

Veranderingen in biodiversiteit van bos en heide door de eeuwen heen

Relaties tussen flora, fauna en landschapsdynamiek

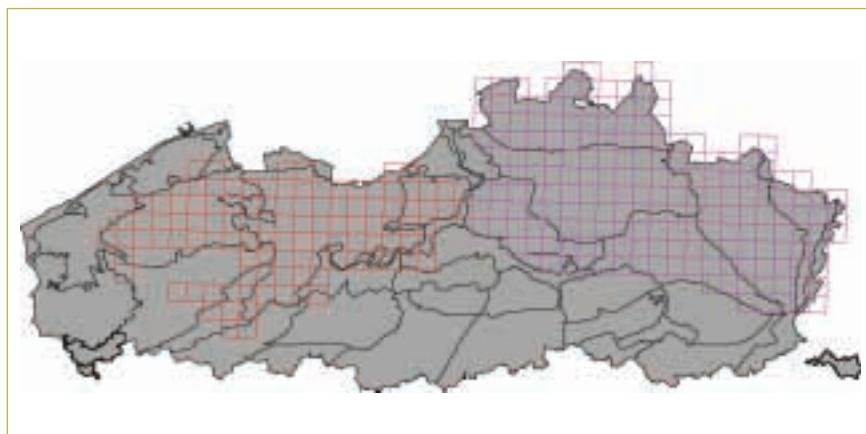
KRIS VERHEYEN, KATRIEN PIESSENS, KONJEV DESENDER, HANS VAN DYCK, BERNARD VAN ELEGEM, GLENN VERMEERSCH, WOUTER VAN LANDUYT EN DIRK MAES

De voorgaande artikels in dit themanummer toonden aan dat het bos- en heideareaal in het landschap en de wijze waarop deze door de mens gebruikt werden erg variabel zijn doorheen de tijd. In dit artikel trachten we meer inzicht te verwerven in de gevolgen van de bodemgebruiksveranderingen voor de rijkdom aan planten en dieren van bos en heide in de twee zandige regio's van Vlaanderen, zijnde de Kempen en Zandig Vlaanderen.

Voor onze analyses hebben we getracht om ongeveer dezelfde tijdsperiode te omspannen als in de voorgaande artikels. Deze periode behelst de laatste 10.000 jaar en begint enkele duizenden jaren voor het moment dat de mens zich in onze streken voor het eerst permanent vestigt, het bos begint te ontginnen en aan landbouw begint te doen. We starten ons verhaal met een beknopt overzicht van de evolutie van het bodemgebruik doorheen de tijd en vervolgens wordt een methode gepresenteerd waarmee de veranderingen in soortenrijkdom van bos en heide geschat kunnen worden op basis van veranderingen in het bodemgebruik.

Veranderingen in het bodemgebruik in de Kempen en Zandig Vlaanderen

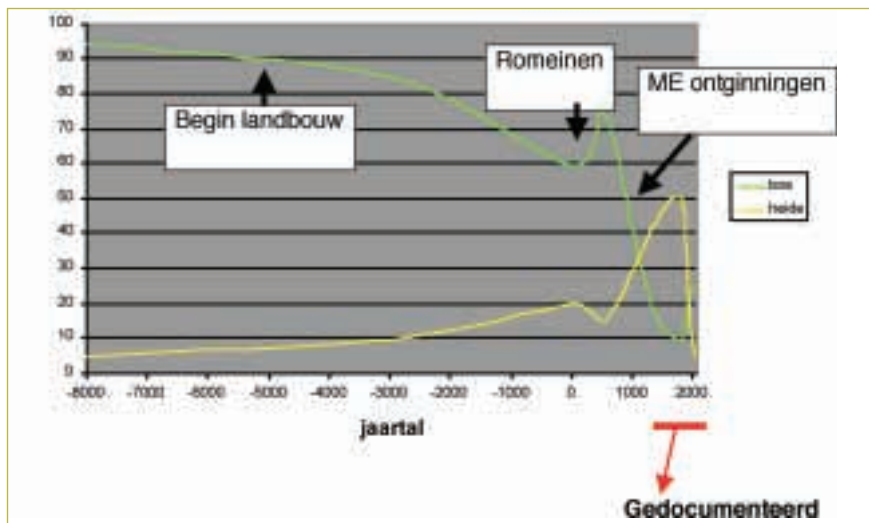
Aangezien gebiedsdekkend kaartmateriaal voor beide regio's pas beschikbaar is vanaf het einde van de 18e eeuw (de Ferraris-kaarten; zie ook Verheyen et al. 2004), moet er teruggevallen worden op ander bronnenmateriaal zoals historische geschriften of pollen om het landschapsbeeld van de vroegere periodes te reconstrueren. Details hierover vind je in de artikels van Bastiaens & Deforce en Verboven et al. elders in dit themanummer. Ondermeer op basis van hun inzichten veronderstellen we dat het areaal bos en heide in de Kempen en Zandig Vlaanderen (Fig. 1) geëvolueerd is zoals weergegeven in



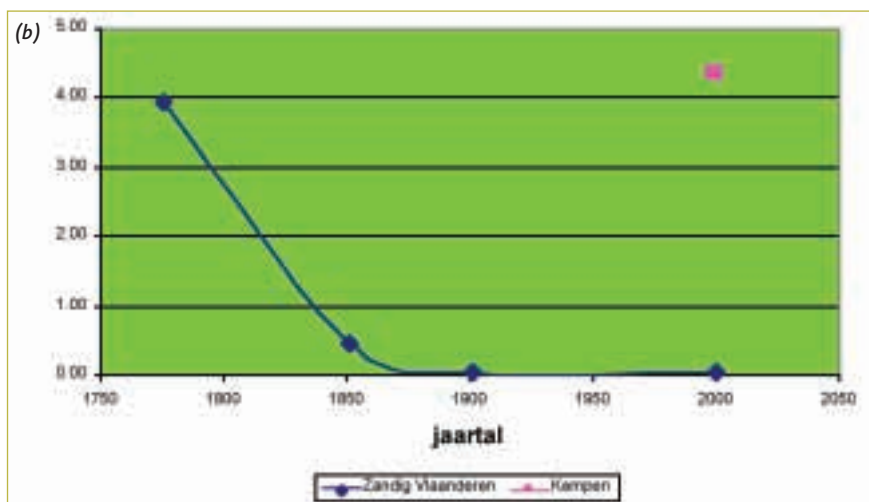
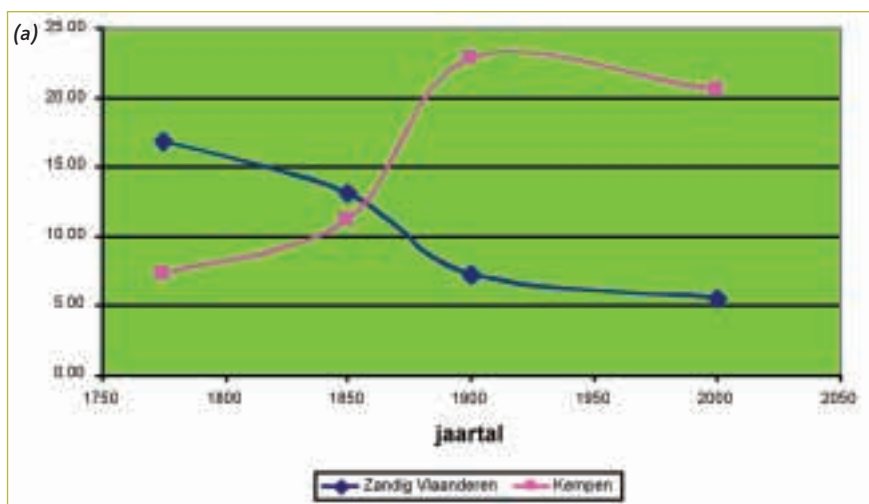
Figuur 1: Situering van Zandig Vlaanderen en de Kempen d.m.v. respectievelijk rode en blauwe 5km x 5km UTM-atlashedokken o.a. gebruikt voor de kartering van dagvlinders en broedvogels.

Fig. 2. Alhoewel dit recent in vraag gesteld werd (Vera 1997), gaan we er toch van uit dat het landschap ongeveer 10.000 jaar geleden nagenoeg volledig bebost was. Heide nam slechts een klein deel in van het landschap op meestal tijdelijke open plaatsen ontstaan door bosbranden, stormen, enz. Het aandeel heide neemt vervolgens geleidelijk toe vanaf het moment dat de mens zich permanent vestigt en aan landbouw begint te doen. Tijdens de Romeinse periode bereikt het heideareaal een eerste maximum, maar neemt vervolgens weer af ten voordele van bos tijdens de zogenaamde post-

Romeinse leegte of 'Donkere Middeleeuwen'. Na de grote Middeleeuwse ontginningen bereikt de heide zijn maximale uitbreiding en neemt bos nog slechts een fractie in van het landschap in de zandige delen van Vlaanderen. In de loop van de laatste tweehonderd jaar slaat de balans dan weer over in de richting van bos en wordt het heideareaal gedecimeerd door grootschalige bebossingen (vooral beplantingen met naaldboomsoorten), ontginningen ten behoeve van de landbouw en later ook door urbanisatie (Fig. 3). Er zijn echter sterke verschillen in de ruimtelijke ontwikkelingen tussen



Figuur 2: Gedocumenteerde en veronderstelde veranderingen in het relatieve aandeel van bos en heide tijdens de laatste 10.000 jaar in de zandige regio's van Vlaanderen. De rode lijn geeft de periode waarin het bodemgebruik gedocumenteerd is d.m.v. geschriften of kaartmateriaal.



Figuur 3: Veranderingen in het bedekkingspercentage bos (a) en heide (b) in Zandig Vlaanderen en de Kempen sinds ongeveer 1775. De gegevens voor de bossen zijn afkomstig van De Keersmaeker et al. (2001), deze voor de heides in Zandig Vlaanderen en de Kempen van respectievelijk Palmaerts et al. (2004) en De Blust (s.d.). Historische gegevens over het heideareaal in de Kempen waren helaas niet beschikbaar.

de Kempen en Zandig Vlaanderen sinds het einde van de 18e eeuw. In Zandig Vlaanderen – waar de heidebebossingen reeds in de 18e eeuw gestart waren – is het bosareaal sindsdien sterk afgenomen (Fig. 3a). De oppervlakte heide werd in de loop der eeuwen gereduceerd tot enkele tientallen hectaren (Fig. 3b). De Kempen daarentegen kende een sterke stijging van het bosareaal (Fig. 3a), in de eerste plaats ten koste van het heideareaal. Actueel resten er ons nog een beperkt aantal grotere heidegebieden en een groot aantal kleine snippers die samen 4.5% van de oppervlakte innemen.

Selectie van relevante soortengroepen

Historische gegevens over het voorkomen van planten- en diersoorten zijn nog schaarser dan informatie over veranderingen in het bodemgebruik. Voor vele soortengroepen – en voor ongewervelden in het bijzonder – beschikken we zelfs op dit moment nog niet over goede verspreidingsgegevens in Vlaanderen. Bijgevolg hebben we ons voor dit onderzoek noodgedwongen moeten beperken tot een selectie van beter gedocumenteerde soortengroepen. Omdat verwacht wordt dat de respons van soorten op veranderingen in het bodemgebruik afhankelijk is van hun minimale oppervlaktevereisten en hun mobiliteit, werd bij de selectie van soortengroepen getracht om een zo breed mogelijk spectrum van deze factoren te omvatten. Zodoende werden uiteindelijk broedvogels, dagvlinders, loopkevers en hogere planten voor verdere analyse weerhouden. Voor al deze soortengroepen bestaan systematisch verzamelde verspreidingsgegevens in een raster van atlashokken gebiedsdekkend over Vlaanderen (voor meer info zie respectievelijk Vermeersch et al. 2004; Maes & Van Dyck 1999, 2001; Desender et al. 1995; Biesbrouck et al. 2001). Gezien de doelstellingen van ons onderzoek hebben we ons voor elk van de vier soortengroepen beperkt tot een selectie van typische soorten van bos of heide.

Zelfs voor deze relatief goed onderzochte soortengroepen dateren de oudste systematisch verzamelde gegevens pas van ca. 1950, terwijl de oudste fragmentarische beschrijvingen teruggaan tot ca. 1850. Daardoor waren we genoodzaakt een methode te vinden om op basis van de actuele verspreidingspatronen van deze soortengroepen een uitspraak te doen over hun voorkomen in het verleden. Deze werd gevonden bij de zogenaamde soort-oppervlakterelaties. Dergelijke relaties vertrekken van de logische idee dat de soortenrijkdom van een (bos- of heide-)gebied toeneemt bij stijgende oppervlakte. Deze relaties – die reeds in 1921

Tabel 1: Gemiddelde soortenrijkdom per atlashok van typische bos- of heidesoorten in de Kempen en Zandig Vlaanderen.

	Hokgrootte	Aantal hokken [§]	Bos			Heide		
			Kempen	Zandig Vlaanderen	significantie ^ε	Kempen	Zandig Vlaanderen	significantie ^ε
Planten	4x4 km	K(283), Z(215)	87,5	86,3	ns	29,5	12,9	***
Loopkevers	10x10km	K(37), Z(32)	15,1	14,6	ns	23,9	13,8	***
Dagvlinders	5x5km	K(131), Z(24)	2,2	1,5	**	2,0	0,4	***
Broedvogels	5x5km	K(167), Z(108)	20,7	14,1	***	5,6	3,2	***

§: K=Kempen en Z=Zandig-Vlaanderen

ε: Statistische significantie van het verschil getest d.m.v. enkelvoudige ANOVA: ns: niet significant; **: $p < 0,01$;

***: $p < 0,001$.

formeel beschreven werden (Arrhenius 1921) – bleken tot op heden één van de weinige universele relaties in de ecologie. Door de actuele soortenrijkdom aan bos- of heidesoorten in de atlashokken te koppelen aan het actuele areaal bos of heide in deze hokken waren wij in staat om zulke soort-oppervlakterelaties af te leiden voor de vier bestudeerde soortengroepen. De gevonden wiskundige relaties lieten vervolgens toe om een schatting te maken van de soortenrijkdom in historische landschappen op basis van het veronderstelde areaal bos en heide op een bepaald tijdstip.

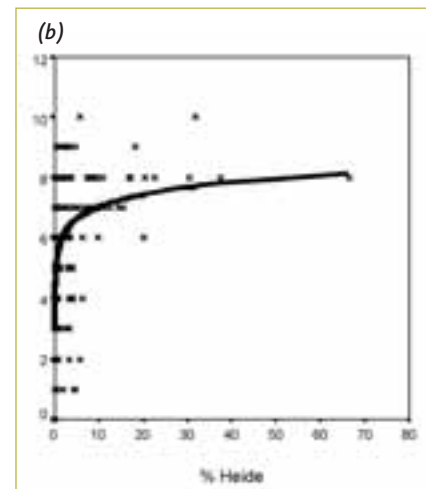
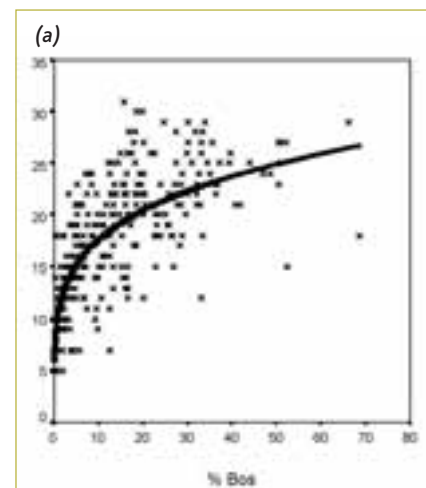
De soort-oppervlakterelaties en biodiversiteit door de eeuwen heen

De gemiddelde soortenrijkdom per atlashok varieerde sterk tussen de soortengroepen, de twee biotopen en de twee zandige regio's in Vlaanderen (Tabel 1). Hieruit blijkt ten eerste dat er een groot verschil is in diversiteit tussen de soortengroepen. Het aantal plantensoorten, loopkevers en broedvogels is vrij hoog, terwijl het aantal typische bos- of heidevlinders erg laag is. Ten tweede zien we dat er over het algemeen meer bos- dan heidesoorten zijn. Dit verschil is vooral uitgesproken bij planten en broedvogels. Het meest interessant is echter het feit dat er systematisch meer heidesoorten voorkomen in de Kempen in vergelijking met Zandig Vlaanderen. Voor de bossoorten zijn deze verschillen enkel duidelijk bij dagvlinders en broedvogels. Deze vaststellingen geven ons reeds een eerste indicatie dat oppervlakte wel degelijk belangrijk is voor de soortenrijkdom. Het heideareaal in Zandig Vlaanderen is immers uiterst beperkt, terwijl er in de Kempen hier en daar toch nog relatief grote heidegebieden voorkomen. De lagere rijkdom aan bosvogels en

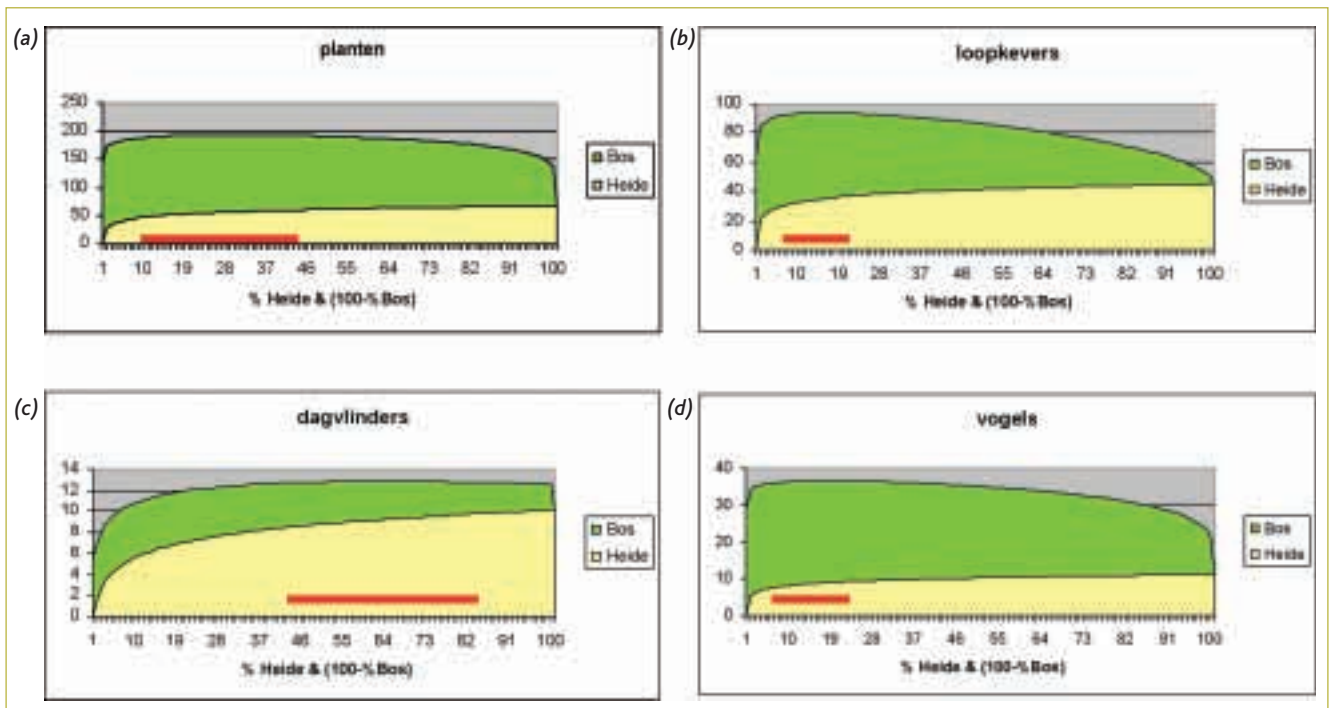
-vlinders in Zandig Vlaanderen kan op dezelfde wijze verklaard worden. Deze redenering blijkt echter niet op te gaan voor de weinig mobiele bosplanten en bosloopkevers, wat – zoals verder zal blijken – verklaard kan worden door de recentere oorsprong van de bossen in de Kempen.

In lijn met onze verwachtingen bestond er over het algemeen een redelijk sterk verband tussen de oppervlakte bos of heide en het aantal soorten. Ter illustratie worden in Fig. 4 de relaties voor de broedvogels getoond. Enkel voor bosdagvlinders was het verband minder sterk. Daarnaast vertoonden de bosplanten en -loopkevers in de Kempen ook bij deze analyses een afwijkend patroon (cf. Tabel 1). Voor beide soortengroepen bleek er immers helemaal geen relatie te bestaan tussen de oppervlakte bos en de soortenrijkdom van de atlashokken, terwijl dit wel het geval was in Zandig Vlaanderen. De verklaring hiervoor moet in de voorgeschiedenis van de bossen in beide regio's gezocht worden. In Zandig Vlaanderen is ca. 23% van het huidige bos zogenaamd oud bos (ontstaan vóór 1775), terwijl in de Kempen slechts 4% van de huidige bossen ontstaan is vóór 1775 (zie ook het artikel van De Keersmaeker et al. in dit nummer). Het leeuwendeel van de bossen is er pas in de tweede helft van de 19e of in de eerste helft van de 20e eeuw aangeplant. Weinig mobiele soortengroepen zoals bosplanten en -loopkevers hebben m.a.w. nog niet voldoende tijd gehad om deze relatief jonge bossen te koloniseren en vandaar dat hun actuele verspreiding (nog) niet in evenwicht is met het actuele voorkomen van het bos in de Kempen (Desender et al. 1999). Uit verdere analyses bleek dat het actuele voorkomen van bosplanten en -loopkevers in de atlashokken wél positief gecorreleerd was met de bosoppervlakte in

1775. Dit geeft duidelijk aan dat deze twee soortengroepen slechts zeer traag kunnen reageren op veranderingen in het bosareaal, wat meteen ook een – gedeeltelijke – verklaring vormt voor de relatieve soortenarmoede in de Kempense bossen (Tabel 1). Vervolgens hebben we gecontroleerd of de geobserveerde gemiddelde soortenrijkdom uit Tabel 1 ook voorspeld kon worden d.m.v. de gevonden soort-oppervlakterelaties en gemiddelde oppervlakte bos en heide in de atlashokken. Deze controle werd beperkt tot Zandig Vlaanderen door de problemen met de soort-oppervlakterelaties in de Kempen (zie hoger). Voor Zandig Vlaanderen bleken de berekende en geobserveerde soorten-aantallen alleszins goed overeen te komen. Wel was het zo dat onze berekeningen de soortenrijkdom op systematische wijze overschatten. Deze overschattingen waren vooral uitgesproken bij de heidesoorten.



Figuur 4: Soort-oppervlakterelaties met het aantal broedvogels van bos (a; blijvende toename van de soortenrijkdom bij toenemende oppervlakte) en van heide (b; afvlakking van de soortenrijkdom bij toenemende oppervlakte).



Figuur 5: Op basis van soort-oppervlakterelaties berekende soortenrijke van planten (a), loopkevers (b), dagvlinders (c) en broedvogels (d) in functie van variërende fracties bos en heide in het landschap. De rode balkjes geven de bodemgebruikscombinaties met een maximale soortenrijke weer.

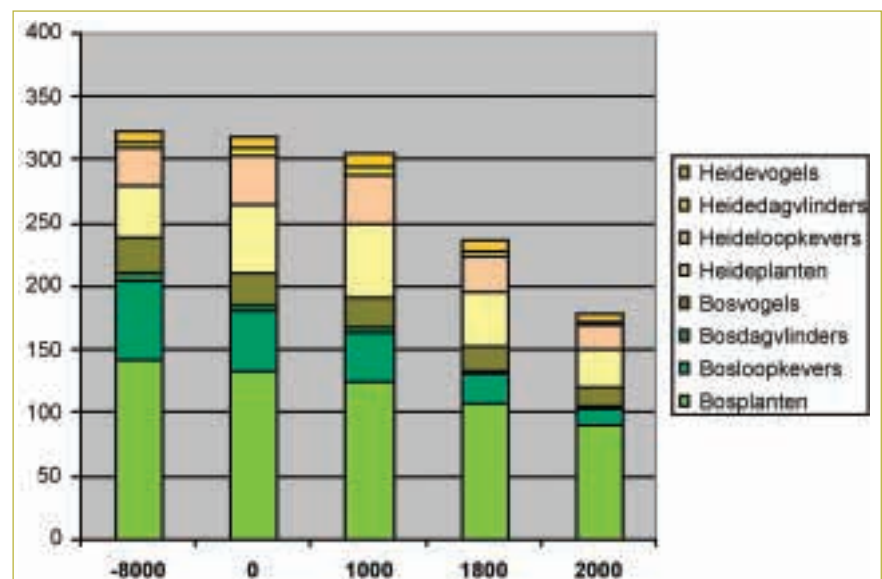
Een tweede opmerkelijke vaststelling is dat voor de heidesoorten de soortenrijke relatief sterk toeneemt bij kleine oppervlaktes, maar snel afvlakt naarmate de oppervlaktes groter worden (zie bv. Fig. 4b). De bossoorten daarentegen vertonen een meer geleidelijke toename van de soortenrijke bij kleinere oppervlaktes, maar de soortenrijke blijft wel stijgen bij grotere oppervlaktes. Concreet betekent dit dus dat het verschil in soortenrijke tussen kleinere (maar niet te kleine!) en grotere heidegebieden dus relatief beperkt is, terwijl het verschil tussen kleine en grote bosgebieden wel aanzienlijk is.

Dit alles brengt ons uiteindelijk tot het antwoord op onze onderzoeksvraag: hoe veranderde de biodiversiteit doorheen de eeuwen heen? In Fig. 5 wordt het resultaat van de berekeningen gebaseerd op de gevonden soort-oppervlakterelaties getoond voor de vier soortengroepen apart. Uit deze figuren blijkt dat de totale soortenrijke, in dit geval de som van de bos- en heidesoorten, voor drie van de vier soortengroepen maximaal is in landschappen met een groot aandeel bos en een kleiner aandeel heide. Bij de dagvlinders is er door de afwijkende soort-oppervlakterelaties niet echt sprake van een optimum. Schijnbaar wordt er dus een maximale soortenrijke bereikt in landschappen met een relatief hoog percentage bos en een kleiner aandeel heide. Deze bevindingen zijn in overeenstemming met het veronderstelde landschapsbeeld voor de permanente vesti-

ging van de mens: een overwegend boslandschap met daarin een dynamisch patroon van heidevlekken met variabele grootte die ontstonden door stormen, branden, grote grazers, enz. (Bradshaw & Hannon 2004; Svenning 2003).

Wanneer nu gelijkaardige berekeningen gedaan worden gebruik makend van de veronderstelde fracties bos en heide op een aantal tijdstippen in de geschiedenis dan resulteert dit in een schatting van de diversiteit aan bos- en heide-

soorten doorheen de tijd (Fig. 6). Tot en met de middeleeuwen bleef de totale soortenrijke waarschijnlijk min of meer gelijk, weliswaar met een verschuiving van minder bos- naar meer heidesoorten (van 26% naar 37% van totaal aantal soorten). Vanaf de middeleeuwse ontginningen begint de totale soortenrijke te dalen. Door de sterke reductie van het bosareaal, is deze daling voornamelijk te wijten aan de daling van het aantal bossoorten. De laatste 200 jaar daalt de soortenrijke verder door de



Figuur 6: Op basis van soort-oppervlakterelaties berekende soortenrijke van bos- en heidesoorten op een aantal tijdstippen weergegeven in Fig. 2.

verdergaande ontginningen van bos en – vooral – van heide om uiteindelijk te stranden op ca. 50% van de diversiteit van deze voor de permanente vestiging van de mens.

Enkele kanttekeningen

Tot slot moeten er toch nog een aantal noodzakelijke kanttekeningen gemaakt worden bij de gepresenteerde resultaten. Deze kanttekeningen hebben enerzijds betrekking op de aangewende methodes en anderzijds op de (on)toepasbaarheid van onze bevindingen voor het beheer en inrichting van natuurgebieden. Bij onze analyses werden noodgedwongen een aantal vereenvoudigingen gemaakt. Zoals reeds eerder aangestipt is voor een aantal minder mobiele soorten niet enkel de oppervlakte van een bepaald habitat belangrijk,

maar ook de periode waarin een bepaald bos- of heidegebied onafgebroken op die bepaalde plaats aanwezig is. Het niet in rekening brengen van deze factor zal voor deze soortengroepen tot een overschatting leiden van de soortenrijkdom op basis van de soort-oppervlakterelaties. Een andere belangrijke factor die we niet in rekening hebben kunnen brengen is de kwaliteit en – daarmee samenhangend – het beheer van het habitat. Het spreekt voor zich dat een gesloten, homogene naaldhoutplantage of een sterke vergraste heide minder soorten kan herbergen dan respectievelijk een gemengd, ongelijkjarig loofbos of een structuurrijke heide. Het negeren van deze factoren zal eveneens een overschatting van de soortenrijkdom tot gevolg kunnen hebben. Een derde vereenvoudiging is het niet in reke-

ning brengen van andere biotopen zoals graslanden en akkers, terwijl de aanwezigheid van deze biotopen ongetwijfeld ook een invloed zal uitoefenen op de soortenrijkdom in bos- of heidegebieden.

Ten slotte dient benadrukt te worden dat onze resultaten niet zondermeer toepasbaar zijn in het natuurbeheer. Soortenrijkdom is slechts één criterium om de natuurbehoudswaarde van een gebied te evalueren. De aard van de aanwezige soorten (bv. generalisten versus specialisten; zeldzame versus algemene soorten) is minstens even belangrijk als criterium en daarover kunnen wij aan de hand van onze analyses geen uitspraken doen. De meest optimale inrichting van natuurgebieden hangt immers sterk af van lokale factoren en wordt dus best voor elk gebied afzonderlijk bepaald.

SUMMARY BOX:

VERHEYEN K., PIESSENS K., DESENDER K., VAN DYCK H., VAN ELEGEM B., VERMEERSCH G., VAN LANDUYT W. & MAES D. (2005). Changes in forest and heathland biodiversity throughout the Holocene. Relationships between flora, fauna and landscape dynamics. *Natuur.focus* 4(2): 52-56

In this paper an attempt is made to estimate the changes in species diversity of forests and heathlands throughout the Holocene period in the two sandy regions of Flanders (the Kempen and Zandig-Vlaanderen). Therefore, species-area relationships were determined by combining actual grid-based distribution patterns of plants, ground beetles, butterflies and birds with the actual cover of forest and heath-

land in the same grid cells. The taxon-specific species-area relationships could then be used to calculate the species richness at any given point in time as long as the fraction of forest or heathland in the landscape was known.

In general, strong species-area relationships were found, except for the less mobile plants and ground beetles of forests which exhibited serious time lags in their response to landscape change. We also found that species richness in forests continues to increase with increasing area while this was not the case for heathlands. Hence, the maximum richness was obtained in landscapes with less heathland and more forest. Finally, we estimated that the combined species richness in forests and heathlands started to decline in the late Middle Ages. Since then, the richness has continued to decline and at present it is reduced to about 50% of the richness before human settlement.

DANKWOORD:

Dank aan de organisatoren voor de realisatie van de succesvolle studiedag, aan Geert De Blust voor het ter beschikking stellen van kaartmateriaal en aan de grote schare vrijwilligers voor het verzamelen van de verspreidingsgegevens.

AUTEURS:

KRIS VERHEYEN is docent aan het Labo voor Bosbouw (UGent), Katrien Piessens is doctoraatsstudente aan het Labo Bos, Natuur & Landschap (KULeuven), Konjev Desender is onderzoeker aan het Departement Entomologie (KBIN Brussel), Hans Van Dyck is docent ecologie en natuurbehoud aan de Universiteit van Louvain-la-Neuve, Bernard Van Elegem is de verantwoordelijke voor de bosreservaten bij de afdeling Bos & Groen en Glenn Vermeersch, Wouter Van Landuyt en Dirk Maes zijn wetenschappelijk medewerker aan het Instituut voor Natuurbehoud.

CONTACT:

Kris Verheyen, Laboratorium voor Bosbouw, Geraardsbergsesteenweg 267, B-9090 Gontrode (Melle).
kris.verheyen@ugent.be

Referenties

- Arrhenius O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology* 9: 95-99.
- Biesbrouck B., Es K., Van Landuyt W., Vanhecke L., Hermly M. & Van den Bremt P. 2001. Een ecologisch register voor hogere planten als instrument voor het natuurbehoud in Vlaanderen. Flo.Wer vzw, Instituut voor Natuurbehoud, Nationale Plantentuin van België, KULeuven, Brussel.
- Bradshaw R.H.W. & Hannon G.E. 2004. The Holocene structure of north-west European forest induced from palaeoecological data. In: *Forest Biodiversity: Lessons from History for Conservation*. Honnay O., Verheyen K., Bossuyt B. & Hermly M. (Eds.), pp. 11-25. CABI Publishing, Oxford.
- De Keersmaecker L., Rogiers N., Lauriks R. & De Vos B. 2001. Ecosysteemvisie Bos Vlaanderen. Studie in het kader van het Vlaams Impulsprogramma Natuurontwikkeling (VLINA), Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap, Brussel.
- Desender K., Maes D., Maelfait J. P. & Van Kerckvoorde M. (1995). Een gedocumenteerde Rode lijst van de zandloopkevers en loopkevers van Vlaanderen. Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud 1: 1-208.
- Desender K., Eryvnc, A. & Tack, G., 1999. Beetle diversity and historical ecology of woodlands in Flanders. *Belgian Journal of Zoology* 129: 139-155.
- Maes D. & Van Dyck H. 1999. Dagvlinders in Vlaanderen: Ecologie, verspreiding en behoud. Stichting Leefmilieu, Antwerpen & Instituut voor Natuurbehoud en Vlaamse Vlinderwerkgroep, Brussel.
- Maes D. & Van Dyck H. 2001. Butterfly diversity loss in Flanders (north Belgium): Europe's worst case scenario? *Biological Conservation* 99: 263-276.
- Palmaerts W., Piessens K. & Hermly M. 2004. Ecosysteemvisie voor heiden en bossen van Zandig Vlaanderen. Laboratorium Bos, Natuur & Landschap, KULeuven, Leuven.
- Svenning J.C. 2002. A review of natural vegetation openness in north-western Europe. *Biological Conservation* 104: 133-148.
- Vera F.W.M. 2000. *Grazing ecology and forest history*. CAB International, Wallingford, 528 pp.
- Verheyen K., Verboven H., Dirx J. & Hermly M. 2004. Inzicht in de voorgeschiedenis. Een gevalstudie voor het Buitengoor-Meergoor (Mol). *Natuur.Focus* 3: 40-45.
- Vermeersch G., Anselin A., Devos K., Herremans M., Stevens J., Gabriëls J. & Van Der Krieken B. 2004. Atlas van de Vlaamse broedvogels 2000-2002. Mededeling van het Instituut voor Natuurbehoud 23, Brussel.