderen. Deze heides hebben



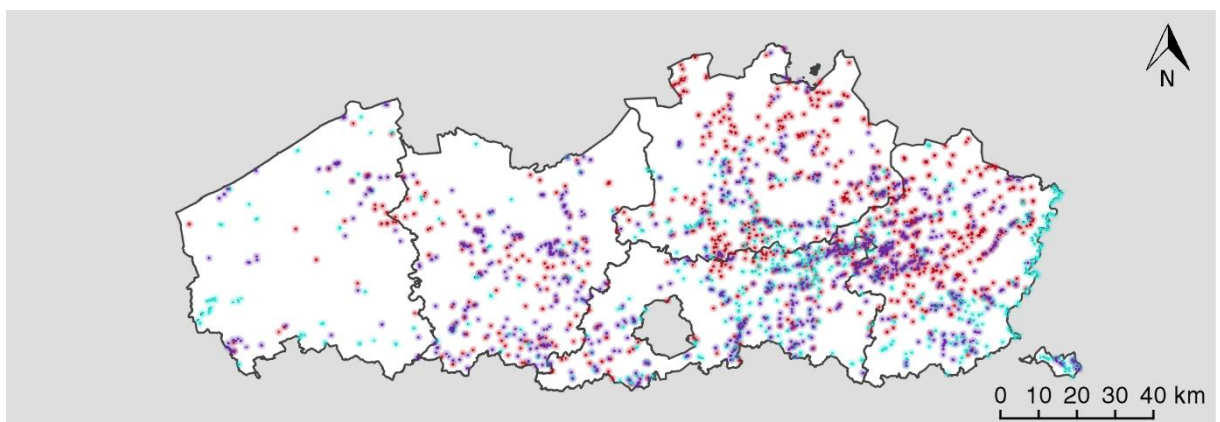
van nature een gedeeltelijk andere soortensamenstelling dat de grotere Kempense heides als gevolg van regionale verschillen in bodemgesteldheid en voorgeschiedenis (Decler 2007).



**Figuur 4.** Droge heide in Vlaanderen. De fragmenten van dit habitattype zelf zijn aangeduid in het zwart en voor verbeterde zichtbaarheid omgeven door een groene gloed. Databron: Biologische Waarderingskaart (INBO).

### Hooilanden

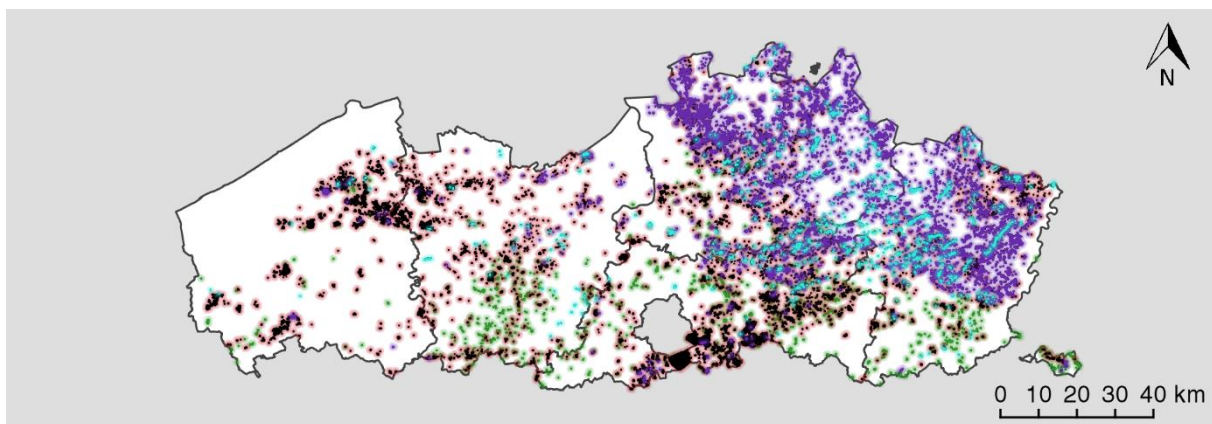
Glanshavergraslanden (blauw in Fig. 5) komen in Vlaanderen vooral in verarmde vorm voor, waarbij de typische kensoorten meestal ontbreken. Langs wegbermen komen algemene afgeleide vegetaties voor met soorten als Wilde peen (*Daucus carota*), Fluitenkruid (*Anthriscus sylvestris*), Gewone berenklauw (*Heracleum sphondylium*), Knoopkruid (*Centaurea jacea*) en Gewone margriet (*Leucanthemum vulgare*). Dotterbloemgraslanden (paars in Fig. 5) komen over heel Vlaanderen voor, met het zwaartepunt in het Hageland en de Vlaamse Ardennen. In de Kempen en in de Demervallei komt het type van de voedselarmere standplaatsen regelmatig voor. In het westen van Vlaanderen zijn enkel een paar voorbeelden aanwezig in reservaten. Blauwgraslanden (rood in Fig. 5) in goed ontwikkelde vorm zijn uiterst zeldzaam in Vlaanderen. Ze komen onder andere nog verspreid voor in het Torfbroek te Kampenhout, de Schijnvallei te Ranst, de Pomperik-Dorpsbeemden in Diepenbeek, de Langdonken in Herselt en in Vorsdonkbos-Turfputten te Aarschot, dat gelegen is in het studiegebied (Decler 2007).



**Figuur 5.** Glanshaverhooilanden (blauw), dotterbloemgraslanden (paars) en blauwgraslanden (rood) in Vlaanderen. Databron: Biologische Waarderingskaart (INBO).

## Bossen

Elzenbroekbossen (blauw in Fig. 6) zijn vooral te vinden in moerassige depressies van riviervalleien in de zand- en zandleemstreek. Slechts enkele honderden hectares hiervan zijn goed ontwikkeld. Een voorbeeld van dit type in het studiegebied is het Walenbos in Tielt-Winge. Eiken-Berkenbossen (paars in Fig. 6) zijn in goed ontwikkelde vorm zeldzaam in Vlaanderen, en komen vooral in de Kempen voor. Eiken-Beukenbossen (rood in Fig. 6) zijn eveneens in goed ontwikkelde vorm zeldzaam in Vlaanderen. Deze bossen zijn dominant aanwezig in grote mesofiele loofboscomplexen in Vlaanderen. Essen-Eikenbossen (groen in Fig. 6) zijn vrij zeldzaam in Vlaanderen. De meerderheid van deze bossen komen voor in de leemstreek van Oost-Brabant en Limburg waar ze vrijwel in alle middelgrote en grote voedselrijke loofboscomplexen aanwezig zijn (Decleer 2007).



**Figuur 6.** Elzenbroekbossen (blauw), Eiken-Berkenbossen (paars), Eiken-Beukenbossen (rood) en Essen-Eikenbossen (groen) in Vlaanderen. Databron: Biologische Waarderingskaart (INBO).

### 1.2.3. Bedreigingen

Vele semi-natuurlijke habitattypen zijn de afgelopen 250 jaar verdwenen door toegenomen urbanisatie, oprukkende intensieve landbouw met kunstmest, plantages van bomen en het verlaten van traditioneel beheer gevolgd door spontane verbossing (o.a. Poschlod en WallisDeVries 2002, Luoto et al. 2003). Hierdoor is de oppervlakte van deze habitats sterk achteruitgegaan en zijn de overblijvende snippers sterk geïsoleerd. Vele kenmerkende soorten zijn regionaal uitgestorven, of slechts aanwezig op enkele locaties. Grotere oppervlakten semi-natuurlijke habitattypen komen bijna uitsluitend voor in natuurresevaten en militaire domeinen. Daar staan ze echter onder druk door vermesting, verzuring en verdroging van de bodem (Smits et al. 2008). Kleinere fragmenten kunnen aangetroffen worden in goed beheerde wegbermen, in parken en langs bospaden. Deze relictpopulaties zijn sterk onderhevig aan toevalsprocessen en worden bedreigd door wegverharding, onaangepast bermbeheer en intensieve betreding (Decleer 2007).

## Veranderingen in landgebruik

Tot aan het begin van de 20<sup>ste</sup> eeuw maakten open semi-natuurlijke habitattypen onderdeel uit van het traditionele agropastorale landschap. Droge heide werd gebruikt als graasgrond en voor de winning van stalstrooisel, wintervoeding, brandstof, en honing. De droge heide werd hiervoor op een vrij intensieve manier beheerd door het te branden, maaien, kappen en begrazen. Hooilanden werden op dezelfde manier in stand gehouden. De kalkrijke heischrale graslanden werden vaak als gemeenschappelijke grond gebruikt door schaapkuddes (Van Uytvanck et al. 2012). Door de opkomst van intensieve en meer productieve landbouwmethoden en de bevolkingstoename werden deze habitats echter omgezet in akkerland of woongebied.

## Antropogene impact op de biogeochemische cycli

Toegenomen industriële activiteiten en het gebruik van kunstmest zijn belangrijke oorzaken van soortenverlies wereldwijd. Nutriëntenvervuiling gebeurt enerzijds door de aanvoer van stikstof (N), onder andere via atmosferische depositie, en anderzijds door een toename van plantbeschikbaar fosfor (P). Stikstofdepositie is meer dan verdubbeld gedurende de laatste honderd jaar als gevolg van de intensivering van de landbouw en verhoogde verbranding van fossiele brandstoffen door verkeer en industrie (Fowler et al. 2005). Jaarlijks wordt er gemiddeld 37 kg N/ha jaar in Vlaanderen aan depositie afgezet (Demolder et al. 2015). Semi-natuurlijke habitats zijn erg gevoelig voor stikstofdepositie. De kritische bovengrens voor een goede habitatkwaliteit ligt voor de meeste habitattypen tussen de 7 en 15 kg N/ha/jaar (Declerck 2007).

De mechanismen die aan de grondslag liggen van het verlies aan soorten ten gevolge van stikstof- en fosforaanrijking zijn toxische effecten, verhoogde gevoeligheid voor ziektes en andere milieustressoren, veranderende mutualistische relaties, bodemverzuring en eutrofiëring (Olsson en Tyler 2004, Ashmore et al. 2011).

### *Eutrofiëring*

Op korte termijn veroorzaakt stikstofdepositie en fosfor-aanrijking een toename in de beschikbaarheid aan nutriënten in de bovengrond. Dit leidt tot een toename in primaire productie in stikstof en fosfor gelimiteerde habitats, zowel door verhoogde groei van bestaande soorten als door invasie van nieuwe, productievere soorten (Ashmore et al. 2011). De verhoogde plantengroei leidt tot verhoogde competitie voor licht en ander voedingselementen (Hautier et al. 2009). Veel karakteristieke soorten van semi-natuurlijke habitats, typisch voor voedselarme milieus, kennen een beperkte biomassa-productie en grootte, en zijn bijgevolg gevoelig voor verminderde rekrutering en competitieve uitsluiting door lichtlimitatie (de Graaf et al. 2004, Hautier et al. 2009).

## *Acidificatie*

Menselijke activiteiten dragen onrechtstreeks bij tot de verzuring van de bodem, wat een belangrijke bedreiging vormt voor de soortenrijkdom en het functioneren van terrestrische ecosystemen (Chen et al. 2013). Een belangrijke oorzaak van door de mens veroorzaakte verzuring is depositie van stikstof onder de vorm van ammoniak, afkomstig van de veeteelt. Uitspoeling van het gevormde nitraat treedt makkelijk op, waardoor relatief meer nitrificatie dan denitrificatie plaatsvindt, wat leidt tot een netto verzuring van de bodem. Ook zwaveldepositie, afkomstig van de uitstoot van SO<sub>2</sub> door de verbranding van kolen en olie in de industrie en het wegverkeer heeft een verzurend effect op de bodem (van Turnhout et al. 2008). Hierbij vindt een netto input van zuurequivalenten plaats door de oxidatie tot SO<sub>3</sub> en de hydrolyse tot zwavelzuur. In systemen die door het grondwater gevoed worden, kan verdroging leiden tot verzuring. Verzuring treedt hierop doordat de aanvoer van bufferende kationen stopt (Horswill et al. 2008).

Bodemverzuring beïnvloedt de beschikbaarheid van voedingsstoffen en potentieel toxische metalen waardoor het aantal soorten dat deze condities kunnen tolereren vermindert (Schuster en Diekmann 2003). Er treedt een verschuiving op van buffering door uitwisseling van basische kationen (voornamelijk calcium, magnesium, kalium en natrium) naar buffering door aluminium. De basische kationen gaan in oplossing en spoelen in naar de diepere bodemlagen waardoor de plantbeschikbaarheid ervan vermindert. De aluminium-, H<sup>+</sup>, mangaan- en ijzerconcentratie in het bodemvocht neemt toe en de calciumconcentratie daalt waardoor de Al/Ca verhouding stijgt. Aluminium is erg toxisch voor veel soorten van heischrale graslanden wanneer deze in oplossing gaat, zeker als er weinig calcium aanwezig is. Dit gebeurt onder een pH-waarde van 4-4.5. Er werd eveneens veelvuldig experimenteel aangetoond dat verhoogde ammoniumbeschikbaarheid bij lage bodem pH, negatieve effecten kan hebben op de kieming en groei van graslandsoorten als Valkruid (*Arnica montana*), Rozenkransje (*Antennaria dioica*), Hondsviooltje (*V. canina*), Kleine Tijm (*Thymus serpyllum*) en Zandblauwtje (*J. montana*) en bossoorten als Dalkruid (*M. bifolium*) en Lelietje-der-dalen (*C. majalis*). (de Graaf et al. 1998, de Graaf et al. 2009, Dorland et al. 2003, Van Den Berg et al. 2005, Kleijn et al. 2008).

## 1.3. Habitatfragmentatie

Habitatfragmentatie wordt gedefinieerd als een proces waarin een uitgestrekt habitat omgezet wordt in een aantal kleinere *patches* met een kleinere oppervlakte die geïsoleerd zijn van elkaar door een matrix van minder- tot ongeschikt habitat (Wilcove et al. 1986). Menselijke activiteiten (intensieve landbouw, bosbouw, stedelijke ontwikkeling, enz.) hebben in belangrijke mate geleid tot fragmentatie van natuurlijke habitats. De eigenschappen van habitatfragmenten, zoals grootte, vorm, kwaliteit, en isolatie zijn radicaal veranderd over grote

delen van de wereld. Habitatfragmentatie heeft vier belangrijke componenten (Wilcox en Murphy 1985, Andr n 1994):

- Vermindering van totale oppervlakte beschikbaar habitat (habitatverlies);
- Verhoging van het aantal habitatfragmenten;
- Vermindering van de gemiddelde fragmentgrootte;
- Verhoging van de gemiddelde afstand tussen deze fragmenten.

Fragmentatie is een belangrijk aandachtspunt in de conservatiebiologie, zowel omdat veel habitats hierdoor gedegrademd worden, als dat vele natuurgebieden geisoleerde fragmenten zijn geworden of dreigen te worden (Saunders et al. 1991, Fahrig 2003).

### 1.3.1. Conceptuele benaderingen

De eilandtheorie (MacArthur en Wilson 1967) heeft een belangrijke invloed uitgeoefend in het stimuleren van de ecologische interesse in gefragmenteerde landschappen. Dit model wijst op de relatie tussen de oppervlakte en isolatiegraad enerzijds, en het aantal soorten op een eiland anderzijds. Het voorspelt dat de soortenrijkdom op een eiland bepaald wordt door een dynamisch evenwicht tussen de snelheid van kolonisatie door nieuwe soorten op het eiland en de snelheid van het uitsterven van aanwezige soorten. Habitatfragmenten kunnen beschouwd worden als ‘eilanden’ in een ‘zee’ van ontwikkeld land, en deze theorie verschaft een kwantitatieve benadering voor het bestuderen van hun biota. Dit heeft in het verleden vele studies gestimuleerd waarin de soortenrijkdom in habitatfragmenten gerelateerd werd aan de oppervlakte en isolatiegraad van dat fragment, de belangrijkste factoren in het eilandbiogeografie model.

Een ander belangrijk concept dat veel aandacht heeft gekregen in de conservatiebiologie is het metapopulatie-concept van Levins (1969). Levins’ metapopulatie is een systeem dat bestaat uit lokale populaties die individuele habitat *patches* bezetten, die onderling verbonden zijn door migratie. Het klassieke metapopulatie model gaat ervan uit dat lokale populaties uitsterven waardoor de habitat *patches* vrijkomen. De metapopulatie als een geheel kan overleven door een evenwicht tussen extinctie en kolonisatie (Levins 1969, Hanski en Gilpin 1997, Hanski en Gaggiotti 2004). In een bredere zin is elke verzameling van lokale populaties die via migratie met elkaar verbonden zijn een metapopulatie, ongeacht het optreden van extincties (Hanski en Gilpin 1997). Van belang zijn de ruimtelijk geori nteerde interacties tussen individuen die de dynamiek van de metapopulatie als een geheel kunnen veranderen (Hanski en Gaggiotti 2004).

De ontwikkeling van de landschapsecologie leidde tot nieuwe inzichten over habitatfragmenten en landschapsveranderingen. Het concept van *patches* en verbindende corridors in een matrix oefende een belangrijke invloed uit (Forman en Godron 1981). Het concept wees op het belang van de ruimtelijke context van de habitatfragmenten. Het landschap rond overblijvende habitatfragmenten is sterk veranderd tijdens het fragmentatieproces. In tegenstelling tot

eilanden, worden habitatfragmenten en hun biota bijgevolg sterk beïnvloed door fysische en biologische processen in het bredere landschap. De isolatie van een fragment hangt bovendien niet enkel af van de afstand tot een soortgelijk fragment, maar ook van de positie in het landschap, de omliggende landgebruiken en de verspreidingscapaciteit van individuen en soorten (Saunders et al. 1991, Ricketts 2001).

### 1.3.2. Gevolgen voor habitatfragmenten, soorten en individuen

#### Stochastische effecten

Grote habitatfragmenten bevatten meer soorten dan kleine fragmenten om verschillende redenen. Een groot fragment bevat bijna altijd een grotere verscheidenheid aan landschapselementen en (micro)niches, waardoor meer soorten kunnen voorkomen. Het is waarschijnlijk dat grote fragmenten zowel algemene soorten als zeldzamere soorten herbergen, die hogere eisen stellen, terwijl een klein fragment vaak vooral algemene soorten bevat. Kleine fragmenten hebben bovendien kleinere populaties van een bepaalde soort dan grote fragmenten, en kleine populaties zijn gevoeliger voor extinctie dan grote populaties (Henle et al. 2004).

In kleine populaties zullen zelden alle individuen zich met evenveel succes voortplanten waardoor slechts een fractie van de aanwezige allelen worden doorgegeven aan de nakomelingen. Dit proces is volledig toevallig: bepaalde allelen zullen uit de populatie verdwijnen, terwijl andere meer frequent worden. Genetische drift is het proces van verlies aan allelen. Sommige allelen zullen gefixeerd worden, voor een bepaald gen zal er bijgevolg nog slechts één allel aanwezig zijn. Hierdoor daalt de graad van heterozygositeit in de populatie (Young en Clarke 2000). Vooral kortlevende planten zijn gevoelig aan genetische drift doordat zij zich frequenter voortplanten. Eenjarige planten hebben slechts één kans om hun genetisch materiaal aan de volgende generatie door te geven (Honnay et al. 2008). Genetische drift leidt eveneens tot toenemende genetische verschillen tussen populaties doordat in elke kleine populatie andere allelen verloren gaan, en deze door de beperkte migratie niet aangevuld worden (Breyne en Mergeay 2011, Vanden Broeck et al. 2015). Dit leidt tot verhoogde genetische differentiatie tussen populaties. Enkel de uitwisseling van allelen tussen populaties door pollen- en/of zaadtransport kan dit proces van toenemende differentiatie en verlies aan allelen stoppen (Honnay et al. 2008).

#### Verbreidingslimitatie

Fragmenten die geïsoleerd zijn van andere gelijkaardige *patches* door een grote afstand zullen minder soorten bevatten dan minder geïsoleerde fragmenten. Relatief weinig individuen van een bepaalde soort zullen emigreren naar een geïsoleerd fragment. Met toenemende isolatiegraad kunnen kleine plantpopulaties aanzienlijk lijden onder verstoorde mutualistische interacties met bestuivers of zaadverbreiders doordat pollen niet meer verspreid worden

(Tschamtko en Brandl 2004). Immigratieprocessen zijn belangrijk, zowel omdat ze kleine populaties kunnen ‘redder’ van extinctie (*rescue effect*), als uitgestorven populaties kunnen vervangen (Brown en Kodric-Brown 1997, Piessens et al. 2004, 2005). Dit is in overeenkomst met de eilandtheorie van Mac Arthur and Wilson (1967) die stelt dat grotere gebieden een hoger soortenaantal hebben en kleinere, geïsoleerde gebieden een kleiner soortenaantal omdat migratie en (her)kolonisatie bemoeilijkt wordt door de grote onderlinge afstand tussen gebieden.

### Effecten op de voortplanting

Met toenemende isolatiegraad lijden kleine populaties bovendien aan verminderde kruisbestuiving tussen individuen. Effecten van zowel populatiegrootte als plantdichtheid op kruisbestuiving zijn voor diverse kruidachtige soorten waargenomen (Raijmann et al. 1994, Karron et al. 1995), net zoals toegenomen zelfbestuiving in kleine populaties een correlatie vertoonde met een lagere fitness (Oostermeijer et al. 1994, Buza et al. 2000).

### Allee-effecten

Allee-effecten veroorzaken een fitness-afname bij populaties met een gering aantal individuen, die kunnen leiden tot kritische populatiedrempels onder welke populaties dreigen uit te sterven (Courchamp et al. 2008). Vele mechanismen kunnen leiden tot een Allee-effect, waaronder hogergenoemde effecten zoals pollenlimitatie.

### Randeffecten

Fragmentatie maakt *patches* kleiner en kleiner waardoor hun omtrek:oppervlakte-ratio toeneemt. Deze ongunstige verhouding zorgt ervoor dat kleinere habitats gevoeliger zijn voor randeffecten. Antropogene processen zoals verzuring, vermessing, druk van invasieve soorten of natuurlijk processen zoals ziektes en effecten van licht/temperatuur zijn intensiever aan de rand. Het randgebied zal uiteindelijk in kwaliteit achteruitgaan waardoor de kwaliteit van het kerngebied ook beïnvloed zal worden (Harper et al. 2005).

### 1.3.3. Populatiegenetische gevolgen

Bovenstaande gevolgen van habitatfragmentatie leiden tot inteeltdepressie en genetische erosie. Inteeltdepressie kan rechtstreeks voortvloeien uit het verminderd aantal potentiële partners in kleine populaties, of indirect door verminderde of gewijzigde activiteit van pollinatoren. Wanneer genetisch verwante individuen zich met elkaar voortplanten, stijgt de kans op homozygositeit. Dit vergroot de kans dat nakomelingen nadelige effecten ondervinden van recessieve allelen waardoor de overlevingskans van het individu daalt (Honnay en Jacquemyn 2010).

Significant verlies aan genetische diversiteit in kleine populaties als gevolg van recente habitatfragmentatie is voor verschillende plantensoorten vastgesteld (van Treuren et al. 1991, Prober and Brown 1994, Vergeer et al. 2003b). Op lange termijn zorgt genetische erosie ervoor dat populaties weinig genetische variatie vertonen, waar natuurlijke selectie op kan inwerken, waardoor hun evolutionair potentieel vermindert (Young en Clarke 2000). Hierdoor vermindert het potentieel aan adaptieve responsen wat het langdurig voortbestaan van populaties in een versnipperd landschap hypothekeert. Op korte termijn zal een verminderde diversiteit aan allelen die selectief voordelig zijn een directe invloed uitoefenen op de individuele fitness en daardoor op de populatie demografie. Voor planten werd vastgesteld dat een gebrek aan zaadzetting in kleine populaties het gevolg was van verminderde genetische diversiteit (Vergeer et al. 2003a).

De beschreven effecten van habitatfragmentatie op de instandhouding van populaties kunnen ervoor zorgen dat populaties terecht komen in een zogenaamde extinctiespiraal (Fig. 7; Frankham et al. 2002).



**Figuur 7.** De extinctiespiraal. Externe invloeden leiden tot kleinere populaties, die meer geïsoleerd raken van elkaar. Daardoor zijn deze populaties meer onderhevig aan genetische drift en inteelt, welke een negatieve invloed hebben op de fitness en de kansen op aanpassing aan de externe invloeden verkleint. Versterkt door toevallige veranderingen in de omgeving leidt dit tot een verdere afname van de populatiegrootte, waardoor genetische drift en inteelt verder kunnen toenemen, enz. Gewijzigd overgenomen van Frankham et al. (2002).

#### 1.3.4. Soortenbehoud

Uit het voorgaande is het duidelijk dat het behoud van soorten en populaties een groot aantal individuen vergt, wat bereikt wordt door onderling verbonden of grote habitats. Kimura en Ohta (1969) toonden via populatiesimulaties aan dat wanneer de ‘Minimale Levensvatbare Populatiegrootte’ (MLP) 500 individuen bedraagt, het aantal allelen dat verloren gaat door



toevallige genetische drift gelijk is aan het aantal allelen dat ontstaat door mutaties. Onder deze waarde zullen er allelen verloren gaan waardoor het behoud van de soort in gedrang komt. Enkel voor populaties met meer dan 500 individuen is het verlies aan allelen van een aanvaardbaar niveau en zijn de populaties in staat evolutieve weerstand te bieden tegen veranderde omgevingsomstandigheden (Honnay en Jacquemyn 2010). Er dient echter rekening worden gehouden met het feit dat het om de zogenaamde effectieve populatiegrootte gaat, en niet om de waargenomen of de censuspopulatiegrootte. Meerdere studies tonen immers aan dat de populatiegrootte waarbij een duurzaam populatiebehoud bekomen wordt, afweek van de gestelde 500 individuen van Kimura en Ohta (1969), omdat dit aantal werd afgeleid in een 'ideale populatie' (Traill et al. 2007, Honnay en Jacquemyn 2010). Een ideale populatie wordt beschreven als een populatie waarbij elk individu evenveel bijdraagt tot de reproductie, er evenveel mannetjes als vrouwtjes aanwezig zijn, er geen jaarlijkse variatie in het reproductief succes is, de individuen niet extreem genetisch verwant zijn met elkaar en de partnerkeuze volledig toevallig is. Enkel in een ideale populatie is de censuspopulatiegrootte gelijk aan de effectieve populatiegrootte. Natuurlijke populaties zijn vrijwel nooit ideaal, en hun effectieve populatiegrootte is vaak aanzienlijk kleiner dan de censuspopulatiegrootte. Voor het behoud van soorten impliceert dit dat om een MLP van 500 te realiseren, het aantal individuen in de populatie meestal veel hoger dient te zijn dan 500 (Honnay en Jacquemyn 2010). Frankham (1995) vond dat de verhouding tussen de effectieve- en de censuspopulatiegrootte gemiddeld ongeveer 0.10 bedraagt. Dit houdt in dat om een MLP van 500 te bekomen, in theorie de populatie uit ongeveer 5000 individuen moet bestaan.

## 1.4. Extinctieschuld

Habitatverlies, klimaatverandering en invasieve soorten zijn wereldwijd de belangrijkste bedreigingen voor de biodiversiteit (Thomas et al. 2004, Ewers en Didham 2006). De effecten van deze wereldwijde veranderingen leiden in sommige gevallen rechtstreeks tot extinctie. Echter, vaak is er een aanzienlijke relaxatietijd nodig voordat in grootte afnemende populaties verdwijnen na milieu-verstoringen. Deze uitgestelde extinctie, extinctieschuld genoemd, is een belangrijke factor in het behoud van biodiversiteit. Extinctieschuld resulteert in de aanwezigheid van soorten in habitatfragmenten die uiteindelijk zullen verdwijnen. Hierdoor kan de huidige *patch* bezetting de draagkracht van het aanwezige landschap overschatten.

Het concept dat soorten in eerste instantie habitatveranderingen kunnen overleven, maar later toch extinctie ondergaan zonder verdere habitatveranderingen, kent een lange geschiedenis. Het werd voor het eerst geconceptualiseerd in de biogeografische eilandtheorie (MacArthur en Wilson 1967) en later verder uitgewerkt door Diamond (1972) die de term 'relaxatietijd' introduceerde. Relaxatietijd is de tijd verstreken sinds het habitatverlies totdat het nieuwe evenwicht bereikt is en alle extinctions hebben plaatsgevonden.

Extinctieschuld kan makkelijk onopgemerkt blijven. Het is belangrijk om met dit fenomeen rekening te houden in behoudsplannen. Als de extinctieschuld groot is, wordt het aantal effectief bedreigde soorten vaak onderschat (Hanski en Ovaskainen 2002) en daardoor eveneens de gevolgen van habitatverlies en andere wereldwijde milieuveranderingen. Een groot deel van de natuurlijke habitats zijn in de afgelopen decennia verloren- of in kwaliteit achteruitgegaan. Hierdoor zou extinctieschuld in veel overgebleven natuurlijke gemeenschappen een algemeen fenomeen kunnen zijn. Echter, zolang de soorten die voorspeld zijn uit te sterven, blijven bestaan, is er tijd over voor herstelmaatregelen (Kuussaari et al. 2009).

#### 1.4.1. Wanneer treedt extinctieschuld op?

De waarschijnlijkheid en omvang van extinctieschuld is afhankelijk van de levensgeschiedenissenmerken van een bepaalde soort, de configuratie van de habitat *patches*, de tijd sinds het habitat werd gewijzigd en de aard van de wijziging. Volgens theoretische modellen beïnvloeden volgende factoren de tijd tot extinctie nadat een metapopulatie onder een extinctiedrempel valt (Hanski en Ovaskainen 2002):

- De intensiteit van de omgevingsverandering;
- De generatietijd van de soort;
- De beschikbaarheid van stabiele grote *patches* die als source-populatie fungeren.

De relaxatietijd tot extinctie kan bijzonder lang zijn voor soorten die net onder hun extinctiedrempel leven, bijvoorbeeld wanneer net te weinig habitat aanwezig is voor hun instandhouding op lange termijn. Volgens empirische studies komen vertraagde extincties vaker voor bij soorten die een trage turnover in individuensamenstelling vertonen dan soorten met een snelle turnover (meerjarige vs. eenjarige plantensoorten) (Vellend et al. 2006, Bommarco et al. 2014). Extincties kunnen uitgesteld worden indien één of meerdere ontwikkelingsstadia van bepaalde soorten bestand zijn tegen de verslechterde habitatkwaliteit. Veel klonaal voortplantende organismen kunnen een grote levensduur bereiken door de overleving en proliferatie van fysiologisch min of meer onafhankelijke *ramets*, bijvoorbeeld door middel van een netwerk van ondergrondse organen zoals bij Lelietje-van-dalen (*C. majalis*). Dormante levensstadia zoals zaadbanken en zoöplankton ei-capsules kunnen eveneens extinctie uitstellen in ongunstige milieuomstandigheden (Mergeay et al. 2008, Saar et al. 2012). Populaties kunnen overleven door het voortbestaan van langlevende individuen of dormante levensstadia ondanks verslechterde milieuomstandigheden (Lee et al. 2011).

Microhabitatspecificiteit en de verspreidingscapaciteit van de soort kunnen eveneens extinctieschuld beïnvloeden. Extinctieschuld wordt eerder gevonden in habitat specialistische soorten dan in generalistische soorten omdat deze meer gevoelig zijn voor de habitatveranderingen (Kuussaari et al. 2009). De kans dat extinctieschuld optreedt kan hoog zijn in landschappen waar grote habitat *patches* (Gonzalez 2000, Ferraz et al. 2003) en hoge

connectiviteit (Brooks et al. 1999) overblijven, zelfs na ernstig habitatverlies of achteruitgang. De vertraging kan echter moeilijk te detecteren zijn in dergelijke landschappen door de langzame reactie van populaties die juist onder hun extinctiedrempel leven. De tijd sinds de landschapsverstoring is van cruciaal belang vanwege de mogelijkheid dat de extinctieschuld al betaald is (Adriaens et al. 2006).

#### 1.4.2. Vaststellen van een extinctieschuld

Extinctieschuld is een proces dat moeilijk vast te stellen en te meten is. Soorten kunnen verschillend reageren op extinctieprocessen, en het is moeilijk zeer kleine populaties van bijna uitgestorven soorten te detecteren en te tellen. Omwille van deze complicaties, hebben de meeste metingen van extinctieschuld een grote graad van onzekerheid. In het algemeen is het meten van extinctieschuld betrouwbaarder hoe meer uitgebreide gegevens over historische en huidige biodiversiteitspatronen en landschapsstructuur voorhanden zijn. Er bestaan verschillende methoden om extinctieschuld vast te stellen, grotendeels afhankelijk van de beschikbare data. Het uitgangspunt van veel methoden is een positieve soort-oppervlakte relatie en de veronderstelling dat de soortenrijkdom in evenwicht was voor het habitatverlies plaatsvond (Kuussaari et al. 2009).

**Vaststellen van extinctieschuld door gebruik te maken van historische en huidige habitatkarakteristieken (Fig. 8a).** Indien de huidige soortenrijkdom beter correleert met historische landschapsvariabelen in vergelijking met huidige landschapsvariabelen, kan dit wijzen op een extinctieschuld (Lindborg en Eriksson 2004, Piessens en Hermy 2006, Lindborg 2007).

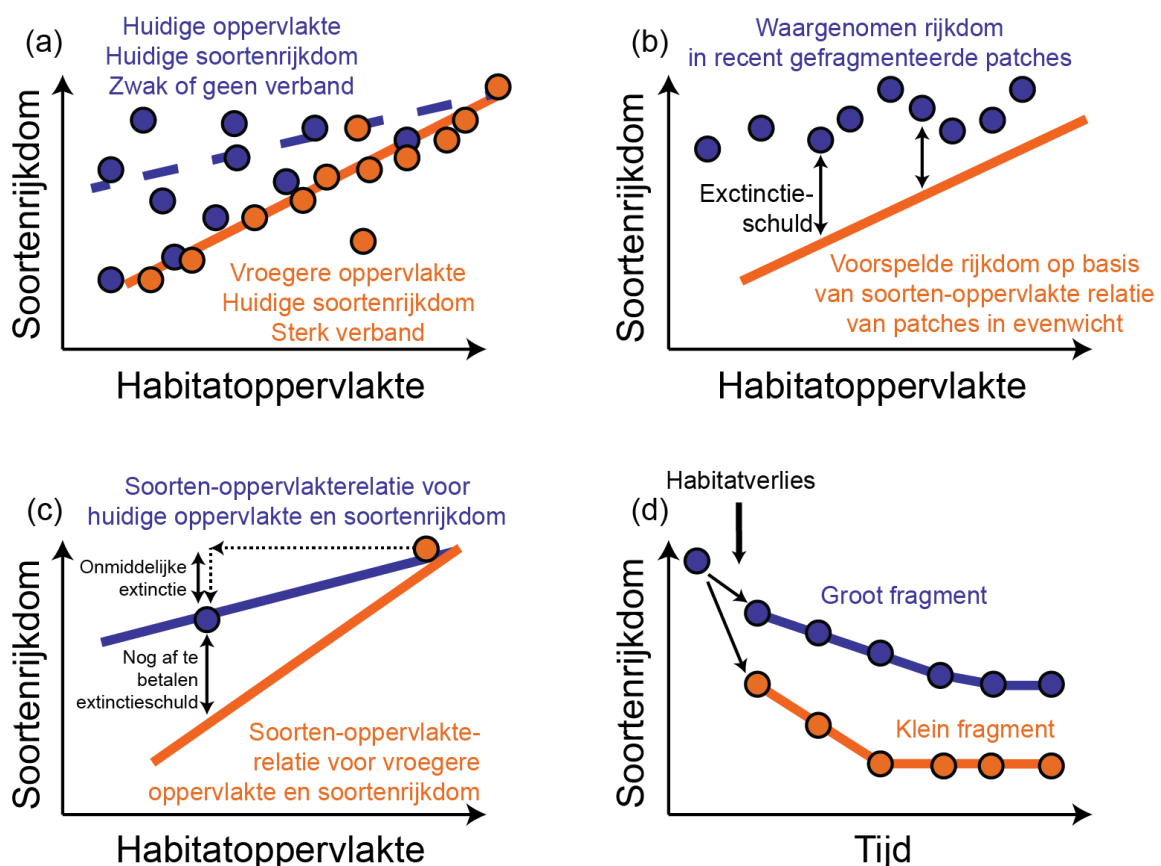
**Vaststellen van extinctieschuld door het vergelijken van huidige stabiele met onstabiele landschappen (Fig. 8b).** Op basis van de soortenrijkdom in gebieden in evenwicht (i.e. constante oppervlakte en connectiviteit gedurende lange periodes), kunnen voorspellingen gemaakt worden omtrent het te verwachten aantal soorten in gebieden die recent veranderingen hebben ondergaan. Het voorkomen van meer soorten dan verwacht zou mogen worden op basis van systemen in evenwicht wijst op een extinctieschuld. Deze methode kan gebruikt worden om het aantal soorten die gaan uitsterven, te voorspellen, waarbij de extinctieschuld het verschil in waargenomen en te verwachten soortenrijkdom bedraagt. Deze benadering kan gebruikt worden door alle data te verdelen in evenwicht en niet-evenwicht subsets, door een stabiel referentehabitat van andere regio's te kiezen, of door gekende soort-oppervlakte relaties kenmerkend voor het stabiele habitat te gebruiken (Cousins 2006, Helm et al. 2006).

**Vaststellen van extinctieschuld op basis van historische en huidige soortenrijkdom en habitatkarakteristieken (Fig. 8c).** Indien de relatie tussen het historische habitatoppervlakte en soortenrijkdom gekend is, is het mogelijk om het verwacht aantal soorten voor de huidige oppervlakte nauwkeuriger te bepalen dan met de voorgaande methode. Het is zowel mogelijk

om historische extinctions onmiddellijk na het fragmentatieproces, als de nog af te betalen extinctionschuld te bepalen (Brooks en Balmford 1996).

**Extinctionschuld vaststellen op basis van tijdreeksgegevens (Fig. 8d).** Wanneer zowel herhaalde gegevens over het voorkomen van soorten als gegevens over landschapsveranderingen aanwezig zijn voor een voldoende lange periode, kunnen relaxatietijden en historische extinctions bepaald worden. Deze gegevens zijn echter zelden beschikbaar (Polus et al. 2007).

**Extinctionschuld vaststellen voor één bepaalde soort door gebruik te maken van empirische populatiedata en spatiale modelleringen.** Toekomstige extinctions kunnen afgeleid worden uit empirische gegevens over de populatiegroeisnelheid van een bepaalde soort in gefragmenteerde habitats. Negatieve groeisnelheden wijzen op een daling van de populatiegrootte en bijgevolg op extinctie op lange termijn. Het combineren van dergelijke empirische gegevens en modelleringen is een potentieel krachtige methode voor het vaststellen van extinctionschuld (Herben et al. 2006).



**Figuur 8.** Vier benaderingen voor het evalueren van extinctionschuld. (a) Vaststellen van extinctionschuld door gebruik te maken van historische en huidige habitatkarakteristieken. (b) Vaststellen van extinctionschuld door het vergelijken van huidige stabiele met onstabiele landschappen. (c) Vaststellen van extinctionschuld op basis van historische en huidige soortenrijkdom en habitatkarakteristieken. (d) Extinctionschuld vaststellen op basis van tijdreeksgegevens. Gewijzigd overgenomen uit Kuussaari et al.(2009).

## 1.5. Kolonisatiekrediet

Naast extinctie van soorten kan eveneens kolonisatie van soorten in dynamische landschappen na wijzigingen in de kwaliteit of connectiviteit plaatsvinden met een zekere relaxatietijd (Jackson en Sax 2010). Vertragingen kunnen veroorzaakt worden door beperkte verbreiding, het ontbreken van zaadbronnen (Verheyen et al. 2003), of door suboptimale lokale omstandigheden die vestiging, overleving of reproductie voorkomen (Jacquemyn et al. 2003, Piqueray et al. 2013).

Verbreiding van soorten wordt bepaald door de dichtheid, nabijheid en productiviteit van bronpopulaties en door verbeidingsmechanismen, in het bijzonder die van invloed zijn op lange afstandsverbreiding (Kinlan en Hastings 2005). Vestiging en overleving zijn vaak afhankelijk van geschikte lokale condities en verminderde competitie met gevestigde soorten (Jacquemyn et al. 2003). Vestiging van nieuwe soorten vereist daardoor vaak verstoringen die geschikte condities creëren en het verwijderen van reeds gevestigde soorten (Beckage en Clark 2003). Het ontwikkelen van duurzame populaties vergt meerdere generaties van populatiegroei onder gunstige omstandigheden. Het voortbestaan en de groei van populaties kunnen belemmerd worden door Allee effecten indien de koloniserende populaties klein zijn (Courchamp et al. 2008). Tot slot kunnen stochastische factoren de kans verminderen dat kleine, geïsoleerde populaties zullen standhouden of aanleiding zullen geven tot extra koloniserende individuen.

Extinctieschuld en kolonisatiekrediet zorgen beiden voor een vertraging in het verwezenlijken van het biodiversiteitsevenwicht na een bepaalde ingreep. Extinctieschuld vertegenwoordigt de afname van de biodiversiteit, terwijl kolonisatiekrediet de positieve bijdrage aan de biodiversiteit vertegenwoordigt. Zodra extinctieschuld en kolonisatiekrediet zijn afbetaald, is de gemeenschap in evenwicht. Indien extinctieschuld de kolonisatiekrediet overschrijdt, zal de gemeenschap een netto verlies aan biodiversiteit ondergaan. In het omgekeerde geval zal de gemeenschap een toename aan biodiversiteit ondervinden (Jackson en Sax 2010).

### 1.5.1. Herintroductie

Door bovenstaande redenen is het niet onwaarschijnlijk dat natuurherstelwerkzaamheden slechts een beperkt succes kunnen hebben. Vaak worden enkel gemeenschappen hersteld die volledig bestaan uit soorten die uit oude zaadbanken ontstaan. Verschillende sleutelsoorten die geen zaadbank hebben of slechts over beperkte verbreidingscapaciteiten beschikken, ontbreken. Deze gebieden vertonen bijgevolg een kolonisatiekrediet. Dit kolonisatiekrediet, gekoppeld met de hoge kans dat overgebleven geïsoleerde relicten op termijn gaan uitsterven, doet de vraag rijzen in welke mate herintroductie een beheersmaatregel kan zijn die bijdraagt tot het behoud en herstel van inheemse flora (Maschinski et al. 2012).

Er bestaan verschillende vormen van herintroductie. Afhankelijk van het voormalige verspreidingsgebied van de beoogde soort, spreekt men over translocatie, lokale herintroductie

en regionale herintroductie. Translocatie betekent het opzettelijk verplaatsen van plantenmateriaal van een plaats naar een andere plaats binnen het lokale verspreidingsgebied, vaak door een onmiddellijke bedreiging, bijvoorbeeld door de aanleg van nieuwe infrastructuur. Herintroductie verwijst naar het introduceren in een gebied waar de soort voordien voorkwam, maar momenteel is verdwenen. Bij lokale herintroductie is de soort nog aanwezig in de streek, maar niet meer op de introductielocatie. Bij regionale introductie komt de soort niet meer in de streek voor. Lokale herintroductie heeft als voordeel dat autochtoon genetisch materiaal gebruikt kan worden. Een nadeel is dat genetische erosie het herintroduceren van deze relictpopulaties kan bemoeilijken (Jacquemyn et al. 2016).

Herintroductie kan zowel gebeuren door het uitzaaïen van zaden of het uitzetten van planten die geogost worden uit grote, gevestigde populaties binnen het natuurlijke verspreidingsgebied van de beoogde soort. Succes van herintroductie wordt sterk bepaald door de hoeveelheid plantenmateriaal die op een gegeven plaats wordt ingebracht (Jacquemyn et al. 2016). Starten met te kleine populaties is nadelig doordat deze vatbaar zijn voor negatieve toevalsfactoren en genetische erosie (Honnay en Jacquemyn 2010).

Het herintroduceren van plantenpopulaties blijft een controversieel thema waar veel discussie over bestaat (Schwartz et al. 2012). In sterk versnipperde landschappen wordt het echter duidelijk dat vele soorten door een gebrek aan voldoende grote en genetisch gevarieerde bronpopulaties en door onoverkoombare verbredingsbarrières niet langer in staat zijn om op eigen kracht potentieel geschikte locaties te bereiken. Dit duidt op het belang van herintroductieprogramma's om in het kader van natuurherstel opnieuw duurzame metapopulaties van bepaalde soorten te bekomen (Maschinski et al. 2012).

## 1.6. Doelstellingen

Zowel extinctieschuld als kolonisatiekrediet oefenen een grote invloed uit op de huidige plantendiversiteit en het behoud ervan in de toekomst. In een eerste luik gaan we aan de hand van zes historische kaarten van de streek en recente gegevens over de soortenrijkdom na in welke mate deze factoren een rol spelen in hooiland-, heide- en boshabitats in het Hageland, en welke landschapsvariabelen belangrijk zijn in het verklaren van deze soortenrijkdom. In een tweede luik evalueren we de fitness van een aantal Hagelandse relictpopulaties van heischrale graslanden en heides met uiteenlopende populatiegroottes aan de hand van het kiemsucces, om te bepalen hoe gevoelig deze zijn voor extinctie en in welke mate ze herstelde gebieden kunnen koloniseren. Concreet zijn de doelstellingen van dit onderzoek:

- I. Het onderzoeken van de landschapsveranderingen doorheen de tijd door het vergelijken van zes historische kaarten van de streek.
- II. Het bepalen van de relatie tussen de huidige soortenrijkdom en de huidige en historische landschapsvariabelen door middel van *Spearman rank correlatietests* en *generalized*

- linear models*. We onderzoeken volgende variabelen: oppervlakte, oppervlakte/randverhouding, isolatiegraad, habitatdiversiteit en fragmentouderdom.
- III. Het onderzoeken van extinctieschuld en kolonisatiekrediet door een vergelijkende analyse uit te voeren op de verschillende soort-oppervlakte relaties van de verschillende kaartjaren. Fragmenten die negatieve *residuals* vertonen (kolonisatiekrediet), hebben minder soorten ten opzichte van de algemene trend, bepaald op basis van de beste fit. Fragmenten met positieve *residuals* (extinctieschuld), hebben meer soorten ten opzichte van de algemene trend. We verwachten vooral extinctieschuld aan te treffen in hooiland- en heidefragmenten. Deze zijn namelijk redelijk recent, vanaf de 19<sup>e</sup> eeuw plots in oppervlakte afgenomen. Hierdoor is het mogelijk dat het evenwicht in de verdeling van de plantensoorten nog niet bereikt is door de vertraagde reactie van soorten op gewijzigde omgevingsomstandigheden. De ontbossing in het studiegebied daarentegen startte veel vroeger, vanaf de 11<sup>e</sup> eeuw, waardoor een eventuele extinctieschuld reeds afbetaald kan zijn. De bosoppervlakte is de laatste jaren bovendien terug toegenomen, waardoor we in bosfragmenten eerder kolonisatiekrediet verwachten.
  - IV. Een indicatie krijgen van welke soorten extinctieschuld vertonen door het uitvoeren van een *nestedness*-analyse.
  - V. Advies verlenen aan natuurbeheerders over hoe groot habitatfragmenten moeten zijn voor voldoende herstel.
  - VI. De bepaling van het potentieel en gerealiseerd kiemsucces van Hagelandse relictpopulaties onder respectievelijk laboratoriumomstandigheden en veldomstandigheden. We verwachten enerzijds dat populatiegrootte een belangrijke factor zal zijn die de kieming bepaalt. Kleine populaties worden immers waarschijnlijk geconfronteerd met genetische erosie waardoor we een lagere fitness verwachten. Anderzijds verwachten we dat de gerealiseerde kieming lager zal zijn door biotische en abiotische invloeden op het veld. We verwachten eveneens dat kleine populaties minder goed kunnen omgaan met negatieve omgevingsinvloeden dan grote populaties.
  - VII. Naast de fitness van natuurlijke populaties, onderzoeken we ook de fitness van mengpopulaties van een aantal soorten. Deze mengpopulaties zijn ontstaan door het kruisen van verschillende natuurlijke populaties uit het Hageland in een *common garden*. We verwachten dat de mengpopulaties hogere kiempercentages zullen vertonen dankzij de kruisbestuiving tussen individuen van verschillende genetische achtergrond.
  - VIII. Zijn menselijke ingrepen zoals het bijplaatsen van genetisch materiaal noodzakelijk voor het behoud van Hagelandse sleutelsoorten? En hoe groot dienen populaties te zijn om een optimaal behoud van genetische diversiteit te waarborgen?

## 2. Materiaal & Methoden

---

### 2.1. Studiesoorten

Een overzicht van de belangrijkste doelsoorten van dit onderzoek wordt weergegeven in Tabel 1.

**Tabel 1.** Overzicht van de belangrijkste doelsoorten, met vermelding van hun habitat.

Soort	Familie	Habitat
<b>Betonie</b> <i>Stachys officinalis</i>	Lamiaceae	Heischraal grasland, eikenbeukenbos
<b>Bvertjes</b> <i>Briza media</i>	Poaceae	Heischraal grasland, blauwgrasland
<b>Blauwe knoop</b> <i>Succica pratensis</i>	Dipsacaceae	Heischraal grasland, blauwgrasland
<b>Echte guldenroede</b> <i>Solidago virgaurea</i>	Asteraceae	Heischraal grasland, eikenbeukenbos
<b>Grasklokje</b> <i>Campanula rotundifolia</i>	Campanulaceae	Heischraal grasland
<b>Grote tijm</b> <i>Thymus pulegiodes</i>	Lamiaceae	Heischraal grasland
<b>Karwijselie</b> <i>Selinum carvifolia</i>	Apiaceae	Blauwgrasland
<b>Kleine bevernel</b> <i>Pimpinella saxifraga</i>	Apiaceae	Heischraal grasland, glanshaverhooiland
<b>Kleine schorseneer</b> <i>Scorzonera humilis</i>	Asteraceae	Blauwgrasland
<b>Klokjesgentiaan</b> <i>Gentiana pneumonanthe</i>	Gentianaceae	Natte heide, heischraal grasland, blauwgrasland
<b>Muizenoor</b> <i>Hieracium pilosella</i>	Asteraceae	Heischraal grasland
<b>Spaanse ruiter</b> <i>Cirsium dissectum</i>	Asteraceae	Blauwgrasland
<b>Veenpluis</b> <i>Eriophorum polystachion</i>	Cyperaceae	Natte heide, blauwgrasland
<b>Zaagblad</b> <i>Serratula tinctoria</i>	Asteraceae	Heischraal grasland, eikenbeukenbos



## 2.2. Ruimtelijk-temporele analyse

### 2.2.1. Landschapsverandering doorheen de tijd

#### Digitalisaties historisch kaartmateriaal

Aan de hand van historische kaarten en de digitalisatie ervan werd de omvang van hooiland, heide en bos in het verleden en het proces van landschapsverandering doorheen de tijd gereconstrueerd. De eerst beschikbare gedetailleerde kaart van de regio is de topografische Ferrariskaart (1775). De kaarten van Depot de la Guerre uit de jaren 1870 en 1930, de Dethiouxkaart van 1960 en satellietbeelden van 1990 en 2016 (Kaartgegevens Google 1990, 2016) werden gebruikt voor opeenvolgende periodes. De kaart van Depot de la Guerre van het jaar 1870 vermeldt geen heide. Indien nodig werden de kaarten eerst gegeoreferereerd met een *Thin Plate Spline* type transformatie en de *nearest neighbour resampling* methode. Vervolgens werden de kaarten gedigitaliseerd in het geografisch informatiesysteem QGIS 2.14.3 (QGIS Development Team 2016).

#### Patch metrics

Van elk hooiland, heide en bosfragment werd de oppervlakte (ha), oppervlakte/randverhouding (m<sup>2</sup>/m) en de isolatiegraad berekend in QGIS 2.14.3 en in R (R Core Team 2016). Als maat voor isolatie gebruiken we afstand tot de dichtstbijzijnde *patch* (rand tot rand in m) en een connectiviteitsindex. Deze index is gebaseerd op de oppervlakte van naburige *patches*, gewogen door de afstand tot de focale *patch*:

$$Con_i = \sum_j^n \frac{A_j}{Dist_j}$$

waarbij  $i$  de focale *patch* symboliseert,  $A_j$  de oppervlakte van de *patch* in de nabij omgeving (m<sup>2</sup>), en  $Dist_j$  de rand tot rand afstand (m) tussen de focale *patch* en een andere *patch* in de omgeving. Om deze index te berekenen gebruiken we de vijf ( $n$ ) dichtstbijzijnde *patches* voor elke gesampelde *patch*. *Patch* connectiviteit stijgt indien *patch* isolatie daalt (alle waarden > 0).

Voor kaartjaar 2016 werd eveneens de fragmentouderdom van elk habitatype bepaald door elk fragment een rangnummer van 1 tot 5 te geven waarbij 5 aangeeft dat het fragment aanwezig is in de 5 kaartjaren en 1 enkel in het huidige kaartjaar. Kaartjaar 1960 werd niet gebruikt in de ouderdomsbepaling, omdat deze kaart niet het hele studiegebied omvat. Daarnaast werd de habitatdiversiteit van de hooiland- en bosfragmenten in kaartjaar 2016 bepaald met als respectievelijke subtypen glanshaverhooiland, dotterbloemgrasland en blauwgrasland en eikenbeukenbos, esseneikenbos en elzenbroekbos.

### 2.2.2. Soortendata

Een lijst met alle plantenwaarnemingen uit de streek afkomstig van het waarnemingenportaal Waarnemingen.be (Natuurpunt Studie 2017) werd bekomen. Enkel waarnemingen waarbij de onnauwkeurigheid op de locatie minder dan 250 meter bedraagt, werden weerhouden. Om een dataset met de huidige soortenrijkdom te verkrijgen, werden waarnemingen ouder dan 2006 uit de dataset verwijderd. De dataset werd vervolgens aangevuld met meerdere veldbezoeken voor gedetailleerde inventarisatie in 2015 en 2016 om per studiefragment een zo volledig mogelijke soortenlijst te bekomen. Alleen waarnemingen van karakteristieke plantensoorten voor bos, hooiland en/of heide werden weerhouden zodat erg algemene soorten of soorten die in alle drie de habitattypen algemeen voorkomen niet werden opgenomen. Om een globaal beeld van de ruimtelijke verdeling van de soortenrijkdom per habitat (bos, hooiland en heide) te verkrijgen werd een *heatmap* met een resolutie van 100 m gegenereerd. Een *point in polygon* operatie met de functie `OVER` uit de package `SP` in R (Bivand en Pebesma 2005) werd uitgevoerd om alle waarnemingen te koppelen aan een welbepaalde rastercel.

Een lijst met historisch voorkomende soorten van de toenmalige hooilandfragmenten in het jaar 1870 is beschikbaar voor de gebieden Vorsdonk en Walenbos (Thielens 1865). Door het vergelijken van de historische met de huidige soortensamenstelling van deze deelgebieden werd voor elk deelgebied een lijst met uitgestorven soorten opgesteld. Deze lijsten zijn terug te vinden in Tabel A1 en Tabel A2 in de appendix.

### 2.2.3. Analyse extinctieschuld en kolonisatiekrediet

Voor de verdere analyse werden onderzoeksfragmenten voor bos (N=32), hooiland (N=36) en heide (N=24) voor elk kaartjaar (1775, 1870, 1930, 1960, 1990 en 2016) geselecteerd op basis van een gradiënt in oppervlakte en isolatiegraad. De huidige soortenrijkdom van de onderzoeksfragmenten werd per kaartjaar berekend via een *point in polygon* operatie met de functie `OVER` uit de package `SP` in R.

Om te onderzoeken of historische landschapsvariabelen nog steeds de huidige soortenrijkdom beïnvloeden, werden *Spearman rank correlatietests* uitgevoerd tussen enerzijds de huidige soortenrijkdom voor elk habitatype en kaartjaar en anderzijds de volgende onafhankelijke variabelen: *patch* oppervlakte (ha) op een logaritmische schaal, oppervlakte/randverhouding, rand tot rand afstand tot de dichtstbijzijnde *patch* (m), en een connectiviteitsindex (zie *patch metrics*).

Om te bepalen welke *metrics* de huidige soortenrijkdom beïnvloeden werd vervolgens een *generalized linear model* (GLM) met een *Poisson* foutenverdeling en een log link functie opgesteld waarin de huidige soortenrijkdom per habitatype en kaartjaar verklaard werd aan de hand van dezelfde onafhankelijke variabelen. Er werden zowel modellen gemaakt met connectiviteitsmaat als maat voor isolatie als modellen met afstand tot de dichtstbijzijnde *patch*

als maat voor isolatie. Aan het huidige model (kaartjaar 2016) werden de extra onafhankelijke variabelen fragmentouderdom en habitatdiversiteit toegevoegd. Voor het habitattype heide werd voor kaartjaar 1960, 1930 en 1775 geen GLM's opgesteld wegens een te beperkt aantal onderzoeksfragmenten. Om het minimale adequate model te bepalen, werden de volledige modellen telkens vereenvoudigd door gebruik te maken van het *Akaike information criterion* (AIC). Op basis van de *variance inflation factor* (VIF) werden variabelen met een waarde hoger dan 10 verwijderd om multicollineariteit te vermijden.

Om te bepalen of het verband tussen de huidige soortenrijkdom en de oppervlakte verandert doorheen de jaren werd per habitattype een ANCOVA uitgevoerd met oppervlakte (log-getransformeerd) als verklarende variabele en jaar als covariaat. Indien de interactieterm tussen beide significant is, betekent dit dat het verband afhankelijk is van het jaar.

Om extinctieschuld en/of kolonisatiekrediet te detecteren werd in een aparte analyse de huidige soortenrijkdom enkel aan de hand van de variabele *patch* oppervlakte (ha) op een logaritmische schaal verklaard, eveneens met een GLM met een *Poisson* foutenverdeling en een log link functie. Voor elk kaartjaar werden de constanten  $z$  en  $C$  bepaald van de lineaire vergelijking:

$$\log S = z \log A + \log C$$

met  $S$  de soortenrijkdom en  $A$  het oppervlakte. Deze vergelijking komt overeen met de soort-oppervlakte relatie binnen de eilandtheorie (MacArthur en Wilson 1967). Een vergelijkende analyse werd uitgevoerd door *Poisson* regressies te fitten tussen de huidige soortenrijkdom en de huidige en historische oppervlaktes (log getransformeerd) van de verschillende kaartjaren. De beste fit van de verschillende kaartjaren, bepaald op basis van AIC en de gecorrigeerde  $D^2$ , werd vervolgens gebruikt om de huidige extinctieschuld en kolonisatiekrediet te meten. De gecorrigeerde  $D^2$  bepaalt de totaal verklaarde variatie bij GLM's en houdt rekening met het aantal waarnemingen en modelparameters zodat vergelijkingen tussen verschillende modellen mogelijk is, en is bijgevolg equivalent aan de *adjusted*  $R^2$  (Guisan en Zimmermann 2000). Fragmenten die negatieve *residuals* vertonen, hebben minder soorten ten opzichte van de algemene trend, bepaald op basis van de beste fit. Fragmenten met positieve *residuals* daarentegen, hebben meer soorten ten opzichte van de algemene trend. Statistische analyses werden uitgevoerd in R met de package STATS.

Om een indicatie te krijgen van welke soorten eventueel extinctieschuld en/of kolonisatiekrediet vertonen werd een *nestedness*-analyse uitgevoerd op de soortensamenstelling tussen de verschillende huidige fragmenten, en dit per habitattype. *Nestedness* is een concept afgeleid van de eilandtheorie, en is gebaseerd op het feit dat de soortensamenstelling van kleine fragmenten een subset vormt van de soortensamenstelling van grotere fragmenten. Om deze analyse uit te voeren werd de aanwezigheid-afwezigheid van alle plantensoorten per fragment genoteerd om de binaire 0-1 matrices te genereren. Het programma Binmatnest (Rodríguez-Gironés en Santamaría 2006) werd vervolgens gebruikt om de

*nestedness*-temperatuur en de optimale pakking van de matrices te bekomen. De *nestedness*-temperatuur (T) is de som van de afstand van elke onverwachte afwezigheid en aanwezigheid in de matrix tot de isocline van perfecte *nestedness*, genormaliseerd zodat de waarde varieert tussen 0 voor een perfect geneste matrix en 100 voor een maximaal ‘ongeneste’ matrix. *Nestedness* (N) wordt vervolgens berekend als:

$$N = \frac{100 - T}{100}$$

Met een permutatietest werd de significantie van de bekomen temperatuur bepaald door het genereren van willekeurige matrices (n=999). Vervolgens werd met *Spearman rank* correlaties nagegaan of de volgorde van de fragmenten binnen de optimale pakking van de matrices correleert met de variabelen oppervlakte en ouderdom.

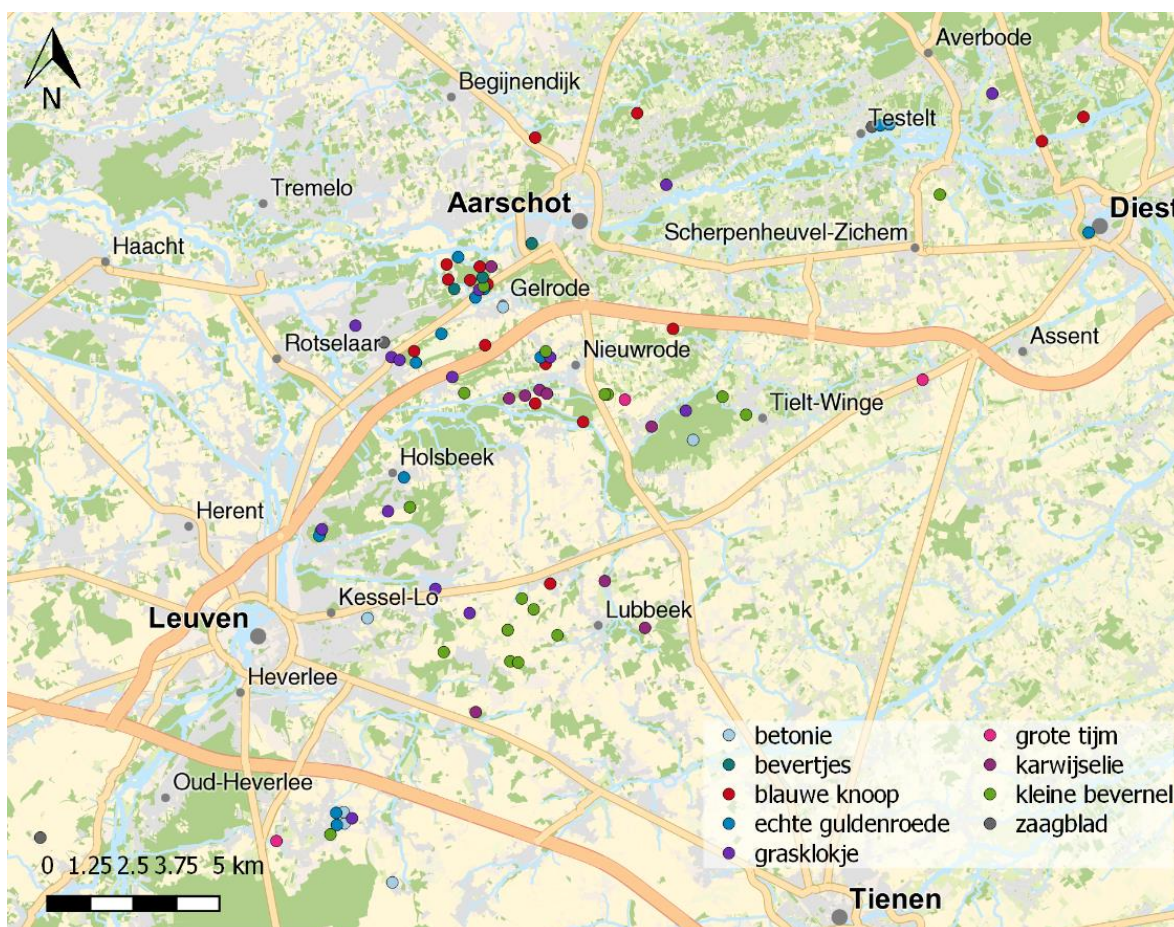
## 2.3. Fitness analyse

### 2.3.1. Verzameling zaadmateriaal

In september en oktober 2016 werd Hagelands zaadmateriaal van 14 sleutelsoorten verzameld (Tabel 2, Fig. 9). Zoveel mogelijk zaadmateriaal van verschillende natuurlijke plantpopulaties met uiteenlopende groottes werden geoogst. Daarenboven werden voor de soorten Zaagblad (*Serratula tinctoria*), Veenpluis (*Eriophorum polystachion*), Grote tijm (*Thymus pulegiodes*), Betonie (*S. officinalis*), Bevertjes (*B. media*) en Blauwe knoop (*S. pratensis*) eveneens zaden geoogst van een Hagelandse mengpopulatie die werd opgekweekt in een *common garden*. We kwantificeerden in totaal 121 plantpopulaties met een bereik aan populatiegroottes gaande van één tot 1000 individuen. Het aantal geoogste populaties hangt grotendeels af van het aantal bestaande populaties en varieert van één populatie voor Spaanse ruiters (*Cirsium dissectum*) tot 18 voor Blauwe knoop (*S. pratensis*). Voor de statistische analyse werden enkel soorten weerhouden waarbij zaadmateriaal van minstens vijf populaties beschikbaar was. Tabel A3 in de appendix geeft bijkomende informatie weer over de sleutelsoorten met minder dan vijf verzamelde populaties.

**Tabel 2.** Verzamelde populaties Hagelandse sleutelsoorten die gebruikt zullen worden in de statistische analyse.

Soort	Aantal populaties	Mengpopulatie	Bereik populatiegrootte
Betonie	8	✓	1-850
Bevertjes	7	✓	1-500
Blauwe knoop	17	✓	1-1000
Echte guldenroede	15		7-200
Grasklokje	15		7-500
Grote tijm	16	✓	5-54
Karwijselie	9		5-52
Kleine bevernel	17		2-100
Zaagblad	5	✓	3-30



**Figuur 9.** Overzicht van de oogstlocaties van de negen sleutelsoorten die gebruikt zullen worden in de statistische analyse.

### 2.3.2. Kiemexperimenten in serre

Van elke populatie van de verzamelde soorten werden telkens 300 zaden gelijkmatig verdeeld over negen potten van 10x10 cm met commerciële potgrond (Fig. 10). Voor sommige populaties waren minder dan 300 zaden beschikbaar en werd het maximale aantal beschikbare zaden over de potten verdeeld. Deze werden vervolgens opgekweekt onder gestandaardiseerde omstandigheden in een verwarmde broeikas met kunstlicht. Om de twee dagen werden de zaailingen voorzien van water. De potten werden willekeurig verplaatst in de serre elke week. Het aantal kiemplanten werd per soort twee weken na het verschijnen van de eerste kiemplanten van de respectievelijke soorten bepaald. Nadien werden de potten verplaatst naar buiten waar de zaden aan een



**Figuur 10.** Van elke populatie werden 300 zaden gelijkmatig verdeeld over 9 potten met commerciële potgrond.

koudebehandeling werden onderworpen om mogelijke dormantie te doorbreken. Na acht weken koudebehandeling werden de bijkomende kiemplanten geteld.

Het kiempercentage werd vervolgens verklaard aan de hand van een *generalized lineair model* (GLM) met een binomiale foutenverdeling en een log link functie met als onafhankelijke variabele populatiegrootte. Dit kiempercentage weerspiegelt de potentiële fitness van de zaden onder optimale omstandigheden.

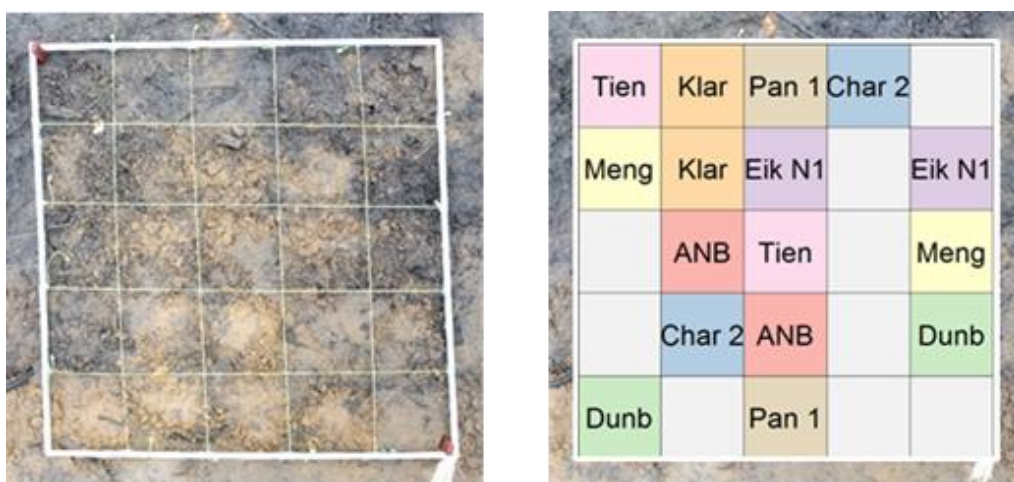
### 2.3.3. Herintroductie-experimenten

Naast de potentiële fitness in de serre werd eveneens de gerealiseerde fitness bepaald aan de hand van herintroductie-experimenten onder veldomstandigheden. Deze experimenten werden in november 2016 opgezet. Zes verschillende soorten, en per soort drie tot zeven natuurlijke populaties en indien beschikbaar, de mengpopulatie werden gebruikt (Tabel 3). Op vijf verschillende plaatsen in het Hageland (Fig. 11) werden telkens drie proefvlakken per soort afgebakend. In elk proefvlak werden de zaden van de verschillende populaties per soort op een willekeurige manier verdeeld over hokjes in een plot van één vierkante meter (Fig. 12).



**Figuur 11.** Herintroductiesites

drie proefvlakken per soort afgebakend. In elk proefvlak werden de zaden van de verschillende populaties per soort op een willekeurige manier verdeeld over hokjes in een plot van één vierkante meter (Fig. 12).



**Figuur 12.** In elk proefvlak werden de zaden van de verschillende populaties per soort verdeeld over hokjes in een plot van één vierkante meter.

**Tabel 3.** Gebruikte soorten en populaties voor het herintroductie-experiment.

Soort	Aantal populaties	Meng-populatie	Bereik populatiegrootte	Aantal zaden per populatie
Betonie	4	✓	10-350	50
Blauwe knoop	8	✓	8-100	33
Echte guldenroede	7		7-43	33
Grasklokje	8		10-55	33
Kleine bevernel	7		17-100	50
Zaagblad	4	✓	8-30	20

In de maand mei werd het aantal kiemplanten per soort bepaald op vier locaties. Het experiment op de vijfde locatie, de Wijngaardberg werd vroegtijdig stopgezet omwille van beheerswerken. Vervolgens werd het kiempercentage per soort verklaard aan de hand van een *generalized linear mixed model* met een binomiale foutenverdeling en een log link functie met als onafhankelijke *fixed* variabele populatiegrootte, en *random* variabele herintroductie-site.

## 3. Resultaten

---

### 3.1. Ruimtelijk-temporele analyse

#### 3.1.1. Landschapsverandering doorheen de tijd

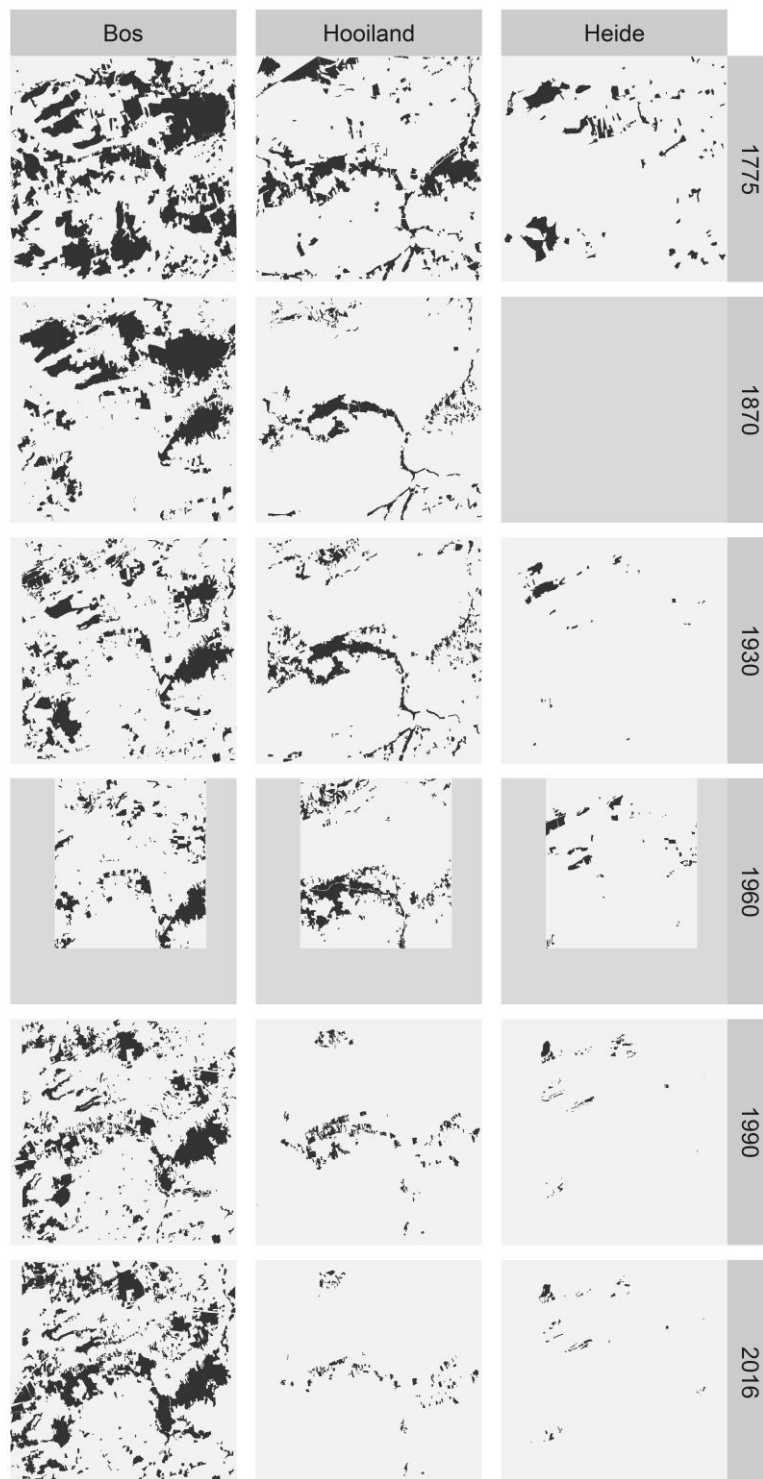
Uit de analyse van het historisch kaartmateriaal blijkt dat de maximale omvang van de drie habitattypes telkens in het jaar 1775 bereikt werd (Fig. 13, 14). De oppervlakte aan hooiland in het studiegebied bedroeg toen 2676 ha, de oppervlakte aan heide 711 ha en de oppervlakte aan bos 4410 ha (Fig. 14).

In de opeenvolgende jaren nam de oppervlakte aan hooiland af, enkel tussen het jaar 1930 en 1870 steeg de oppervlakte van 773 ha naar 1059 ha. In 2016 bleef er nog 171 ha hooiland in het studiegebied over. Het aantal hooilandfragmenten ( $n$  in Fig. 14, 15) daalde niet gelijkmatig met de oppervlakte-afname, en nam tussen het jaar 1870 en 1930 toe van 188 naar 247. De mediaan en het gemiddelde van de fragmentgrootte namen respectievelijk van 2 en 12,5 ha in 1775 af naar 0,8 en 1,6 ha in 2016 (Fig. 14). De mediaan en het gemiddelde van de oppervlakte/randverhouding namen eveneens in de opeenvolgende jaren af, van respectievelijk 30,4 en 41,2 in 1775 naar 19,5 en 21,5 in 2016 (Fig. 15).

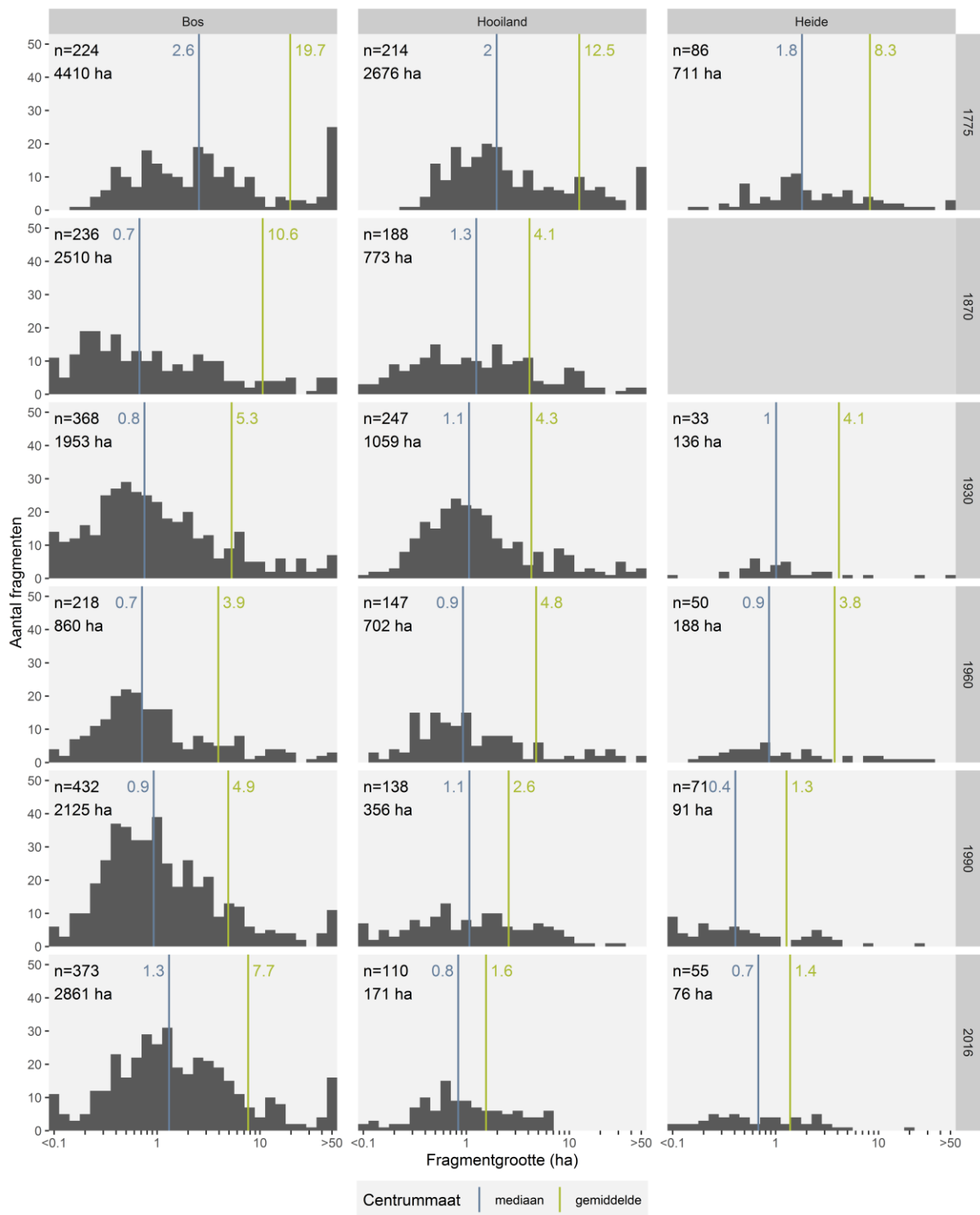
De heide-omvang nam over het algemeen af in de periode na 1775. Enkel in het jaar 1960 is de oppervlakte gestegen van 136 ha in 1930 naar 188 ha. In 2016 bleef nog 76 ha heide over in het studiegebied. Er vond een niet gelijkmatige afname aan fragmenten plaats, en zelfs een toename van 33 fragmenten in 1930 naar 71 fragmenten in 1990. De mediaan en het gemiddelde van de fragmentgrootte namen respectievelijk van 1,8 en 8,3 ha in 1775 af naar 0,4 en 1,3 ha in 1990. Tussen het jaar 1990 en 2016 namen deze terug toe naar respectievelijk 0,7 en 1,4 ha (Fig. 14). De mediaan en het gemiddelde van de oppervlakte/randverhouding daalden eveneens van respectievelijk 30,7 en 36,7 in 1775 naar 12,1 en 16,3 in 1990. In 2016 zijn deze terug gestegen naar 15,5 en 19,5 (Fig. 15).

De bos-omvang nam na 1775 af tot en met het jaar 1960 waarin een oppervlakte van 860 ha bereikt werd. Vanaf dan steeg de totale oppervlakte aan bossen tot 2861 ha in 2016. De mediaan en het gemiddelde van de fragmentgrootte reflecteren dit patroon en namen respectievelijk van 2,6 en 19,7 ha in 1775 af naar 0,7 en 3,9 in 1960. Daarna stegen ze terug naar 1,3 en 7,7 ha in 2016 (Fig. 14). Het aantal bosfragmenten steeg tussen 1775 en 1990 van 224 naar 432 fragmenten. Tussen 1990 en 2016 vond een afname naar 373 fragmenten plaats. De mediaan en het gemiddelde van de oppervlakte/randverhouding daalden eveneens van respectievelijk 32,4 en 44,7 in 1775 naar 18,1 en 23,2 in 1960. Tussen 1960 en 2016 zijn deze terug gestegen naar 23,1 en 28,1 (Fig. 15).

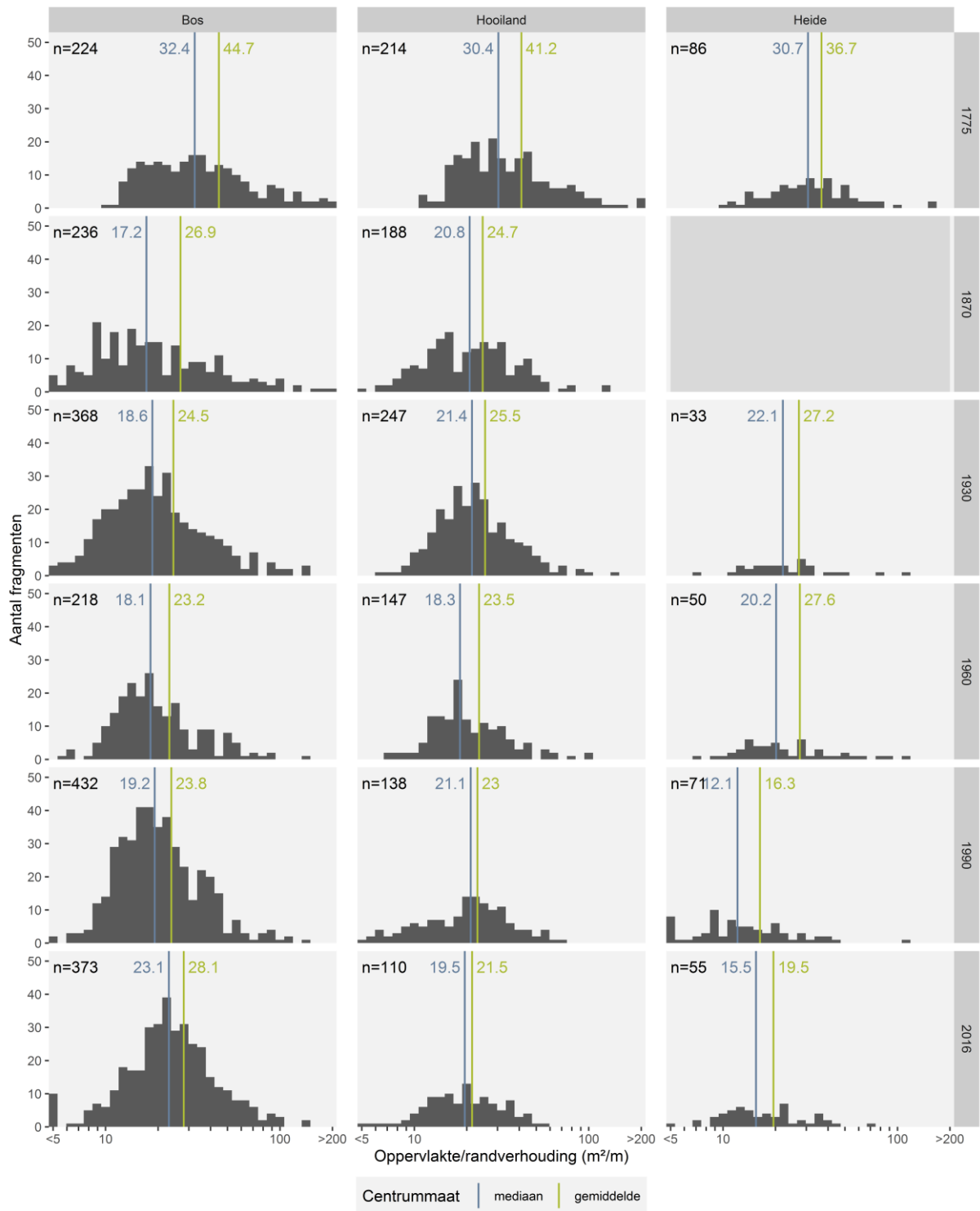




**Figuur 13.** Landgebruikkaarten voor bos, hooiland en heide in het studiegebied van 1775 tot 2016. Voor de grijze zones is geen kaartmateriaal beschikbaar.



**Figuur 14.** De verdeling van de oppervlaktes aan bos, hooiland en heide in het studiegebied van 1775 tot 2016, met telkens de vermelding van de mediaan en het gemiddelde. Het aantal fragmenten (n) en de totale oppervlakte per kaartjaar worden eveneens vermeld. Voor heide is voor het kaartjaar 1870 geen data beschikbaar.



**Figuur 15.** De verdeling van de opp./randverhouding van bos, hooiland en heide in het studiegebied van 1775 tot 2016, met telkens de vermelding van de mediaan en het gemiddelde. Het aantal fragmenten (n) per kaartjaar wordt eveneens vermeld. Voor heide is voor het kaartjaar 1870 geen data beschikbaar.

### 3.1.2. Analyse extinctieschuld en kolonisatiekrediet

Tussen de huidige soortenrijkdom van de fragmenten van de drie habitattypes en de variabele oppervlakte (log-getransformeerd) werd een significante correlatie vastgesteld, enkel in de kaartjaren 1960, 1930 en 1775 voor het heidetype was de correlatie niet significant (Tabel 4). De meest significante relatie met oppervlakte werd voor hooiland in kaartjaar 1775 ( $\rho = 0,9$ ), voor bos in kaartjaar 2016 ( $\rho = 0,83$ ) en voor heide in kaartjaar 1990 ( $\rho = 0,7$ ) bekomen.

Een significante correlatie tussen de soortenrijkdom en de connectiviteitsmaat werd enkel teruggevonden in 1930, 1870 en 1775 voor het hooilandtype en in 1930 voor het bostype. Afstand tot de dichtstbijzijnde *patch* gaf een significante correlatie met soortenrijkdom in kaartjaren 1930, 1870 en 1775 voor het hooilandtype en in 1930 en 1775 voor het bostype.

Een significante correlatie werd eveneens vastgesteld voor de variabele opp./randverhouding. Enkel in 2016 voor het hooilandtype, en in 1960, 1930 en 1775 voor het heidetype was de correlatie niet significant.

**Tabel 4.** Resultaten van de *Spearman rank* correlatie tests tussen de soortenrijkdom en de verschillende afhankelijke variabelen per kaartjaar en habitatype.

Kaart- jaar	Log(oppervlakte)			Connectiviteitsmaat		Afstand dichtstbijzijnde <i>patch</i>		Opp/randverhouding	
	n	$\rho$	P	$\rho$	P	$\rho$	P	$\rho$	P
<b>Hooiland</b>									
2016	36	0.4	0.015	0.1	0.567	0.11	0.537	0.27	0.115
1990	29	0.37	0.049	0.14	0.48	0.04	0.836	0.6	0.001
1960	17	0.75	0.001	0.36	0.157	0.31	0.219	0.75	0.001
1930	20	0.75	< 0.001	0.6	0.005	0.48	0.032	0.84	< 0.001
1870	22	0.77	< 0.001	0.6	0.003	0.62	0.002	0.78	< 0.001
1775	16	0.9	< 0.001	0.58	0.02	0.71	0.002	0.8	< 0.001
<b>Bos</b>									
2016	32	0.83	< 0.001	0.26	0.153	0.2	0.271	0.63	< 0.001
1990	74	0.73	< 0.001	0.03	0.824	0.04	0.738	0.71	< 0.001
1960	29	0.73	< 0.001	0.3	0.109	0.12	0.552	0.71	< 0.001
1930	55	0.81	< 0.001	0.46	< 0.001	0.37	0.006	0.8	< 0.001
1870	48	0.73	< 0.001	0.01	0.93	0.02	0.91	0.68	< 0.001
1775	39	0.76	< 0.001	0.3	0.066	0.43	0.006	0.72	< 0.001
<b>Heide</b>									
2016	24	0.44	0.031	0.25	0.242	0.22	0.297	0.42	0.041
1990	17	0.7	0.002	0.06	0.833	0.06	0.807	0.75	0.001
1960	5	0.4	0.517	0.2	0.783	0.2	0.783	0.1	0.95
1930	3	1	0.333	0.5	1	0.5	1	1	0.333
1775	5	0.3	0.683	0.1	0.95	0.1	0.95	0.7	0.233

Het meest adequate GLM dat de variatie in soortenrijkdom verklaart aan de hand van vier variabelen voor hooiland, bos en heide is respectievelijk het model van kaartjaar 1775, het huidige kaartjaar en kaartjaar 1990 (Tabel 5). De variabele oppervlakte/rand werd wegens een te hoge VIF uit de modellen gehaald. Voor hooiland werden de variabelen *patch* oppervlakte (log-getransformeerd) en afstand dichtstbijzijnde *patch* als isolatiegraad, voor bos *patch* oppervlakte (log-getransformeerd), habitatdiversiteit, ouderdom en de interactieterm ouderdom:oppervlakte, en voor heide *patch* oppervlakte (log-getransformeerd) behouden. De resultaten van de GLM's met connectiviteitsmaat als isolatiegraad zijn terug te vinden in Tabel A4 in de appendix. Het meest adequate model per habitattype verklaart respectievelijk 0,82; 0,72 en 0,40 van de totale variantie. In hooilandfragmenten werd in kaartjaar 1775 de huidige soortenrijkdom significant beïnvloed door de log (*patch* oppervlakte) ( $p < 0,001$ ) en niet significant door afstand tot de dichtstbijzijnde *patch* ( $p = 0,132$ ). In bosfragmenten beïnvloedden alle variabelen – log (*patch* oppervlakte) ( $p < 0,001$ ), ouderdom ( $p = 0,008$ ), habitatdiversiteit ( $p < 0,001$ ) en de interactieterm ouderdom:oppervlakte ( $p = 0,014$ ) significant de huidige soortenrijkdom in het huidige kaartjaar (2016). In heidefragmenten werd de huidige soortenrijkdom in kaartjaar 1990 eveneens significant beïnvloed door de log (*patch* oppervlakte) ( $p < 0,001$ ) (Tabel 6).

**Tabel 6.** Resultaten van de meest adequate en huidige (kaartjaar 2016) GLM's met een Poisson foutverdeling en een log link functie per habitattype.

	<i>Estimate</i>	<i>Z</i>	<i>P</i>
<b>Hooiland 2016</b>			
Intercept	0.75	1.35	0.178
Log(Oppervlakte)	0.25	4.30	< 0.001
Habitatdiversiteit	0.33	6.24	< 0.001
Oppervlakte:habitatdiversiteit	-4.77e-06	-3.25	0.001
<b>Hooiland 1775</b>			
Intercept	3.29	22.43	< 0.001
Log(Oppervlakte)	0.28	8.51	< 0.001
Afstand dichtstbijzijnde <i>patch</i>	-0.004	-1.51	0.132
<b>Bos 2016</b>			
Intercept	-1.88	-4.18	< 0.001
Log(Oppervlakte)	0.39	9.23	< 0.001
Ouderdom	0.1	2.66	0.008
Habitatdiversiteit	0.15	3.46	< 0.001
Ouderdom:oppervlakte	-2.59e-08	-2.46	0.014
<b>Heide 2016</b>			
Intercept	0.33	0.66	0.51
Log(Oppervlakte)	0.24	4.39	< 0.001
<b>Heide 1990</b>			
Intercept	2.23	27	< 0.001
Log(Oppervlakte)	0.33	6.21	< 0.001

In kaartjaar 2016 werd de huidige soortenrijkdom in hooilandfragmenten significant beïnvloed door de log (*patch* oppervlakte) ( $p < 0,001$ ), habitatdiversiteit ( $p < 0,001$ ) en door de interactieterm oppervlakte:habitatdiversiteit ( $p = 0,001$ ). De huidige soortenrijkdom in heidefragmenten werd in het huidige kaartjaar eveneens significant beïnvloed door de log (*patch* oppervlakte) ( $p < 0,001$ ) (Tabel 6).

**Tabel 5.** De verschillende GLM's met een Poisson foutenverdeling en een log link functie van de verschillende kaartjaren per habitatype. In deze modellen wordt afstand dichtstbijzijnde *patch* als isolatiegraad gebruikt. Voor hooiland, bos en heide zijn respectievelijk het model van kaartjaar 1775, het huidige kaartjaar en kaartjaar 1990 het meest adequaat op basis van het AIC. De proportie verklaarde variatie voor elk model ( $D^2$ ) wordt ook getoond.

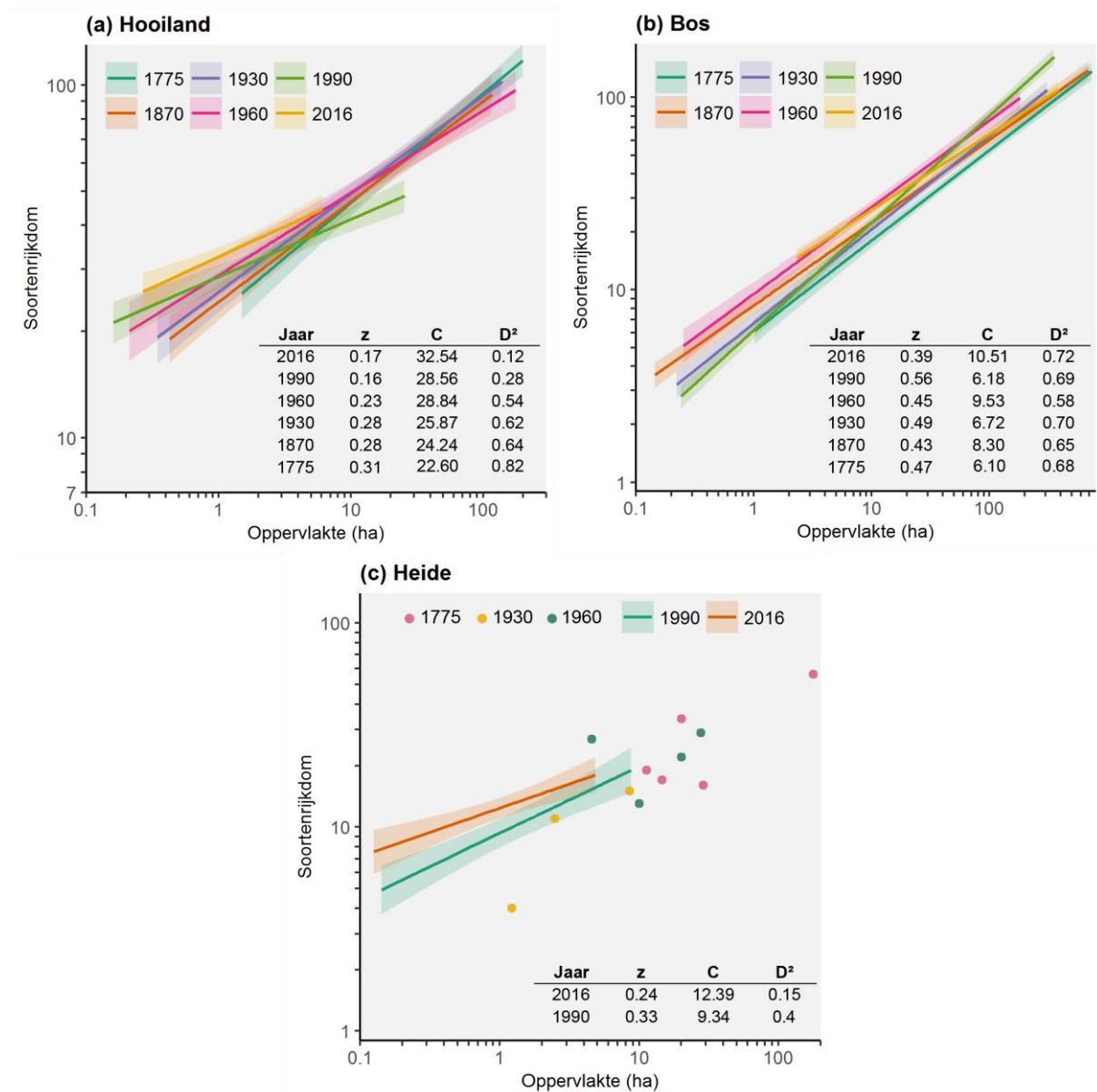
Kaartjaar	Model	AIC	$\Delta$ AIC	$D^2$
<b>Hooiland</b>				
2016	$S = \log(\text{Oppervlakte}) + \text{Habitatdiversiteit} + \text{Habitatdiversiteit:oppervlakte}$	336	206	0.28
1990	$S = \log(\text{Oppervlakte})$	301	171	0.28
1960	$S = \log(\text{Oppervlakte}) + \text{Afstand dichtstbijzijnde } patch + \text{Oppervlakte:afstand dichtstbijzijnde } patch$	197	67	0.49
1930	$S = \log(\text{Oppervlakte}) + \text{Afstand dichtstbijzijnde } patch$	228	98	0.62
1870	$S = \log(\text{Oppervlakte}) + \text{Afstand dichtstbijzijnde } patch$	201	71	0.68
1775	$S = \log(\text{Oppervlakte}) + \text{Afstand dichtstbijzijnde } patch$	130	0	0.82
<b>Bos</b>				
2016	$S = \log(\text{Oppervlakte}) + \text{Ouderdom} + \text{Habitatdiversiteit} + \text{Ouderdom:oppervlakte}$	313	0	0.72
1990	$S = \log(\text{Oppervlakte}) + \text{Afstand dichtstbijzijnde } patch + \text{Oppervlakte:afstand dichtstbijzijnde } patch$	709	396	0.71
1960	$S = \log(\text{Oppervlakte}) + \text{Afstand dichtstbijzijnde } patch$	381	68	0.57
1930	$S = \log(\text{Oppervlakte})$	499	186	0.70
1870	$S = \log(\text{Oppervlakte}) + \text{Afstand dichtstbijzijnde } patch + \text{Oppervlakte:afstand dichtstbijzijnde } patch$	620	307	0.68
1775	$S = \log(\text{Oppervlakte})$	485	172	0.69
<b>Heide</b>				
2016	$S = \log(\text{Oppervlakte})$	187	72	0.15
1990	$S = \log(\text{Oppervlakte})$	115	0	0.40

Het ANCOVA-model leverde voor het hooiland- en heidetype een negatief significant interactie-effect op tussen oppervlakte (log-getransformeerd) en jaar ( $p < 0,001$ ). Het interactie-effect was niet significant voor het bostype ( $p = 0,66$ ) (Tabel 7).

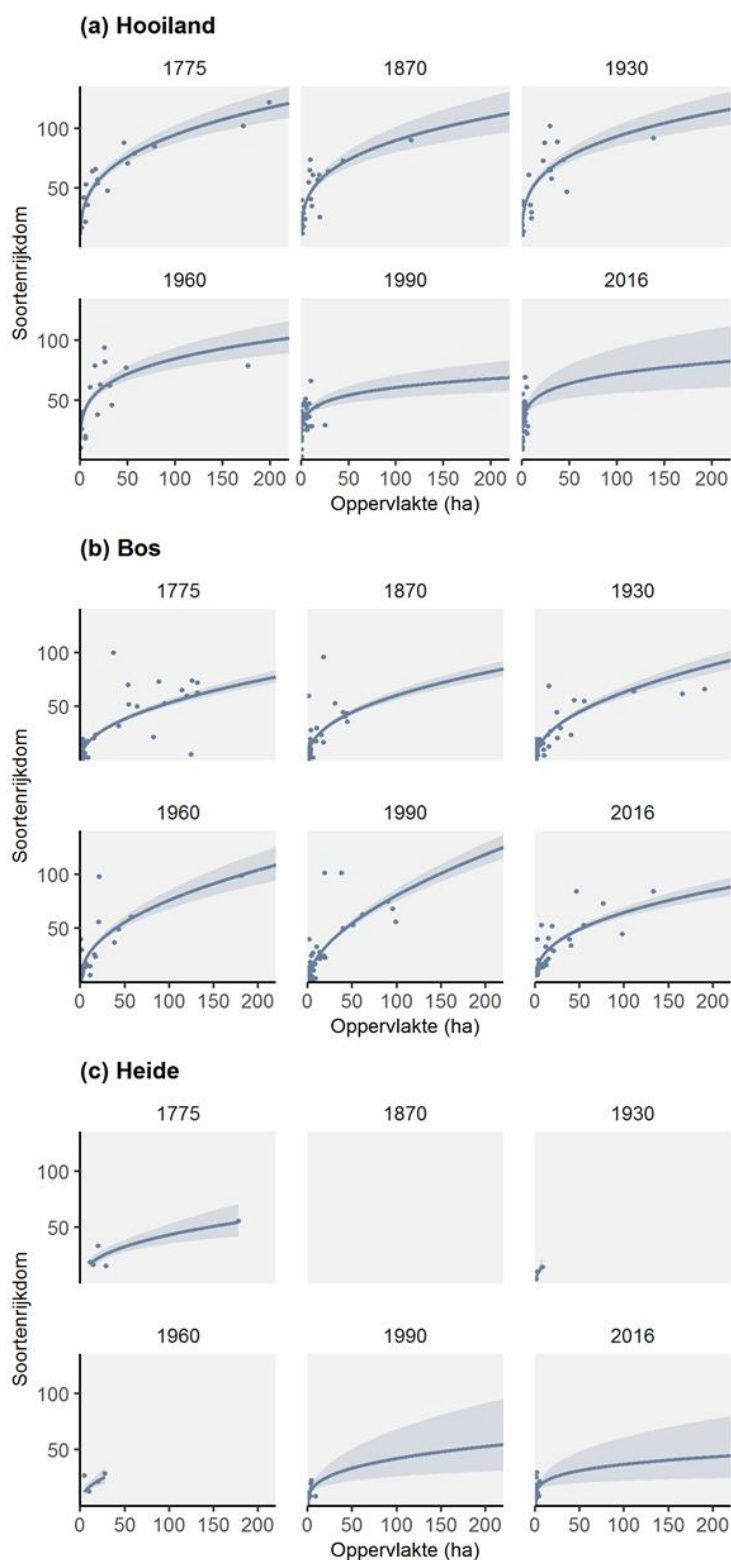
**Tabel 7.** Resultaten van het ANCOVA-model met  $\log(\text{Oppervlakte})$  als verklarende variabele en jaar als covariaat.

	Estimate	t	P
<b>Hooiland</b>			
Intercept	-139.8	-2.70	0.008
Log(Oppervlakte)	97.02	5.04	< 0.001
Jaar	0.09	3.27	0.001
Log(Oppervlakte):jaar	-0.04	-4.52	< 0.001
<b>Bos</b>			
Intercept	-18.31	-0.48	0.63
Log(Oppervlakte)	5.62	0.41	0.68
Jaar	0.01	0.62	0.54
Log(Oppervlakte):jaar	0.003	0.45	0.66
<b>Heide</b>			
Intercept	-201.05	-3.04	0.004
Log(Oppervlakte)	87.32	4.32	< 0.001
Jaar	0.11	3.20	0.002
Log(Oppervlakte):jaar	-0.04	-4.15	< 0.001

In de analyse met enkel *patch* oppervlakte (log-getransformeerd) als verklarende variabele is het meest adequate GLM voor hooiland, bos en heide opnieuw respectievelijk het model van kaartjaar 1775, het huidige kaartjaar en kaartjaar 1990. Deze modellen verklaren per habitattype respectievelijk 0,82; 0,72 en 0,40 van de totale variantie (Fig. 16, Fig. 17).



**Figuur 16.** De verschillende fits en 95% confidentie-intervallen van de Poisson regressies tussen de huidige soortenrijkdom en de huidige en historische oppervlaktes (log getransformeerd) van de verschillende kaartjaren per habitattype, weergegeven op een logaritmische schaal. De constanten z en C van de soort-oppervlakte vergelijking  $\log S = z \log A + \log C$ , en de gecorrigeerde D<sup>2</sup> per kaartjaar worden eveneens vermeld. Voor heide worden voor kaartjaar 1960, 1930 en 1775 enkel de datapunten weergegeven.

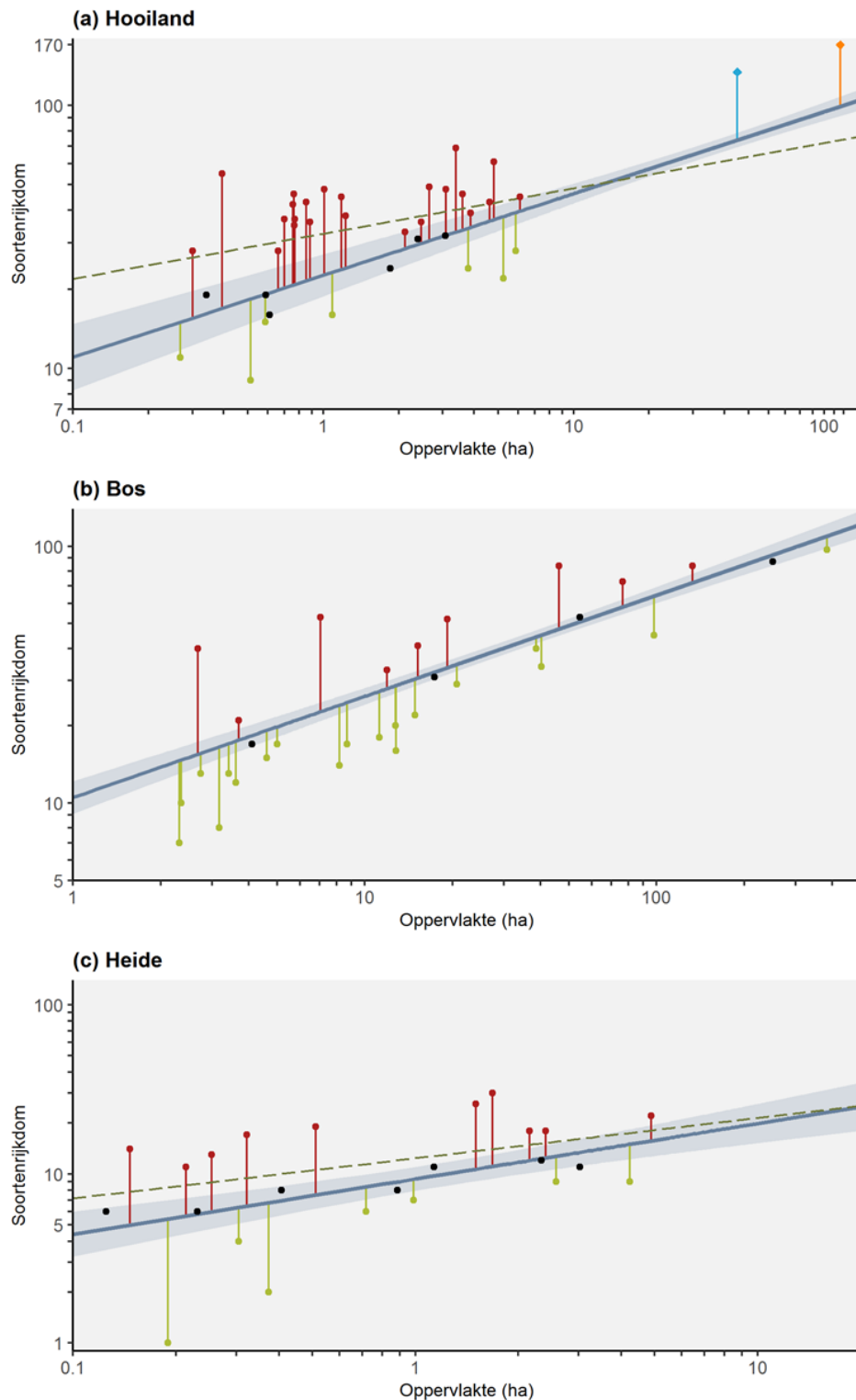


**Figuur 17.** De verschillende fits en 95% confidentie-intervallen van de Poisson regressies tussen de huidige soortenrijkdom en de huidige en historische oppervlaktes (log getransformeerd) van de verschillende kaartjaren per habitattype, weergegeven op een lineaire schaal. Voor heide ontbreken datapunten van het jaar 1870, en door het beperkt aantal datapunten voor kaartjaren 1960, 1930 en 1775 worden de fits niet geëxtrapoleerd.

De huidige soortenrijkdommen uitgezet ten opzichte van de fragmentoppervlaktes van 2016, die buiten het 95% confidentie-interval liggen van de fits van het meest adequate model per habitattype, zijn een indicatie van extinctionschuld (positieve *residuals*) en koloniatiekrediet



(negatieve *residuals*) (Fig. 18). Ook de soortenrijkdom uit 1870 van de hooilanden Vordonk en Walenbos uitgezet ten opzichte van de toenmalige oppervlakte wordt weergegeven (Fig. 18a).



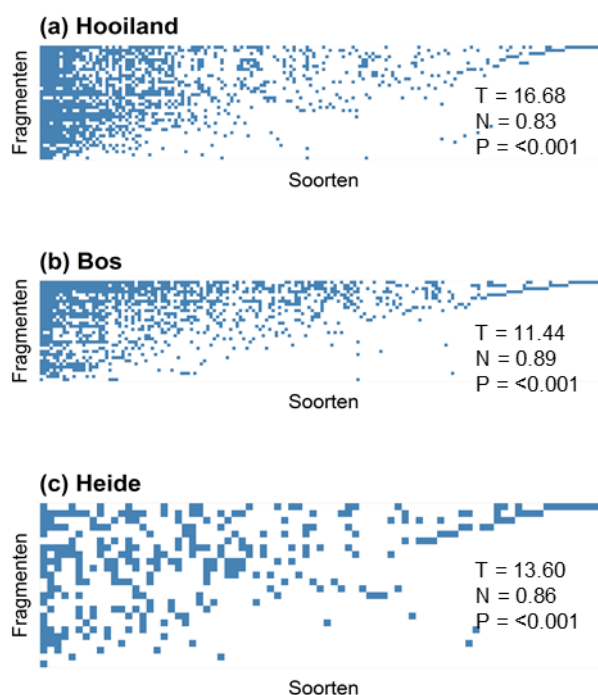
**Figuur 18.** De beste fit en het 95% confidentie-interval (blauwe volle lijn; —) van de Poisson regressies tussen de verschillende kaartjaren met de datapunten van 2016 per habitattype. De datapunten van 2016 die buiten het 95% confidentie-interval van deze fits liggen, zijn een indicatie van extinctieschuld (positieve *residuals* – rode punten; ●) en kolonisatiekrediet (negatieve *residuals* – groene punten; ●). Indien de beste fit niet overeenkomt met de huidige fit, wordt de huidige fit weergegeven met een groene stippellijn (- - -). De historische soortenrijksdommen uit 1870 voor de toenmalige hooilandgebieden Vordonk (◆) en Walenbos (◆) vertonen positieve *residuals*.

De *nestedness* analyse op de soortensamenstelling tussen de verschillende fragmenten resulteerde voor het hooilandtype in een temperatuur (T) van 16,68 en een *nestedness* (N) van 0,83, voor het bostype in een temperatuur van 11,44 en een *nestedness* van 0,89, en voor het heidetype in een temperatuur van 13,60 en een *nestedness* van 0,86 (Fig. 19). De bekomen temperaturen zijn voor de drie habitattypes zeer significant ( $p < 0,001$ ).

**Tabel 8.** Spearman rank correlaties tussen de volgorde van de fragmenten binnen de optimale pakking van de fragmenten van de *nestedness* analyse en de variabelen oppervlakte en ouderdom.

Habitattype	Oppervlakte		Ouderdom		
	n	rho	P	rho	P
<b>Hooiland</b>	36	0.36	0.03	0.30	0.077
<b>Bos</b>	32	0.79	< 0.001	0.47	0.006
<b>Heide</b>	24	0.34	0.103	0.44	0.03

Een significante correlatie tussen de volgorde van de fragmenten binnen de optimale pakking van de *nestedness* analyse en de variabele oppervlakte werd gevonden voor het hooilandtype ( $p = 0,03$ ) en voor het bostype ( $p < 0,001$ ). Voor de variabele ouderdom werd een significante correlatie vastgesteld voor het bostype ( $p = 0,006$ ) en voor het heidetype ( $p = 0,03$ ) (Tabel 8).



**Figuur 19.** De optimale pakking van de *nestedness* analyse op de soortensamenstelling tussen de verschillende huidige fragmenten per habitattype, met vermelding van de temperatuur (T), *nestedness* (N) en p-waarde.

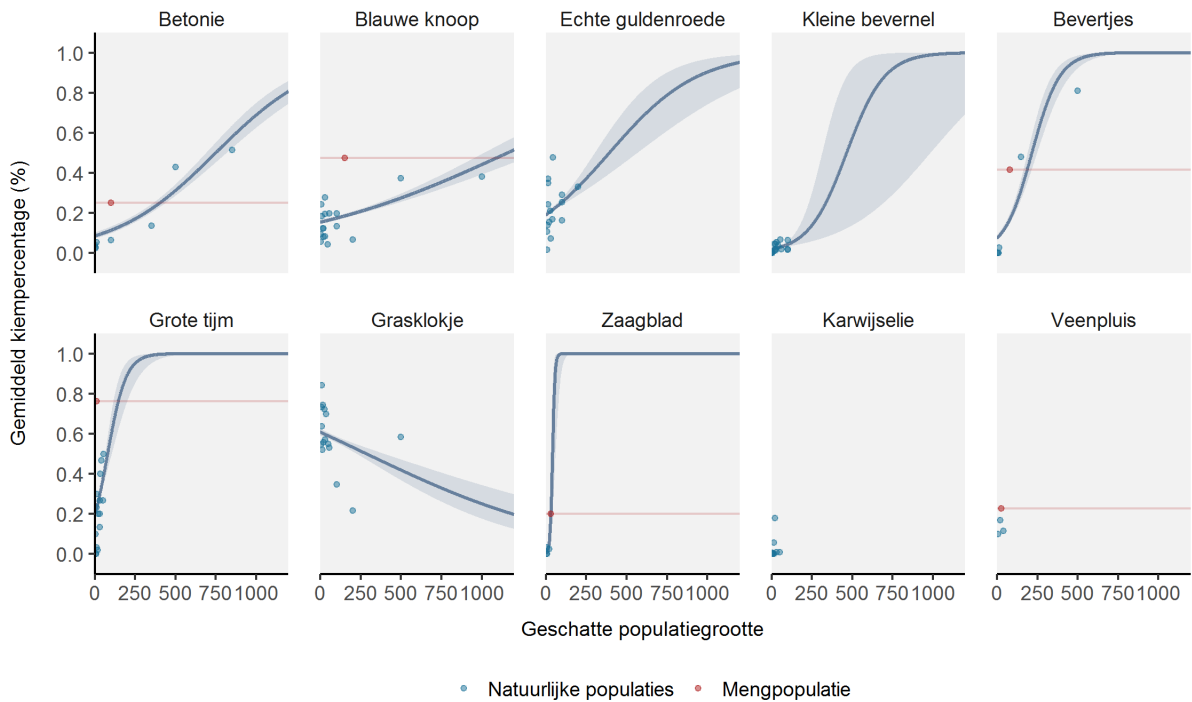
## 3.2. Fitness-analyse

In totaal kiemden 6569 zaden van 13 soorten in het kiemexperiment in de serre voor de planten aan de koudebehandeling onderworpen werden. Na de koudebehandeling kiemden 27 extra zaden van de soorten Kleine bevernel (*P. saxifraga*) en Zaagblad (*S. tinctoria*). Van de drie populaties van Klokjesgentiaan (*G. pneumonanthe*) kiemden geen enkel zaadje. Na het verwijderen van soorten met minder dan vier geogste populaties, behielden we tien soorten voor de statistische analyse.

De logistische regressieanalyse met populatiegrootte als verklarende variabele leverde significante regressievergelijkingen op voor zeven van de negen soorten (Tabel 9, Fig. 20). Populatiegrootte was een belangrijke factor die het potentiële kiempercentage bepaalde, en had een significant positief effect voor zes soorten en een negatief significant effect voor één soort. De mengpopulaties vertoonden duidelijk een hoger kiempercentage in vergelijking met natuurlijke populaties van dezelfde grootte.

**Tabel 9.** Resultaten van het binomiaal logistisch regressie model per soort van het serre-experiment.

Soort	n		Estimate	Z	P
<b>Betonie</b> <i>Stachys officinalis</i>	9	Intercept	-2.37	-23.89	< 0.001
		Populatiegrootte	0.003	14.93	< 0.001
<b>Bvertjes</b> <i>Briza media</i>	7	Intercept	-2.50	-24.20	< 0.001
		Populatiegrootte	0.01	11.94	< 0.001
<b>Blauwe knoop</b> <i>Succica pratensis</i>	18	Intercept	-1.70	-40.70	< 0.001
		Populatiegrootte	0.001	12.13	< 0.001
<b>Echte guldenroede</b> <i>Solidago virgaurea</i>	15	Intercept	-1.44	-28.87	< 0.001
		Populatiegrootte	0.004	5.74	< 0.001
<b>Grasklokje</b> <i>Campanula rotundifolia</i>	15	Intercept	0.44	12.23	< 0.001
		Populatiegrootte	-0.002	-6.27	< 0.001
<b>Grote tijm</b> <i>Thymus pulegiodes</i>	16	Intercept	-1.39	-16.94	< 0.001
		Populatiegrootte	0.02	6.19	< 0.001
<b>Karwijselie</b> <i>Selinum carvifolia</i>	9	Intercept	-3.67	-19.9	< 0.001
		Populatiegrootte	0.009	1.29	0.196
<b>Kleine bevernel</b> <i>Pimpinella saxifraga</i>	17	Intercept	-3.95	-26.57	< 0.001
		Populatiegrootte	0.009	3.52	< 0.001
<b>Zaagblad</b> <i>Serratula tinctoria</i>	5	Intercept	-5.49	-5.49	< 0.001
		Populatiegrootte	0.13	3.63	< 0.001

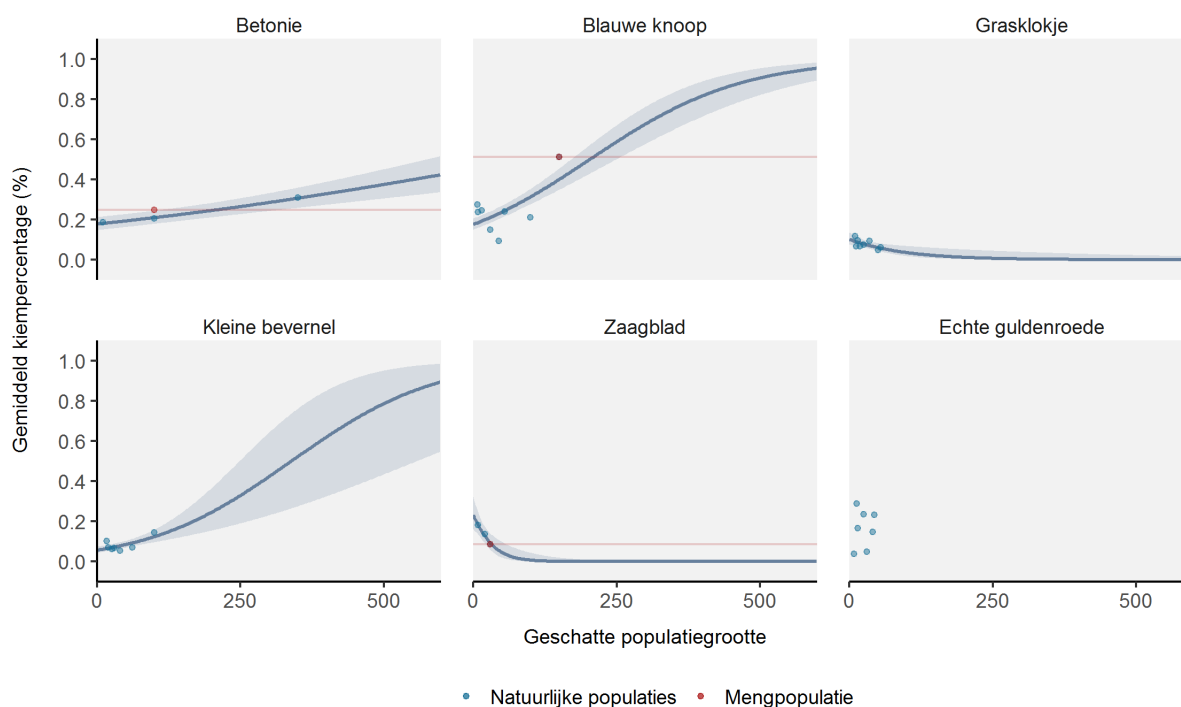


**Figuur 20.** De logistische regressies en 95% confidentie-intervallen van het serre-experiment met gemiddeld kiempercentage als afhankelijke en populatiegrootte als onafhankelijke variabele voor de verschillende soorten. Indien beschikbaar wordt het kiempercentage van de mengpopulaties eveneens geïllustreerd (in het rood).

In het herintroductie-experiment kiemden in totaal 2508 van de 16.668 ingezaaide zaden van zes verschillende soorten. Het *generalized linear mixed model* leverde significante regressievergelijkingen op voor vijf van de zes soorten (Tabel 10, Fig. 21). We vonden een significant positief effect van populatiegrootte voor drie soorten, en een significant negatief effect voor twee soorten. Buiten voor de soort Zaagblad (*S. tinctoria*), vertoonden de mengpopulaties ook hier een hoger kiempercentage in vergelijking met natuurlijke populaties van dezelfde grootte.

**Tabel 10.** Resultaten van het *generalized linear mixed model* per soort van het herintroductie-experiment.

Soort	n		Estimate	Z	P
<b>Betonie</b> <i>Stachys officinalis</i>	4	Intercept	-1.55	-11.55	< 0.001
		Populatiegrootte	0.002	5.55	< 0.001
<b>Blauwe knoop</b> <i>Succisa pratensis</i>	8	Intercept	-1.56	-12.44	< 0.001
		Populatiegrootte	0.008	9.15	< 0.001
<b>Echte guldenroede</b> <i>Solidago virgaurea</i>	7	Intercept	-1.91	-5.90	< 0.001
		Populatiegrootte	0.006	1.62	0.104
<b>Grasklokje</b> <i>Campanula rotundifolia</i>	8	Intercept	-2.18	-17.14	< 0.001
		Populatiegrootte	-0.01	-2.60	0.009
<b>Kleine bevernel</b> <i>Pimpinella saxifraga</i>	7	Intercept	-2.95	-9.30	< 0.001
		Populatiegrootte	0.009	4.61	< 0.001
<b>Zaagblad</b> <i>Serratula tinctoria</i>	4	Intercept	-1.32	-3.39	< 0.001
		Populatiegrootte	-0.04	-3.50	< 0.001



**Figuur 21.** De logistische regressies en 95% confidentie-intervallen van het herintroductie-experiment met gemiddeld kiempercentage als afhankelijke variabele, populatiegrootte als onafhankelijke *fixed*-variabele en herintroductie-site als onafhankelijke *random* variabele voor de verschillende soorten. Indien beschikbaar wordt het kiempercentage van de mengpopulaties eveneens geïllustreerd (in het rood).

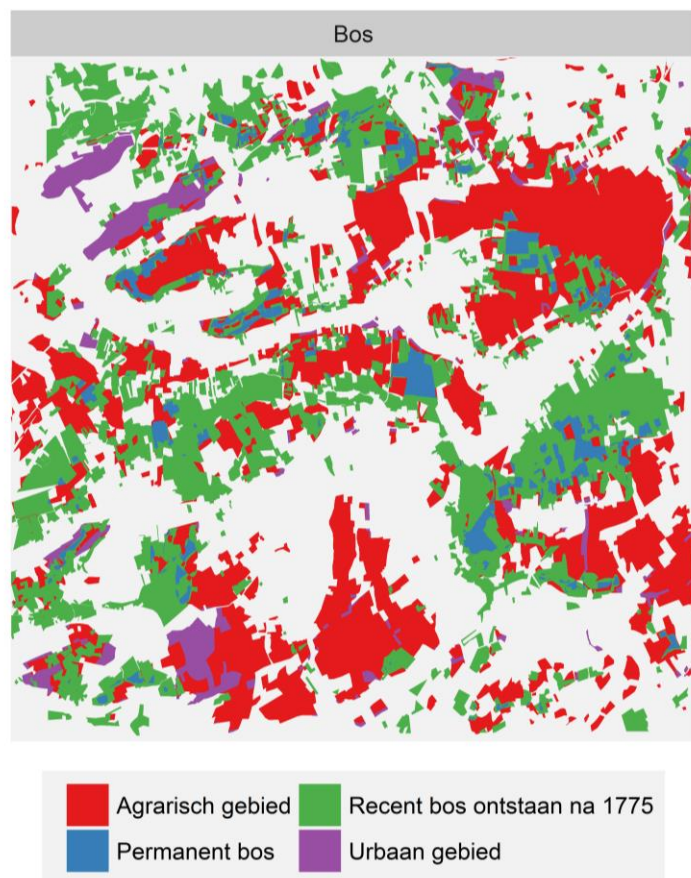
## 4. Discussie

### 4.1. Landschapsverandering doorheen de tijd

Uit de analyse van historisch kaartmateriaal blijkt de oppervlakte van zowel bos, hooiland en heide in het studiegebied in het jaar 1775 het grootst te zijn. De oppervlakte aan bos, hooiland en heide bedroegen toen respectievelijk 4410, 2676 en 711 ha. De bosoppervlakte bedraagt momenteel 25% van de totale oppervlakte in het studiegebied, wat nog steeds een groot aandeel is naar Vlaamse normen. In Vlaanderen bedraagt de totale bosoppervlakte namelijk 146.381 ha, wat overeenkomt met een bosindex van 10,8% (Cornelis et al. 2007). Deze waarde in het studiegebied geeft een indruk van het regionale belang van bos.

De oppervlakte aan bos in het jaar 1775 is een overblijfsel van het aaneengesloten bosmassief dat in het Hageland domineerde tot in de 11<sup>e</sup> eeuw. Hierna kwam een massale ontginningsfase tot stand door de toenemende bevolkingsdruk (Minnen en Van Kerckhove 2000). De afname aan bosoppervlak tussen het jaar 1775 en 1870 is af te leiden uit de Ferrariskaart en de kaart van Depot De La Guerre. Deze afname is toe te schrijven aan de omzetting van grote overblijvende bosrestanten in landbouwgrond (Fig. 22).

Bossen hebben naast een oppervlakte-afname eveneens fragmentatie ondergaan in de periode na 1775. Tot en met 1990 neemt het aantal fragmenten immers toe, en dit terwijl er een oppervlakte-afname waar te nemen is tot en met 1960. De mediaan en het gemiddelde van de oppervlakte/randverhouding reflecteren dit patroon en dalen tot en met 1960. Nadien stijgen deze terug. Vanaf 1960 neemt de oppervlakte aan bos terug toe. Dit zal enerzijds gedeeltelijk te wijten zijn aan populierenaanplantingen vanaf 1950 en anderzijds aan spontane verbossing van hooilanden als gevolg van het stoppen van het beheer (Fig. 22, Fig. 23). In het studiegebied wordt namelijk 46% van



**Figuur 22.** Ontwikkeling van boshabitats in het studiegebied tussen 1775 en 2016. Rood – na 1775 omgezet in agrarisch gebied; blauw – permanent bos sinds 1775; groen – bos ontstaan na 1775; paars – na 1775 omgezet in urbaan gebied.

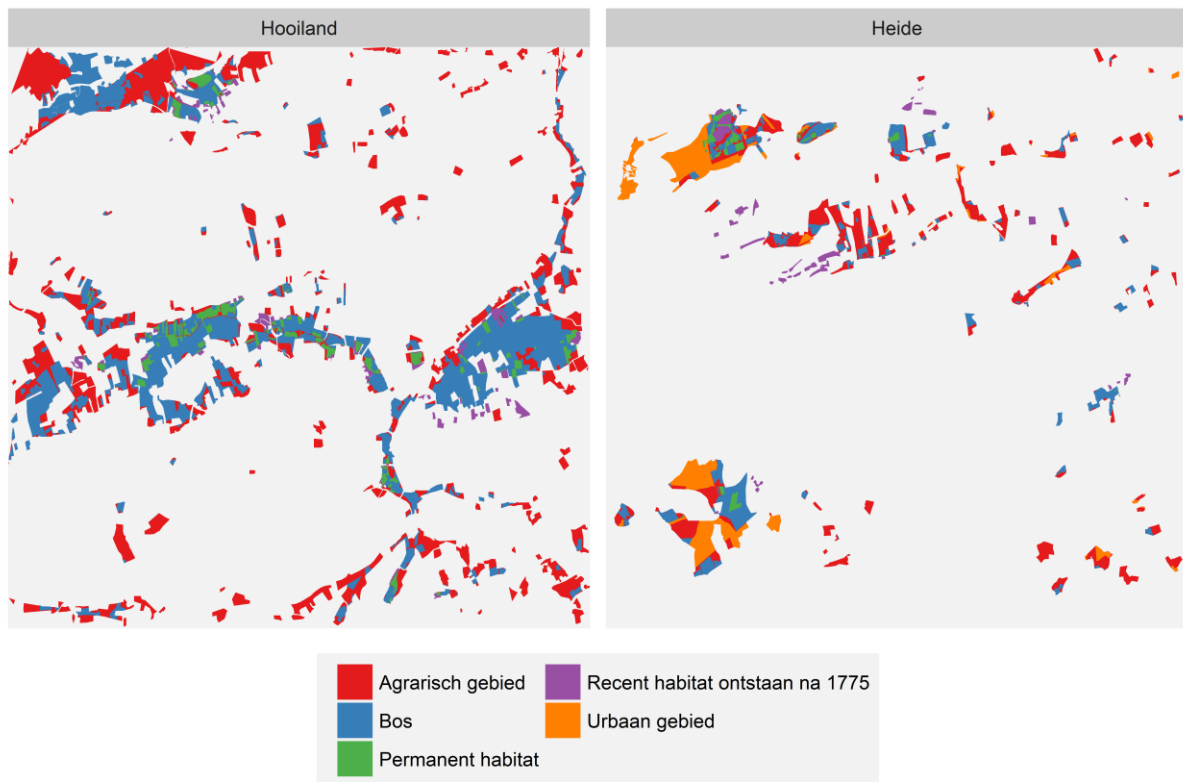
de oorspronkelijke oppervlakte aan hooiland in 1775 tegenwoordig ingenomen door bos. Momenteel bedraagt het bosoppervlakte in het studiegebied ongeveer 2861 ha. Slechts 27% hiervan betreft echter oorspronkelijk bosoppervlakte van het jaar 1775 (Fig. 22).

De oppervlakte hooiland op de Ferrariskaart (1775) stamt af van de grote oppervlakten hooien moeraslanden die tijdens de late middeleeuwen in de valleien van het Hageland aanwezig waren. Ze waren rechtstreeks het gevolg van het toenmalige agrarisch-economisch systeem. Vanaf de Middeleeuwen ontwikkelden zich op de heuvels, buiten het bereik van overstromingen en de ermee geassocieerde nutriëntentoevoer, eveneens droge heidevegetaties, waarbij de bodem bij landbouwgebruik sneller uitputte dan in hooilanden in de valleien. Grote oppervlaktes heide zijn nog waar te nemen op de Ferrariskaart (1775). De droge heides kenden in de Middeleeuwen een sterke uitbreiding met de opkomst van grootschalige schapenteelt voor de commerciële lakenhandel (Bastiaens en Deforce 2005).

In de tweede helft van de 18<sup>e</sup> eeuw werden vele hooilanden en heides in akkerland omgezet (Fig. 23), wat weerspiegeld wordt in de afname aan hooiland- en heideoppervlakte tussen 1775 en 1870. Dit werd noodzakelijk door de toenemende bevolkingsdruk en mogelijk gemaakt door het ontwerpen van verbeterde ploegen (Minnen en Van Kerckhove 2000).

Het proces van oppervlakte-afname aan hooiland en heide zette zich in de daaropvolgende eeuwen verder. Dit is duidelijk af te leiden uit de verdere oppervlakte-afname in de periode na 1870, geïllustreerd op de verschillende kaarten. Schapenkuddes in Europa verdwenen door de veel goedkopere schapenteelt in Australië (Minnen en Van Kerckhove 2000). In de 20<sup>e</sup> eeuw werden de overblijvende hooiland- en heidegebieden verder bedreigd door spontane verbossing als gevolg van het stoppen van het beheer. In 1975 verdween eveneens een groot heidecomplex op de Middelberg (Rotselaar) door het te verkavelen voor een villapark. Momenteel blijft nog maar een kleine factie hooiland en heide in het studiegebied over, respectievelijk ongeveer 171 en 76 ha (Fig. 23).

Naast deze oppervlakte-afname is er eveneens sprake van fragmentatie. Dit is af te leiden uit enerzijds het aantal fragmenten dat niet evenredig afneemt met de oppervlakte-afname, en anderzijds aan de afname van de mediaan en het gemiddelde van de oppervlakte/randverhouding in de opeenvolgende jaren. In het jaar 1960 is ten opzichte van het jaar 1930 een oppervlakte-stijging aan heide waar te nemen. Heide kan hier tijdelijk ontstaan zijn door het kappen van bos tijdens de Tweede Wereldoorlog.



**Figuur 23.** Ontwikkeling van hooiland- en heidehabitats in het studiegebied tussen 1775 en 2016. Rood – na 1775 omgezet in agrarisch gebied; blauw – na 1775 spontaan verbost; groen – permanent hooiland/heide sinds 1775; paars – hooiland/heide ontstaan na 1775; oranje - na 1775 omgezet in urbaan gebied.

## 4.2. Analyse extinctieschuld en koloniatiekrediet

De verdeling van plantensoorten in overblijvende habitatfragmenten is het resultaat van kolonisatie- en extinctieprocessen (Piqueray et al. 2011), die beide afhankelijk zijn van habitatoppervlakte (Hanski en Ovaskainen 2003) en pas na een bepaalde (relaxatie)tijd tot een evenwicht komen (Jackson en Sax 2010). Op basis van het waargenomen verlies aan habitatoppervlakte in het studiegebied, verwachten we naast een nettoverlies aan soorten in de overblijvende fragmenten, bijgevolg ook een extinctieschuld in het landschap aan te treffen door de vertraagde reactie van soorten op gewijzigde omgevingsomstandigheden.

Grotere fragmenten vertonen vaak een grotere habitatdiversiteit dan kleinere, waardoor het schijnbaar positieve effect van oppervlakte op de soortenrijkdom mogelijk veroorzaakt wordt door habitatdiversiteit. In de modellen van kaartjaar 2016 werd de huidige soortenrijkdom in hooiland- en bosfragmenten gecorrigeerd voor habitatdiversiteit, om na te gaan of oppervlakte wel degelijk een belangrijke verklarende variabele is. Oppervlakte bleef significant na deze correctie zodat we kunnen stellen dat de huidige soortenrijkdom zowel van de oppervlakte als van de diversiteit aan habitattypes afhangt.



#### 4.2.1. Hooiland & heide

Onze resultaten suggereren dat de huidige soortenrijkdom in hooiland- en heidefragmenten gerelateerd is aan historisch landgebruik. Zowel de correlaties tussen de huidige soortenrijkdom en de huidige en historische *patch* oppervlaktes als de GLM's van de verschillende kaartjaren wijzen erop dat de *patch* oppervlakte van de Ferrariskaart, het beste de huidige soortenrijkdom in hooilandfragmenten verklaart. Voor heidefragmenten wordt de huidige soortenrijkdom het best verklaard aan de hand van de *patch* oppervlakte in het jaar 1990. Bij gebrek aan relatief oude heidefragmenten die nu nog steeds bestaan, kon geen fit bepaald worden met eerdere kaartjaren dan 1990, en valt bijgevolg niet uit te sluiten dat er een beter verband bestaat met de *patch* oppervlakte van eerdere kaartjaren. De significante interactieterm tussen jaar en oppervlakte in het ANCOVA-model, wijst erop dat het verband tussen de huidige soortenrijkdom en de oppervlakte verandert doorheen de jaren, en er bijgevolg extinctieschuld aanwezig is. Drieëntwintig van de 36 huidige hooilandfragmenten en 10 van de 24 heidefragmenten vertonen positieve *residuals*, en hebben meer soorten ten opzichte van de algemene trend, wat wijst op extinctieschuld. Het nieuwe evenwicht is waarschijnlijk dus nog niet bereikt, en het valt te verwachten dat de toekomstige betaling van de extinctieschuld in het studiegebied zal leiden tot het uitsterven van nog meerdere hooiland- en heidesoorten (Hanski en Ovaskainen 2002). Onze resultaten wijzen uit dat gemiddeld 18 soorten in hooilandfragmenten en gemiddeld 11 soorten in heidefragmenten zullen uitsterven. De *nestedness*-analyse gaf aan dat onder andere Spits havikskruid (*Hieracium lactucella*), Gewone agrimonie (*Agrimonia eupatoria*), Waterkruiskruid (*Jacobaea aquatica*), Snavelzegge (*Carex rostrata*), Knolsteenbreek (*Saxifraga granulata*), Goudhaver (*Trisetum flavescens*) en Melkeppe (*P. palustre*) voorkomen in hooilanden waar ze op basis van de fragmentkenmerken niet meer verwacht worden. Voor heidesoorten zijn dit Liggend walstro (*G. saxatile*), Grote tijm (*T. pulegiodes*), Klein warkruid (*Cuscuta epithimum*), Gevlekte orchis (*D. maculata*) en Klein tasjeskruid (*Teesdalia nudicaulis*).

Daarenboven vonden we dat de hooilandfragmenten Vorsdonk en Walenbos in het verleden, meerbepaald in het jaar 1870, ook al extinctieschuld vertoonden. Dit is niet onverwacht, aangezien de hooilandoppervlakte van beide gebieden voor meer dan de helft is afgenomen tussen het jaar 1775 en 1870.

Lindborg en Eriksson (2004) en Helm et al. (2006) vonden eveneens bewijs van een extinctieschuld door het gebruik van historische kaarten. Lindborg en Eriksson (2004) stelden vast dat de soortenrijkdom in Zweedse semi-natuurlijke graslanden geen verband hield met de huidige connectiviteit. Bij het gebruik van 50 en 100 jaar oude kaarten daarentegen, bleek er wel een sterk positief effect van habitatconnectiviteit te zijn. Helm et al. (2006) vonden bewijs dat het huidige aantal habitatspecialisten in Estlandse kalkgraslanden verklaard werd door de oppervlakte en connectiviteit van 70 jaar geleden. Zij schatten de omvang van de

extinctieschuld door het vergelijken van huidige stabiele fragmenten (met een gering oppervlakteverlies) met onstabiele fragmenten, en vonden een extinctieschuld van ongeveer 40% van de huidige soortenrijkdom.

Piessens en Hermy (2006) vonden in heidefragmenten in het noordwesten van Vlaanderen eveneens bewijs van een extinctieschuld. Ondanks een verlies van meer dan 99% van de heide over een periode van 230 jaar, stelden zij vast dat het verlies aan heidesoorten relatief beperkt was (11%). Bovendien correleerde de huidige soortenrijkdom in heidefragmenten aanzienlijk positief met de oppervlakte op de Ferrariskaart van 1775.

Plantkarakteristieken die vaak gekoppeld zijn aan langdurige overleving na habitatverlies of verslechterde omgevingsomstandigheden zijn een persistente zaadbank of een lange levensduur (Saar et al. 2012). Het vermogen om een persistente zaadbank op te bouwen is een belangrijke eigenschap van heidesoorten (Bossuyt en Hermy 2003, Piessens et al. 2005). Veel heidesoorten kunnen overleven in bosfragmenten die de heide vervangen hebben (Piessens en Hermy 2006). In het studiegebied wordt 28% van de oorspronkelijke oppervlakte aan heide (anno 1775) tegenwoordig ingenomen door bos. Wanneer condities opnieuw gunstig worden, bijvoorbeeld door ontbossing, of langs boswegen, kunnen ze uit de zaadbank verschijnen waardoor hun overleving wordt gewaarborgd. Echter, voor soorten met zaden die slechts voor een korte tijd kunnen overleven, ontbreekt deze buffer tegen uitsterven en zijn deze soorten bijgevolg veel gevoeliger voor extinctie, en hebben minder kans om extinctieschuld te vertonen.

Zeven van de 36 hooilandfragmenten en 7 van de 24 heidefragmenten vertonen mogelijk een kolonisatiekrediet. Deze fragmenten hebben negatieve *residuals* en bevatten minder soorten ten opzichte van de algemene trend. Deze heidefragmenten zijn relatief recent ontstaan, of de laatste jaren geheel of gedeeltelijk hersteld. De hooilandfragmenten met kolonisatiekrediet zijn fragmenten zonder aangepast hooilandbeheer, met bijvoorbeeld veel landschapsbomen. Vertragingen kunnen hier optreden door suboptimale omstandigheden die vestiging of overleving verhinderen. Gezien de huidige fragmentatie van hooiland- en heidegebieden in het studiegebied is het vinden van een kolonisatiekrediet overigens niet onverwacht. Habitatfragmentatie verhindert gewoonlijk zaadverbreding tussen geïsoleerde *patches*, en vele semi-natuurlijke graslandspecialisten beschikken over lage verbeidingscapaciteiten (Butaye et al. 2005, Deák et al. 2016).

Naast een trage reactie van gemeenschappen op oppervlakteverlies, is er aangetoond dat een overeenkomende reactie op afnemende connectiviteit eveneens kan leiden tot een extinctieschuld. Lindborg en Eriksson (2004) vonden dat de huidige soortenrijkdom van Zweedse semi-natuurlijke graslanden verband houdt met de historische connectiviteit, hoewel de soortenrijkdom niet gerelateerd was aan de historische oppervlaktes van hun studiegebied. In West-Vlaamse heiden toonden Piessens et al. (2004, 2005) eveneens aan dat de huidige isolatie van habitatfragmenten belangrijker was in het verklaren van de soortenrijkdom dan

fragmentoppervlakte. Deze resultaten duiden op de aanwezigheid van een *rescue-effect*, waardoor populaties zelfs in kleine habitat *patches* kunnen overleven indien ze goed verbonden zijn. Wij vonden significante correlaties tussen de huidige soortenrijkdom in hooilandfragmenten en historische isolatiegraden, zowel voor afstand tot de dichtstbijzijnde *patch* als de connectiviteitsmaat. Echter, het effect van isolatie gaat verloren wanneer ook rekening wordt gehouden met oppervlakte in de opgestelde GLM's. Er kan bijgevolg een effect van isolatie aanwezig zijn, maar oppervlakte lijkt belangrijker te zijn. Onze resultaten vertonen geen indicatie dat de huidige soortenrijkdom van heidefragmenten gerelateerd is aan de historische of huidige isolatiegraad. Het gebrek aan datapunten voor oudere kaartjaren is hier een mogelijke oorzaak van. In een vergelijkbare studie uitgevoerd door Dupré en Ehrlén (2002) in bossen bleek isolatie echter ook slechts een beperkte rol te spelen. Dit verschil kan toegeschreven worden aan een paar factoren. Mogelijk was het gebruik van een soort-specifieke isolatiegraad (*sensu* Hanski 1994) beter. In de studies die wel een duidelijk significant effect van isolatiegraad vonden, werd deze maat gebruikt. Het berekenen van deze soort-specifieke isolatiegraad was in onze studie echter moeilijk, omdat enkel voor de gekozen studiefragmenten volledige soortenlijsten beschikbaar zijn. Voor de overige fragmenten is enkel een indicatieve en vaak onvolledige soortenlijst beschikbaar op basis van Waarnemingen.be (Natuurpunt Studie 2017). Dezelfde studies maakten ook een duidelijk verschil tussen specialisten en generalisten. Hoewel we de meeste algemene soorten uit de analyse hebben uitgesloten, is het onderscheid tussen specialistische en generalistische soorten moeilijk af te bakenen, en is het bijgevolg mogelijk dat onze resultaten gedeeltelijk beïnvloed werden door soorten die eerder generalistisch zijn. Specialisten kunnen gevoeliger zijn voor habitatfragmentatie en bijgevolg isolatie, dan generalisten, omdat specialisten vooral beperkt zijn tot specifieke habitattypen en vaak beperkte verspreidingsmogelijkheden vertonen (Fischer en Stöcklin 1997, Honnay et al. 1999).

In de praktijk vraagt het identificeren van de aanwezigheid van een extinctionschuld om beheersmaatregelen die habitatherstel omvatten. Soortenrijkdom is een indicator die vaak gebruikt wordt om het herstelsucces te beoordelen. Daarom moet men bij herstelmaatregelen rekening houden met de mogelijke extinctionschuld, aangezien de omvang van een extinctionschuld bepaalt hoe de soortenrijkdom in de toekomst zal evolueren. Kolonisatiekrediet in nieuwere herstelde fragmenten vraagt om beheersmaatregelen die rekening houden met de beperkte verspreidingscapaciteiten van vele semi-natuurlijke graslandsoorten. De connectiviteit tussen de verschillende fragmenten kan bijvoorbeeld verhoogd worden. Daarnaast kan de herintroductie van naburige lokale relictpopulaties noodzakelijk zijn om hooiland- en heidefragmenten succesvol te herstellen.

Onze resultaten geven aan dat een maximale soortenrijkdom voor hooilandfragmenten bereikt wordt bij een oppervlakte van ongeveer 50 ha. Voor heidefragmenten is dit ongeveer 25 ha. Recent werden in het Walenbos een aantal hooilandfragmenten met een gemiddelde

oppervlakte van ongeveer 1 à 2 ha hersteld. Op basis van onze resultaten zou dit betekenen dat een duurzame soortenrijkdom van slechts 25% van het maximaal aantal soorten bereikt zou kunnen worden. Indien de herstelde oppervlaktes verdubbeld zouden worden naar 4 à 5 ha, stijgt de mogelijke duurzame soortenrijkdom reeds naar 50% van het maximaal aantal soorten. Door de logaritmische aard van de soort-oppervlakte relatie zou een verdere toename naar 10 ha “slechts” een bijkomende toename in aantal soorten van 10% betekenen. Op basis van deze gegevens adviseren we dat een oppervlakte van minstens 5 ha nodig is om hooilandfragmenten te herstellen. Indien de oppervlakte van elk recent hersteld hooilandfragment in het Walenbos verhoogd zou worden naar 5 ha, zou er in totaal 27 ha hooiland bijkomen. Dit zou neerkomen op een toename van 55% van de hooilandoppervlakte en een afname van slechts 6% van de bosoppervlakte.

Op de Eikelberg zijn momenteel heidefragmenten met oppervlaktes van 0,1 tot 0,8 ha aanwezig. Onze resultaten geven aan dat bij deze oppervlaktes een duurzame soortenrijkdom van slechts 13% - 26% van het maximaal aantal soorten bereikt kan worden. Indien de oppervlaktes verhoogd zouden worden naar 3 ha, stijgt de potentieel duurzame soortenrijkdom naar 50% van het maximaal aantal soorten. Een verdere toename naar bijvoorbeeld 10 ha, zou “slechts” een bijkomende toename van 16% in aantal soorten inhouden. Voor het herstel van heidefragmenten adviseren we bijgevolg dat een oppervlakte van minstens 3 ha vereist is. In de volgende paragraaf worden een aantal herstelmaatregelen voor hooiland en heide toegelicht.

## Beheer & Herstel

De mogelijkheden voor het toepassen van herstel- en instandhoudingsbeheer hangt af van de abiotische uitgangssituatie (nat of droog), de oorzaak van de achteruitgang (verzuring, vermessing of verdroging) en de huidige en beoogde soortensamenstelling in het landschap (Van Uytvanck et al. 2012). Belangrijke knelpunten voor succesvol beheer en herstel van heides en hooilanden zijn enerzijds de belangrijke verzurende atmosferische depositie en anderzijds de kortlevende zaadbank en beperkte verspreidingscapaciteit van veel kenmerkende soorten, die extra vermindert door het beperkt aantal aanwezige bronpopulaties en de grote afstand daartussen (Smits et al. 2008). In Vlaanderen is de beste uitgangssituatie voor herstel beboste of verboste percelen, dichtbij bestaande relictpopulaties. Dit heeft te maken met de lagere voedselrijkdom van dergelijke plaatsen. Herstel vanuit bossituaties verloopt aanzienlijk sneller dan vanuit bemeste graslanden of akkers (Decleer 2007).

### *Plaggen*

Plaggen is een veel toegepaste, en tegen vergrassing effectieve maatregel in het herstelbeheer van hooilanden en heides. Plaggen is echter duur en heeft een aantal belangrijke nadelen die ervoor zorgen dat een grootschalige toepassing ervan onwenselijk is. Plaggen tast de bodemstructuur aan, zorgt voor afvoer van de organische stof en zaadvoorraad, verandert het bufferend vermogen, de N/P-verhouding, en de vochtinhoud van de bodem, en gaat ten

coste van de aanwezige fauna (de Graaf et al. 2004, Bijlsma et al. 2009, Vogels et al. 2011). Na plaggen kunnen plantensoorten met een langlevende zaadbank terugkeren (Jansen et al. 1996, de Graaf et al. 2004, Dorland et al. 2004). Zaden van zeggesoorten, Tandjesgras (*D. decumbens*), Veelbloemige veldbies (*Luzula multiflora*), Liggend walstro (*G. saxatile*), Gewone vleugeltjesbloem (*Polygala vulgaris*), Hondsviooltje (*V. canina*), Tormentil (*P. erecta*) en dwergstruiken kunnen enkele tientallen jaren in de zaadbank overleven. Kolonisatie van andere soorten is afhankelijk van de aanwezigheid van zaadbronnen in de omgeving (Decler 2007). In terreinen waar geen relictpopulaties meer aanwezig zijn, is de hervestiging van veel zeldzame plantensoorten problematisch (Van Uytvanck et al. 2012).

### *Chopperen*

Chopperen is het verwijderen van de vegetatie en een deel van de bovenste humuslaag (tot 4 cm). De humuslaag wordt bijgevolg niet volledig verwijderd. Chopperen kan gezien worden als een maatregel tussen maaien en plaggen. Chopperen heeft vergelijkbare effecten als plaggen, maar dan minder ingrijpend. Vergrassing is doorbroken, waardoor kiemplanten van doelsoorten zich gemakkelijker kunnen vestigen. De organisch bodem wordt minder beschadigd bij chopperen waardoor de opslag van bomen en struiken een minder groot probleem vormt (Wallis de Vries et al. 2014).

### *Drukbegrazing*

Drukbegrazing is een herstelmaatregel waarbij gedurende een korte periode verruigde of vergraste vegetaties volledig kort worden gegraasd. Deze vorm van begrazing wordt vaak meerdere keren en gedurende meerdere opeenvolgende jaren toegepast, met behulp van schapen binnen tijdelijke rasters. Drukbegrazing kent overwegend positieve ervaringen ten aanzien van de vegetatieontwikkeling (Verbeek et al. 2006). Het afgestorven organisch materiaal en de zaadvoorraad worden niet afgevoerd, en het microreliëf wordt in mindere mate aangetast. De bodemfauna wordt eveneens minder verstoord. Een bijkomend voordeel van begrazing is dat schapen zaden in hun vacht en via het spijsverteringsstelsel kunnen verplaatsen en daardoor een bijdrage kunnen leveren aan de uitwisseling van zaden tussen natuurgebieden (Fischer et al. 1996, Rico et al. 2014). Na drukbegrazing ontwikkelt zich een gunstigere variatie in vegetatiestructuur dan na plaggen (Ketelaar en Wallis De Vries 2005, Wallis de Vries et al. 2014). De oorzaak van de vergrassing, een te hoge stikstofconcentratie in de bodem, wordt waarschijnlijk niet weggenomen, tenzij de schapen 's nachts op een stal of slaapweide worden gezet waardoor hun mest wordt verzameld (Verbeek et al. 2006).

Drukbegrazing blijkt echter niet overall succesvol te zijn, wat vooral te wijten is aan de wijze van uitvoering. Indien de begrazingsdruk te hoog is of de begrazing te lang wordt voortgezet, ontstaan uniforme struikheivegetaties. Indien de drukbegrazing te vroeg wordt gestopt, vergrassen de terreinen met risico op verbossing (Verbeek et al. 2006).

### *Instandhoudingsbeheer*

Bij maaien wordt het bovengrondse deel van de vegetatie afgezet, verwijderd en afgevoerd. Deze maatregel wordt gebruikt om het terrein verder te versralen en daarmee de effecten van vermessing tegen te gaan. Maaien vertraagt de vorming van een dikke strooisellaag (van Turnhout et al. 2008). De eerste jaren kan dit tot tweemaal per jaar gebeuren. Er wordt dan gemaaid rond eind juni en een tweede keer laat in het groeiseizoen rond oktober/november, nadat de doelsoorten in zaad zijn gekomen. Naarmate de primaire productie afneemt, kan de maaifrequentie verminderd worden. Bij graslandbeheer met kwetsbare soorten wordt meestal voor maaien gekozen omdat het maaien afgesteld kan worden op de zaadzetting van de doelsoorten (Oosterlynck et al. 2011).

Begrazing heeft als doel het terugdringen van grassen, het tegengaan van bosopslag en het laten ontstaan van een horizontale en verticale structuur in de vegetatie (van Turnhout et al. 2008). Begrazing zorgt ervoor dat de grasmat kort de winter ingaat zodat maximale kiemkansen gecreëerd worden. Voor tal van heischrale soorten, die een kortlevende zaadbank hebben, is dit essentieel. Begrazing heeft als risico dat vertrappeling van de vegetatie en verdichting van de bodem kan optreden. Indien het om droge terreinen gaat, zal schade hier eerder beperkt blijven. Op vochtige terreinen worden er door vertrappeling echter ideale kiemomstandigheden gecreëerd voor Pitrus (*Juncus effusus*). Wanneer de grond het natst is, in de lente en in het najaar, is het risico het grootst (Oosterlynck et al. 2011).

### 4.2.2. Bos

In tegenstelling tot hooiland- en heidefragmenten geven onze resultaten geen indicatie van een extinctieschuld in bosfragmenten. Zowel de correlaties tussen de huidige soortenrijkdom en de huidige en historische *patch* oppervlaktes als de GLM's van de verschillende kaartjaren wijzen erop dat de huidige *patch* oppervlakte in 2016, het beste de huidige soortenrijkdom in bosfragmenten verklaart. Negentien van de 32 huidige bosfragmenten vertonen eerder kolonisatiekrediet. Deze vertonen immers negatieve *residuals*, en hebben minder soorten ten opzichte van de algemene trend. Er werd eveneens een significant effect van ouderdom gevonden, wat wilt zeggen dat oudere bosfragmenten meer soorten bevatten. Dit suggereert dat kolonisatie van bosfragmenten een langzaam proces is dat enkele decennia kan duren. Aangezien de bosoppervlakte momenteel uit slechts 27% van de bosoppervlakte in het jaar 1775 bestaat, kunnen de beperkte kolonisatiecapaciteiten van bossoorten (o.a. Jacquemyn et al. 2001) ervoor zorgen dat recentere fragmenten niet gekoloniseerd kunnen worden. Tal van studies beamen deze resultaten, en hebben aangetoond dat het proces van kolonisatie in beboste landbouwgebieden meerdere eeuwen kan duren, met 100-200 jaar oude recente bossen die nog steeds minder bossoorten bevatten dan oude bossen (Jacquemyn et al. 2001, 2003, Vellend 2003, 2004).

De tijd sinds het begin van het fragmentatieproces kan ook een invloed hebben op het detecteren van een extinctieschuld (Adriaens et al. 2006). Een korte fragmentatiegeschiedenis met plotse afnames in oppervlakte en connectiviteit, kan ervoor zorgen dat plantensoorten vandaag nog steeds aanwezig zijn. Dit in tegenstelling tot gebieden die een lange geschiedenis en een gestage toename in fragmentatie kennen, en in een quasi-evenwichtstoestand verkeren met weinig of geen extinctieschuld. We weten dat in het studiegebied de oppervlakte-afname aan bossen reeds vroeg, in de 11<sup>e</sup> eeuw, startte om vervolgens vanaf het jaar 1960 terug te stijgen. Dit kan verklaren waarom we geen extinctieschuld maar eerder kolonisatiekrediet terugvinden in bosfragmenten. De oppervlakte aan hooiland en heide daarentegen, is pas vanaf de tweede helft van de 18<sup>e</sup> eeuw beginnen afnemen waardoor een extinctieschuld vandaag nog steeds zichtbaar kan zijn.

In tegenstelling tot onze resultaten, vond Vellend et al. (2006) wel een duidelijk bewijs van een extinctieschuld in bossen in Vlaams-Brabant. Negen van de 32 huidige bosfragmenten vertonen in onze analyse eveneens extinctieschuld. Deze hebben positieve *residuals* en vertonen meer soorten ten opzichte van de algemene trend. Aangezien in het studiegebied zowel ontbossing als bebossing gebeurde doorheen de jaren, is een verlengde tijd tot relaxatie te verwachten, zowel wat betreft de accumulatie als het verlies van soorten in verschillende bosfragmenten. De fragmenten die extinctieschuld vertonen zijn voornamelijk oude fragmenten met een relatief lage oppervlaktetoename doorheen de jaren. De fragmenten met kolonisatiekrediet daarentegen zijn nieuwere fragmenten of oude fragmenten die de laatste decennia vooral in oppervlakte zijn toegenomen. De *nestedness*-analyse duidde onder andere de volgende bossoorten aan die extinctieschuld vertonen in een aantal fragmenten: Koningsvaren (*Osmunda regalis*) en Bosbingelkruid (*Mercurialis perennis*).

Gezien het feit dat oude bosrelicten als bronpopulatie dienen voor de kolonisatie van nieuwere bosfragmenten, en gezien de lage kolonisatiecapaciteiten van bossoorten (Jacquemyn et al. 2001) is het belangrijk de overblijvende oude bosgebieden te beschermen tegen verder ontbossing, zelfs wanneer de bosoppervlakte toeneemt. Daarnaast is het belangrijk om de connectiviteit tussen oude en nieuwere bosgebieden te verhogen. Onze resultaten geven immers aan dat op basis van de fragmentoppervlakte een hogere soortenrijkdom in de recentere fragmenten bekomen kan worden, maar deze waarschijnlijk door de beperkte kolonisatiecapaciteiten van bossoorten niet bereikt wordt. Het verhogen van de connectiviteit kan bijvoorbeeld gebeuren door de bosoppervlakte uit te breiden aan bestaande relicten, wat eveneens een eventuele extinctieschuld ten goede komt. Onze resultaten geven aan dat een maximale soortenrijkdom voor bosfragmenten bereikt wordt bij een oppervlakte van ongeveer 75 ha. Het actief herintroduceren van bosplantensoorten waarbij de verspreidingsproblemen omzeild worden, kan eveneens een mogelijkheid zijn om bosfragmenten te herstellen.

Onze resultaten vertonen geen indicatie dat de huidige soortenrijkdom van bosfragmenten afhankelijk is van de huidige isolatiegraad. Een significant effect van isolatie werd echter wel gevonden door Jacquemyn et al. (2003) in Vlaams-Brabantse bossen. Zij toonden aan dat het voorkomen van 35 van de 59 onderzochte bosplantensoorten significant beïnvloed werd door *patch* connectiviteit. Het feit dat wij geen significant effect van isolatie vonden, kan aan dezelfde factoren toegeschreven worden als die bij de bespreking van isolatiegraad bij hooiland en heide, zijnde het niet gebruiken van een soort-specifieke isolatiegraad, en de mogelijke aanwezigheid van eerder generalistische soorten.

### 4.3. Fitness-analyse

Kleine populaties vertonen naar verwachting een verlies aan genetische diversiteit door onder andere genetische drift en inteeltdepressie. Dit kan leiden tot een verminderde fitness en een verminderde mogelijkheid om zich aan te passen aan lokale omgevingsveranderingen (Honnay en Jacquemyn 2010, Ouborg 2010).

In dit onderzoek werd het effect van populatiegrootte getest op de fitness van typische soorten van heischrale graslanden aan de hand van het kiemingssucces.

Het eerste deel van het experiment vond plaats in een broeikas onder gestandaardiseerde omstandigheden waardoor enkel het mogelijke genetische effect werd onderzocht, en lokale omgevingsomstandigheden geen invloed uitoefenen op het kiemingssucces. Er werd bijgevolg gekeken naar het potentiële kiempercentage onder optimale omstandigheden. We vonden een significant positief effect van populatiegrootte voor zes van de negen bestudeerde soorten, wat betekent dat populaties met een klein aantal individuen een lager kiempercentage en bijgevolg ook lagere fitness vertonen dan populaties met een groter aantal individuen. Voor één soort, Karwijselie (*Selinum carvifolia*), vonden we geen significant effect van populatiegrootte. Dit is echter waarschijnlijk te wijten aan het beperktere aantal geteste populaties, namelijk negen. Bovendien hadden de onderzochte populaties van deze soort een relatief laag aantal individuen. Het resulterende lage kiempercentage stemt bijgevolg overeen met onze verwachtingen. Voor één soort, Grasklokje (*Campanula rotundifolia*), vonden we een negatief significant effect van populatiegrootte. Het is echter moeilijk om voor deze soort populatiegroottes in te schatten doordat deze zich klonaal kan voortplanten door bovengrondse stengeluitlopers. Het is bijgevolg mogelijk dat groot geschatte populaties in werkelijkheid kleine populaties zijn die groot ogen door sterk uitgegroeide klonen.

Het herintroductie-experiment vond plaats op vier verschillende herstelde locaties. We vonden gelijkaardige resultaten als het serre-experiment. Drie van de zes onderzochte soorten vertoonden een significant positief effect van populatiegrootte op het kiempercentage. Voor één soort, Echte guldenroede (*S. virgaurea*) vonden we geen significant resultaat, dit in tegenstelling tot het positief resultaat in het serre-experiment. In het herintroductie-experiment



werd echter een beperkter bereik aan populatiegroottes gebruikt. Voor Grasklokje (*C. rotundifolia*) vonden we net als in het serre-experiment een negatief effect van populatiegrootte, wat ook hier mogelijk te verklaren is aan de moeilijk in te schatten populatiegroottes. Zaagblad (*S. tinctoria*) vertoonde eveneens een negatief effect. Dit is wellicht te wijten aan de mengpopulatie, die een erg laag kiempercentage vertoonde. De zaden hiervan waren immers ongeveer acht maanden ouder dan de zaden van de andere populaties. Aangezien Zaagblad (*S. tinctoria*) geen langlevende zaden heeft, zullen deze oudere zaden waarschijnlijk minder kiemkrachtig geweest zijn. Onze verwachting was dat het gerealiseerde kiempercentage in het herintroductie-experiment lager zou zijn door biotische en abiotische invloeden. Dit was echter enkel duidelijk zichtbaar bij Grasklokje (*C. rotundifolia*).

Hoewel we geen rechtstreekse metingen van de genetische variatie hebben uitgevoerd, kunnen we toch met enige zekerheid stellen dat het waargenomen effect van populatiegrootte te wijten is aan het verlies van genetische diversiteit in kleine populaties, vermoedelijk door inteelt en genetische drift. Dit werd immers reeds vastgesteld door studies van de genetische diversiteit op Blauwe knoop (*S. pratensis*) en Grote tijm (*T. pulegiodes*) in de streek (Baumers et al. 2010, Kathagen et al. 2012). Baumers et al. (2010) brachten het genotype van Blauwe knoop (*S. pratensis*) in kaart en analyseerden de genetische diversiteit met behulp van microsatellietmerkers op zeven loci. Zij vonden dat de populatiegrootte correleerde met genetische diversiteit. De meeste populaties waren klein met hoge inteeltcoëfficiënten, en er heerste sterke genetische differentiatie tussen de populaties door het verlies van genetische variatie. Kathagen et al. (2012) gebruikten *Amplified Fragment Length polymorphisms* (AFLP-merkers) om de genetische diversiteit van populaties van Grote tijm (*T. pulegiodes*) te meten. Zij vonden eveneens een significante correlatie tussen de genetische diversiteit en populatiegrootte, en een sterke genetische differentiatie tussen de onderzochte populaties. Deze kon echter niet verklaard worden door de onderlinge geografische afstand (*isolation by distance*), waardoor processen als genetische drift hier waarschijnlijk de oorzaak van zijn. Onze resultaten bevestigen bovendien het effect van populatiegrootte op de genetische diversiteit door het feit dat de mengpopulaties duidelijk een hoger kiempercentage vertonen in vergelijking met natuurlijke populaties van dezelfde grootte. Deze mengpopulaties bestaan uit individuen afkomstig van verschillende populaties met een verschillende genetische achtergrond. Hierdoor herbergen deze waarschijnlijk een hogere genetische variatie en bijgevolg een hogere fitness.

Onze resultaten zijn in overeenstemming met resultaten van Nederlandse Blauwe knoop (*S. pratensis*) populaties (Vergeer et al. 2003a) en veel andere plantensoorten (van Treuren et al. 1991, Oostermeijer et al. 1994, Raijmann et al. 1994, Ouborg en Van Treuren 1995, Luijten et al. 2000). De positieve relaties tussen populatiegrootte en fitness-gerelateerde plantkenmerken werden hier toegeschreven aan effecten van verminderde genetische variatie, inteeltdepressie of accumulatie van nadelige mutaties. Dit illustreert het belang van populatiegrootte op de overleving van bedreigde plantensoorten.

Over het algemeen zijn vele plantsoorten kwetsbaar voor de achteruitgang van de habitatkwaliteit en voor omgevingsstochasticiteit, wat leidt tot reducties in populatiegrootte en plantprestaties (o.a. Ashmore et al. 2011). Echter, genetische effecten zoals genetische erosie zijn eveneens zeer belangrijk voor de fitness en overleving van planten. De overleving van kleine en afnemende populaties die blootgesteld zijn aan ongunstige habitatomstandigheden, zal bijgevolg niet worden bevorderd door enkel habitatherstel, aangezien de negatieve effecten van genetische erosie nog steeds doorgaan. Langdurig, succesvol herstel van deze populaties vereist bijgevolg een combinatie van habitatherstel en de preventie van genetische erosie. Genetische verrijking via de zaadbank is echter onwaarschijnlijk, aangezien de meeste graslandspecialisten, zoals Blauwe knoop (*S. pratensis*) en Grote tijm (*T. pulegiodes*) afwezig zijn in de zaadbank (Bossuyt en Hermy 2003). Zaadverbreiding is in het momenteel erg versnipperde landschap eveneens onwaarschijnlijk doordat de nog aanwezige relictten te ver uit elkaar liggen. Het handhaven van grote populaties, vrij van de effecten van genetische erosie, is bijgevolg waarschijnlijk de enige oplossing om langdurige overleving van graslandsoorten te garanderen. Daarnaast kan het eveneens nodig zijn om mengpopulaties tot stand te brengen door verschillende populaties met verschillende genetische achtergronden samen te brengen. Na de restauratie van geschikt habitat kan de herintroductie van zaden en/of ex-situ opgekweekte planten van naburige lokale relictpopulaties en/of mengpopulaties in bestaande populaties, aanwezig in het geschikte habitat, noodzakelijk zijn om populaties van doelsoorten succesvol te herstellen. De kennis rond herintroducties staat momenteel nog in zijn kinderschoenen. Desondanks wordt er meer en meer gewezen op herintroducties als een efficiënt instrument om het verlies aan biodiversiteit tegen te gaan, vooral in West-Europa waar intensief landgebruik al geruime tijd bestaat. Herintroducties dienen echter weloverwogen te zijn om de slaagkansen te maximaliseren. In Vlaanderen zijn nog maar weinig herintroductieprogramma's op gang gezet. In het zuiden van België is in 2013 een eerste natuurherstel-project met grootschalige plantherintroducties gestart met de soorten Steenanjer (*Dianthus deltoides*), Strobloem (*Helichrysum arenarium*), Valkruid (*Arnica montana*) en Kluwenklokje (*Campanula glomerata*), waarbij jaarlijks het succes ervan beoordeeld wordt (Godefroid en Ensslin 2017).

Het feit dat we geen duidelijk verschil in kiempercentage vonden tussen optimale - en veldomstandigheden, illustreert het potentiële succes van herintroducties. We merken hierbij wel op dat het inzaaien in de herintroductie-experimenten gebeurde op vegetatievrije grond, na chopperen of plaggen. Dit zal grotendeels de kieming onder veldomstandigheden gefaciliteerd hebben door verminderde (licht)competitie.

Onze resultaten geven aan dat het maximaal kiempercentage voor de meeste soorten bereikt wordt tussen ongeveer 500 en 1000 individuen. Onze aanbeveling is bijgevolg dat populaties best bestaan uit minstens 500 tot 1000 individuen voor een minimale leefbaarheid. Dit is in overeenstemming met de internationale wetenschappelijke consensus die stelt dat de MLP voor

in het wild voorkomende soorten minstens 500 individuen per populatie dient te bedragen (Honnay en Jacquemyn 2010).

#### 4.4. Conclusie

We hebben aangetoond dat hooiland- en heidefragmenten in het Hageland overwegend extinctieschuld vertonen. Om verder soortenverlies te voorkomen in deze fragmenten is bijgevolg habitatherstel nodig. We adviseren oppervlaktes van minstens 5 ha voor hooilandfragmenten en minsten 3 ha voor heidefragmenten voor een optimaal herstel. Daarnaast vonden we in bossen, voornamelijk recent ontstane fragmenten, kolonisatiekrediet. Gezien het belang van oude bosrelicten als bronpopulatie en de beperkte kolonisatiecapaciteiten van bosssoorten, wijzen we op de nood aan het realiseren van verbindingen tussen oude en jonge bossen om de verbreiding van typische bossoorten te faciliteren. Het omzeilen van verspreidingsproblemen door het actief herintroduceren van bosplantensoorten kan eveneens een mogelijkheid zijn om de soortenrijkdom van bosfragmenten te herstellen. We evalueerden eveneens de fitness van een aantal Hagelandse relictpopulaties van heischrale graslanden en heides met uiteenlopende populatiegroottes, en vonden voor de meeste soorten hogere kiempercentages bij grotere populaties. Ook de mengpopulaties vertoonden hogere kiempercentages dan natuurlijke populaties van dezelfde grootte. Dit wijst op het belang van het behoud van grote en genetisch diverse populaties. Door de weinig persistente zaadbank van graslandspecialisten, en door de beperkte zaadverbreiding in het momenteel erg versnipperde landschap, is het herstellen van grote populaties of mengpopulaties waarschijnlijk de enige oplossing om langdurige overleving van deze soorten te garanderen. We stellen bijgevolg dat na de restauratie van geschikt habitat, de herintroductie van zaden en/of ex-situ opgekweekte planten van naburige lokale relictpopulaties en/of mengpopulaties, noodzakelijk kan zijn om populaties van doelsoorten te herstellen.

## 5. Referenties

---

- Adriaens, D., O. Honnay, and M. Hermy. 2006. No evidence of a plant extinction debt in highly fragmented calcareous grasslands in Belgium. *Biological Conservation* 133:212–224.
- Andr n, H. 1994. Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes With Different Proportions of Suitable Habitat - a Review. *Oikos* 71:355–366.
- Ashmore, M., S. Belyazid, A. Bleeker, R. Bobbink, W. De Vries, J. Erisman, T. Spranger, C. Stevens, and L. Van Den Berg. 2011. Biodiversity. The European Nitrogen Assessment:463–494.
- Bastiaens, J., and K. Deforce. 2005. Geschiedenis van de heide Eerst natuur en dan cultuur of andersom? *Natuur.focus* 4:40–44.
- Baumers, M., O. Honnay, and J. Mergeay. 2010. Genetische effecten van habitatfragmentatie in een achteruitgaande graslandplant: Blauwe knoop (*Succisa pratensis*).
- Beckage, B., and J. S. Clark. 2003. Seedling Survival and Growth of Three Forest Tree Species : The Role of Spatial Heterogeneity 84:1849–1861.
- Van Den Berg, L. J. L., H. B. M. Tomassen, J. G. M. Roelofs, and R. Bobbink. 2005. Effects of nitrogen enrichment on coastal dune grassland: A mesocosm study. *Environmental Pollution* 138:77–85.
- Bijlsma, R. J., R. W. De Waal, and E. Verkaik. 2009. Natuurkwaliteit dankzij extensief beheer.
- Bommarco, R., R. Lindborg, L. Marini, and E.  ckinger. 2014. Extinction debt for plants and flower-visiting insects in landscapes with contrasting land use history. *Diversity and Distributions* 20:591–599.
- Bossuyt, B., and M. Hermy. 2003. the Potential of Soil Seedbanks in the Ecological Restoration of Grassland and Heathland Communities. *Belgian Journal of Botany* 136:23–34.
- Breyne, P., and J. Mergeay. 2011. Aandacht voor genetische aspecten in natuurbeheer. *De Levende Natuur* 112:45–48.
- Vanden Broeck, A., T. Ceulemans, G. Kathagen, M. Hoffmann, O. Honnay, and J. Mergeay. 2015. Dispersal constraints for the conservation of the grassland herb *Thymus pulegioides* L. in a highly fragmented agricultural landscape. *Conservation Genetics* 16:765–776.
- Brooks, T. M., and A. Balmford. 1996. Atlantic forest extinctions.
- Brooks, T. M., S. L. Pimm, and J. O. Oyugi. 1999. Time Lag between Deforestation and Bird Extinction in Tropical Forest Fragments. *Conservation Biology* 13:1140–1150.
- Brown, J. H., and A. Kodric-Brown. 1997. Turnover Rates in Insular Biogeography : Effect of Immigration on Extinction. *Ecology* 58:445–449.
- Butaye, J., D. Adriaens, and O. Honnay. 2005. Conservation and restoration of calcareous grasslands : a concise review of the effects of fragmentation and management on plant species 9:111–118.
- Buza, L., A. Young, and P. Thrall. 2000. Genetic erosion, inbreeding and reduced fitness in fragmented populations of the endangered tetraploid pea *Swainsona recta*. *Biological Conservation* 93:177–186.
- Chen, D., Z. Lan, X. Bai, J. B. Grace, and Y. Bai. 2013. Evidence that acidification-induced declines in plant diversity and productivity are mediated by changes in below-ground communities and soil properties in a semi-arid steppe. *Journal of Ecology* 101:1322–1334.

- Cornelis, J., M. Hermy, L. De Keersmaecker, and K. Vandekerckhove. 2007. Bosplantengemeenschappen in Vlaanderen. Een typologie van bossen op basis van de kruidachtige vegetatie. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek en K.U.Leuven, afdeling Bos, Natuur en Landschap in opdracht van de Vlaamse Overheid, agentschap voor Natuur en Bos., Brussel.
- Courchamp, F., L. Berec, and J. Gascoigne. 2008. Allee effects in ecology and evolution. Oxford university press.
- Cousins, S. A. O. 2006. Plant species richness in midfield islets and road verges - The effect of landscape fragmentation. *Biological Conservation* 127:500–509.
- Deák, B., O. Valkó, P. Török, and B. Tóthmérész. 2016. Factors threatening grassland specialist plants - A multi-proxy study on the vegetation of isolated grasslands. *BIOC* 204:255–262.
- Decler, K. 2007. Europees beschermde natuur in Vlaanderen en het Belgisch deel van de Noordzee. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek.
- Demolder, H., J. Peymen, T. Adriaens, A. Anselin, C. Belpaire, N. Boone, L. De Beck, L. De Keersmaecker, G. De Knijf, K. Devos, J. Everaert, and I. Jansen. 2015. Natuurindicatoren 2015. Toestand van de natuur in Vlaanderen: cijfers voor het beleid. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek.
- Diamond, J. M. 1972. Biogeographic kinetics: Estimation of relaxation times for avifaunas of Southwest Pacific Islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 69:3199–3203.
- Dorland, E., L. J. L. Van Den Berg, A. J. Van De Berg, M. L. Vermeer, J. G. M. Roelofs, and R. Bobbink. 2004. The effects of sod cutting and additional liming on potential net nitrification in heathland soils. *Plant and Soil* 265:267–277.
- Dorland, E., R. Bobbink, J. H. Messelink, and 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.
- Dupae, E. 2004. De Associatie van Betonie en Gevinde kortsteel in Zammelen: Advies over het beheer van een bijzondere “heide” in Haspengouw (België). natuurhistorische maandblad: natuurhistorisch genootschap in Limburg 9:241–246.
- Dupré, C., and J. Ehrlén. 2002. Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology* 90:796–805.
- Durwael, L., B. Roelandt, L. De Keersmaecker, and N. Lust. 2000. Beschrijving van de natuurtypen in Vlaanderen: Bossen. Universiteit Gent i.o.v. AMINAL, afdeling Natuur:122.
- Ewers, R. M., and R. K. Didham. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81:117–42.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:487–515.
- Ferraz, G., G. J. Russell, P. C. Stouffer, R. O. Bierregaard Jr., S. L. Pimm, and T. E. Lovejoy. 2003. Rates of species loss from Amazonian forest fragments. *Pnas* 100:14069–14073.
- Fischer, M., and J. Stöcklin. 1997. Local extinctions of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950-1985. *Conservation Biology* 11:727–737.
- Fischer, S. F., P. Poschlod, and B. Beinlich. 1996. Experimental studies on the dispersal of

- plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology* 33:1206–1222.
- Forman, R. T. T., and M. Godron. 1981. Patches For and Structural Components A Landscape Ecology. *BioScience* 31:733–740.
- Fowler, D., R. I. Smith, J. B. A. Muller, G. Hayman, and K. J. Vincent. 2005. Changes in the atmospheric deposition of acidifying compounds in the UK between 1986 and 2001. *Environmental Pollution* 137:15–25.
- Frankham, R. 1995. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetical Research* 66:95–107.
- Frankham, R., J. D. Ballou, and D. A. Briscoe. 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press.
- Galvánek, D., and M. Janák. 2008. Managment of Natura 2000 habitats. 6230\* Species-rich *Nardus* grasslands:1–17.
- Godefroid, S., and A. Ensslin. 2017. Herintroductie van plantensoorten. Een toekomstgerichte instandhoudingsmaatregel. *Natuur.focus* 16:32–40.
- Gonzalez, A. 2000. Community relaxation in fragmented landscapes the relation between species richness , area and age. *Ecology Letters*:441–448.
- de Graaf, M. C. C., R. Bobbink, J. G. M. Roelofs, and P. J. M. Verbeek. 1998. Differential effects of ammonium and nitrate on three heathland species. *Plant Ecology* 135:185–196.
- de Graaf, M. C. C., R. Bobbink, N. A. C. Smits, R. Van Diggelen, and J. G. M. Roelofs. 2009. Biodiversity, vegetation gradients and key biogeochemical processes in the heathland landscape. *Biological Conservation* 142:2191–2201.
- de Graaf, M., S. Robat, R. Bobbink, J. Roelofs, S. de Goeij, and M. Scherpenisse. 2004. Lange-termijn effecten van herstelbeheer in heide en heischrale graslanden. Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit.
- Guisan, A., and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147–186.
- Hanski, I. 1994. A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63:151–162.
- Hanski, I., and O. E. Gaggiotti. 2004. *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Elsevier Academic Press.
- Hanski, I., and M. E. Gilpin. 1997. Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution:512.
- Hanski, I., and O. Ovaskainen. 2002. Extinction debt at extinction threshold. *Conservation Biology* 16:666–673.
- Hanski, I., and O. Ovaskainen. 2003. Metapopulation theory for fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology* 64:119–127.
- Harper, K. a., S. E. S. Macdonald, P. J. Burton, J. Chen, K. D. Brososke, S. C. Saunders, E. S. Euskirchen, D. Roberts, M. S. Jaiteh, and P. A. Esseen. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19:768–782.
- Hautier, Y., P. a Niklaus, and A. Hector. 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science* 324:636–8.
- Helm, A., I. Hanski, and M. Pärtel. 2006. Slow response of plant species richness to habitat loss

- and fragmentation. *Ecology Letters* 9:72–77.
- Henle, K., K. F. Davies, M. Kleyer, C. Margules, and J. Settele. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13:207–251.
- Herben, T., Z. Münzbergová, M. Mildén, J. Ehrlén, S. A. O. Cousins, and O. Eriksson. 2006. Long-term spatial dynamics of *Succisa pratensis* in a changing rural landscape: Linking dynamical modelling with historical maps. *Journal of Ecology* 94:131–143.
- Honnay, O., M. Hermy, and P. Coppin. 1999. Effect of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implication for conservation and reforestation. *Biological conservation* 87:73–84.
- Honnay, O., and H. Jacquemyn. 2010. Hoe groot is groot genoeg? De minimale omvang van een levensvatbare populatie vanuit populatiegenetisch perspectief. *Natuur.focus* 9:117–123.
- Honnay, O., H. Jacquemyn, K. Vandepitte, S. Stanton, and I. Roldan-Ruiz. 2008. Habitatversnippering is nefast voor de genetische integriteit van wilde plantensoorten. *Natuur.focus* 7:140–147.
- Horswill, P., O. O’Sullivan, G. K. Phoenix, J. A. Lee, and J. R. Leake. 2008. Base cation depletion, eutrophication and acidification of species-rich grasslands in response to long-term simulated nitrogen deposition. *Environmental Pollution* 155:336–349.
- Jackson, S. T., and D. F. Sax. 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology and Evolution* 25:153–160.
- Jacquemyn, H., R. Brys, T. Ceulemans, and W. Van Landuyt. 2016. Herintroductie van orchideeën. Een efficiënte manier om onze inheemse orchideeflora te behouden? *Natuur.focus* 15:121–129.
- Jacquemyn, H., J. Butaye, and M. Hermy. 2001. Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: The role of area, time and dispersal limitation. *Journal of Biogeography* 28:801–812.
- Jacquemyn, H., J. Butaye, and M. Hermy. 2003. Influence of environmental and spatial variables on regional distribution of forest plant species in a fragmented and changing landscape. *Ecography* 26:768–776.
- Jansen, A. J. M., M. C. C. de Graaf, and J. G. M. Roelofs. 1996. The restoration of species-rich heathland communities in the Netherlands. *Vegetatio* 126:73–88.
- Karron, J. D., N. N. Thumser, R. Tucker, and A. J. Hessebauer. 1995. The influence of population density on outcrossing rates in *Mimulus ringens*. *Heredity* 75:175–180.
- Kathagen, G., O. Honnay, J. Mergeay, and A. Vanden Broeck. 2012. Effecten van habitatfragmentatie en kwaliteit op de genetische diversiteit in relictpopulaties van *Thymus pulegioides* L.
- Ketelaar, R., and M. Wallis De Vries. 2005. Gaan begrazing op de natte heide en het Gentiaanblauwtje samen? *De Levende Natuur* 106:222–226.
- Kimura, M., and T. Ohta. 1969. The average number of generations until fixation of a mutant gene in a finite population. *Genetics* 61:763–771.
- Kinlan, B., and A. Hastings. 2005. Rates of population spread and geographic range expansion: what exotic species tell us. Pages 381–419 *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution and Biogeography*.

- Kleijn, D., R. M. Bekker, R. Bobbink, M. C. C. De Graaf, and J. G. M. Roelofs. 2008. In search for key biogeochemical factors affecting plant species persistence in heathland and acidic grasslands: A comparison of common and rare species. *Journal of Applied Ecology* 45:680–687.
- Kuussaari, M., R. Bommarco, R. K. Heikkinen, A. Helm, J. Krauss, R. Lindborg, E. Öckinger, M. Pärtel, J. Pino, F. Rodà, C. Stefanescu, T. Teder, M. Zobel, and I. Steffan-Dewenter. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 24:564–571.
- Lee, A. M., B.-E. Saether, and S. Engen. 2011. Demographic stochasticity, allee effects, and extinction: the influence of mating system and sex ratio. *The American Naturalist* 177:301–313.
- Levins, R. 1969. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Committee on Mathematical Biology and Biology Department*:237–240.
- Lindborg, R. 2007. Evaluating the distribution of plant life-history traits in relation to current and historical landscape configurations. *Journal of Ecology* 95:555–564.
- Lindborg, R., and O. Eriksson. 2004. Historical Landscape Connectivity Affects Present Plant Species Diversity 85:1840–1845.
- Luijten, S. H., A. Dierick, J. Gerard, B. Oostermeijer, L. E. L. Raijmann, and H. C. M. Den Nijs. 2000. Population size, genetic variation, and reproductive success in a rapid declining, self-incompatible perennial (*Arnica montana*) in The Netherlands. *Conservation Biology* 14:1776–1787.
- Luoto, M., S. Rekolainen, J. Aakkula, and J. Pykälä. 2003. Loss of plant species richness and habitat connectivity in grasslands associated with agricultural change in Finland. *Ambio* 32:447–452.
- MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Page Princeton University Press. New Jersey.
- Maschinski, J., K. E. Haskins, and P. H. Raven, editors. 2012. *Plant Reintroduction in a Changing Climate*. Page Center for Plant Conservation. IslandPress.
- Mergeay, J., J. Vanoverbeke, D. Verschuren, and L. De Meester. 2008. Extinction, recolonization, and dispersal through time in a planctonic crustacean. *Ecology* 88:3032–3043.
- Minnen, B., and B. Van Kerckhove. 2000. *Hagelandse Heuvelstreek*. Toerisme Vlaams-Brabant vzw.
- Natuurpunt Studie. 2017. *Waarnemingen afkomstig van Waarnemingen.be*, de website voor natuurinformatie van Natuurpunt en Stichting Natuurinformatie. Deze gegevens mogen niet worden overgenomen zonder toestemming.
- Olsson, P. A., and G. Tyler. 2004. Occurrence of Non-Mycorrhizal Plant Species in South Swedish Rocky Habitats Is Related to Exchangeable Soil Phosphate. *Journal of Ecology* 92:808–815.
- Oosterlynck, P., P. De Becker, R. Guelinckx, and M. Hens. 2011. *Herstel en beheer van heischrale graslanden in het voormalig militair domein in Meerdaalwoud*. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek.
- Oostermeijer, J. G. B., M. W. Vaneijck, and J. C. M. Dennijs. 1994. Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species *Gentiana*



- pneumonanthae (Gentianaceae). *Oecologia* 97:289–296.
- Ouborg, J. N., and R. Van Treuren. 1995. Variation in Fitness-Related Characters Among Small and Large Populations of *Salvia Pratensis*. *Journal of Ecology* 83:369–380.
- Ouborg, N. J. 2010. Integrating population genetics and conservation biology in the era of genomics. *Biology Letters*:3–6.
- Piessens, K., and M. Hermy. 2006. Does the heathland flora in north-western Belgium show an extinction debt? *Biological Conservation* 132:382–394.
- Piessens, K., O. Honnay, and M. Hermy. 2005. The role of fragment area and isolation in the conservation of heathland species. *Biological Conservation* 122:61–69.
- Piessens, K., O. Honnay, K. Nackaerts, and M. Hermy. 2004. Plant species richness and composition of heathland relics in north-western Belgium: Evidence for a rescue-effect? *Journal of Biogeography* 31:1683–1692.
- Piqueray, J., S. Cristofoli, E. Bisteau, R. Palm, and G. Mahy. 2011. Testing coexistence of extinction debt and colonization credit in fragmented calcareous grasslands with complex historical dynamics. *Landscape Ecology* 26:823–836.
- Piqueray, J., L. Saad, J. P. Bizoux, and G. Mahy. 2013. Why some species cannot colonise restored habitats? The effects of seed and microsite availability. *Journal for Nature Conservation* 21:189–197.
- Polus, E., S. Vandewoestijne, J. Choutt, and M. Baguette. 2007. Tracking the effects of one century of habitat loss and fragmentation on calcareous grassland butterfly communities. *Biodiversity and Conservation* 16:3423–3436.
- Poschlod, P., and M. F. WallisDeVries. 2002. The historical and socioeconomic perspective of calcareous grasslands - Lessons from the distant and recent past. *Biological Conservation* 104:361–376.
- Prober, S. M., and A. H. D. Brown. 1994. Conservation of the Grassy White Box Woodlands: Population Genetics and Fragmentation of *Eucalyptus albens*. *Conservation Biology* 8:1003–1013.
- QGIS Development Team. 2016. No Title. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- Raijmann, L. E. L., N. C. Van Leeuwen, R. Kersten, G. B. Oostermeijer, H. C. M. Den Nijs, and S. B. J. Menken. 1994. Genetic variation and outcrossing rate in relation to population size in *Gentiana pneumonanthae* L. *Conservation Biology* 8:1014–1026.
- Ricketts, T. H. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American naturalist* 158:87–99.
- Rico, Y., R. Holderegger, H. J. Boehmer, and H. H. Wagner. 2014. Directed dispersal by rotational shepherding supports landscape genetic connectivity in a calcareous grassland plant. *Molecular Ecology* 23:832–842.
- Rodríguez-Gironés, M. A., and L. Santamaría. 2006. A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. *Journal of Biogeography* 33:924–935.
- Saar, L., K. Takkis, M. Pärtel, and A. Helm. 2012. Which plant traits predict species loss in calcareous grasslands with extinction debt? *Diversity and Distributions* 18:808–817.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs, and C. R. Margules. 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A review. *Conservation biology* 5:18–32.

- Schuster, B., and M. Diekmann. 2003. changes in species density along the soil pH gradient - evidence from German plant communities. *Folia Geobotanica* 38:367–379.
- Schwartz, M. W., J. J. Hellmann, J. M. M. Lachlan, D. F. Sax, J. O. Borevitz, J. Brennan, A. E. Camacho, G. Ceballos, J. R. Clark, H. Doremus, R. Early, J. R. Ettlerson, D. Fielder, J. L. Gill, P. Gonzalez, N. Green, L. Hannah, D. W. Jamieson, D. Javeline, B. A. Minter, J. Odenbaugh, S. Polasky, D. M. Richardson, T. L. Root, H. D. Safford, O. Sala, S. H. Schneider, A. R. Thompson, J. W. Williams, M. Vellend, P. Vitt, and S. Zellmer. 2012. Managed Relocation: Integrating the Scientific, Regulatory, and Ethical Challenges. *BioScience* 62:732–743.
- Smits, N. A. C., R. Bobbink, A. J. M. Jansen, and H. F. van Dobben. 2008. *Herstelstrategie H6230 : Heischrale graslanden*. Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit.
- Thielens, A. 1865. *Liste des plantes rares ou peu communes qui croissent aux environs de Thielt-Notre-Dame*.
- Thomas, C. D., C. D. Thomas, A. Cameron, A. Cameron, R. E. Green, R. E. Green, M. Bakkenes, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, Y. C. Collingham, B. F. N. Erasmus, B. F. N. Erasmus, M. F. De Siqueira, M. F. De Siqueira, A. Grainger, A. Grainger, L. Hannah, L. Hannah, L. Hughes, L. Hughes, B. Huntley, B. Huntley, A. S. Van Jaarsveld, A. S. Van Jaarsveld, G. F. Midgley, G. F. Midgley, L. Miles, L. Miles, M. a Ortega-Huerta, M. a Ortega-Huerta, a T. Peterson, a T. Peterson, O. L. Phillips, O. L. Phillips, S. E. Williams, and S. E. Williams. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145–8.
- Truill, L. W., C. J. A. Bradshaw, and B. W. Brook. 2007. Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates. *Biological Conservation* 139:159–166.
- van Treuren, R., R. Bijlsma, W. van Delden, and N. J. Ouborg. 1991. The significance of genetic erosion in the process of extinction. I. Genetic differentiation in *Salvia pratensis* and *Scabiosa columbaria* in relation to population size. *Heredity* 66:181–189.
- Tscharntke, T., and R. Brandl. 2004. Plant-Insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Plant Biology* 54:375–401.
- van Turnhout, C., E. Brouwer, M. Nijssen, S. Stuijzand, J. Vogels, H. Siepel, and H. Esselink. 2008. *Herstelmaatregelen in heideterreinen ; invloed op de fauna*. Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit.
- Van Uytvanck, J., G. De Blust, H. Demolder, J. Packet, A. Leyssen, L. Denys, K. Van Looy, B. Vandevoorde, A. Thomaes, L. De Keersmaecker, K. Vandekerckhove, T. Audenaert, D. Josten, B. Roelandt, and E. Lommelen. 2012. *Handboek voor beheerders: Europese natuurdoelstellingen op het terrein*. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.
- Vandenbussche, V., F. T’Jollyn, A. Zwaenepoel, G. De Blust, and M. Hoffmann. 2002. *Systematiek van natuurtypen voor de biotopen heide, moeras, duin, slik en schor*. Instituut voor Natuurbehoud.
- Veen, P., R. Jefferson, J. de Smidt, and J. van der Straaten. 2009. *Grasslands in Europe of high nature value*. KNNV.
- Vellend, M. 2003. Habitat loss inhibits recovery of plant diversity as forests regrow. *Ecology* 84:1158–1164.
- Vellend, M. 2004. Parallel effects of land-use history on species diversity and genetic diversity of forest herbs. *Ecology* 85:3043–3055.
- Vellend, M., K. Verheyen, H. Jacquemyn, A. Kolb, H. Van Calster, G. Peterken, and M. Hermy.

2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87:542–548.
- Verbeek, P. J. M., M. de Graaf, and M. C. Scherpenisse. 2006. Verkennende studie naar de effecten van drukbegrazing met schapen in droge heide: Effectgerichte maatregel tegen vermessing in droge heide. Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit.
- Vergeer, P., R. Rengelink, A. Copal, and N. J. Ouborg. 2003a. The interacting effects of genetic variation, habitat quality and population size on performance of *Succisa pratensis*: 18–26.
- Vergeer, P., R. Rengelink, N. J. Ouborg, and J. G. M. Roelofs. 2003b. Effects of population size and genetic variation on the response of *Succisa pratensis* to eutrophication and acidification. *VERGEER* 2003. *The journal of ecology* 91:600–609.
- Verheyen, K., O. Honnay, G. Motzkin, M. Hermy, and D. R. Foster. 2003. Response of forest plant species to land-use changes: a life-history trait-based approach. *Journal of Ecology* 91:563–577.
- Vogels, J., A. van den Burg, E. Remke, and H. Siepel. 2011. Effectgerichte maatregelen voor het herstel en beheer van faunagemeenschappen van heideterreinen: Evaluatie en ontwerp van bestaande en nieuwe herstelmaatregelen (2006-2010). Ministerie van Economische Zaken, Landbouw en Innovatie.
- Wallis de Vries, M., K. Huskens, J. Vogels, R. Versluijs, R. Bobbink, and E. Brouwer, Emiel Verbaarschot. 2014. Drukbegrazing en chopperen als alternatieven voor plaggen van natte heide: effecten op korte termijn en evaluatie van praktijkervaringen. Ministerie van Economische Zaken, Den Haag.
- Wilcove, D. S., C. H. McLellan, and A. P. Dobson. 1986. Habitat Fragmentation in the temperate zone.
- Wilcox, B. A., and D. D. Murphy. 1985. Conservation Strategy: The Effects of Fragmentation on Extinction. *The American Naturalist* 125:879–887.
- Young, A. G., and G. M. Clarke. 2000. *Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations*. Cambridge University Press.
- Zwaenepoel, A., F. T. Jollyn, V. Vandenbussche, and M. Hoffmann. 2002a. Systematiek van natuurtypen voor Vlaanderen: 6.5 Heischrale graslanden. Universiteit Gent I.o.v. AMINAL, Afdeling Natuur:55.
- Zwaenepoel, A., F. T. Jollyn, V. Vandenbussche, and M. Hoffmann. 2002b. Systematiek van natuurtypen voor Vlaanderen: 6.3 Graslanden, Natte hooilanden op (matig) voedselarme gronden:215–312.

# Addendum

---

## Risicoanalyse

Er zijn geen biologische of chemische risico's geassocieerd met deze thesis. Rekening houdend met het zittend en repetitief werk, waaronder digitalisaties uitgevoerd achter een computer en zaden tellen, zijn er wel een aantal risico's met betrekking tot houdingsproblemen die overwogen moeten worden.

Langdurig zitten in een slechte positie kan rugpijn veroorzaken. Een goede lichaamshouding, frequente bewegingen en een comfortabele stoel zijn belangrijk om de kans op het ontwikkelen van rugpijn te verminderen.

Ongeschikte tafelhoogte en ongeschikte afstand tot toetsenbord en muis kunnen nek- en schouderpijn veroorzaken. De werkruimte moet optimaal afgesteld worden om deze lasten te verminderen. Het gebruik van een muismatje kan klachten voorkomen gerelateerd aan elleboog- en polspijn.

Daarnaast zijn er eveneens een aantal risico's geassocieerd met het wegverkeer tijdens het uitvoeren van het veldwerk. Bij het verzamelen van zaadmateriaal wordt er vaak langs drukke wegen gewandeld. Om ongelukken te vermijden, moet de zichtbaarheid verhoogd worden door het dragen van een fluovestje.

## Bijkomende tabellen

**Tabel A1.** Uitgestorven soorten van de toenmalige hooilandfragmenten in het Vorsdonk.

<b>Wetenschappelijke naam</b>	<b>Nederlandse naam</b>
<i>Aira caryophyllea</i>	Zilverhaver
<i>Antennaria dioica</i>	Rozenkransje
<i>Anthyllis vulneraria</i>	Wondklaver
<i>Carex distans</i>	Zilte zegge
<i>Carex divulsa</i>	Bleke en ijle bermzegge
<i>Carex flava</i>	Gele zegge
<i>Carex lasiocarpa</i>	Draadzegge
<i>Carex pulicaris</i>	Vlozegge
<i>Carex vulpina</i>	Voszegge
<i>Carlina vulgaris</i>	Driedistel
<i>Cerastium semidecandrum</i>	Zandhoornbloem
<i>Corrigiola litoralis</i>	Riempjes
<i>Dactylorhiza praetermissa</i>	Rietorchis
<i>Deschampsia setacea</i>	Moerassmele
<i>Dianthus armeria</i>	Ruige anjer
<i>Drosera intermedia</i>	Kleine zonnedauw
<i>Drosera rotundifolia</i>	Ronde zonnedauw
<i>Epipactis palustris</i>	Moeraswespenorchis
<i>Eriophorum gracile</i>	Slank wollegras

<i>Eriophorum latifolium</i>	Breed wollegras
<i>Filago minima</i>	Dwergviltkruid
<i>Galinsoga parviflora</i>	Kaal knopkruid
<i>Genista anglica</i>	Stekelbrem
<i>Genista pilosa</i>	Kruipbrem
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	Klokjesgentiaan
<i>Gentianella germanica</i>	Duitse gentiaan
<i>Hieracium lactucella</i>	Spits havikskruid
<i>Holosteum umbellatum</i>	Heelbeen
<i>Hypericum elodes</i>	Moerashertshooi
<i>Illecebrum verticillatum</i>	Grondster
<i>Juncus squarrosus</i>	Trekrus
<i>Juncus subnodulosus</i>	Padderus
<i>Myosurus minimus</i>	Muizenstaart
<i>Orchis morio</i>	Harlekijn
<i>Pilularia globulifera</i>	Pilvaren
<i>Platanthera bifolia</i>	Welriekende nachtorchis
<i>Polygala serpyllifolia</i>	Liggende vleugeltjesbloem
<i>Polygala vulgaris</i>	Gewone vleugeltjesbloem
<i>Pyrola minor</i>	Klein wintergroen
<i>Salix repens</i>	Kruipwilg
<i>Salvia pratensis</i>	Veldsalie
<i>Sanguisorba minor</i>	Kleine pimpernel
<i>Scleranthus annuus</i>	Eenjarige hardbloem
<i>Scutellaria minor</i>	Klein glidkruid
<i>Securigera varia</i>	Bont kroonkruid
<i>Senecio helenitis</i>	Spatelkruid
<i>Serratula tinctoria</i>	Zaagblad
<i>Silene gallica</i>	Franse silene
<i>Sparganium natans</i>	Kleinste egelskop
<i>Spergula morisonii</i>	Heidespurrie
<i>Spergularia rubra</i>	Rode schijnspurrie
<i>Stachys officinalis.</i>	Betonie
<i>Stellaria alsine</i>	Moerasmuur
<i>Subularia aquatica</i>	Priemkruid
<i>Teesdalia nudicaulis</i>	Klein tasjeskruid
<i>Thymus pulegioides</i>	Grote tijm
<i>Thymus serpyllum</i>	Wilde tijm
<i>Valerianella dentata</i>	Getande veldsla
<i>Valerianella rimosa</i>	Geoorde veldsla
<i>Viola canina</i>	Hondsviooltje

---

Tabel A2. Uitgestorven soorten van de toenmalige hooilandfragmenten in het Walenbos.

Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam
<i>Agrostis stolonifera</i>	Fioringras
<i>Alopecurus aequalis</i>	Rosse vossenstaart
<i>Anagallis arvensis</i>	Blauw guichelheil
<i>Antennaria dioica</i>	Rozenkransje
<i>Arnoseris minima</i>	Korensla
<i>Bromus racemosus</i>	Trosdravik
<i>Carex flava</i>	Gele zegge
<i>Carex pulicaris</i>	Vlozegge
<i>Carlina vulgaris</i>	Driedistel
<i>Cerastium aquaticum</i>	Watermuur
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	Verspreidbladig goudveil
<i>Cirsium oleraceum</i>	Moesdistel
<i>Cochlearia Armoracia</i>	Mierik
<i>Corydalis solida</i>	Vingerhelmbloem
<i>Cuscuta epithymum</i>	Klein warkruid
<i>Cuscuta europaea</i>	Groot warkruid
<i>Dactylorhiza viridis</i>	Groene nachtorchis
<i>Epilobium roseum</i>	Bleke basterdwederik
<i>Equisetum telmateia</i>	Reuzenpaardenstaart
<i>Equisetum sylvaticum</i>	Bospaardenstaart
<i>Eriophorum angustifolium</i>	Veenpluis
<i>Eriophorum gracile</i>	Slank wollegras
<i>Eriophorum latifolium</i>	Breed wollegras
<i>Euphrasia nemorosa</i>	Bosogentroost
<i>Euphrasia stricta</i>	Stijve ogentroost
<i>Filago lutescens</i>	Geel viltkruid
<i>Genista tinctoria</i>	Verfbrem
<i>Gnaphalium luteo-album</i>	Bleekgele droogbloem
<i>Gymnadenia conopsea</i>	Grote muggenororchis
<i>Gypsophila muralis</i>	Gipskruid
<i>Helosciadium inundatum</i>	Ondergedoken moerasscherm
<i>Hieracium lactucella</i>	Spits havikskruid
<i>Hyoscyamus niger</i>	Bilzekruid
<i>Hypochaeris glabra</i>	Glad biggenkruid
<i>Inula conyzae</i>	Donderkruid
<i>Juncus bulbosus</i>	Knolrus
<i>Juncus subnodulosus</i>	Paddenrus
<i>Juncus alpinoarticulatus</i>	Alpenrus
<i>Kickxia elatine</i>	Spiesleeuwenbek
<i>Lemua trisulca</i>	Puntkroos
<i>Lepidium campestre</i>	Veldkruidkers
<i>Ludwigia palustris</i>	Waterlepeltje
<i>Lythrum portula</i>	Waterpostelein
<i>Malva moschata</i>	Muskuskaasjeskruid
<i>Menyanthes trifoliata</i>	Waterdrieblad
<i>Myosotis stricta</i>	Stijf vergeet-mij-nietje
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	Kransvederkruid

<i>Nardus stricta</i>	Borstelgras
<i>Nymphaea alba</i>	Witte waterlelie
<i>Odontites vernus</i>	Rode ogentroost
<i>Onopordon acanthium</i>	Wegdistel
<i>Orobanche minor</i>	Klavervreter
<i>Orobanche rapum-genistae</i>	Grote bremraap
<i>Papaver dubium</i>	Bleke klaproos
<i>Parnassia palustris</i>	Parnassia
<i>Thlaspi perfoliatum</i>	Doorgroeide boerenkers
<i>Platanthera bifolia</i>	Welriekende nachtorchis
<i>Platanthera chlorantha</i>	Bergnatchorchis
<i>Potamogeton alpinus</i>	Rossig fonteinkruid
<i>Potamogeton gramineus</i>	Ongelijkbladig fonteinkruid
<i>Potamogeton lucens</i>	Glanzig fonteinkruid
<i>Potamogeton obtusifolius</i>	Stomp fonteinkruid
<i>Potentilla argentea</i>	Viltganzerik
<i>Potentilla palustris</i>	Wateraardbei
<i>Pulicaria vulgaris</i>	Klein vlooienkruid
<i>Radiola limoides</i>	Dwergvas
<i>Ranunculus hederaceus</i>	Klimopwaterranonkel
<i>Salix repens</i>	Kruipwilg
<i>Sambucus ebulus</i>	Kruidvlier
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	Mattenbies
<i>Scrophularia umbrosa</i>	Gevleugeld helmkruid
<i>Sagina nodosa</i>	Sierlijke vetmuur
<i>Senecio sylvaticus</i>	Boskruiskruid
<i>Setaria viridis</i>	Groene naalbaar
<i>Sparganium emersum</i>	Kleine egelskop
<i>Sparganium natans</i>	Kleinste egelskop
<i>Triglochin palustris</i>	Moeraszoutgras
<i>Ranunculus aquatilis</i>	Kleine waterranonkel
<i>Ranunculus lingua</i>	Grote boterbloem
<i>Utricularia vulgaris</i>	Groot blaasjeskruid
<i>Valeriana dioica</i>	Kleine valeriaan
<i>Valerianella rimosa</i>	Geoorde veldsla
<i>Veronica polita</i>	Gladde ereprijs
<i>Viola canina</i>	Hondsviootje

---

**Tabel A3.** Verzamelde populaties Hagelandse sleutelsoorten die niet gebruikt worden in de statistische analyse.

Soort	Aantal populaties	Meng-populatie	Range populatiegrootte
Kleine schorseneer	2		25-250
Klokjesgentiaan	3		1-50
Muizenoor	2		5-100
Spaanse ruiter	1		100
Veenpluis	3	✓	5-40

**Tabel A4.** De verschillende GLM's met een Poisson foutenverdeling en een log link functie van de verschillende kaartjaren per habitattypen. In deze modellen wordt connectiviteitsmaat als isolatiegraad gebruikt. Voor hooiland, bos en heide zijn respectievelijk het model van kaartjaar 1775, het huidige kaartjaar en kaartjaar 1990 het meest adequaat op basis van het AIC. De proportie verklaarde variatie voor elk model ( $D^2$ ) wordt ook getoond.

Kaartjaar	Model	AIC	$\Delta$ AIC	$D^2$
<b>Hooiland</b>				
2016	$S = \log(\text{Oppervlakte}) + \text{Habitatdiversiteit} + \text{Habitatdiversiteit:area}$	336	205	0.28
1990	$S = \log(\text{Oppervlakte}) + \text{Connectiviteitsmaat} + \text{Oppervlakte:Connectiviteitsmaat}$	291	160	0.30
1960	$S = \log(\text{Oppervlakte}) + \text{Connectiviteitsmaat} + \text{Oppervlakte:Connectiviteitsmaat}$	194	63	0.51
1930	$S = \log(\text{Oppervlakte})$	233	102	0.62
1870	$S = \log(\text{Oppervlakte})$	211	80	0.64
1775	$S = \log(\text{Oppervlakte})$	131	0	0.82
<b>Bos</b>				
2016	$S = \log(\text{Oppervlakte}) + \text{Ouderdom} + \text{Habitatdiversiteit} + \text{ouderdom:area}$	304	0	0.73
1990	$S = \log(\text{Oppervlakte}) + \text{Connectiviteitsmaat}$	709	405	0.71
1960	$S = \log(\text{Oppervlakte})$	394	90	0.58
1930	$S = \log(\text{Oppervlakte})$	498	194	0.70
1870	$S = \log(\text{Oppervlakte})$	682	378	0.65
1775	$S = \log(\text{Oppervlakte}) + \text{Connectiviteitsmaat} + \text{Connectiviteitsmaat:Oppervlakte}$	485	181	0.69
<b>Heide</b>				
2016	$S = \log(\text{Oppervlakte})$	187	72	0.15
1990	$S = \log(\text{Oppervlakte})$	115	0	0.40



**AFDELING ECOLOGIE, EVOLUTIE EN BIODIVERSITEITSBEHOUD**

Charles Deberiotstraat 32 - bus 2439

3000 LEUVEN, BELGIË

tel. + 32 16 00 00 00

fax + 32 16 00 00 00

[www.kuleuven.be](http://www.kuleuven.be)

