HOOFDSTUK 7 PATRONEN IN DE NEDERLANDSE BIODIVERSITEIT

VINCENT J. KALKMAN
BAUDEWIJN ODÉ
ADRIAAN W. GMELIG MEYLING

De diversiteit van planten en dieren is niet gelijkmatig over Nederland verdeeld. Elke soort heeft zijn eigen verspreidingsgebied en daardoor komen in sommige gebieden veel soorten voor en in andere juist weinig. Dit hoofdstuk beschrijft deze ruimtelijke patronen en probeert ze te verklaren aan de hand van natuurlijke oorzaken. De invloed van de mens op de biodiversiteit komt in hoofdstuk 8 aan bod. Eerst wordt beschreven hoe de flora en fauna van Nederland zich verhoudt tot die van de wereld en Europa: welke soorten komen hier voor en welke zijn specifiek voor Nederland? Dit wordt sterk bepaald door de geschiedenis van het Europese continent, waarbij een belangrijke rol is weggelegd voor het klimaat. Vervolgens komen de diversiteitpatronen binnen Nederland aan de orde. Deze worden vooral bepaald door de huidige omstandigheden, onder te verdelen in abiotische, biotische en geografische factoren. Het laatste deel van dit hoofdstuk bespreekt de patronen in diversiteit van land-, zoetwater- en mariene gebieden afzonderlijk.

VEEL OF WEINIG?

Heeft Nederland een hoge biodiversiteit? Op deze eenvoudige vraag zijn veel antwoorden mogelijk. Met circa 47.800 in ons land vastgestelde organismen zijn de meeste mensen geneigd te denken van wel (tabel 1). Wereldwijd wordt het aantal beschreven soorten geschat op bijna twee miljoen (dit boek en CHAPMAN 2009). Hiervan is dus 2,5% in Nederland aangetroffen. Het overgrote deel van de biodiversiteit is nog niet beschreven en mogelijk ligt het aantal soorten wereldwijd in de buurt van de 10 miljoen. Uitgaande van dat laatste getal zal Nederland hooguit 0,5-1% van de biodiversiteit van de wereld herbergen, want een groot deel van de wereldwijde biodiversiteit bevindt zich in de tropen. Het is daarom eerlijker om Nederland met Europa te vergelijken. Europa, een relatief soortenarm continent, heeft 130.000 niet-mariene diersoorten terwijl er in Nederland circa 26.000 niet-mariene dieren zijn vastgesteld. Dit betekent dat 20% van de Europese diersoorten in Nederland gevonden is wat gezien het geringe oppervlak van Nederland een heel behoorlijk percentage is. Voor een klein land in een soortenarm deel van een niet heel soortenrijk continent hebben we daarom een behoorlijke rijkdom aan soorten. Onze relatieve soortenrijkdom is vergeleken met het hele continent of met de wereld vrij gering, maar het totaal aantal in Nederland gevonden soorten is met circa 47.800 nog steeds indrukwekkend. Geen enkele persoon heeft ooit ook maar de helft van de Nederlandse soorten gezien.

NEDERLAND IN DE WERELD

Op basis van de verspreiding van planten en dieren kan de wereld verdeeld worden in een beperkt aantal gebieden, zogenaamde (biogeografische) rijken of regio's, met elk een eigen karakteristieke flora en fauna. De meest gebruikte indeling staat afgebeeld in figuur 1. Nederland ligt, net als de rest van Europa, in de Palearctische regio. De flora en fauna van dit gebied vertonen veel overeenkomsten met die

	Totaal	Gewervelden	Ongewervelden	Planten	Schimmels
wereld	1.951.000	61.940	1.425.200	311.000	99.000
Nederland	47.800	396	27.362	3894	10.300
percentage van de biodiversiteit aanwezig in Nederland	2,5%	0,6%	1,9%	1.3%	10,4%

Tabel 1
Geschatte aantal beschreven soorten in de wereld en Nederland (CHAPMAN 2009, FAUNA EUROPAEA 2004).

Figuur 1
Biogeografische indeling van de wereld.

Kalkman et al. 2010. In: Nederlandse Fauna 10: 319-338

Tabel 2
Voorbeelden van niet-mariene Nederlandse soorten die, met uitzondering van Antarctica, op alle continenten voorkomen. Voor vogels zijn alleen die soorten opgenomen die op alle continenten broeden. De lijst is niet volledig voor de groepen voorafgegaan door een asterisk*. Van de volgende groepen zijn in Nederland geen kosmopolitische soorten bekend: hooiwagens, duizendpoten, miljoenpoten, kieuwpootkreeften, rivierkreeften, haften, libellen, steenvliegen, oorwormen, waaiervleugeligen, elzenvliegen, gaasvliegen, schorpioenvliegen, dansvliegen, dazen en horzels. Van de niet genoemde groepen is niet nagegaan of er kosmopolieten in Nederland voorkomen.

Groep/soort	Wetenschappelijke naam	Kosmopoliet	Opmerking
*** Vaatplanten**	**Tracheophyta**		
grof hoornblad	*Ceratophyllum demersum*	van nature	
melganzevoet	*Chenopodium album*	versleept	
zeewinde	*Convolvulus soldanella*	van nature	
kleine kattenstaart	*Lythrum hyssopifolia*	van nature	
riet	*Phragmites australis*	versleept	
grote weegbree	*Plantago major*	versleept	
straatgras	*Poa annua*	versleept	
adelaarsvaren	*Pteridium aquilinum*	van nature	
Bladmossen	**Bryophyta**		
gewoon dikkopmos	*Brachythecium rutabulum*	van nature	
zilvermos	*Bryum argenteum*	van nature	ook op Antarctica, wordt soms de meest wijdverbreide plant ter wereld genoemd
gewoon purpersteeltje	*Ceratodon purpureus*	van nature	ook op Antarctica
slankmos	*Leptobryum pyriforme*	van nature	
gewoon haarmos	*Polytrichum commune*	van nature	
zandhaarmos	*Polytrichum juniperinum*	van nature	
Thalleuze levermossen	**Marchantiophyta**		
halvemaantjesmos	*Lunularia cruciata*	van nature	
parapluutjesmos	*Marchantia polymorpha*	van nature	
gevoord landvorkje	*Riccia bifurca*	van nature	
kroosmos	*Ricciocarpos natans*	van nature	
Hauwmossen	**Anthocerotophyta**		
zwart hauwmos	*Anthoceros punctatus*	van nature	
geel hauwmos	*Phaeoceros carolinianus*	van nature	
Spinnen	**Araneae**		
broeikasspin	*Achaearanea tepidariorum*	versleept	
roodwitte celspin	*Dysdera crocata*	versleept	
	Hasarius adansoni	versleept	komt in Nederland verspreid voor, meestal in kassen
	Heteropoda venatoria	versleept	wordt af en toe geïmporteerd
zwartgatje	*Ostearius melanopygius*	versleept	
grote trilspin	*Pholcus phalangioides*	versleept	komt in Nederland verspreid voor in huizen
stalmuursluiper	*Scotophaeus blackwalli*	versleept	komt in Nederland verspreid voor in huizen
gevlekte steatoda	*Steatoda albomaculata*	versleept	
grote steatoda	*Steatoda grossa*	versleept	komt in Nederland verspreid voor in huizen
grijze huisspin	*Tegenaria domestica*	versleept	komt in Nederland verspreid voor in huizen
Pissebedden	**Isopoda**		
gewone oprolpissebed	*Armadillidium vulgare*	versleept	
ruwe pissebed	*Porcellio scaber*	versleept	
kleine gaper	*Porcellium conspersum*	versleept	
Springstaarten	**Collembola**		
	Ceratophysella denticulata	versleept	ook op Antarctica
	Entomobrya nivalis	versleept	ook op Antarctica
	Folsomia candida	versleept	ook op Antarctica
	Friesea mirabilis	versleept	
	Hypogastrura viatica	van nature	ook op Antarctica, littorale soort
	Isotomiella minor	versleept	
	Isotomurus palustris	versleept	
	Megalothorax minumus	versleept	
	Mesaphorura macrochaeta	versleept	ook op Antarctica
	Neanura muscorum	versleept	
	Sphaeridia pumilis	versleept	
Sprinkhanen	**Orthoptera**		
huiskrekel	*Acheta domesticus*	versleept	van oorsprong uit Midden-Oosten of West-Afrika
Kakkerlakken	**Blattodea**		
Duitse kakkerlak	*Blattella germanica*	versleept	uitsluitend binnenshuis, ook in de tropen
grote kakkerlak	*Periplaneta americana*	versleept	vooral urbane gebied, buiten de (sub)tropen alleen in verwarmde gebouwen

	Periplaneta australasiae	versleept	buiten de tropen alleen in verwarmde kassen
kaskakkerlak	*Pycnocelus surinamensis*	versleept	buiten de tropen alleen in verwarmde kassen
huiskakkerlak	*Supella longipalpa*	versleept	uitsluitend binnenshuis
Wantsen	**Heteroptera**		
bedwants	*Cimex lectularius*	versleept	mogelijk oorspronkelijk uit het Midden-Oosten
	Liorhyssus hyalinus	versleept	in andere werelddelen waarschijnlijk als exoot
	Lyctocoris campestris		niet in Zuid-Amerika
*** Vlinders**	**Lepidoptera**		
windepijlstaart	*Agrius convolvuli*	van nature	
grote worteluil	*Agrotis ipsilon*	?	
monarchvlinder	*Danaus plexippus*	van nature	
klein geaderd witje	*Pieris napi*	versleept	niet in Zuid-Amerika
klein koolwitje	*Pieris rapae*	versleept	niet in Zuid-Amerika, geïmporteerd in Noord-Amerika en Australië
koolmot	*Plutella xylostella*	versleept	waarschijnlijk van oorsprong uit Europa
distelvlinder	*Vanessa cardui*	van nature	niet in Zuid-Amerika
Fruitvliegen	**Drosophilidae**		
	Drosophila busckii	versleept	
	Drosophila hydei	versleept	
	Drosophila immigrans	versleept	
	Drosophila melanogaster	versleept	
	Drosophila repleta	versleept	
	Drosophila simulans	versleept	
	Scaptomyza pallida	versleept	
	Fanniidae		
	Fannia canicularis	versleept	
Echte vliegen	**Muscidae**		
	Graphomya maculata	versleept	
huisvlieg	*Musca domestica*	versleept	mogelijk oorspronkelijk uit het Midden-Oosten
	Muscina stabulans		
stalvlieg	*Stomoxys calcitrans*	versleept	van oorsprong uit Palearctische regio
Zweefvliegen	**Syrphidae**		
kustvlekoog	*Eristalinus aeneus*	versleept	oorspronkelijk alleen in de Oude Wereld, maar in Noord- en Zuid-Amerika geïmporteerd
blinde bij	*Eristalis tenax*	versleept	Palearctische soort die met scheepsladingen over de continenten verspreid is
Sluipvliegen	**Tachinidae**		
	Trichopoda pennipes	versleept	waarschijnlijk wereldwijd maar er zijn determinatieproblemen
Mieren	**Formicidae**		
tropische staafmier	*Hypoponera schauinslandi*	versleept	
Argentijnse mier	*Linepithema humile*	versleept	
faraomier	*Monomorium pharaonis*	versleept	
	Paratrechina longicornis	versleept	
spookdraaigatje	*Tapinoma melanocephalum*	versleept	
ribbelzaadmier	*Tetramorium bicarinatum*	versleept	
Bijen	**Apidae**		
honingbij	*Apis mellifera*	versleept	
Zoogdieren	**Mammalia**		
haas	*Lepus europaeus*	versleept	niet in Afrika, geïmporteerd in Australië en Noord- en Zuid-Amerika
huismuis	*Mus domesticus*	versleept	via schepen over de gehele wereld verspreid
bruine rat	*Rattus norvegicus*	versleept	waarschijnlijk afkomstig uit de gematigde delen van Siberië en China, via schepen over de gehele wereld verspreid
zwarte rat	*Rattus rattus*	versleept	waarschijnlijk afkomstig uit Zuid-Azië, via schepen over de gehele wereld verspreid
wild zwijn	*Sus scrofa*	versleept	voor jacht geïmporteerd in Australië en Noord- en Zuid-Amerika
Vogels	**Aves**		
koereiger	*Bubulcus ibis*	van nature	
rotsduif	*Columba livia*	versleept	overal in de wereld in steden te vinden, gedomesticeerde vorm van de rotsduif
slechtvalk	*Falco peregrinus*	van nature	
lachstern	*Gelochelidon nilotica*	van nature	
visarend	*Pandion haliaetus*	van nature	
huismus	*Passer domesticus*	versleept	geïmporteerd in Australië en Noord- en Zuid-Amerika
reuzenstern	*Hydroprogne caspia*	van nature	
Dougalls stern	*Sterna dougallii*	van nature	
noordse stern	*Sterna paradisaea*	van nature	
spreeuw	*Sturnus vulgaris*	versleept	geïmporteerd in Australië en Noord- en Zuid-Amerika
kerkuil	*Tyto alba*	van nature	

van de Nearctische regio en samen worden ze daarom de Holarctische regio genoemd. Voorbeelden van groepen die bijna geheel beperkt zijn tot de Holarctische regio zijn mollen (Talpidae), boomklevers (Sittidae), witsnuitlibellen *Leucorrhinia*, dennen *Pinus* en klokjes *Campanula*. De Palearctische regio is, vergeleken met de tropische regio's, vrij arm aan karakteristieke groepen. Voorbeelden van Palearctische groepen zijn de heggenmussen (Prunellidae), waterjuffers *Coenagrion* en reseda's *Reseda*. Het Palearctisch gebied kan worden onderverdeeld in het Oost- en West-Palearctisch gebied, waarbij het Oeralgebergte en de rivier de Wolga vaak als grens worden gebruikt. De barrière die de verschillen tussen deze gebieden veroorzaakt is niet de vrij lage Oeral maar vooral de uitgestrekte en grotendeels boomloze Siberische laagvlakte, die voor veel soorten onoverbrugbaar is.

Een klein aantal Nederlandse soorten is, met uitzondering van Antarctica, op alle continenten te vinden (tabel 2). Soorten met een goed verspreidingsvermogen hebben de continenten op eigen kracht bereikt. Het gaat hierbij om soorten die zelf actief vliegend oceanen kunnen oversteken, zoals vogels en enkele vlinders, en soorten die gemakkelijk door de wind (varens, paddenstoelen) of met zeewater worden verspreid. Een groot aantal mondiaal verbreide soorten heeft geprofiteerd van de mens. Het betreft hierbij vaak soorten die onbedoeld door de mens zijn verspreid bij transport van plantenmateriaal of via ballastwater. Een deel van de mondiale soorten heeft een hechte band met mensen, zoals bijvoorbeeld bruine rat *Rattus norvegicus*, zwarte rat *R. rattus*, kakkerlakken, huiskrekel *Acheta domesticus*, huisvlieg *Musca domestica* en bedwants *Cimex lectularius*. Soorten als huisvlieg en bedwants leven al zolang met de mens samen dat het oorspronkelijke verspreidingsgebied niet meer goed te achterhalen is.

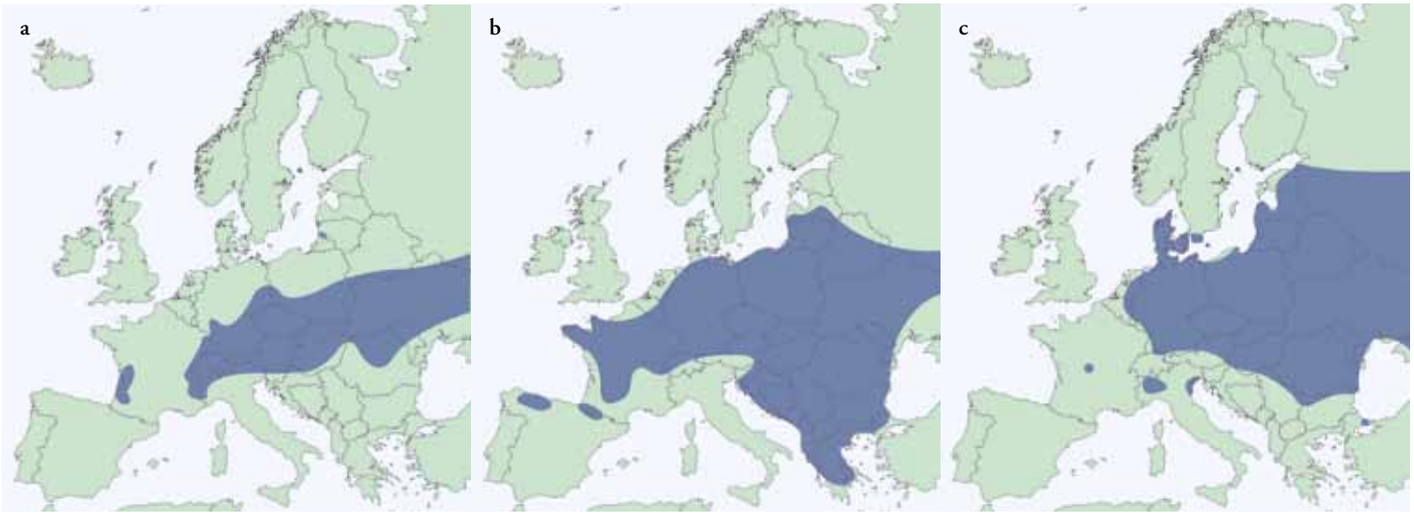
NEDERLAND EN EUROPA

Verreweg de meest bepalende perioden voor de huidige Europese biodiversiteit zijn de ijstijden geweest. Tot aan de eerste ijstijden, circa 2,5 miljoen jaar geleden, hadden grote delen van Europa een vrij warm klimaat met een bijbehorende rijke subtropische flora en fauna. Al tijdens het Plioceen (5-2,5 miljoen jaar geleden) was er sprake van een langzame afkoeling. Van 2,5 tot 0,8 miljoen jaar geleden wisselden warme en koude omstandigheden elkaar af waarbij de koude perioden in toenemende mate kouder en droger werden. Fossiele vondsten bij het Limburgse Tegelen geven een inkijkje in de flora en fauna die tijdens zo'n warmere periode in Nederland aanwezig was. Uit deze Nederlandse bodemlagen zijn soorten als zwepenboom *Celtis*, beverboom *Magnolia*, gummieboom *Eucommia* en kurkboom *Phellodendron* en zelfs een aap bekend. Sinds 800.000 jaar geleden is er sprake van zeer zware ijstijden met daartussen korte warmere perioden (tussenijstijden of interglacialen). Gedurende de koudste perioden bedekten de noordelijke ijskappen grote delen van noordelijk Europa. De maximale uitbreiding van de ijskappen vond plaats tijdens de een-nalaatste ijstijd, circa 150.000 jaar geleden. Het ijs kwam in deze periode tot aan de lijn Haarlem-Nijmegen en zorgde voor het ontstaan van de stuwwallen zoals de Veluwe en de Utrechtse Heuvelrug. Gedurende deze koude perioden lag Nederland van tijd tot tijd in een vegetatiezone met dennenbossen en een steppeachtige vegetatie. Er waren zelfs perioden waarin sprake was van een poolwoestijn. Hoewel niet bedekt door ijs was zuidelijk Europa aanzienlijk kouder dan nu. Het oprukkende ijs zorgde ervoor dat soorten naar het zuiden gedrongen werden. In Oost-Azië, waar het ijs minder uitgebreid was, en in Noord-Amerika ging dit voor veel planten en dieren relatief probleemloos. In tegenstelling tot die continenten heeft Europa veel berggebieden met een oost-westoriëntatie. Berggebieden zoals de Alpen en de Pyreneeën veranderden door de toename van gletsjers in ijsmuren. Veel soorten werden ingesloten tussen deze ijsmuren en het vanuit het noorden oprukkende landijs en stierven tijdens de ijstijden uit. Meer fortuinlijke soorten brachten de koude perioden door in ijsvrije, vaak warmere gebieden, die refugia (toevluchtsoorden) worden genoemd. Voor Europa en Nederland belangrijke refugia liggen rondom de Middellandse Zee, rondom de Kaspische Zee en in zuidelijk Siberië. Er is nog geen goed overzicht van het relatieve belang van de verschillende refugia voor de Nederlandse flora en fauna. Voor de dagvlinderfauna van Noordwest-Europa is op basis van de huidige verspreidingspatronen gespeculeerd dat 50% een Mediterrane, 40% een Siberische en 10% een andere oorsprong heeft. Overigens hebben veel soorten in meerdere refugia 'overwinterd'. Bij sommige soorten duurde deze scheiding lang genoeg om te

Tabel 3
Soortenrijkdom van enkele groepen in verschillende Europese landen. Hoewel de soortenaantallen worden beïnvloed door de omvang van het land is toch goed te zien dat de meeste groepen in het zuiden veel rijker zijn. Van Spanje en Frankrijk zijn alleen de soorten die voorkomen op het vasteland meegerekend. De gegevens van Nederland zijn afkomstig uit dit boek, de overige gegevens zijn afkomstig van de website Fauna Europaea (www.faunaeur.org).

	% Europese soorten in Nederland	Europa	Spanje	Frankrijk	België	Nederland	Denemarken	Zweden
libellen	47%	137	82	93	69	65	58	61
zweefvliegen	36%	829	345	492	315	301	275	370
zoogdieren	28%	254	93	109	67	71	56	67
amfibieën	22%	77	27	34	17	17	15	13
haften	17%	339	139	128	?	57	43	57
bijen	17%	2066	1056	899	382	350	219	108
vaatplanten	13%	12.500	5050	4630	1550	1581	1450	1750
steenvliegen	6%	426	135	160	55	27	25	37
reptielen	5%	153	49	35	9	7	9	4
sprinkhanen	4%	1038	323	190	51	46	34	37
Totaal		**17.819**	**7299**	**6770**	**2515**	**2522**	**2184**	**2504**

Kalkman et al. 2010. In: Nederlandse Fauna 10: 319-338



resulteren in soortvorming; de populaties waren na afloop van de ijstijd voldoende veranderd om voortaan als aparte soorten door het leven te gaan. Tegenwoordig is het met behulp van DNA-technieken mogelijk om deze uitbreidingscentra nauwkeuriger te bepalen, maar dit is nog slechts voor een beperkt aantal groepen gebeurd.

Ongeveer 10.000 jaar geleden, na afloop van de laatste ijstijd, hebben de flora en fauna zich weer naar het noorden over Europa verspreid. Gedurende het relatief korte Atlanticum, 8.000-5.000 jaar geleden, was het warmer dan nu en veel zuidelijke soorten met een goed verspreidingsvermogen hebben toen mogelijk een meer noordelijke verspreiding gehad dan tegenwoordig. Er zijn ook soorten die zich langzaam verspreiden en pas relatief recent in Nederland zijn aangekomen, zoals beuk *Fagus sylvatica* en haagbeuk *Carpinus betulus*, die pas in de afgelopen 5000 jaar Nederland hebben bereikt (MAES 2006).

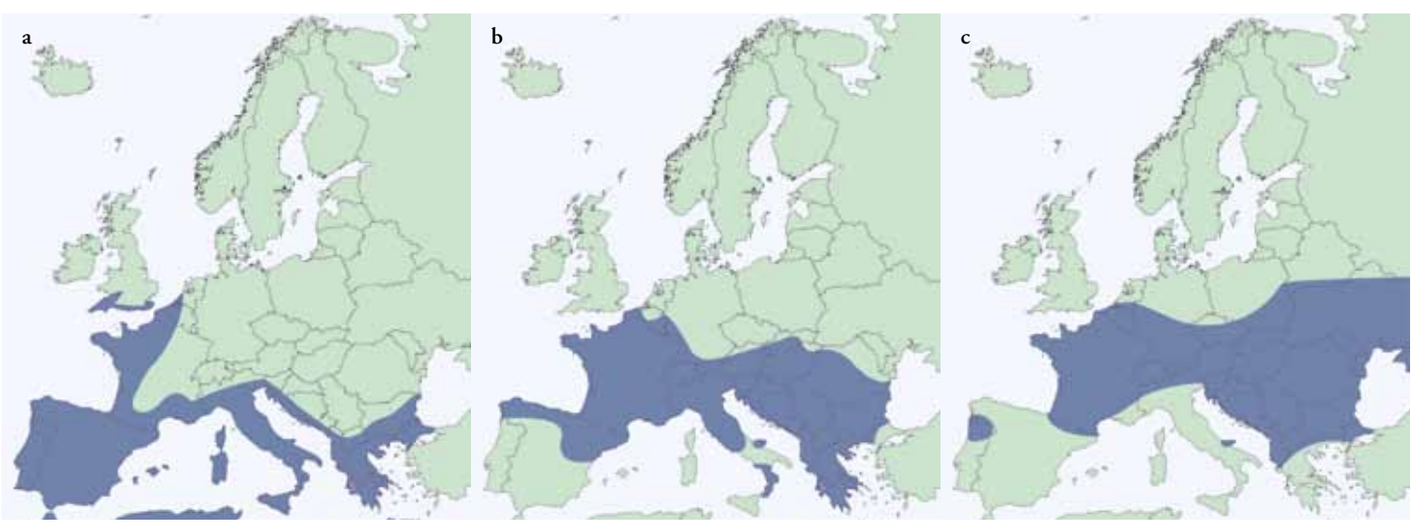
De ijstijden hebben ervoor gezorgd dat Europa ten opzichte van andere gematigde gebieden relatief arm is. Zo telt Europa minder dan 140 soorten libellen, terwijl de meer dan 50 maal zo kleine Amerikaanse staat New York er al meer dan 180 heeft. Een deel van de bij Tegelen als fossiel gevonden planten is geheel uit Europa verdwenen, terwijl ze de ijstijden in Azië of Noord-Amerika wel hebben overleefd. De ijstijden zijn er deels ook voor verantwoordelijk dat het zuiden van Europa soortenrijker is dan het noorden. In het Middellandse Zeegebied is simpelweg meer tijd geweest voor soortvorming. De flora en fauna in het noorden van Europa is daar veel recenter gearriveerd en heeft hiervoor minder tijd gehad.

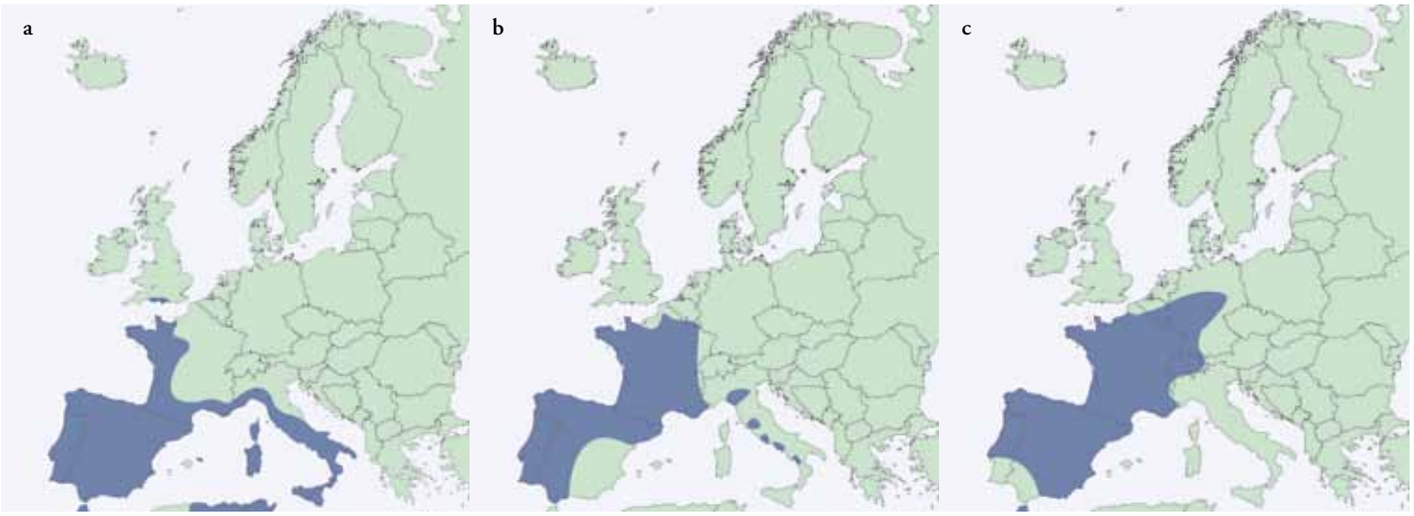
Het vroegere klimaat heeft grotendeels bepaald welke soorten er in Europa over zijn gebleven, maar het huidige klimaat bepaalt in sterke mate hoe deze soorten over Europa zijn verspreid. Warmere delen van Europa zijn over het algemeen soortenrijker en het aantal soorten neemt bij de meeste dier- en plantengroepen dan ook van zuid naar noord af. Dit patroon is heel duidelijk bij groepen als hogere planten, reptielen, dagvlinders en sprinkhanen (tabel 3). Voor een aantal dier- en plantengroepen is dit patroon minder sterk. Zo zijn libellen en zweefvliegen het rijkst vertegenwoordigd in Midden-Europa.

Ook binnen Nederland is de noord-zuidgradiënt in biodiversiteit zichtbaar. Uit een overzicht van 1331 soorten weekdieren, libellen, sprinkhanen, loopkevers, roofvliegen, zweefvliegen, bijen en mieren bleek dat van ongeveer 25% de noordgrens door Nederland loopt en van minder dan 2% de zuidgrens. Van het overgrote deel van de soorten (72%) loopt er geen of een westelijke areaalgrens door

▲
Figuur 2
Voorbeelden van soorten met een Midden-Europese verspreiding: (a) pimpernelblauwtje *Maculinea teleius*, (b) middelste bonte specht *Dendrocopos medius*, (c) knoflookpad *Pelobates fuscus*.

▼
Figuur 3
Voorbeelden van soorten met een, ten opzichte van Nederland, zuidelijke verspreiding: (a) Cetti's zanger *Cettia cetti*, (b) muurhagedis *Podarcis muralis*, (c) sikkelsprinkhaan *Phaneroptera falcata*.





Figuur 4
Voorbeelden van soorten met een Zuidwest-Europese (Atlanto-Mediterrane) verspreiding: (a) Provençaalse grasmus *Sylvia undata*, (b) bronslibel *Oxygastra curtisii*, (c) vroedmeesterpad *Alytes obstetricans*.

Nederland (KLEUKERS & REEMER 2003). Het hoge percentage soorten met een noordgrens ten opzichte van soorten met een zuidgrens komt doordat de diversiteit van de meeste groepen naar het zuiden toe groter wordt.

Geen duidelijke areaalgrens in Nederland

Verreweg het grootste deel van de Nederlandse soorten heeft een groot verspreidingsgebied, dat zich uitstrekt over grote delen van Midden-Europa. De verspreiding van veel soorten wordt naar het oosten toe beperkt door de in de winter koude en grotendeels boomloze Siberische laagvlakte (fig. 2, 7). Toch zijn er veel Nederlandse soorten waarvan het areaal nog verder doorloopt tot in het oosten van Rusland en Japan. Een klein deel heeft een Holarctisch areaal. Dit is onder meer het geval bij de raaf *Corvus corax* en de venglazenmaker *Aeshna juncea*.

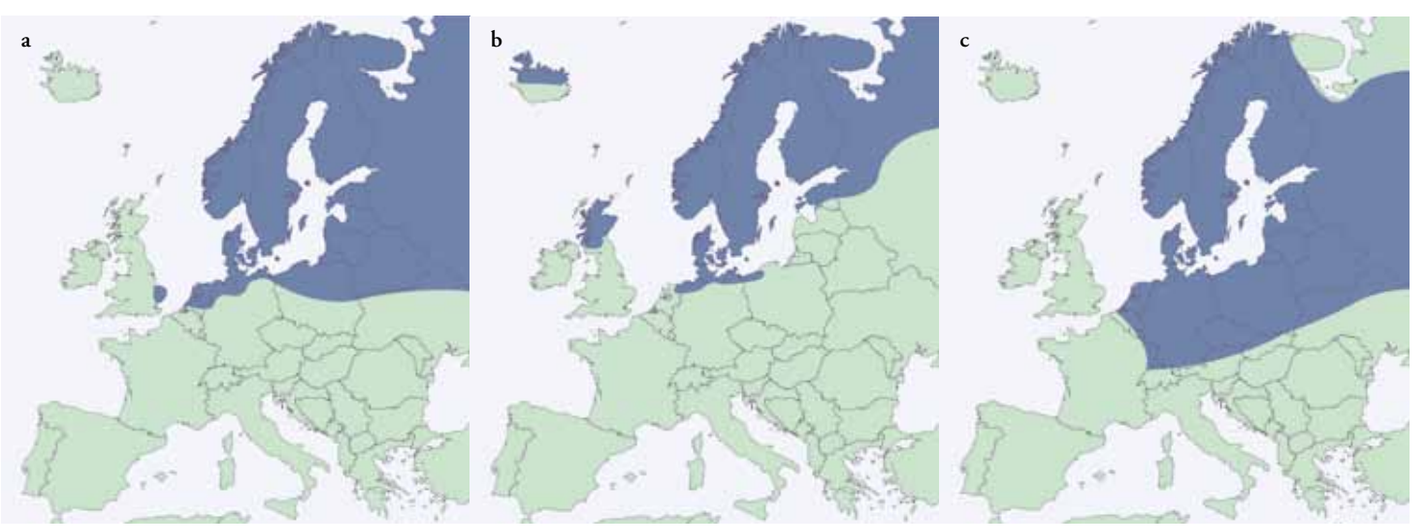
Noordgrens in Nederland

Een groot aantal soorten bereikt ter hoogte van Nederland zijn noordgrens. Een deel van deze soorten heeft een groot verspreidingsgebied, dat zich soms uitstrekt over Azië en Afrika. Andere soorten zijn beperkt tot Zuid- en Midden-Europa (fig. 3, 8). Een deel van de soorten die in Nederland hun noordgrens bereiken zijn Atlanto-Mediterrane soorten. Dit zijn soorten waarvan het verspreidingsgebied grotendeels beperkt is tot het Iberisch Schiereiland en Frankrijk en die via de Atlantische kust Nederland binnenkomen (figuur 4, 9). In veel gevallen gaat het om soorten die de ijstijden hebben doorgebracht in refugia op het Iberisch Schiereiland. Na de ijstijden hebben ze zich uitgebreid naar het noorden, waarbij ze profiteren van de relatief milde winters langs de Atlantische kust. Veel van deze soorten komen via een smalle noordwaartse uitloper van hun areaal tot in Nederland en het zuiden van Engeland voor.

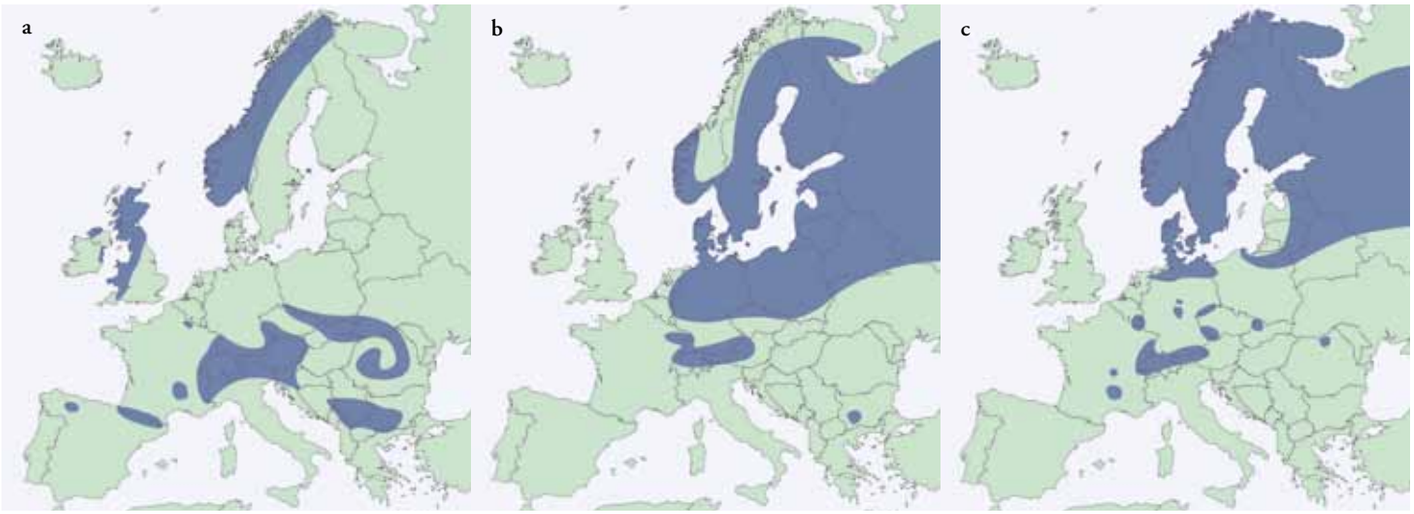
Zuidgrens in Nederland

Nederland heeft een aantal biotooptypen met bijbehorende soorten die ten zuiden van ons land nagenoeg ontbreken of beperkt zijn tot hoger gelegen gebieden. Goede voorbeelden hiervan zijn vennen en hoogvenen. Soorten van dergelijke biotopen zijn in West-Europa vaak schaars, maar komen meestal talrijk en wijdverbreid voor in Scandinavië en Noordoost-Europa (fig. 5, 10). Ook binnen Nederland zijn veel van deze soorten in het noorden algemener dan in het zuiden. Sommige soorten hebben een zogenaamde boreo-alpiene verspreiding: ze zijn wijdverspreid in Noord-Europa en ontbreken in Midden-Europa met uitzondering van de berggebieden (fig. 6, 11). In veel

Figuur 5
Voorbeelden van soorten met een, ten opzichte van Nederland, noordelijke verspreiding: (a) kemphaan *Philomachus pugnax* (broedgebied), (b) Zweedse kornoelje *Cornus suecica*, (c) noordse witsnuitlibel *Leucorrhinia rubicunda*.



Kalkman et al. 2010. In: Nederlandse Fauna 10: 319-338



gevallen gaat het hier om populaties die na de ijstijden gescheiden zijn geraakt.

Bij het vergelijken van verspreidingspatronen van Europese dier- en plantensoorten valt op dat bepaalde patronen vaker voorkomen dan andere. Soorten met dezelfde eisen aan hun leefomgeving en dezelfde geschiedenis hebben vaak een vergelijkbare verspreiding. Op basis daarvan zijn verschillende pogingen ondernomen om Europa in te delen in zogenaamde provincies. Voor het Europese natuurbeleid wordt een indeling gebruikt die gebaseerd is op de verspreiding van planten, klimaat en bodem. Op basis hiervan worden op het vasteland van Europa acht regio's onderscheiden met daarnaast een aparte regio voor de Canarische Eilanden, Madeira en de Azoren (fig. 12). Nederland valt in deze indeling geheel in de Atlantische regio, die gekenmerkt wordt door een zeeklimaat (zachte winters, koele zomers). Deze regio beslaat bijna een vijfde van Europa en is vooral van belang voor verschillende typen heide, kustduinen, getijdenslikken en kwelders.

KARAKTERISTIEK VOOR NEDERLAND

Sommige gebieden in de wereld kenmerken zich door het voorkomen van ecosystemen of soorten die (bijna) nergens ter wereld voorkomen. Ook Nederland herbergt enkele soorten en ecosystemen waarvoor ons land van groot belang is. De meeste Nederlandse soorten hebben een groot verspreidingsgebied en Nederland heeft geen soorten die alleen hier voorkomen (endemen). In de groepsteksten van hoofdstuk 5 staan veel soorten die tot nu toe uitsluitend in ons land zijn aangetroffen, maar deze behoren allemaal tot slecht onderzochte groepen en van deze soorten wordt verwacht dat ze ook in de ons omringende landen voorkomen. Wel zijn er twee ondersoorten waarvan vaststaat dat deze alleen in Nederland voorkomen: de ondersoort *batava* van de grote vuurvlinder *Lycaena dispar* en de ondersoort *arenicola* van de noordse woelmuis *Microtus oeconomus*. Onder de mossen, vaatplanten, dagvlinders, zoogdieren en vogels bevinden zich 26 (onder)soorten waarvan minimaal 10% van de wereldpopulatie afhankelijk is van Nederland (tabel 4). Bij 11 van deze soorten gaat

Figuur 6
Voorbeelden van soorten met een boreo-alpiene verspreiding: (a) beflijster *Turdus torquatus*, (b) noordse glazenmaker *Aeshna subarctica*, (c) veenbesparelmoervlinder *Boloria aquilonaris*.

Figuur 7
Pimpernelblauwtje *Maculinea teleius*
Figuur 8
Muurhagedis *Podarcis muralis*
Figuur 9
Vroedmeesterpad *Alytes obstetricans*
Figuur 10
Noordse witsnuitlibel *Leucorrhinia rubicunda*
Figuur 11
Beflijster *Turdus torquatus*

Figuur 12
Biogeografische provincies van Europa zoals gebruikt door de Europese Unie.

Figuur 13
Schorzijdebij *Colletes halophilus*. Een van de soorten waarvan een groot deel van de wereldpopulatie in Nederland voorkomt.

het om vogels waarvoor Nederland van belang is tijdens de trek en de winter. Dit komt door het grote belang van de Waddenzee voor doortrekkende en overwinterende steltlopers en het grote belang van Nederland als ganzenland. Ook in andere dier- en plantengroepen zijn soorten te vinden die in belangrijke mate van Nederland afhankelijk zijn, maar precieze percentages zijn voor deze groepen niet bekend. Voorbeelden zijn de op zulte *Aster tripolium* foeragerende schorzijdebij *Colletes halophilus* (fig. 13) en zijn parasiet de schorviltbij *Epeolus tarsalis*, waarvan een groot deel van hun wereldverspreiding in Nederland ligt (CALLE & JACOBUSSE 2008).

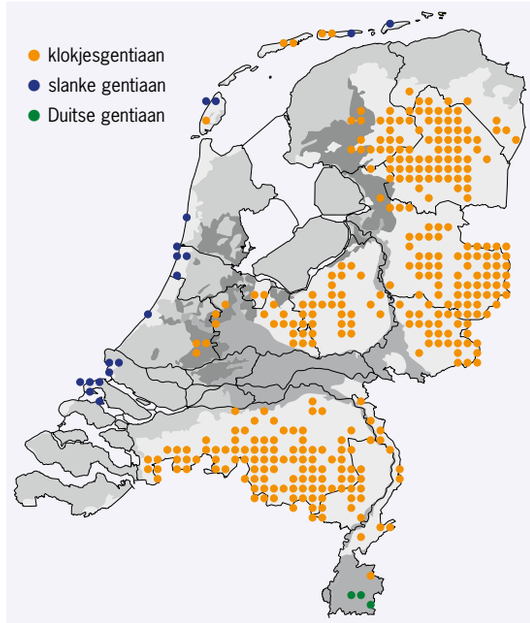
Behalve soorten kunnen ook landschappen en levensgemeenschappen (soortensamenstelling) van een gebied uniek zijn. Veel Nederlanders denken bij bijzonder landschap aan Zuid-Limburg met zijn heuvels en zijn kalk, maar internationaal gezien is dat juist een van de minst bijzondere stukjes van Nederland. Onze duinen, kwelders, wadden, stuifzanden en laagveenmoerassen zijn daarentegen in Europees verband veel zeldzamer en waardevoller. Het is daarom veelzeggend dat er twee plantengemeenschappen zijn, het kraaiheiverbond en kruidenrijke vegetatie van kustduinen, die respectievelijk voor meer dan 10% en meer dan 50% van Nederland afhankelijk zijn. Twee andere plantengemeenschappen die in belangrijke mate van Nederland afhankelijk zijn, blauwgrasland en droge stroomdalgraslanden, zijn ontstaan door traditioneel agra-

Tabel 4
Soorten en ondersoorten van mossen, vaatplanten en zoogdieren waarvan bekend is dat meer dan 10% van de Europese populatie in Nederland voorkomt (gerekend in areaal of populatie) (JANSSEN ET AL. 2007) en vogels en dagvlinders waarvan meer dan 25% van de wereldpopulatie van Nederland afhankelijk is (BAL ET AL. 2001). Zoetwatervissen, amfibieën, reptielen, libellen en sprinkhanen zijn wel onderzocht maar voldoen niet aan deze criteria.

	Soort	>10%	>25%
Mossen	vloedschedemos *Timmia megapolitana*	×	
Vaatplanten	kruipend moerasscherm *Apium repens*	×	
	drienervige zegge *Carex trinervis*	×	
	spindotterbloem *Caltha palustris araneosa*	×	
	kruipende moerasweegbree *Echinodorus repens*	×	
	duinwespenorchis *Epipactis helleborine neerlandica*	×	
	schedegeelster *Gagea spathacea*	×	
	zinkviooltje *Viola lutea calaminaria*	×	
	heidemelkviooltje *Viola persicifolia* var. *lactaeoides*	×	
Dagvlinders	grote vuurvlinder *Lycaena dispar batava* [1]		×
Zoogdieren	noordse woelmuis *Microtus oeconomus arenicola* [1]	×	
	meervleermuis *Myotis dasycneme*	×	
Vogels	bonte strandloper *Calidris alpina arctica* [2]		×
	kanoet *Calidris canutus islandica* [2]		×
	kleine zwaan *Cygnus bewickii* [2]		×
	kolgans *Anser albifrons albifrons* [3]		×
	rotgans *Branta bernicla* [2]		×
	scholekster *Haematopus ostralegus ostralegus* [4]		×
	stormmeeuw *Larus canus canus* [2]		×
	taigarietgans *Anser fabalis fabalis* [3]		×
	toendrarietgans *Anser serrirostris rossicus* [3]		×
	topper *Aythya marila marila* [3]		×
	veenpatrijs *Perdix perdix sphagnetorum* [5]		×
	wulp *Numenius arquata arquata* [4]		×
	zwarte stern *Chlidonias niger* [6]		×
	brandgans *Branta leucopsis* [3]		×

[1] Gehele wereldpopulatie bevindt zich in Nederland
[2] Nederland van belang tijdens trek en winterperiode
[3] Nederland van belang tijdens winterperiode
[4] Nederland van belang als broedgebied en tijdens trek en winterperiode
[5] Nederland van belang als broedgebied
[6] Nederland van belang tijdens trek

Kalkman et al. 2010. In: Nederlandse Fauna 10: 319-338



Figuur 14a
Klokjesgentiaan
Gentiana pneumonanthe

Figuur 14b
Verspreiding van klokjesgentiaan *Gentiana pneumonanthe*, slanke gentiaan *Gentianella amarella* en Duitse gentiaan *Gentianella germanica.*

risch landgebruik in het typisch Nederlandse veenweide- en rivierengebied.

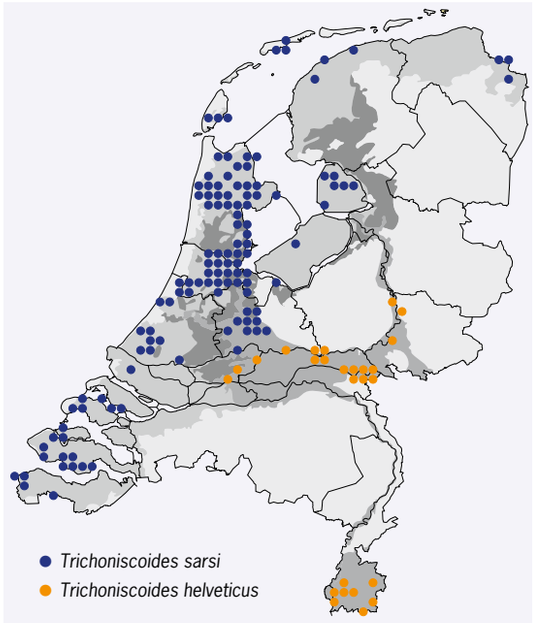
BEPALENDE FACTOREN BINNEN NEDERLAND

Per Nederlandse regio bestaan grote verschillen in samenstelling en diversiteit van flora en fauna. De oorzaken voor deze verschillen kunnen worden verdeeld in abiotische, biotische en geografische factoren. De abiotische factoren zijn onder te verdelen in bodem (inclusief waterhuishouding) en klimaat.

Abiotische factoren

Vooral bij planten is er vaak een zeer duidelijke relatie te zien tussen het bodemtype en de waterhuishouding enerzijds en de verspreiding anderzijds. Klokjesgentiaan *Gentiana pneumonanthe*, slanke gentiaan *Gentianella amarella* en Duitse gentiaan *Gentianella germanica* stellen bijvoorbeeld elk hun eigen eisen aan bodem en waterhuishouding en worden daarom niet bij elkaar aangetroffen. Zelfs op de Waddeneilanden, waar zowel klokjesgentiaan en slanke gentiaan voorkomen, zijn ze van elkaar gescheiden doordat de eerste in oudere ontkalkte duinen voorkomt terwijl de laatste de voorkeur geeft aan jonge en niet ontkalkte duinen (fig. 14). Bij veel dieren is deze relatie minder direct. Ze zijn niet direct gebonden aan een bepaald bodemtype, maar vaak wel aan vegetaties die op hun beurt wel een directe binding met een bodemtype hebben (SCHAFFERS ET AL. 2008). Toch zijn er ook veel dieren die directe invloed van bodemtype ondervinden. Voorbeelden hiervan zijn allerlei weidevogels die om te kunnen foerageren afhankelijk zijn van de bodemstuctuur en het vochtgehalte, en bodemdieren zoals regenwormen, pissebedden en springstaarten (fig. 15).

De andere belangrijke abiotische factor, klimaat, bestaat uit een groot aantal deelfactoren. De arealen van soorten kunnen beïnvloed worden door onder andere winter- of zomertemperatuur, neerslag, aantal zonuren, vochtigheid of een combinatie van dergelijke factoren. Ook speelt klimaat op verschillende schaalniveaus een rol. Zo kunnen er binnen een klimatologisch ongeschikt gebied kleine deelgebieden zijn die wel voldoen aan de eisen van een soort.



Figuur 15a
De pissebed *Trichoniscoides helveticus* heeft een voorkeur voor rivierklei en lössgronden, terwijl *T. sarsi* grotendeels beperkt is tot zeeklei (BERG 2008). Bij deze soorten leiden op het oog kleine verschillen in voorkeur voor bodemstructuur en vochtgehalte tot geheel andere verspreidingspatronen.

Figuur 15b
Trichoniscoides helveticus

Voorbeelden hiervan zijn de mergelgroeven in Zuid-Limburg die door hun warme microklimaat allerlei zuidelijke soorten herbergen. Ondanks de geringe omvang van ons land lopen er allerlei door klimaat bepaalde areaalgrenzen doorheen (fig. 3-6).

Biotische factoren

Verspreidingspatronen worden ook bepaald door biotische factoren: het al dan niet voorkomen van andere soorten organismen. Het gaat daarbij om afhankelijkheid en concurrentie. Van afhankelijkheid is sprake wanneer een soort alleen maar kan voorkomen als bepaalde andere soorten ook in voldoende mate voorkomen. Een simpel voorbeeld daarvan is de afhankelijkheid van roofvogels van de aanwezigheid van hun prooi. Er zijn echter zeer veel voorbeelden waar de afhankelijkheid veel specifieker is. Zo leeft naar schatting meer dan een derde van de 20.000 Nederlandse insectensoorten van planten; een belangrijk deel daarvan leeft specifiek op één of enkele plantengenera en veel soorten zijn zelfs helemaal afhankelijk van een specifieke soort. Een andere specifieke afhankelijkheidsrelatie ontstaat wanneer een diersoort predeert of parasiteert op een enkele andere soort. Een voorbeeld hiervan zijn de 97 Nederlandse soorten koekoeksbijen, die als nestparasiet optreden bij andere bijensoorten.

De noordse woelmuis *Microtus oeconomus* is een goed voorbeeld van een soort waarvan het Nederlandse areaal in belangrijke mate wordt bepaald door concurrentie. De soort komt voor in natte, open gebieden. Bij verdroging worden deze gebieden vaak ook geschikt voor veldmuis *Microtus arvalis* en aardmuis *M. agrestis*. Door concurrentie met deze muizensoorten gaat de Noordse woelmuis achteruit en verdwijnt soms zelfs. Het is dus niet zo dat de noordse woelmuis strikt gebonden is aan natte biotopen; hij kan in natte biotopen simpelweg net wat beter uit de voeten dan zijn belangrijkste concurrenten. Zowel afhankelijkheid van andere soorten als concurrentie zorgen er vaak voor dat een areaal van een soort kleiner is dan men op basis van alleen de abiotische factoren zou verwachten. Dit is goed te zien in heemtuinen, waar concurrentiekrachtige planten door de mens in toom worden gehouden en planten die in de natuur een strikte binding met een bepaalde biotoop hebben opeens niet zo kieskeurig blijken te zijn.

Het is niet gemakkelijk om vast te stellen welke van de abiotische of biotische factoren (klimaat, bodem, afhankelijkheid en concurrentie) de sterkste invloed op de Nederlandse flora en fauna heeft. Grofweg kan gesteld worden dat het klimaat bepaalt welke soorten in Nederland voorkomen, maar dat de bodem grotendeels de diversiteitspatronen binnen de landsgrenzen bepaalt. De factoren afhankelijkheid en concurrentie zijn moeilijk te kwantificeren en worden daardoor, onterecht maar begrijpelijk, vaak genegeerd bij het onderzoek naar diversiteitspatronen.

Geografische factoren

Een derde categorie factoren die patronen in onze biodiversiteit beïnvloeden bestaat uit geografische factoren: de omvang van een leefgebied en de ligging ten opzichte van andere leefgebieden. Het meeste onderzoek naar deze factoren heeft plaatsgevonden op eilanden en de theorie erachter wordt daarom eilandbiogeografie genoemd (MACARTHUR & WILSON 1967). Overigens geldt deze theorie niet alleen voor 'echte' eilanden: ook geïsoleerde leefgebieden op het land kunnen als eilanden beschouwd worden, zoals bospercelen in open polderland en oases in de woestijn.

De relevante geografische factoren worden hier geïllustreerd aan de hand van de Waddeneilanden. De soortenrijkdom vertoont duidelijke verschillen per eiland (tabel 5). Er zijn drie oorzaken waardoor sommige eilanden armer zijn dan andere: de omvang van de aanwezige biotopen is kleiner, de verscheidenheid aan biotopen is kleiner en de isolatie ten opzichte van andere biotopen of gebieden is groter. Daarnaast heeft Texel een andere ontstaansgeschiedenis (pleistocene oorsprong) dan de overige Waddeneilanden (holocene oorsprong).

Tabel 5
Aantal soorten per groep per Waddeneiland.

Groep	Texel	Vlieland	Terschelling	Ameland	Schier monnikoog	Rottumeroog	Rottumerplaat
oppervlakte (km²)	170	36	87	59	41	3	8
vaatplanten	910	577	785	640	557	208	160
duizendpoten	14	9	10	10	8	1	2
miljoenpoten	16	5	10	9	7	1	1
pissebedden	17	10	15	10	10	1	4
libellen	28	26	34	22	25	20	15
sprinkhanen	12	9	13	7	9	4	3
wantsen	301	224	301	186	200	26	13
boktorren	6	8	9	0	6	0	1
dagvlinders	38	34	39	31	30	20	19
zweefvliegen	82	76	113	81	81	26	17
zoogdieren	13	6	13	12	10	2	0
amfibieën	4	3	4	2	2	0	0
reptielen	0	1	2	0	2	0	0
broedvogels	126	115	119	112	113	47	37
Totaal	**1567**	**1103**	**1467**	**1122**	**1060**	**356**	**272**

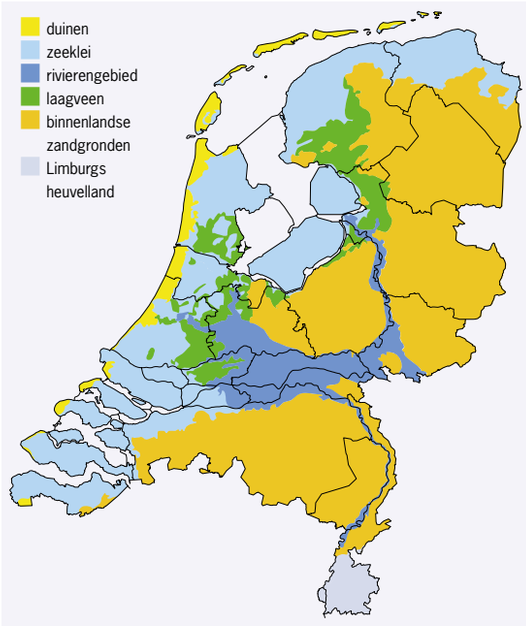
Oppervlakte van biotopen

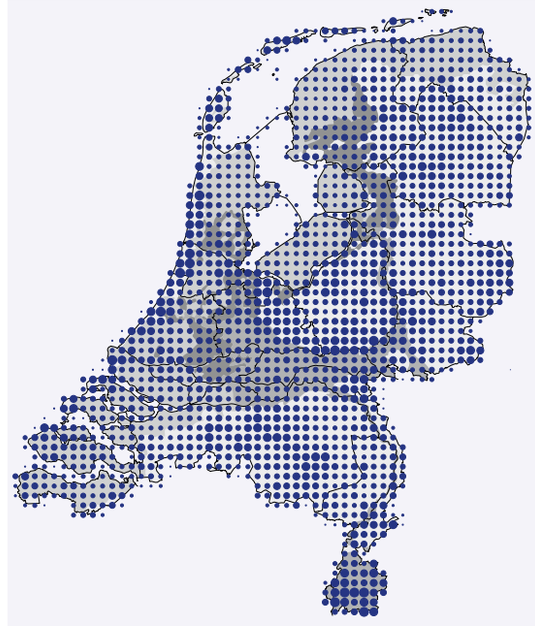
Elke soort heeft om een populatie te handhaven een minimale oppervlakte aan biotoop nodig, variërend van enkele vierkante centimeters bij sommige insecten tot vele vierkante kilometers bij sommige vogels en zoogdieren. Als het oppervlak biotoop kleiner wordt dan verdwijnen de soorten met het grootste ruimtebeslag. Op de Waddeneilanden is dit goed te zien aan het bijna geheel ontbreken van zoogdieren op Rottumeroog. Bij een kleinere oppervlakte biotoop wordt ook de kans groter dat een soort door een eenmalige gebeurtenis, zoals een brand of een droog jaar, verdwijnt. Zo kan een klein heideveld gemakkelijk in zijn geheel afbranden, waardoor een populatie van de zandhagedis *Lacerta agilis* het loodje legt, terwijl het bij een groter heideterrein waarschijnlijker is dat de soort nog ergens overleeft.

Diversiteit aan biotopen

Over het algemeen is het zo dat kleine gebieden een lagere diversiteit aan biotopen hebben en daardoor minder soorten herbergen. Voor de verschillen tussen de Waddeneilanden is dit waarschijnlijk de belangrijkste factor. Dit effect is

Kalkman et al. 2010. In: Nederlandse Fauna 10: 319-338





Figuur 16
Fysisch-geografische regio's (FGR's) in Nederland.

Figuur 17
Verspreiding van diversiteit van terrestrische dieren en planten per 5×5km-hok. Hoe groter de stip hoe rijker het hok.
Deze kaart is gebaseerd op de gegevens van meer dan 12.000 soorten (zie tabel 7 voor een lijst van groepen waarvan informatie is verwerkt). In het soortenrijkste hok zijn 4610 soorten vastgesteld.

duidelijk te zien op Rottumeroog en Rottumerplaat, waar onder meer alle soorten van bossen ontbreken.

Isolatie
Om in een gebied te kunnen voorkomen moet een soort eerst in staat zijn geweest om een gebied te bereiken. Dit wordt moeilijker naarmate een gebied geïsoleerder ligt. De mate waarin isolatie beperkend is wisselt sterk per soortgroep en per soort. Zo is het bereiken van de Waddeneilanden voor de meeste vogels geen probleem, bij dagvlinders wisselt dit sterk per soort, terwijl voor een duizendpoot het oversteken van de Waddenzee een hele uitdaging is.

Een andere factor is het al dan niet naast elkaar voorkomen van verschillende biotopen. Een gebied met uitsluitend stuifzand is ongeschikt voor de zilveren zandbij *Andrena argentata* omdat er te weinig bloemen staan, terwijl een gebied met uitsluitend struweel en kruidenvegetaties ongeschikt is omdat deze geen nestelgelegenheid biedt. Pas als deze twee biotopen dicht bij elkaar liggen vormen ze een geschikte leefomgeving voor de zilveren zandbij. Het voorkomen van soorten en daarmee de diversiteit wordt dus niet alleen beïnvloed door de typen biotopen en hun omvang, maar ook door het mozaïek dat ze gezamenlijk vormen.

SOORTEN IN TERRESTRISCHE BIOTOPEN

Nederland is op basis van de ontstaansgeschiedenis en overeenkomsten in bodemsamenstelling en waterhuishouding verdeeld in een aantal zogenaamde fysisch-geografische regio's (FGR) (fig. 16). De patronen in soortenrijkdom en soortensamenstelling vertonen sterke overeenkomst met deze FGR's en hier worden ze daarom gebruikt als leidraad voor het bespreken van de patronen in de Nederlandse biodiversiteit.
Figuur 17 toont de verspreiding van de diversiteit van een groot aantal terrestrische dier- en plantengroepen in Nederland. Deze kaart laat zien dat de lage delen van Nederland,

	Terrestrische diversiteit	Aquatische diversiteit
1	heuvelland (3608)	zand (242)
2	duin (3545)	laagveen (218)
3	zand (3523)	rivier (188)
4	rivier (2725)	duin (186)
5	zeeklei (2556)	zeeklei (184)
6	laagveen (1814)	heuvelland (139)

Tabel 6
Diversiteit per fysisch-geografische regio (FGR) voor terrestrische en aquatische dier- en plantengroepen waarbij 1 staat voor de rijkste en 6 voor de armste regio. Achter de regio staat het gemiddeld aantal soorten van de tien rijkste 5×5km-hokken gegeven. De gegevens zijn gebaseerd op de in tabel 7 en 8 genoemde groepen. Een 5×5km-hok is toegekend aan een FGR als meer dan de helft van de kilometerhokken in het hok behoort tot een FGR.
Van elke FGR is vervolgens het gemiddelde soortenaantal van de tien rijkste hokken genomen op basis waarvan de volgorde in soortenrijkdom is bepaald.
De 23 terrestrische groepen bevatten gegevens van meer dan 12.000 soorten; de acht aquatische groepen bevatten gegevens van meer dan 800 soorten.

de laagveen- en zeekleigebieden en in mindere mate het rivierengebied, duidelijk armer zijn dan de duinen en de hoger gelegen gebieden in Oost- en Zuid-Nederland. De ordening van de FGR's op basis van de soortenrijkste hokken (tabel 6) laat hetzelfde patroon zien. Zo zijn de rijkste hokken in het heuvelland, op de zandgronden en in de duinen twee maal zo soortenrijk als die in het laagveen. Van de meeste terrestrische dier- en plantengroepen is de diversiteit op een overeenkomstige manier over Nederland verspreid (tabel 7) en blijkbaar zijn gebieden die soortenrijk zijn voor de ene groep vaak ook soortenrijk voor andere groepen. Er zijn slechts enkele groepen die van dit patroon afwijken, zo zijn pissebedden en miljoenpoten relatief soortenrijk in kleigebieden. In een nauwkeurige analyse van verspreidingsgegevens van mossen, libellen, sprinkhanen, zweefvliegen, amfibieën en reptielen werd eveneens vastgesteld dat de verspreidingspatronen van de verschillende groepen duidelijke overeenkomsten vertonen (SCHOUTEN ET AL. 2008).
De verspreiding van soortenrijkdom blijkt in belangrijke mate verklaard te kunnen worden door de verscheidenheid aan biotooptypen en in mindere mate door de verscheidenheid in hoogte- en bodemtypen (SCHOUTEN ET AL. 2008). Dit is een heel logische maar toch heel belangrijke conclusie: als de verscheidenheid aan biotopen toeneemt, stijgt daarmee het soortenaantal. In grote delen van het laagveengebied en het zeekleigebied is het landschap eentoniger met minder variatie in biotopen, hoogte en bodemtypen dan op de zandgronden of in de duinen. Vermoedelijk verklaart dit in belangrijke mate het patroon zoals zichtbaar in figuur 17.

Tabel 7
Diversiteit per fysisch-geografische regio voor terrestrische dier- en plantengroepen waarbij 1 staat voor de rijkste regio en 6 voor de armste regio.
Zie tabel 6 voor methode.

Biodiversiteit land	1 heuvelland	2 duin	3 zand	4 rivier	5 zeeklei	6 laagveen
mossen	zand	heuvelland	rivier	zeeklei	duin	laagveen
vaatplanten	duin	zand	rivier	zeeklei	heuvelland	laagveen
korstmossen	zand	duin	zeeklei	rivier	laagveen	heuvelland
paddenstoelen (macro)	zand	duin	zeeklei	rivier	heuvelland	laagveen
weekdieren (land)	heuvelland	duin	zeeklei	zand	rivier	laagveen
duizendpoten	heuvelland	zand	rivier	zeeklei	duin	laagveen
miljoenpoten	heuvelland	zeeklei	zand	duin	laagveen	rivier
landpissebedden	zeeklei	rivier	heuvelland	zand	laagveen	duin
sprinkhanen	zand	heuvelland	rivier	duin	zeeklei	laagveen
wantsen (land)	zand	heuvelland	duin	zeeklei	rivier	laagveen
loopkevers	zand	heuvelland	rivier	duin	zeeklei	laagveen
snuitkevers	zand	heuvelland	rivier	duin	zeeklei	laagveen
dagvlinders	zand	heuvelland	rivier	duin	zeeklei	laagveen
nachtvlinders	zand	duin	zeeklei	heuvelland	rivier	laagveen
zweefvliegen	heuvelland	zand	rivier	duin	zeeklei	laagveen
mieren	zand	heuvelland	duin	rivier	zeeklei	laagveen
spinnendoders	zand	heuvelland	duin	rivier	zeeklei	laagveen
plooivleugelwespen	zand	heuvelland	rivier	duin	zeeklei	laagveen
graafwespen	zand	heuvelland	rivier	duin	zeeklei	laagveen
bijen	heuvelland	zand	rivier	duin	zeeklei	laagveen
zoogdieren	heuvelland	zand	rivier	laagveen	zeeklei	duin
reptielen	zand	heuvelland	laagveen	rivier	duin	zeeklei
broedvogels	zand	rivier	zeeklei	duin	laagveen	heuvelland

Toch verklaart dit niet helemaal waarom bijvoorbeeld laagveenmoerassen relatief soortenarm zijn, ondanks dat ze een hoge diversiteit aan biotopen hebben.
Een aanvullende verklaring voor de lagere soortenrijkdom van laag Nederland is dat deze gebieden voor veel in de bodem levende of nestelende insecten (o.a. mieren, bijen, wespen) te nat zijn. Deze natte bodems zijn gemiddeld kouder dan droge bodems, wat negatief is voor veel warmteminnende planten- en diersoorten die wel op de zandgronden voorkomen. De voedselrijkdom speelt ook een belangrijke rol. Laagveen- en zeekleigebieden zijn gemiddeld voedselrijker en er komen minder vaak voedselarme of matig voedselrijke plekken voor. In bijna alle gebieden zijn het juist matig voedselrijke situaties die de grootste diversiteit herbergen. In voedselarmere situaties zijn bij afwezigheid van dominante, snelle groeiers subtiele abiotische verschillen in de bodem beter terug te vinden in de soortenrijkdom van de vegetatie. Verder zijn gebieden met kalkrijk kwelwater of met leem of kalk in de ondergrond vaak soortenrijk. Zowel in het heuvelland, de duinen, het rivierengebied en de hogere zandgronden worden de soortenrijkste locaties gevonden op dit soort kalkrijke plekken. Zo werd in een studie hiernaar in Duitsland geconstateerd dat meer dan 60% van de plantensoorten een voorkeur heeft voor kalkrijke gebieden, terwijl slechts 7% van de oppervlakte van Duitsland uit kalkrijke grond bestaat (EWALD 2003). Deze auteur geeft hiervoor onder meer een historische verklaring en wijst erop dat er gedurende de ijstijden relatief weinig zure biotopen voorhanden waren waardoor kalkminnende plantensoorten toen bevoordeeld zijn. Belangrijk is ook dat in zure bodems de metaalbeschikbaarheid hoger is en dat maar een beperkt aantal soorten met deze vorm van natuurlijke 'verontreiniging' om kunnen gaan. Het zijn vooral planten en paddenstoelen die rechtstreeks door de bodemsamenstelling worden beïnvloed. Veel diergroepen vertonen een positief verband met de plantenrijkdom en vaak is het zo dat een gebied met een hoge plantendiversiteit ook een hoge diversiteit heeft aan andere groepen (SCHAFFERS ET AL. 2008).
Twee andere factoren die de biodiversiteit sterk beïnvloeden zijn de aanwezigheid van bos en de aanwezigheid van natuurgebieden. Een aanzienlijk deel van de Nederlandse biodiversiteit is gebonden aan bos (ARNOLDS & VEERKAMP 2008, SIEPEL 1992). De aanwezigheid van goed ontwikkeld bos draagt daarom sterk bij aan de diversiteit van een regio. Een toenemend aantal soorten is voor hun voorkomen in Nederland afhankelijk van natuurgebieden (zie hoofdstuk 11). Een goed onderbouwde schatting ontbreekt maar zeker vele honderden soorten zijn niet of nauwelijks buiten natuurgebieden te vinden.

Heuvelland

Een groot aantal biotopen is in Nederland grotendeels of zelfs geheel tot het heuvelland beperkt. Het gaat daarbij onder meer om bronbossen, hellingbossen, groeven en kalkgraslanden. Samen met de zuidelijke ligging zorgt dit ervoor dat een groot aantal soorten in Nederland geheel beperkt is tot het heuvelland. Dit betreft vooral kalkminnende soorten en soorten met een zuidelijke of Midden-Europese verspreiding. Naast veel soorten die beperkt zijn tot het heuvelland zijn er ook veel soorten in het heuvelland die maar spaarzaam voorkomen in de rest van Nederland. Zo zijn veel soorten van goed ontwikkelde loofbossen beperkt tot het heuvelland, het Rijk van Nijmegen en delen van de Achterhoek en Twente en zijn veel soorten van kalkrijke biotopen beperkt tot het heuvelland en de kalkrijke delen van de duinen.

Kalkman et al. 2010. In: Nederlandse Fauna 10: 319-338

Duinen

Bijna de gehele Nederlandse kuststrook bestaat uit een duingebied van minimaal enkele honderden meters tot meer dan 5 km breed. Vrijwel het hele gebied is in beheer als natuurgebied. De duinen hebben hun soortenrijkdom onder meer te danken aan de afwisseling in dynamiek, expositie ten opzichte van de zon en hoogte ten opzichte van het grondwater. In de brede duingebieden van Zuid-Holland en Noord-Holland wordt de soortenrijkdom lokaal sterk verhoogd doordat er in de binnenduinrand goed ontwikkeld loofbos aanwezig is. Bovendien is het zand hier kalkhoudend, terwijl het duinzand ten noorden van Bergen en op de Waddeneilanden duidelijk kalkarmer is. Hierdoor bevinden de soortenrijkste vegetaties zich vooral ten zuiden van Bergen: negen van de tien rijkste 5×5km-hokken van het duingebied liggen tussen Den Haag en Bergen.

Zandgronden

Van de drie soortenrijkste regio's is die van de binnenlandse zandgronden verreweg de grootste en tussen verschillende delen van deze regio zijn er grote verschillen in soortenrijkdom en -samenstelling. Zo zijn veel groepen onder meer door het net wat koudere klimaat op de Drentse zandgronden soortenarmer dan in Noord-Brabant en Limburg. Ook zijn er duidelijke verschillen tussen gebieden door het al dan niet aanwezig zijn van goed ontwikkeld bos of natuurgebieden. Dit is goed te zien bij het vergelijken van de soortenrijkdom in de Achterhoek en Twente ten opzichte van de natuurarme gebieden vlak ten westen daarvan.

Rivierengebied

Een groot deel van het rivierengebied bestaat uit gebieden met rivierklei die tegenwoordig nauwelijks onder invloed van de rivier staan. Deze gebieden zijn over het algemeen relatief soortenarm. De rijkste gebieden bevinden zich in grote uiterwaarden waar hoog water grind- of zandbanken heeft achtergelaten. In dit soort terreinen kunnen rivieroevers, zandbanken, moerassen, dijken, ruigten en jonge bossen op korte afstand van elkaar worden gevonden. Vooral rivieroevers en zandbanken zijn vaak rijk aan karakteristieke riviersoorten. Deze soorten leven in een dynamische biotoop waarvan de geschiktheid van jaar tot jaar sterk kan wisselen en veel van deze soorten zijn dan ook mobiel en goed in staat om snel nieuwe biotopen te koloniseren. Veel planten en dieren die in de uiterwaarden leven spoelen soms mee met het water en kunnen hierdoor relatief snel stroomafwaarts gelegen, nieuwe leefgebieden bereiken. Dat het rivierengebied een relatief lage soortenrijkdom heeft ten opzichte van heuvelland, binnenlandse zandgronden en duingebieden komt mogelijk doordat veel soorten niet bestand zijn tegen periodieke overstroming. Bovendien is een groot deel van de natuur in het rivierengebied minder dan 20 jaar oud, waardoor goed ontwikkeld bos zeldzaam is. Als gevolg van natuurontwikkelingsprojecten is echter te verwachten dat de soortenrijkdom in het rivierengebied de komende jaren verder zal toenemen.

Zeekleigebieden

Grote delen van het zeekleigebied behoren tot de soortenarmste regio's van Nederland. Veel van de rijkste 5×5km-hokken van het zeekleigebied omvatten stukken die eigenlijk bij het duingebied horen. De soortenrijkdom van deze hokken wordt hierdoor duidelijk positief beïnvloed. De hoge soortenrijkdom ten opzichte van bijvoorbeeld het laagveengebied is daarom dan ook niet reëel en een gevolg van de hier gehanteerde telmethode. De meeste groepen zijn relatief slecht vertegenwoordigd in het kleigebied. Uitzonderingen daarop zijn pissebedden en miljoenpoten. Ook paddenstoelen kunnen in bossen en lanen op zeeklei erg soortenrijk zijn.

Laagveengebieden

Het laagveengebied behoort tot de meest karakteristieke Nederlandse landschappen en de laagveenmoerassen behoren vanuit Europees oogpunt tot de meest waardevolle Nederlandse biotopen. Ze zijn rijk aan aquatische fauna, maar juist relatief arm aan terrestrische flora en fauna. Voor maar liefst 17 van de 23 hier onderzochte groepen blijkt het laagveengebied de soortenarmste regio van Nederland te zijn. Binnen het laagveengebied zijn gebieden met moerassen en kalkrijk kwelwater het rijkst, waarbij vooral de Vechtstreek en de moerassen in de kop van Overijssel eruit springen.

SOORTEN IN ZOETWATERBIOTOPEN

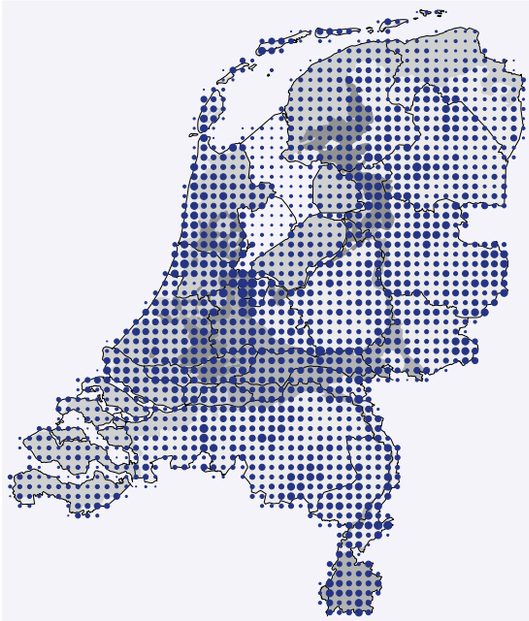
In zoetwaterbiotopen bepalen de fysisch-chemische eigenschappen van het water in sterke mate de samenstelling van daarin levende fauna. De voedselrijkdom is zeer bepalend voor de diversiteit en wordt grotendeels bepaald door de concentraties fosfaat en nitraat. De meeste dieren worden overigens niet direct beïnvloed door deze concentraties en kunnen best leven in wateren met afwijkende waarden. Ze worden echter wel indirect beïnvloed doordat de concentraties in sterke mate de samenstelling en structuur van de vegetatie bepalen. Net als bij terrestrische biotopen geldt dat wateren die matig voedselrijk zijn de grootste diversiteit herbergen.

Van veel zoetwatergroepen komt een relatief hoog percentage van de Europese soorten in Nederland voor (tabel 3). Dit komt doordat een aantal van deze groepen in Europa zijn optimum heeft op de breedtegraad waarop Nederland ligt, en doordat Nederland bijzonder waterrijk is. Als Nederlander is het makkelijk om te vergeten hoe bijzonder het is dat je bijna overal oppervlaktewater hebt op slechts enkele honderden meters afstand.

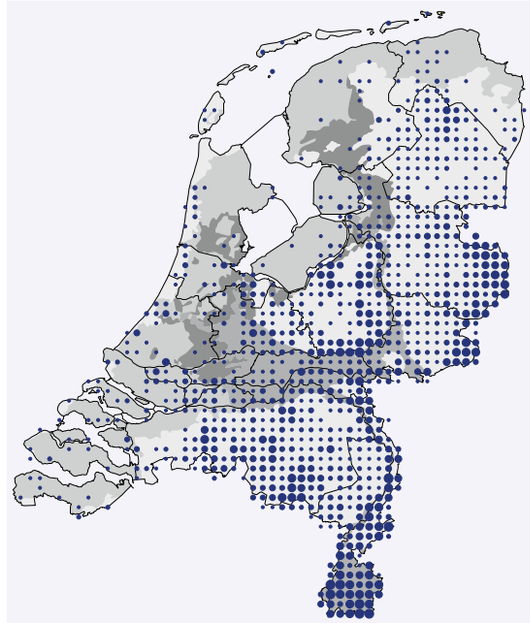
Figuur 18 toont de diversiteit in zoet water gebaseerd op meer dan 800 aquatische diersoorten. In tabel 6 en 8 is te zien dat de spreiding over de FGR's van diversiteit in zoet water duidelijk anders is dan die van terrestrische diversiteit. Belangrijkste verschillen zijn de hoge soortenrijkdom van laagveen en de lage soortenrijkdom van het heuvelland. De (kwantitatieve) verschillen tussen rivierengebied, duinen en zeeklei zijn gering.

Een karakteristiek onderdeel van de zoetwaterfauna zijn de soorten die gebonden zijn aan stromend water. Van de 340 Nederlandse soorten libellen, waterwantsen, kokerjuffers en steenvliegen zijn er 125 (37%) bijna geheel beperkt tot stromende wateren en daarmee tot het oosten en zuiden van Nederland (fig. 19). De grootste diversiteit van stromende wateren en daarmee de grootste diversiteit van aan stromend water gebonden dieren is te vinden in de reliëfrijke delen van

Kalkman et al. 2010. In: Nederlandse Fauna 10: 319-338



Figuur 18
Verspreiding van diversiteit van aan zoet water gebonden diersoorten per 5×5km-hok. Hoe groter de stip hoe rijker het hok. Deze kaart is gebaseerd op de gegevens van meer dan 800 soorten zoetwatermollusken, watermijten, watervlooien en kieuwpootkreeften, rivierkreeften, libellen, steenvliegen, waterwantsen, kokerjuffers, vissen en amfibieën. In het soortenrijkste hok zijn 355 soorten vastgesteld.



Figuur 19
Verspreiding van diversiteit van aan stromend water gebonden insecten per 5×5km-hok. Hoe groter de stip hoe rijker het hok. Deze kaart is gebaseerd op de gegevens van de in totaal 125 in Nederland aan stromend water gebonden soorten libellen, steenvliegen, waterwantsen en kokerjuffers. In het soortenrijkste hok zijn 59 soorten vastgesteld.

Nederland zoals het heuvelland en de stuwwallen. Een belangrijk verschil tussen stilstaande en stromende wateren is de hogere zuurstofconcentratie in de laatste, waarvan veel soorten afhankelijk zijn. Het overgrote deel van de soorten van stromend water is te vinden in beken, slechts een klein deel is volledig beperkt tot rivieren (fig. 20).

Zandgronden

De hoge diversiteit aan aquatische fauna op de zandgronden kan vermoedelijk vooral verklaard worden doordat hier een breed scala aan watertypen aanwezig is, waaronder stromende wateren, vennen, sloten, vaarten en drinkpoelen. Vennen en hoogvenen zijn geheel beperkt tot de zandgronden. Hoewel ze een zeer karakteristieke flora en fauna hebben, zijn hoogveenkernen niet soortenrijk. De randen van hoogvenen, waar invloed van andere bodemsoorten of kwelwater merkbaar is, zijn vaak rijker. Vennen zijn erg divers en variëren van met regenwater gevoede, arme en zure vennen tot vennen met kalkhoudend water die door een leemlaag gebufferd zijn. Vennen en hoogvenen komen het meest voor in Drenthe en Noord-Brabant en zo ook de bijbehorende flora en fauna.

Laagveengebied

Het laagveengebied heeft een hoge diversiteit aan aquatische diersoorten, terwijl de terrestrische fauna er juist vrij arm is. Door ontginningen hebben laagveenmoerassen een grote diversiteit aan zoetwaterbiotopen, zoals meren, petgaten, sloten, vaarten en tijdelijke wateren in veenmosrietlanden en trilvenen. Vooral biotopen waarbinnen verlanding optreedt zijn zeer soortenrijk. Het ontstaan van soortenrijke verlandingsvegetaties wordt vaak belemmerd door een te hoge voedselrijkdom van het water of, bij grote meren of vaarten, door golfslag. Plekken waar de voedselrijkdom van het water wordt gebufferd door kwelwater hebben daarom beter ontwikkelde verlandingsvegetaties en zijn soortenrijker. De Vechtplassen en de laagveengebieden van de kop van Overijssel hebben hun rijkdom aan laagveensoorten te danken aan hun ligging aan de rand van de zandgronden op plekken waar veel kwelwater naar buiten treedt.

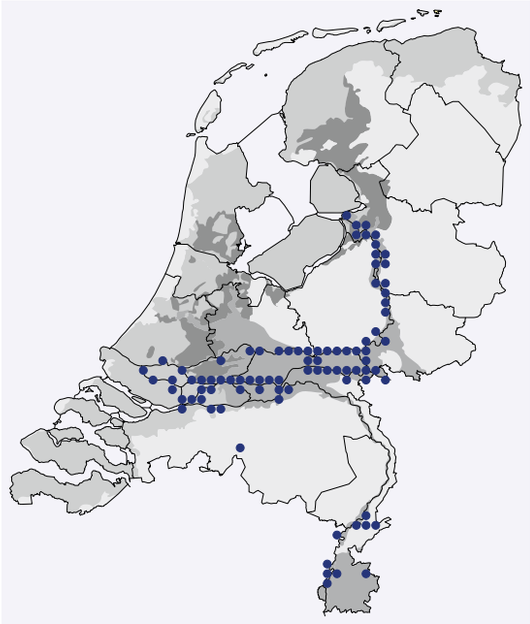
Rivierengebied

Rivieren en hun meestromende nevengeulen hebben een karakteristieke fauna maar zijn desondanks voor veel aquatische groepen vrij arm. Veel van de in het rivierengebied aanwezige aquatische soorten zijn afhankelijk van wateren in de uiterwaarden. Een belangrijk verschil hierbij is of gebieden binnen- of buitendijks liggen. In het laatste geval staan biotopen met enige regelmaat in verbinding met de rivier. Hierdoor zijn ze vaak voedselrijker en door de grotere dynamiek komt verlanding minder snel op gang.

Tabel 8
Diversiteit per fysisch-geografische regio voor aquatische dier- en plantengroepen waarbij 1 staat voor de rijkste regio en 6 voor de armste regio.
Zie tabel 6 voor methode.

Biodiversiteit water	1 zand	2 laagveen	3 rivier	4 duin	5 zeeklei	6 heuvelland
weekdieren (water)	laagveen	zand	zeeklei	rivier	duin	heuvelland
watermijten	laagveen	zand	rivier	duin	zeeklei	heuvelland
kieuwpootkreeften	zand	laagveen	zeeklei	rivier	duin	heuvelland
libellen	zand	rivier	laagveen	zeeklei	heuvelland	duin
kokerjuffers	zand	heuvelland	rivier	laagveen	zeeklei	duin
water- en oppervlaktewantsen	zand	duin	laagveen	zeeklei	rivier	heuvelland
vissen	rivier	zand	zeeklei	laagveen	heuvelland	duin
amfibieën	zand	heuvelland	rivier	laagveen	zeeklei	duin

Kalkman et al. 2010. In: Nederlandse Fauna 10: 319-338



Figuur 20
Verspreiding van rivierrombout *Gomphus flavipes* vanaf 1990. Een voorbeeld van een voor de voortplanting volledig aan rivieren gebonden soort.

Duinen

Natuurlijke duinwateren bestaan grotendeels uit plassen waarvan een groot deel in de zomer deels of geheel uitdroogt. Daarnaast zijn er, vooral in waterwingebieden, diepere plassen, vaarten en in sommige gebieden stromende kanalen gecreëerd. In de diepere plassen vinden veel laagveensoorten geschikte biotoop. De ondiepere plassen hebben vaak een karakteristieke fauna doordat ze vrij voedselarm zijn en door de afwezigheid van vissen. Enkele duinrellen en enkele kunstmatig stromende kanalen bieden een leefgebied aan soorten van stromend water (fig. 19).

Zeekleigebied

De diversiteit aan biotopen is in het zeekleigebied vrij laag en de voedselrijkdom is in de meeste gevallen hoog. Het is daarom verrassend dat deze FGR bijna net zo soortenrijk uit de analyse komt als het rivieren- en het duingebied. Mogelijk speelt de hoge onderzoeksintensiteit in Noord-Holland hier een rol: deze provincie is bovengemiddeld goed onderzocht op aquatische fauna. Delen van het zeekleigebied, vooral die boven het Noordzeekanaal, zijn brak en hebben daardoor een afwijkende fauna. Bij indelingen in hydrobiologische districten op basis van macrofauna (MOL 1985B) is het zeekleigebied daarom verdeeld in een zoet en een brak deel.

Heuvelland

Het heuvelland is van de zes FGR's duidelijk het armst aan zoetwaterfauna. Dit is grotendeels te wijten aan de lage diversiteit aan en het geringe aantal stilstaande wateren, die voornamelijk bestaan uit drinkpoelen en plassen in groeven. Het heuvelland heeft in Nederland wel de hoogste diversiteit aan soorten van stromend water en verschillende soorten zijn in Nederland hiertoe beperkt.

SOORTEN IN MARIENE BIOTOPEN

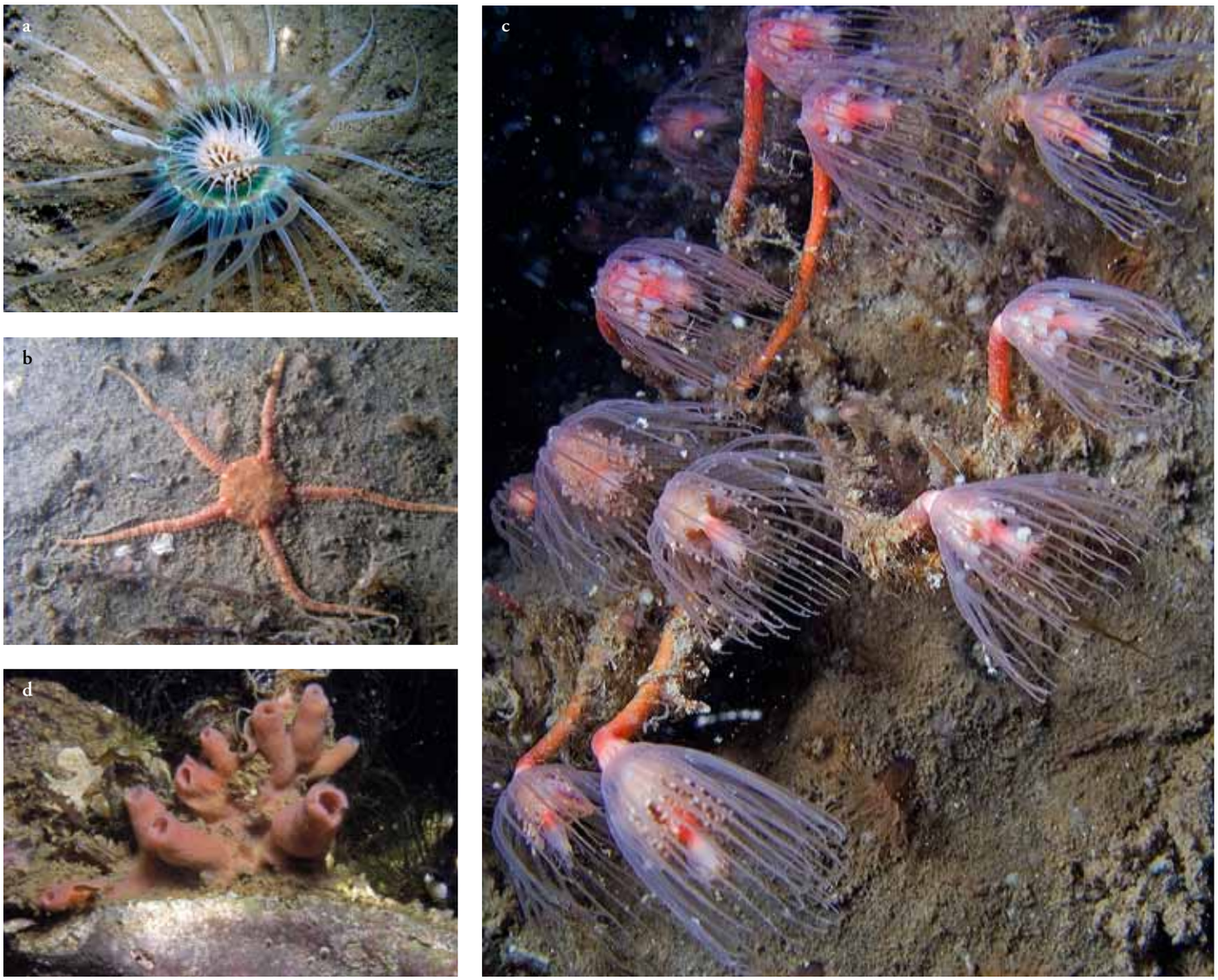
Veel van de eerder in dit hoofdstuk gegeven informatie geldt slechts in beperkte mate voor mariene biotopen. Een groot verschil tussen land- en zoetwatersoorten enerzijds en mariene soorten anderzijds is dat deze laatste groep bij de verspreiding minder last ondervindt van barrières. Zelfs mariene soorten die gebonden zijn aan specifieke biotopen kunnen geruime tijd los in zeewater overleven en zo op andere plekken terechtkomen. De samenstelling van de mariene flora en fauna is dan ook minder sterk beïnvloed door de ijstijden dan die van het land. Net als bij de landsoorten neemt de diversiteit van de meeste mariene groepen van noord naar zuid toe. Het grootste deel van de West-Europese kust bestaat uit rotsen en wat dit betreft is de Nederlandse kust sterk afwijkend. Veel West-Europese mariene soorten zijn gebonden aan rotsachtige (zogenaamde vaste) substraten en zijn daardoor in Nederland vooral afhankelijk van niet-natuurlijke objecten als dijken, havens, pieren en pontons.

Bij het vergelijken van de mariene biotopen met die van het land en het zoete water valt op hoe volslagen anders de flora en fauna is. Van de Nederlandse brakwaterbiotopen of mariene biotopen zijn meer dan 1500 soorten bekend. Driekwart daarvan komt uitsluitend in mariene habitats voor. Niet alleen de soortensamenstelling is volslagen anders, ook de hogere taxonomische groepen vertonen slechts een geringe overlap. Zo zijn onder meer de eikelwormen, zakpijpen, kwallen en krabben geheel of grotendeels tot mariene biotopen beperkt (fig. 21). Andersom is het zo dat de op land zo dominante insecten in mariene biotopen, met uitzondering van brakwaterbiotopen en kwelders, geheel ontbreken.

De Nederlandse mariene biotopen zijn op basis van hun eigenschappen en de soortensamenstelling ruwweg te verdelen in het Continentaal Plat (de Noordzee), de Waddenzee, de Zeeuwse Delta, de nabije kustzone, Voordelta en strand, kunstmatige rotskusten en brakke biotopen. Veel mariene dier- en plantengroepen hebben een duidelijke voorkeur voor één of enkele van deze biotopen (tabel 9).

Continentaal Plat (Noordzee)

Het Nederlands Continentaal Plat (NCP) is met 58.700 km² groter dan het Nederlandse landoppervlak. De diversiteit van de flora en fauna van de Noordzee is echter voor de meeste Nederlanders niet zichtbaar en de groep mensen die zich met mariene biodiversiteit bezighoudt is dan ook klein. Als gevolg hiervan is de kennis over ecosystemen en biodiversiteit van de Noordzee relatief gering (fig. 22). Zo werden in 1986 tijdens een internationaal onderzoek van de gehele Noordzee 121 tot dan toe onbeschreven roeipootkreeftjes (Copepoda) gevonden (WITBAARD 2009). De verdeling van diversiteit over het NCP is per soortgroep verschillend. Zo is de diversiteit van vissen, vogels en zeezoogdieren het hoogst in de kustzone, maar de diversiteit aan weekdieren en andere bodemdieren (kreeftachtigen, stekelhuidigen en wormen) is het hoogst in een drietal gebieden in de Noordzee verder uit de kust: Doggersbank, Klaverblad en Friese Front (fig. 23). De Doggersbank vormt een rug tussen twee diepere gedeelten van de Noordzee en heeft een omvang van 4700 km². Het ondiepste punt is circa 20 m diep en het diepste punt ligt op 50 m. Het gebied bestaat vooral uit zand, waarvan de korrelgrootte afneemt met de diepte. De top van de bank staat bij storm onder invloed van sterke



Figuur 21
Het grootste deel van de mariene flora en fauna behoort tot groepen die geheel of grotendeels aan mariene milieus zijn gebonden. (a) *Cerianthus lloydi* - bloemdieren, (b) *Ophiura albida* - stekelhuidigen, (c) *Tubularia indivisa* - hydroïdpoliepen, (d) *Haliclona xena* - sponzen.

stroming en is daardoor relatief soortenarm aan bodemdieren. In de diepere, slibrijkere delen komen meer soorten bodemdieren voor en deze delen zijn rijk aan soorten die hun voedsel uit het water filteren, zoals weekdieren. De Klaverbank beslaat 1200 km² en is een gebied met over relatief korte afstanden sterk uiteenlopende biotopen. Naast oppervlakten met slib in de diepe delen komen er delen voor met alleen schelpmateriaal, grind of stenen tot een doorsnede van ongeveer een meter. Er is daarom veel ruimte voor zowel sessiele (vastzittende) organismen als voor fauna die zachte substraten prefereert. Ruim 40% van de op het Nederlandse deel van de Klaverbank waargenomen macrobenthossoorten (soorten van minimaal enkele millimeters groot die in de bodem leven) is niet elders op het NCP waargenomen (VAN MOORSEL 1993, 1994, 2003, VAN MOORSEL & MAARDENBURG 1991). Het Friese Front beslaat 2900 km² en vormt een overgangszone tussen de ondiepe zuidelijke en diepe centrale Noordzee. Het gebied bestaat grotendeels uit slibrijk zand. Alleen het zuidelijke deel kent plekken van circa 20 m diepte, met gemengd zand. Naar het noorden toe neemt de diepte toe tot 45 m. Ook voor dit gebied geldt dat op korte afstand uiteenlopende biotopen voorkomen met elk een specifieke fauna. Hard substraat ontbreekt hier echter, waardoor de diversiteit aan dieren van vaste substraten, zoals zeeanemonen, sponzen en hydroïdpoliepen, veel lager is dan op de Klaverbank. Binnen het gebied vindt een duidelijke overgang in soortensamenstelling plaats van soorten met een, op Europese schaal, noordelijke verspreiding naar soorten met een overwegend zuidelijke verspreiding in het zuidelijke deel (BERGMAN ET AL. 2005, LAVELEYE 2000, LINDEBOOM ET AL. 2005). Dit geldt zowel voor zoöplankton en vissen als voor op en in de bodem levende soorten.

Waddenzee

De Waddenzee is vooral bekend om zijn zeehonden en de enorme aantallen trekvogels. Al deze dieren zijn in de Waddenzee aanwezig door de grote productiviteit aan biomassa onder het wateroppervlak. Het gaat daarbij onder andere om vissen en krabben, maar vooral om weekdieren en wormen. Door de grote dynamiek in de Waddenzee is het gebied minder soortenrijk aan bodemdieren dan de diepere delen van de Noordzee, maar de dichtheden van

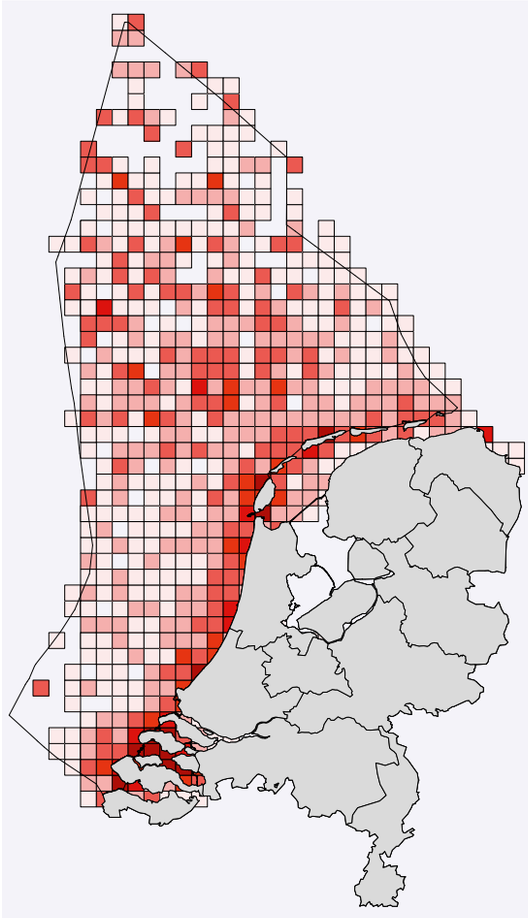
Groepsnaam		Noordzee								Waddenzee				Zeeuwse Delta											
						Nabije kustzone								Oosterschelde				Westerschelde				Grevelingen		Veerse Meer	
Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Doggersbank	Klaverbank	Friese Front	Wrakken	Kunstmatige rotskust	Ondiepe kustzone	Kwelders	Strand	Kwelders	Droogvallende platen	Geulen	Kunstmatige rotskust	Kunstmatige rotskust	Droogvallende platen	Zachte bodem	Schorren	Kunstmatige rotskust	Droogvallende platen	Zachte bodem	Schorren	Kunstmatige rotskust	Zachte bodem	Rotskust	Zachte bodem
Spermatopsida	Zaadplanten							++		++							++				+++				
Zosteraceae	Zeegrassen										++				+								++		
Chlorophyta	Groenwieren					++					+		++	+++				+				++			
Phaeophyceae	Bruinwieren					++					+		++	+++				+				++			
Rhodophyta	Roodwieren					++					+		++	+++				+				++			
Lichenes	Korstmossen					++								+				+							
Porifera	Sponzen		++		+++	++							+	+++				+				++		+	
Ctenophora	Ribkwallen	+	+	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+
Anthozoa	Bloemdieren	+	++	+	+++	++							+	+++				+				++		+	
Hydrozoa	Hydroïdpoliepen	+	++	+	+++	++					+		+	+++				+				++		+	
Scyphozoa	Kwallen	++	++	++	++	++	++				++	++	++	++	++	++		+	+	+		+	+	+	+
Polyplacophora	Keverslakken					+	+							+											
Gastropoda	Huisjesslakken	++	++	++	++	++	++	+		+	+		+	+++	+	+	+	++		+	+	+		++	
Gastropoda	Naaktslakken	+	++	+	++	+	+	+			+		+	+++	+		+	+				++		+	
Scaphopoda	Stoottanden	+	+	+																					
Bivalvia	Tweekleppigen	++	++	++	++	++	++			++	++	++	++	++	++	++		++	++	++		++	++	++	++
Cephalopoda	Inktvissen	+	+	+	++	+	++					+	+	++	++	++						+	+		
Annelida	Ringwormen	+++	+++	+++	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+									
Thoracica	Zeepokken					++							+	++				+							
Amphipoda	Vlokreeften	++	++	++	++	++	++	+	+	+			+	+			+	+			+				
Decapoda	Krabben, kreeften en garnalen	+	+	+	++	++	+				+	+	+	+++	+	+		+		+		++	+		+
Ectoprocta	Mosdiertjes		++		+++	++					+		+	+++				+				++		+	
Echinodermata	Stekelhuidigen	++	++	++	++	++	++				+		+	++		++						+	+		
Tunicata	Manteldieren		++		+++	++							+	+++				+				++		+	
Pisces	Vissen	+	+	+	++	+	++					+	+	++	++	++				+		+	+		
Aves	Vogels	+	+	+			++	+		+	++		+		++		+		+		+				
Mammalia	Zoogdieren					+					+++	++	++		+				+						

Tabel 9
Verdeling van diversiteit van mariene groepen in de zes onderscheiden deelgebieden en biotopen. Voor platwormen, snoerwormen, aasgarnalen en pissebedden zijn niet genoeg gegevens voorhanden. Zeegrassen zijn sterk achteruitgegaan en de tabel is deels gebaseerd op de vroegere situatie. Aantal soorten dat in het betreffende deelgebied/biotoop zijn optimum heeft:
+++ relatief veel soorten binnen de groep
++ drie of meer soorten
+ een of enkele soorten

een beperkt aantal soorten weekdieren en wormen kunnen enorm zijn. Dankzij de hoge primaire productie kan het plankton zich sterk ontwikkelen, waardoor de Waddenzee de kraamkamer vormt voor een groot aantal vissoorten. Er zijn echter aanwijzingen dat vooral in de diepere delen de biodiversiteit sterk is afgenomen, door onder meer garnalen- en boomkorvisserij. Tot de voltooiing van de Afsluitdijk waren er in de Waddenzee en delen van de Zuiderzee (het huidige IJsselmeer) grote oppervlakten met zeegras aanwezig. Het ging daarbij vooral om een ondergedoken vorm van groot zeegras *Zostera marina*, die mogelijk een oppervlakte van meer dan 150 km² bedekte. Deze vegetatie vormde toentertijd het belangrijkste foerageergebied voor rotganzen *Branta bernicla* en was van groot belang als opgroeigebied van vissen (DE JONG ET AL. 2004).

Zeeuwse Delta

De Zeeuwse Delta bestaat uit meerdere zoutwatersystemen: Grevelingen, Oosterschelde, Veerse Meer en Westerschelde. Ieder gebied kent een scala aan (onderwater)landschappen die een grote diversiteit aan biotopen herbergen waarin een grote soortenrijkdom aan mariene flora en fauna is te vinden. Voor de meeste dier- en wiergroepen geldt dat de Oosterschelde binnen de Zeeuwse Delta waarschijnlijk de hoogste diversiteit heeft (GMELIG MEYLING & DE BRUYNE 2003). Dit komt mede doordat dit gebied een groot aantal biotopen herbergt en grote verschillen kent in dieptes en stroomsnelheden. De hoge biodiversiteit is verder te danken aan de open verbinding met de Noordzee in combinatie met het feit dat het gebied sinds 1988 niet meer wordt gevoed met zoet rivierwater en het zoutgehalte sindsdien hoger en constanter is geworden. Verder is het nutriëntengehalte afgenomen en zijn de waterkwaliteit en de helderheid sterk toegenomen. Vooral het constante hoge zoutgehalte heeft er toe bijgedragen dat steeds meer Atlantische soorten uit veel verschillende groepen een kans kregen, waardoor de soortendiversiteit sterk is toegenomen (GMELIG MEYLING & DE BRUYNE 2003).
De Westerschelde is de enige zeearm van de Zeeuwse Delta die nog een natuurlijke gradiënt van zoet naar zout heeft, doordat in het oosten vanuit de Schelde zoet water wordt aangevoerd en in het westen een volledig open verbinding is met de Noordzee. Het is één van de grootste estuaria van



Figuur 22
Diversiteit van weekdieren op het Nederlands Continentaal Plat (na 1980). Hoe donderder de tint, hoe rijker het hok. De nabije kust is goed onderzocht, maar grote delen van het gebied zijn nog slecht onderzocht. Het maximum aantal soorten per 10×10km-hok is 90. Bron: STICHTING ANEMOON.

Europa en heeft een grote verscheidenheid aan kustbiotopen en het grootste getijverschil van Nederland, maar liefst 4 m. Vanwege het lagere en wisselende zoutgehalte is het aantal dier- en wiersoorten in deze zeearm minder groot dan in de Oosterschelde. Van west naar oost neemt het zoutgehalte af en daarmee de diversiteit aan dier- en wiersoorten, de primaire productie, het planktongehalte en de dichtheid aan bodemdieren. Vanwege de bijzondere zoutomstandigheden komen er echter wel dier- en plantensoorten voor die gebonden zijn aan brakwatermilieus of aan specifieke zoutomstandigheden. Meerdere van deze soorten, zoals de loopkevers *Bembidion maritimum*, *B. iricolor* en *Dromius longiceps* en de ondersoort *officinalis* van echt lepelblad *Cochlearia officinalis* zijn elders in Nederland en/of Europa grotendeels afwezig. In de monding van de Westerschelde is het zoutgehalte vergelijkbaar met dat van de Noordzee, het water is minder troebel en pas hier kan de primaire productie profiteren van de nutriënten die in ruime mate door de Schelde worden aangevoerd. In de monding treffen we daarom een ruim aanbod aan roeipootkreeftjes en ander plankton, met als gevolg dat hier een relatief hoge diversiteit aan vissoorten is te vinden.
Met de afsluiting van de Grevelingen door de Grevelingendam (1965) en de Brouwersdam (1972) en de aanleg van een spuisluis (1999) die een kleine verbinding vormt tussen het ontstane Grevelingenmeer en de Noordzee is er thans sprake van een meer met een zoutgehalte dat bijna gelijk is aan dat van de Oosterschelde. In tegenstelling tot de Oosterschelde wordt er echter veel minder water uitgewisseld met de Noordzee, is er geen getijde en is het water met uitzondering van de algenbloeiperiode doorgaans helder. Het gevolg van de afsluiting is dat er veel minder larven van allerlei diersoorten het Grevelingenmeer binnenkomen. Mede daardoor zijn er veel diersoorten die wel in de Oosterschelde voorkomen maar niet in het Grevelingenmeer. Ook soorten die in het voorjaar zeearmen intrekken om deze in de herfst weer te verlaten worden in het Grevelingenmeer niet of veel minder aangetroffen. Tot slot ontbreken er soorten die alleen kunnen voorkomen in het intergetijdengebied, dat bij eb droogvalt en bij vloed onder water komt te staan. Al met al is de biodiversiteit in het Grevelingenmeer een stuk lager dan die van de Oosterschelde. Wel zijn er soorten die in het Grevelingenmeer veel talrijker worden aangetroffen dan in de Oosterschelde, waardoor het Grevelingenmeer toch een eigen karakter heeft (GMELIG MEYLING & DE BRUYNE 2003).
Het Veerse Meer is nog meer dan het Grevelingenmeer een geïsoleerd watersysteem, waarin meer dan in het Grevelingenmeer zoet water werd geloosd. Tot de aanleg van een spuisluis in de Zandkreekdam rond 2004 was het zoutgehalte van het Veerse Meer veel lager dan in de Oosterschelde en het Grevelingenmeer. De mate van isolatie en het lage zoutgehalte hadden tot gevolg dat de biodiversiteit veel lager was dan in de Oosterschelde en het Grevelingenmeer, maar in dit water kwam wel enkele soorten voor die verder nauwelijks in Nederland (meer) voorkomen, zoals palingbrood *Electra crustulenta*, Zuiderzeekrabbetje *Rhithropanopeus harrisii* en kleine koornaarvis *Atherina boyeri*. Na de aanleg van de spuisluis verschenen de meest algemene soorten vanuit de Oosterschelde. Daarmee nam de diversiteit van het Veerse Meer toe, maar zijn de diverse specifieke brakwatersoorten uit de Zeeuwse Delta verdwenen.

Nabije kustzone, Voordelta en strand

De nabije kustzone en de Voordelta (de buitendelta's van Haringvliet, Grevelingen, Oosterschelde en Westerschelde; fig. 23) zijn dynamische gebieden en vooral pioniersoorten voelen zich hier thuis. Weekdieren en borstelwormen vormen de grootste biomassa, maar de diversiteit aan soorten is kleiner dan op de Doggersbank, Klaverbank en het Friese Front. Het aanbod aan weekdieren voor zeevogels is groot en met name in de Voordelta zijn de aantallen zeevogels hoog. Door rivieren worden veel nutriënten naar deze gebieden afgevoerd. Daardoor vindt er een sterke ontwikkeling van algen plaats in het voorjaar en de zomer, waarvan roeipootkreeftjes – belangrijk voedsel voor vis – profiteren. Het gebied is hierdoor van belang als kraamkamer voor vis en vrijwel alle vissoorten die op het Nederlands Continentaal Plat voorkomen worden ook in de nabije kustzone aangetroffen. De diversiteit is sinds 1900 door allerlei menselijke invloeden sterk afgenomen, onder meer doordat visserij vooral de grote en lang levende soorten wegvist, waardoor toppredatoren vrijwel zijn verdwenen.
Het strand is eigenlijk een langgerekt grafveld van rottende planten en dode en stervende dieren. Boven de hoogwaterlijn op het strand leeft de strandvlo *Talitrus saltator* als enige mariene soort. In het zand van deze droge zone kunnen nematoden worden aangetroffen. Op rottende aangespoelde

Kalkman et al. 2010. In: Nederlandse Fauna 10: 319-338

Figuur 23
Het Nederlands Continentaal Plat met de ligging van Voordelta, Doggersbank, Klaverbank en Friese Front.

organismen kunnen verschillende soorten vliegen en kevers worden aangetroffen. Op het strand tussen de hoog- en laagwaterlijn voelen meer mariene soorten zich thuis, zoals schelpkokerworm *Lanice conchilega*, veelkleurige zeeduizendpoot *Nereis diversicolor* en andere wormachtigen. Naarmate het strand meer reliëf heeft zo als geulen en strandbanken kunnen meer soorten worden aangetroffen. Zo komt de kleine heremietkreeft *Diogenes pugulator* tegenwoordig in de zomer in groten getale voor in getijdenpoelen en -geulen en muien, maar ook allerlei jonge vissoorten en garnalen kunnen hierin worden aangetroffen. Vlak boven de laagwaterlijn begint de zone waarin enkele weekdieren kunnen voorkomen, zoals Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus*. Naarmate het strand minder steil en/of slikachtig is kunnen meer soorten boven de laagwaterlijn worden aangetroffen, waaronder de zeepier *Arenicola marina*. Op beschutte plekken met in de nabijheid rotsachtige structuren kan op het wateroppervlak van getijdenpoeltjes de springstaart *Anurida maritima* worden aangetroffen.

Op het strand zijn vaak soorten te vinden die hier eigenlijk niet thuishoren. Na een storm kunnen bijvoorbeeld vele soorten die leven in de zone beneden de laagwaterlijn op het strand aanspoelen. Aangetoond is dat recent gestorven (tot een jaar vóór het aanspoelen) en levend aangespoelde bodemdieren afkomstig zijn uit de zone tot 1 km uit de kust (GMELIG MEYLING & DE BRUYNE 1994). Na bijzonder zware stormen kunnen bodemdieren, dood of nog levend, aanspoelen die hebben geleefd in de zone van 3 km of verder uit de kust. Op het strand spoelen verder geregeld kwallen en ribkwallen aan die met stromingen worden meegevoerd. Ieder jaargetijde heeft zijn eigen kwallensoort (GMELIG MEYLING 2003).

Met drijvende voorwerpen, waaronder losgeslagen wieren en boeien, kunnen allerlei organismen worden aangevoerd vanuit de Noordzee, het Kanaal en de Atlantische Oceaan of van nog verder weg, zodat op het Nederlandse strand de meest onwaarschijnlijke soorten kunnen worden gevonden, waaronder koralen (ADEMA 1987) of degenkrabben. Ook worden van meerdere tropische plantensoorten geregeld drijfzaden op het Nederlandse strand aangetroffen (BROCHARD & CADÉE 2005). Naast drijvende voorwerpen kunnen ook eikapsels van roggen, haaien en wulken worden gevonden die door rottingsprocessen gaan drijven nadat het embryo het eikapsel heeft verlaten. Doordat vroeger, in tegenstelling tot nu, eikapsels van roggen veelvuldig op het strand aanspoelden, is inzichtelijk gemaakt welke soorten roggen in welke mate zijn afgenomen (GMELIG MEYLING 2009, GMELIG MEYLING & DE BRUYNE 2001). Tot slot kunnen op het strand exotische dwaalgasten worden aangetroffen, zoals dikkopschildpad *Caretta caretta* en Kemps zeeschildpad *Lepidochelys kempii*, die recent een aantal keren zijn aangespoeld (HOOGMOED 2009). Een fraai voorbeeld van aangespoelde dieren die normaal niet in Nederland voorkomen waren twee soorten zeepokken

Figuur 24
Langdurig in zee drijvende objecten herbergen vaak een rijke mariene fauna.
De foto's laten een uit zee opgehesen ponton zien. Op de detailfoto (b) zijn de volgende soorten zichtbaar: knotszakpijp *Styela clava*, gekartelde zeepok *Balanus crenatus*, doorschijnende zakpijp *Ciona intestinalis* en zeedahlia *Urticina felina*.

en een vlokreeft die nog niet uit ons land bekend waren. Deze werden in 2003 gevonden op twee aangespoelde juveniele bultruggen *Megaptera novaeangliae* (HOLTHUIS & FRANSEN 2004).

Kunstmatige rotskusten

Een groot aantal diergroepen, zoals sponzen, bloemdieren, hydroïdpoliepen en zakpijpen, is voor hun voorkomen afhankelijk van vaste substraten. Met uitzondering van mosselbanken en oesterriffen zijn vaste substraten van nature in Nederland afwezig. Door de aanleg van havens, dijken, strekdammen en windmolenparken, aangevuld met dokken en wrakken van schepen, zijn in Nederland echter onze eigen rotskusten ontstaan (fig. 24). In het noordelijke twee derde deel van de Nederlandse kustlijn gaat het om verspreid liggende objecten zoals de havens van de Waddeneilanden, de Hondsbossche Zeewering en de pieren van IJmuiden. Op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse eilanden liggen zo veel van dit soort objecten dat er bijna sprake is van een aaneengesloten rotskust. Een belangrijk verschil met niet-vaste substraten is dat er minder gevaar is om bedolven te worden onder slib. Op vaste substraten bevinden zich dan ook relatief veel soorten die het grootste deel van hun leven niet of weinig mobiel zijn.

Brakke biotopen

Het areaal aan brakke biotopen is in Nederland sterk afgenomen. Enkele grote gebieden verdwenen door het gereedkomen van de Afsluitdijk en de Deltawerken en veel kleinere gebieden zijn verzoet door aanpassingen in het waterbeheer of zijn geheel gedempt. Desondanks heeft Nederland langs de gehele kust nog een groot aantal brakke biotopen. Het formaat van deze gebieden varieert van groot, zoals de Dollard en het Noordzeekanaal, tot klein, zoals kreken in Zeeland of brakke poldersloten op de Waddeneilanden. Het zoutgehalte van Nederlandse brakwatergebieden ontstaat doordat zeewater zich mengt met zoet water. De soortensamenstelling wordt grotendeels bepaald door de mate van variatie in het zoutgehalte gedurende het jaar en de duur van de perioden met minimale en maximale zoutgehaltes. Brakwatergebieden zijn over het algemeen niet heel soortenrijk. De rijkste groepen zijn kreeftachtigen (vlokreeften, aasgarnalen) (FAASSE & STIKVOORT 2002), weekdieren (64 soorten) (KUIJPER 2000), en verscheidene wier- of algengroepen. Bij weekdieren gaat het vooral om mariene soorten die een voorkeur hebben voor hogere zoutconcentraties maar ook in brak water kunnen leven. Negen soorten weekdieren hebben een duidelijke voorkeur voor brak water waaronder soorten met veelzeggende namen als opgezwollen brakwaterhoren *Hydrobia ventrosa*, Zuiderzeeschijfslak *Corambe obscura* (na aanleg van de Afsluitdijk uit Nederland verdwenen) en brakwaterkokkel *Cerastoderma glaucum*. Slechts een beperkt aantal planten en insecten komt voor in brakke wateren. Bij zowel insecten als planten betreft het vooral weinig kieskeurige soorten die vaak marginaal in brak water voorkomen. Toch zijn er ook soorten met een in Nederland sterke voorkeur voor brakke biotopen, zoals heen *Bolboschoenus maritimus* en kweldergifoogdaas *Atylotus latistriatus*. Hieronder zijn ook soorten die elders in Europa ook in zoetwaterbiotopen voorkomen, zoals de zweefvliegen kustvlekoog *Eristalinus aeneus* en heenzweefvlieg *Lejops vittata*.

Kalkman et al. 2010. In: Nederlandse Fauna 10: 319-338