

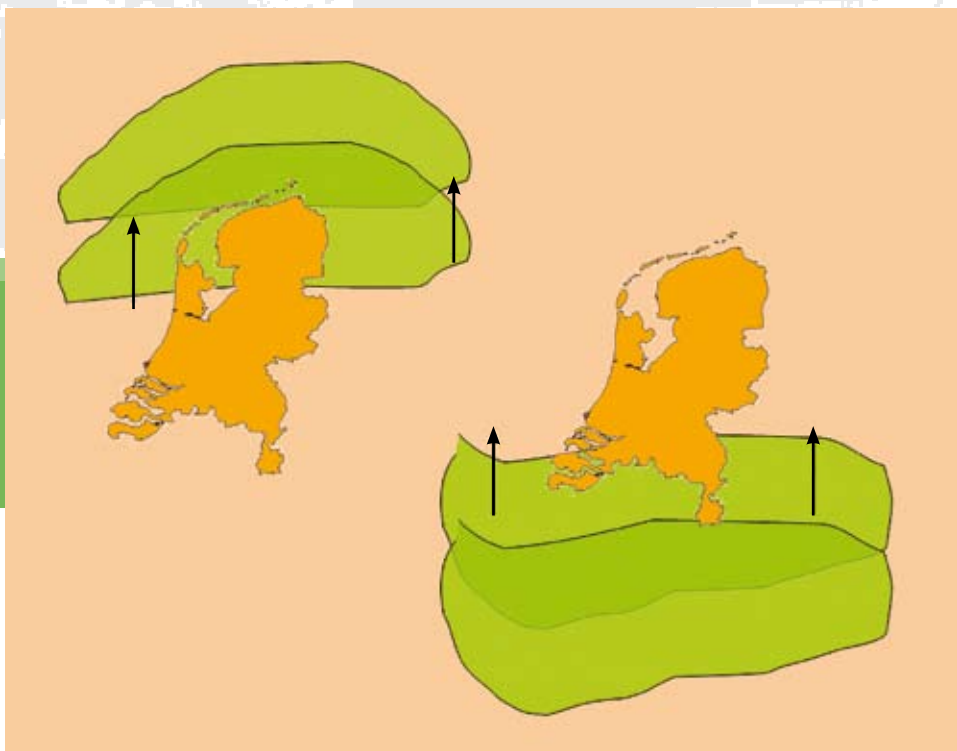


ALTErrA

WAGENINGEN UR

Risicoanalyse kwetsbaarheid natuur voor klimaatverandering

C.C. Vos
B.S.J. Nijhof
M. van der Veen
P.F.M. Opdam
J. Verboom



Alterra-rapport 1551, ISSN 1566-7197



Risicoanalyse kwetsbaarheid natuur voor klimaatverandering

Risicoanalyse kwetsbaarheid natuur voor klimaatverandering

C.C. Vos
B.S.J. Nijhof
M. van der Veen
P.F.M. Opdam
J. Verboom

Alterra-rapport 1551

Alterra, Wageningen, 2007

REFERAAT

Vos, C.C., B.S.J. Nijhof, M. van der Veen, P.F.M. Opdam & J. Verboom, 2007. *Risicoanalyse kwetsbaarheid natuur voor klimaatverandering*. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1551. 76 blz.; 12 fig.; 2 tab.; 92 ref.

Gezien het feit dat klimaat de drijvende factor is achter vele ecologische processen is de verwachting dat klimaatverandering grote gevolgen heeft voor de biodiversiteit. Op basis van direct te herleiden effecten van klimaatverandering op duurzaam voorkomen van soorten worden vier responsgroepen onderscheiden: I Koude-minnende soorten; II Warmte-minnende soorten; III Soorten met geringe buffering tegen milieustochasticiteit; IV Soorten met lage potentiële groeisnelheid. Een risicoanalyse, rekening houdend met directe abiotische effecten en de mate van versnippering, leidt tot de conclusie dat hoogveen, moeras, beken inclusief beekbossen en helling(bos) van rijke gronden het meest te maken krijgen met veranderingen als gevolg van klimaatverandering. Veranderingen hoeven niet altijd een achteruitgang van de natuurkwaliteit te betekenen. Maatregelen vanuit het beleid dienen er op gericht te zijn om ecosystemen veerkrachtiger te maken en beter bestand tegen de effecten van klimaatverandering.

Trefwoorden: biodiversiteit, ecosystemen, klimaatverandering, koudeminnende soorten, natuurbeleid, responsgroepen, risicoanalyse, ruimtelijke samenhang, warmteminnende soorten

ISSN 1566-7197

Dit rapport is digitaal beschikbaar via www.alterra.wur.nl. Een gedrukte versie van dit rapport, evenals van alle andere Alterra-rapporten, kunt u verkrijgen bij Uitgeverij Cereales te Wageningen (0317 46 66 66). Voor informatie over voorwaarden, prijzen en snelste bestelwijze zie www.boomblad.nl/rapportenservice

© 2007 Alterra
Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland
Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: info.alterra@wur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden veelevoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Inhoud

Woord vooraf	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	13
1.1 Het klimaat verandert	13
1.2 Risicoanalyse gevolgen voor natuurkwaliteit in Nederland	13
1.3 Onderzoeksvragen	14
1.4 Opbouw rapport	14
2 Klimaatverandering en de reacties van soorten	15
2.1 Voorspelling klimaatverandering voor noordwest Europa en Nederland	15
2.2 Welke reacties van soorten worden toegeschreven aan klimaatverandering?	17
3 Interactie tussen klimaatverandering en de versnippering van leefgebieden	25
4 Responsgroepen voor de gevoeligheid van soorten voor klimaatverandering	33
4.1 Afbakening analyse responsgroepen	33
4.2 Temperatuurstijging leidt tot areaalverschuivingen	34
4.2.1 Responsgroep I Koudeminnende soorten waarvan de zuidgrens van het areaal zich in Nederland bevindt	39
4.2.2 Responsgroep II Warmteminnende soorten waarvan de noordgrens van het areaal zich in (de buurt van) Nederland bevindt	40
4.3 Risicofactoren als reactie op weersextremen	41
4.3.1 Responsgroep III soorten met een geringe buffering voor milieustochasticiteit	41
4.3.2 Responsgroep IV soorten met een beperkte potentiële groeisnelheid	42
4.4 Versnippering als extra risicofactor	42
4.5 Uitwerking indicator klimaatverandering: warmte- en koudeminnende responsgroepen	42
5 Welke ecosystemen zijn relatief gevoelig voor klimaatverandering?	45
5.1 Inleiding	45
5.2 Overzicht effecten klimaatverandering op ecosystemen	45
5.2.1 Beekboslandschap	45
5.2.2 Zandboslandschap	45
5.2.3 Rivierenlandschap	46
5.2.4 Laagveenlandschap	46
5.2.5 Zeekleilandschap	47
5.2.6 Duinlandschap	47
5.2.7 Grote wateren en Meren	47
5.2.8 Getijdengebied en Brak water	48
5.2.9 Zee	49
5.2.10 Beek en Stilstaande wateren	49

5.2.11 Ven en duinplas	50
5.2.12 Moeras	50
5.2.13 Zeer nat schraalland en Nat schraalland	50
5.2.14 Nat, matig voedselrijk grasland	51
5.2.15 Droog schraalgrasland	51
5.2.16 Kalkgrasland	51
5.2.17 Bloemrijk grasland	51
5.2.18 Zilt grasland	52
5.2.19 Hoogveen	52
5.2.20 Natte heide en Droge heide	52
5.2.21 Zandverstuivingen	52
5.2.22 Bossen	52
5.2.23 Middenbos (droog) en Griend (nat)	53
5.3 Welke ecosystemen krijgen met veel veranderingen te maken als gevolg van klimaatverandering?	53
6 Conclusies	63
6.1 Welke soorten lopen een hoog risico?	63
6.2 Welke ecosystemen lopen een relatief groot risico?	65
6.3 Mogelijke consequenties voor het natuurbeleid	66
Literatuur	69

Woord vooraf

Dit rapport is tot stand gekomen binnen het beleidsondersteunend onderzoek van het ministerie van Landbouw Natuur en Voedselveiligheid. Het onderzoek maakt tevens onderdeel uit van het programma Klimaat voor Ruimte, Project A2 *Adaptatie EHS*. Het A2-project Adaptatie EHS loopt nog tot 2010. Andere producten van het project Adaptatie EHS zijn te vinden op de website www.klimaatvoorruimte.nl. Wij danken Dr. Wieger Wamelink voor zijn bijdrage op het gebied van abiotische condities, klimaatverandering en vegetaties.

Samenvatting

Dit rapport bevat een risicoanalyse naar de effecten van klimaatverandering op soorten en ecosystemen en de mogelijkheden voor adaptatie. Het klimaat verandert door menselijk ingrijpen en deze trend zal zich de komende decennia voortzetten. De verhoogde concentratie van CO₂ en andere broeikasgassen in de atmosfeer leidt tot klimaatverandering. Behalve door de verhoogde CO₂ concentratie zelf wordt klimaatverandering in onze regio gekarakteriseerd door:

- toename gemiddelde temperatuur;
- toename neerslag en verandering van spreiding over het jaar: drogere zomers, nattere winters;
- toename van weersextremen.

Effecten van klimaatverandering op soorten

Door verhoogde CO₂ concentratie en temperatuurstijging verlopen fysiologische processen, zoals groei en afbraak harder. Fenologische verschuivingen leiden tot mismatches in de voedselketen. De geschikte klimaatzones verschuiven, waardoor warmteminnende soorten hun areaal naar het noorden en bergopwaarts kunnen uitbreiden, terwijl de zuidgrens van de arealen van koudeminnende soorten zich naar het noorden of bergopwaarts terugtrekken. Weersextremen leiden tot een toename van de aantalfluctuaties van soorten, hetgeen de uitsterfkans vergroot.

De volgende responsgroepen worden onderscheiden.

Soorten die gevoelig zijn voor temperatuurstijging:

- Responsgroep I *Koudeminnende soorten*, deze soorten gaan achteruit en kunnen op termijn uit Nederland verdwijnen.
- Responsgroep II *Warmteminnende soorten*, deze soorten profiteren van klimaatverandering en gaan vooruit. Daarnaast koloniseren nieuwe warmteminnende soorten Nederland.

Een eerste analyse van populatie trenddata laat zien dat koudeminnende soorten sinds 1990 in Nederland achteruit zijn gegaan, terwijl warmteminnende soorten een lichte positieve trend laten zien.

Soorten die gevoelig zijn voor weersextremen:

- Responsgroep III Soorten met een geringe buffering tegen milieustochasticiteit
- Responsgroep IV Soorten met een lage potentiële groeisnelheid

De indeling van soorten in responsegroepen is opgenomen in een *Klimaat Response Database*. Deze is als CD-ROM verkrijgbaar.

Versnippering versterkt risico klimaatverandering

De respons van soorten op temperatuurstijging en weersextremen wordt beïnvloed door de ruimtelijke samenhang van het huidige en toekomstige leefgebied. Soorten

zullen alleen in staat zijn een verschuiving van hun geschikte klimaat te volgen als de afstand tot het geschikt geraakte leefgebied overbrugbaar is. Soorten met een gering verspreidingsvermogen en soorten waarvan het leefgebied versnipperd is lopen extra risico's. Daarnaast verloopt het herstel van populaties na een verstoring als gevolg van weersextremen veel trager in versnipperde gebieden. Wanneer verstoringen als gevolg van weersextremen elkaar sneller gaan opvolgen, wat klimaatmodellen voorspellen, kan dit het regionaal uitsterven van soorten tot gevolg hebben.

Effecten van klimaatverandering op ecosystemen

De ecosysteemtipes Hoogveen, Moeras, Beken inclusief beekbossen en helling(bos) van rijke gronden hebben het meest te maken met veranderingen als gevolg van klimaatverandering. Veranderingen in abiotische condities als gevolg van klimaatverandering hoeven niet altijd een achteruitgang van de natuurkwaliteit te betekenen. Klimaat-effecten zijn ongunstig wanneer ze een versterking van al bestaande drukfactoren tot gevolg hebben, zoals extra eutrofiëring en verdroging. Door klimaatverandering versterkte eutrofiëring door extra mineralisatie, verdroging van vochtige ecosysteemtipes en verruiging door wisselende (grond)waterstanden, zullen tot een eenvormiger soortensamenstelling leiden. Zeespiegelstijging in combinatie met een gefixeerde kustverdediging leidt tot oppervlakteverlies van kustecosystemen. Verzilting landinwaarts, als gevolg van zeespiegelstijging, leidt weliswaar tot een ander natuurtype, maar dit hoeft geen achteruitgang te betekenen, zeker als brakke gebieden aan de kust dreigen te verdwijnen als gevolg van de stijging van de zeespiegel. Een grotere dynamiek van Beken en Riviersystemen kan ook gunstig uitpakken mits deze ecosystemen voldoende oppervlakte hebben om deze processen de ruimte te geven. Veranderingen kunnen echter wel als een verstoring worden opgevat, waaraan het systeem zich moet aanpassen. Naarmate de verstoringen elkaar sneller opvolgen en heviger zijn, vergroot dit de kans dat soorten zullen uitsterven en dat dit ten koste zal gaan van de biodiversiteit. Ecosystemen die sterk versnipperd zijn lopen relatief veel risico. Weersextremen komen harder aan in kleinere gebieden, soorten komen voor in kleinere populaties en hebben daardoor een geringer herstelvermogen en de kans op (her)kolonisatie vanuit de omgeving is gering. Ecosystemen die relatief sterk zijn versnipperd zijn: Hoogveen, (natte) Heide Moerassen, Beeksystemen en Bossen.

Al deze afzonderlijke reacties op klimaatverandering leiden uiteindelijk tot veranderingen in de structuur en soortensamenstelling van ecosystemen. Hierbij bestaat het risico dat dit enerzijds zal leiden tot soortenverarming en anderzijds tot een toename van algemene soorten.

Adaptatie strategieën

Grote ecosystemen met een hoge biodiversiteit en een grote mate van interne heterogeniteit en met voldoende ruimtelijke samenhang om kolonisatie van nieuwe soorten mogelijk te maken, zijn algemene maatregelen om ecosystemen veerkrachtiger te maken en daarmee bestand tegen klimaatverandering. Er zijn een aantal strategieën mogelijk die als 'no regret' maatregelen opgevat kunnen worden:

- Vertragen of stoppen achteruitgang koudeminnende soorten door andere drukfactoren te verminderen. Maatregelen kunnen betrekking hebben op het verbeteren van de habitatkwaliteit, zoals de waterhuishouding en nutriënteninput. Ook het vergroten van de ruimtelijke samenhang van het netwerk verlaagt de uitsterfkans bij lagere dichtheden en vergroot het herstelvermogen bij aantalfuctuaties.
- Het verschuiven van warmteminnende soorten mogelijk maken door een koppeling van habitatnetwerken tussen het huidige en het toekomstige areaal van soorten. De koppeling van de EHS aan het Europese Natura 2000 netwerk is nodig om areaalverschuivingen mogelijk te maken.
- Het opvangen van weersextremen door het vergroten van natuurgebieden met een grote mate van interne heterogeniteit (gradiënten).
- Geïntegreerde gebiedsgerichte adaptatie aan klimaatverandering waarbij naast natuur ook landbouw en wateroverlast worden meegenomen, zal de kansen voor natuuradaptatie sterk vergroten. Een regionale inbedding van de EHS in een zone met multifunctioneel cultuurlandschap, in een zogenaamde klimaatmantel, draagt bij aan het klimaatbestendig maken van de EHS.

Van statische naar meer dynamische natuurbeleidsdoelen.

De toenemende onvoorspelbaarheid maakt het sturen op vaststaande ‘einddoelen’ met bijbehorende lijsten van soorten minder effectief. Dit zal op gespannen voet komen te staan met de huidige regelgeving, in het bijzonder de Europese Vogel- en Habitatrichtlijn, die gericht is op de instandhouding van specifieke doelsoorten en habitattypen. Een verschuiving van de beleidsdoelen voor natuurkwaliteit is gewenst en zou meer gericht dienen te zijn op het creëren van optimale milieu- en ruimtelijke condities. De soortensamenstelling van ecosystemen blijft daarbij een belangrijke graadmeter hoe een ecosysteem functioneert. Hierbij zal echter meer de nadruk dienen te liggen op de diversiteit binnen functionele groepen dan op specifieke soorten.

1 Inleiding

1.1 Het klimaat verandert

Het klimaat verandert door menselijk ingrijpen en deze trend zal zich voortzetten in de komende decennia (IPCC, 2001; 2007). Omdat het klimaat een sturende factor is voor ecologische processen, is de verwachting dat de klimaatverandering grote gevolgen zal hebben voor de biodiversiteit. Temperatuurstijging verandert de potentiële verspreidingsgebieden van soorten. Daarnaast zal het frequenter optreden van weersextremen, grotere aantalfluctuaties van populaties tot gevolg hebben. Verschuivingen in de verspreiding van soorten zijn al gevonden voor vele soorten, verspreid over een brede range van taxa (Parmesan & Yohe, 2003; Thomas et al 2004). De zorg bestaat dat de natuur niet in staat zal zijn om zich aan deze veranderingen aan te passen (o.a. IPCC, 2001; 2007). Enerzijds omdat het tempo van de klimaatverandering ongekend groot is en anderzijds omdat de effecten van klimaatverandering versterkt zullen worden door de achteruitgang van de habitat kwaliteit en versnippering van leefgebieden (Opdam & Wascher, 2004). Er zijn al indicaties dat soorten met een goed verspreidingsvermogen wel in staat zijn om geschikt geworden gebieden te koloniseren, terwijl de minder mobiele soorten dit niet doen (Warren et al., 2001; Thomas & Hanski, 2004).

1.2 Risicoanalyse gevolgen voor natuurkwaliteit in Nederland

De veranderingen in klimatologische omstandigheden en de verschillende reacties van soorten daarop zullen ook gevolgen hebben voor de natuurkwaliteit in Nederland.

Het natuurbeleid heeft de doelstelling om de biodiversiteit in Nederland te behouden ten herstellen of te ontwikkelen (LNV, 1990). Het uitgangspunt is instandhouding en herstel van een zo natuurlijk mogelijke verscheidenheid van in het wild levende dieren en plantensoorten, de zogenaamde doelsoorten, als wel elementen van ecosystemen (Ministerie LNV, 1995). De ecologische hoofdstructuur (EHS) is een ruimtelijk samenhangend netwerk van leefgebieden, dat in 2018 gereed dient te zijn (LNV, 1990). De EHS is een antwoord op de versnippering van de natuur. Wanneer afzonderlijke natuurgebieden te klein zijn voor duurzame overleving, is het wel mogelijk dat een soort overleeft in een netwerk van leefgebieden (metapopulatie), mits voldoende uitwisseling van soorten tussen deze gebieden mogelijk is (Opdam, 1991; Hanski, 1997, 1999). In aanvulling op de EHS zijn in het natuurbeleidsplan 'Natuur voor Mensen' (LNV, 2000) robuuste verbindingen aan de EHS toegevoegd. Robuuste verbindingen zijn verbindingen op supra-regionaal niveau, bestemd voor een groot aantal doelsoorten. Deze verbindingen bestaan zowel uit dispersiecorridors als uit nieuwe natuurgebieden. Een van de motieven voor robuuste verbindingen is om in geval van klimaatverandering het verschuiven van soorten tussen regio's mogelijk te maken. De EHS, inclusief de robuuste verbindingen, vormen dus de basis van het Nederlandse natuurbeleid. Daarnaast heeft Nederland zich via de

Natura 2000 gebieden van de Europese Vogel- en Habitatrichtlijn, verplicht om bepaalde habitattypen en soorten in stand te houden.

Het is de vraag in hoeverre dit netwerk van natuurgebieden in staat zal zijn de effecten van klimaatverandering op te vangen of dat er aanvullende maatregelen nodig zijn. Kunnen de nationale taakstellingen van het gebiedenbeleid en de internationale verplichtingen van het natuurbeleid in Nederland wel worden waargemaakt?

1.3 Onderzoeksvragen

In dit rapport is de volgende onderzoeksvraag uitgewerkt:

Is het mogelijk om op basis van eigenschappen van soorten en ecosystemen bepaalde groepen in de respons op klimaatverandering te onderscheiden?

Deze vraag is op de volgende wijze nader uitgewerkt:

- Wat voor reacties van soorten en ecosystemen zijn bekend als gevolg van klimaatverandering?
- Wat is de te verwachten interactie tussen de respons van soorten op klimaatverandering en de versnippering van leefgebieden?
- Welke responsgroepen zijn te onderscheiden in de gevoeligheid voor klimaatverandering?
- Welke ecosystemen zijn relatief gevoelig voor klimaatverandering?
- Wat zijn mogelijk consequenties voor de biodiversiteit en het halen van de beleidsdoelen?

1.4 Opbouw rapport

In hoofdstuk 2 wordt een beknopte samenvatting gegeven van de klimaatverandering die wordt voorspeld voor Nederland en omgeving. Op basis van een literatuur onderzoek wordt een overzicht gegeven van de stand van de kennis over de reacties van de natuur op klimaatverandering. In hoofdstuk 3 wordt ingegaan hoe de respons van soorten op klimaatverandering wordt beïnvloed door de versnippering van leefgebieden.

In hoofdstuk 4 worden een aantal responsgroepen gepresenteerd, die de gevoeligheid van soorten voor klimaatverandering indiceren.

Hoofdstuk 5 geeft aan bij welke ecosystemen relatief grote effecten van klimaatverandering zijn te verwachten.

Hoofdstuk 6 gaat in op de mogelijke gevolgen van klimaatverandering voor de biodiversiteit, risico's voor ecosystemen en consequenties voor het natuurbeleid. Daarnaast worden aanbevelingen voor vervolgonderzoek gegeven.

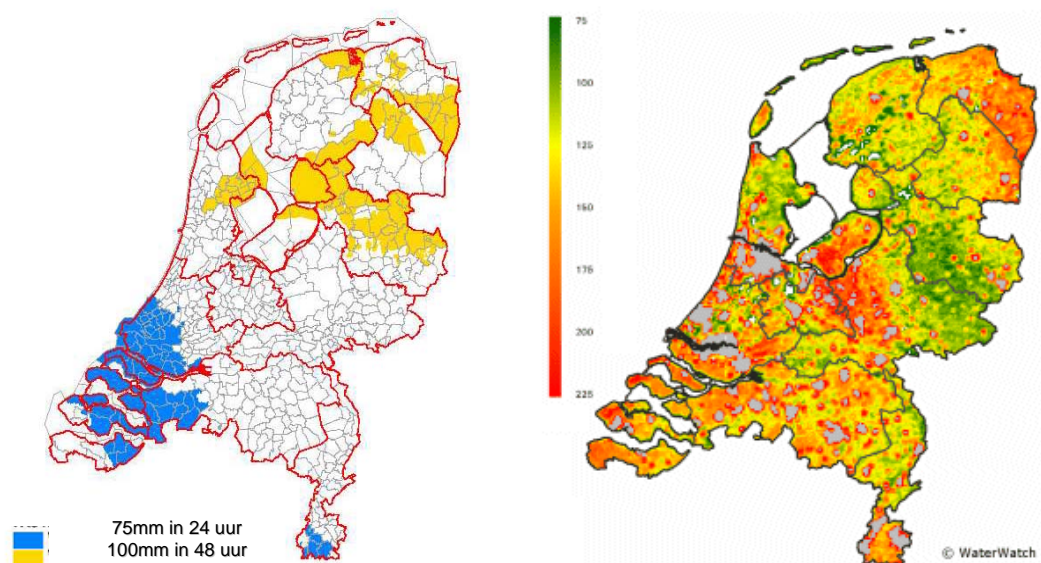
2 Klimaatverandering en de reacties van soorten

2.1 Voorspelling klimaatverandering voor noordwest Europa en Nederland

Klimaat is de sleutelfactor in het bestaan van alle organismen, soorten, natuurlijke ecosystemen, landbouwsystemen, de waterhuishouding en zeestromingen (Roos et al., 2004). In een warmere wereld zal de waterkringloop intenser zijn: het zal door de bank genomen meer en heviger regenen (Roos et al., 2004).

Wat merken we nu al van klimaatveranderingen?

Sinds 1900 is de temperatuur in Nederland gestegen met 1°C, waarvan het grootste deel, 0.7°C, is in de afgelopen 20 jaar. De top 10 van warme jaren bestaat volledig uit jaren uit de periode van 1988 tot heden (Van den Hurk, 2006). In de zomer is er een kleine toename van de gemiddelde neerslag met daartegenover een sterkere toename van de verdamping, en uiteindelijk dus een grotere kans op verdroging. Lokaal is er toename van wateroverlast als gevolg van de gestegen kans op hevige lokale buien.



Figuur 1 Klimaatverandering leidt tot het vaker optreden van weersextremen. Links het voorkomen van extreme neerslag in 1998. Rechts droogte in de zomer van 2003, uitgedrukt in evapotranspiratie te kort (neerslag – verdamping in mm). Bronnen: Presentatie PCCC Kabat, P., P. Vellinga & E.C. van Ierland. Gevolgen en Risico's van Klimaatverandering voor Nederland. Voorkomen en Aanpassen; www.waterwatch.nl

Wat zullen er zich in de toekomst nog voor veranderingen voordoen?

Van jaar tot jaar worden de temperaturen in Nederland hoofdzakelijk bepaald door veranderingen in overheersende windrichting. Momenteel vindt er een toename van warme, meer regenrijke zuidwestelijke winden plaats wat het in Nederland warmer

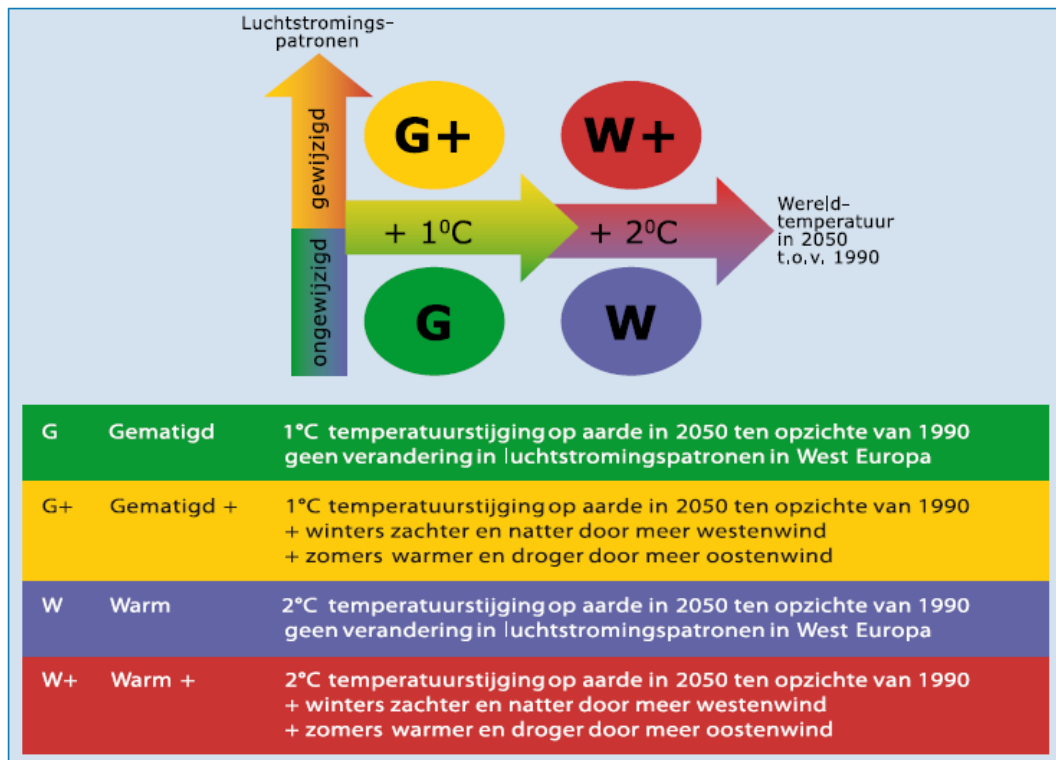
doet worden. Los daarvan loopt de temperatuur in Nederland grotendeels parallel met de toenemende wereldgemiddelde temperatuur (MNP, 2005). Buien zullen vaak in veel kortere tijd en in een veel kleiner gebied vallen, en zo plaatselijk forse overlast veroorzaken. Het zal vijf tot twintig procent meer regenen en sneeuwen in de Noord-Europese winters. Waterstanden van West-Europese rivieren kunnen daardoor snel stijgen. Op andere momenten blijft het juist lang droog. Door temperatuurstijging vindt er meer verdamping van water plaats. Per saldo is er meer kans op verdroging. Daarnaast is er in de zomer een toename van de kans op plaatselijke wateroverlast.

Effecten van klimaatverandering in Nederland

	Huidig	Toekomst (2050 en later)
Temperatuur		
Gemiddeld	+ 1°C sinds 1900	+1 tot +6°C
Extreem, hitte	3x zo veel warme dagen (sinds 1900)	Extra toename extremen
Extreem, koude	Afname met de helft (sinds 1900)	Beperkte verdere afname
Neerslag		
Gemiddeld	Ca, 20% meer (sinds 1900)	Waarschijnlijk afname in zomer, Zeer waarschijnlijk toename in winter
Extreme neerslag	50% toename dagen met > 15, 20 of 25 mm	Onzekere kans op meer zware buien
Extreme droogte	Waarschijnlijk meer droge jaren	Waarschijnlijk meer en langere droge perioden
Verdamping	Evenredig met temperatuurtoename	+4% tot + 16% (2100)
Wind		
Extreme stormen	Zeer waarschijnlijk afname aantal stormen	Geen verwachting, onzekere kans op extreme stormen
Waterhuishouding		
Zeespiegelstijging	+20cm (sinds 1900)	+10-+45 cm (2050)
Rivierafvoeren	Winter gemiddeld hogere afvoeren Zomer Gemiddeld lagere afvoeren	+3 - +10 Rijn, +5-+20% Maas Gemiddelde maandaafvoer tot 50% minder (2050)

Bronnen: Verbeek et al., 2003; Milieu en Natuur Planbureau 2005

Eind mei 2006 heeft het KNMI vier nieuwe algemene klimaatscenario's voor Nederland gepresenteerd, gebaseerd op de meest recente resultaten van klimaatonderzoek. Deze klimaatscenario's zijn consistente en plausibele beelden van de range waarbinnen het toekomstige klimaat voor Nederland zich hoogstwaarschijnlijk zal bewegen (figuur 2). Er is uitgegaan van natuurlijke klimaatschommelingen welke niet beduidend groter zijn dan wat waargenomen is in de laatste honderd jaar.



Figuur 2 Klimaatscenario's voor Nederland (Van Dorland & Jansen, 2006)

2.2 Welke reacties van soorten worden toegeschreven aan klimaatverandering?

De verhoogde concentratie van CO₂ en andere broeikasgassen in de atmosfeer leidt tot klimaatverandering (IPCC, 2001). Zoals uit hoofdstuk 2.1 naar voren is gekomen wordt de klimaatverandering in onze regio gekarakteriseerd door:

1. toename gemiddelde temperatuur;
2. toename neerslag;
3. toename van weersextremen.

In figuur 5 is een samenvatting gegeven hoe deze processen direct en indirect doorwerken op de biodiversiteit (gewijzigd naar Hughes, 2000).

De verhoogde concentratie CO₂ en andere broeikasgassen in de atmosfeer leidt ook tot een directe intensivering van fysiologische processen, zoals fotosynthese en

respiratie. Zo is voor planten aangetoond dat de groeisnelheid is toegenomen sinds 1850 als gevolg van de verhoogde CO₂ concentratie (Hughes, 2000). Ook decompositieprocessen in de bodem verlopen sneller door de verhoogde CO₂ concentraties (Hossell et al., 2000).

Klimaatverandering leidt tot 4 hoofdeffecten (zie 2^e rij uit figuur 5):

1. effecten op fysiologische processen;
2. effecten op fenologische processen;
3. effecten op de geografische verspreiding van soorten en
4. adaptatie ter plaatse.

Fysiologische effecten. Temperatuurstijging heeft net als een verhoogde concentratie CO₂ een stimulerend effect op diverse fysiologische processen rond groei en decompositie.

Effecten op de fenologie. De temperatuur speelt een belangrijke rol bij de timing van fenologische processen in de levenscyclus van soorten, zoals start van de activiteit in het voorjaar, startdatum van het reproductieseizoen, vruchtafzetting e.d. (Menzel et al., 2001; Walther et al., 2001; Van Vliet et al., 2002; Menzel et al., 2006). De bloei van voorjaarsplanten, zoals speenkruid en fluitenkruid, is in de laatste 150 jaar met twee tot drie weken vervroegd. Ook insecten en amfibieën laten duidelijke verschuivingen naar voren in het seizoen zien. Bij trekvogels is het beeld gemengd, waarbij sommige soorten geleidelijk aan eerder arriveren, zoals tiftjaf en zwartkop terwijl andere soorten zoals grutto en gierzwaluw nauwelijks reageren. Uitgebreide documentatie over fenologische veranderingen van soorten in Nederland is beschikbaar via de Natuurkalender (www.natuurkalender.nl). Hoewel de algemene trend in de fenologie een vervroeging van het reproductieve seizoen laat zien, zijn de effecten soms ook diffuus en regionaal verschillend. Bovendien is meestal niet duidelijk wat de consequenties op populatieniveau zijn (Opdam & Klijn, 2003). Het belangrijkste gevolg is dat verschillen in de fenologische respons tussen soorten kunnen leiden tot veranderingen in de voedselketen (zie veranderingen in soortinteracties).

Effecten op de geografische verspreiding van soorten. Wijzigingen in de klimatologische omstandigheden leiden tot verschuivingen van het potentieel geschikte leefgebied van soorten. Klimatologische condities zijn een belangrijke abiotische factor voor het bepalen van het potentieel geschikte areaal van soorten. Soorten hebben verschillende toleranties voor bijvoorbeeld maximum en minimum temperaturen. Veranderingen in temperatuur en neerslag leiden tot een veranderde waterhuishouding. Langere periodes van warmte en droogte in de zomermaanden, het voorkomen van mildere winters, zijn voor sommige soorten gunstig, terwijl de condities voor andere soorten niet langer geschikt zijn. Verschuivingen van het verspreidingsgebied zijn voor zeer veel soorten van uiteenlopende taxonomische groepen waargenomen. Warmteminnende soorten hebben hun areaal uitgebreid richting Noordpool, bijvoorbeeld planten (Tamis et al., 2001) dagvlinders (Parmesan et al., 1999; Warren et al., 2001) vogels (Julliard et al., 2004), of bergopwaarts uitgebreid bijvoorbeeld zoogdieren Green & Pickering (2002). Voor koudeminnende

soorten is een afname geconstateerd aan de zuidelijke 'warme' grens van hun verspreidingsgebied (Lesica & McCune, 2004). Parmesan & Yohe (2003) hebben aangetoond dat in tijdreeksstudies van 460 soorten 81% hun distributie hebben verschoven in de richting die overeenkomt met de voorspelde klimaatveranderingen. De analyse van een subset van 99 soorten liet zien dat soorten gemiddeld 6.1 km noordwaarts zijn verschoven per 10 jaar en 6.1m heuvelopwaarts. Deze resultaten hebben betrekking op verschillende taxa en diverse geografische regio's en de spreiding tussen soorten is groot. Voor vogels werd een gemiddelde noordwaartse verplaatsing van 18.9 km in 20 jaar gevonden over de periode 1970-1990 (Thomas & Lennon, 1999), wat neerkomt op 0.95 km per jaar. Van 35 niet-trekkende Europese vlinders zijn er 22 naar het noorden getrokken en 1 naar het zuiden (Parmesan et al., 1999). De noordgrens van de naar het noorden uitbreidende soorten schoof daarbij 35-240 km over de afgelopen eeuw. Dit komt neer op 0.35-2.4 km per jaar. Omdat de klimaatsverandering in de jaren tachtig pas goed op gang kwam zijn huidige snelheden waarschijnlijk hoger dan die op basis van vergelijking met oudere verspreidingsgegevens. De observatie van Hughes (2000) dat de huidige veranderingen zijn gesignaleerd bij een temperatuur toename van maar 20% ten opzichte van wat er voor de 21e eeuw wordt voorspeld, maakt duidelijk dat rekening dient te worden gehouden met nog veel grotere areaalverschuivingen. De snelheid van temperatuursverandering is namelijk 13.1 km per jaar. Dit komt neer op 35.9 meter per dag. Dat wil zeggen dat de gemiddelde jaarlijkse temperatuur (isocline) met een snelheid van 35.9 meter per dag naar het noorden opschuift en dat het klimaat wat nu in zuid Nederland in ongeveer in 20 jaar naar noord Nederland verschuift (Schipper, ongepubliceerde data). Om verschillende redenen lopen soorten dus achter bij het klimaat.

Toename aantalf fluctuaties van populaties. Voor het Nederlandse klimaat worden weersextremen gekarakteriseerd door bijvoorbeeld langere periode van droogte en hoge temperaturen in de zomer en onregelmatige neerslagpatronen, waarbij vaker zeer zware buien optreden (figuur 3). Over de effecten van weersextremen op het voorkomen van soorten is in de literatuur nog relatief weinig bekend. Een belangrijke oorzaak hiervoor is dat extreme weersomstandigheden zeldzame gebeurtenissen zijn, waardoor het moeilijk is een empirisch verband aan te tonen. Het is echter aannemelijk dat het vaker optreden van weersextremen een grote invloed op de populatiedynamica van soorten. Het frequenter optreden van weersextremen veroorzaakt sterkere schommelingen van populaties, waarbij de soort verdwijnt in die delen van het areaal waar relatief weinig leefgebied is en aan de rand (Opdam & Klijn, 2003). Verschillende auteurs stellen dat niet zo zeer gemiddelde klimatologische trends als wel het optreden van extremen de achterliggende oorzaken zijn voor de respons van soorten op klimaatverandering (Parmesan et al., 2000; Easterling et al., 2000a, 2000b). Julliard (2004) heeft het belang van weersextremen op de populatiedynamica van vogels geïllustreerd aan de hand van de extreem droge zomer van 2003. Soorten met een relatief noordelijke verspreiding vertoonden een minder dan gemiddelde reproductie vergeleken met soorten midden in hun verspreidingsgebied (figuur 4).

aangetoond dat het dispersievermogen aan de rand van het verspreidingsgebied toeneemt. In recent gekoloniseerde populaties was de fractie greppelsprinkhanen (*Metrioptera roeselii*) met lange vleugels relatief groot ten opzichte van de kortvleugeligen die niet kunnen vliegen. Davis & Shaw (2001) concluderen dat genetische aanpassing geen alternatief is voor geografische range aanpassing maar eerder een gevolg van geografische aanpassing. Soorten zouden zich sinds de laatste ijstijd genetisch ruimtelijk hebben gedifferentieerd door aanpassing aan de regionale omstandigheden, nadat eerst hun areaal was verschoven.

Veranderingen in levensgemeenschappen. Als gevolg van deze vier hoofdeffecten treden *veranderingen in soortinteracties* op, zoals onderlinge competitie, predator-prooi relaties, en mutualistische relaties (zie 3^e rij figuur 5).

Verschillen in fysiologische respons hebben bijvoorbeeld invloed op de competitieve verhoudingen tussen soorten, waarbij snellere groeiers andere soorten kunnen verdringen (White et al., 2001).

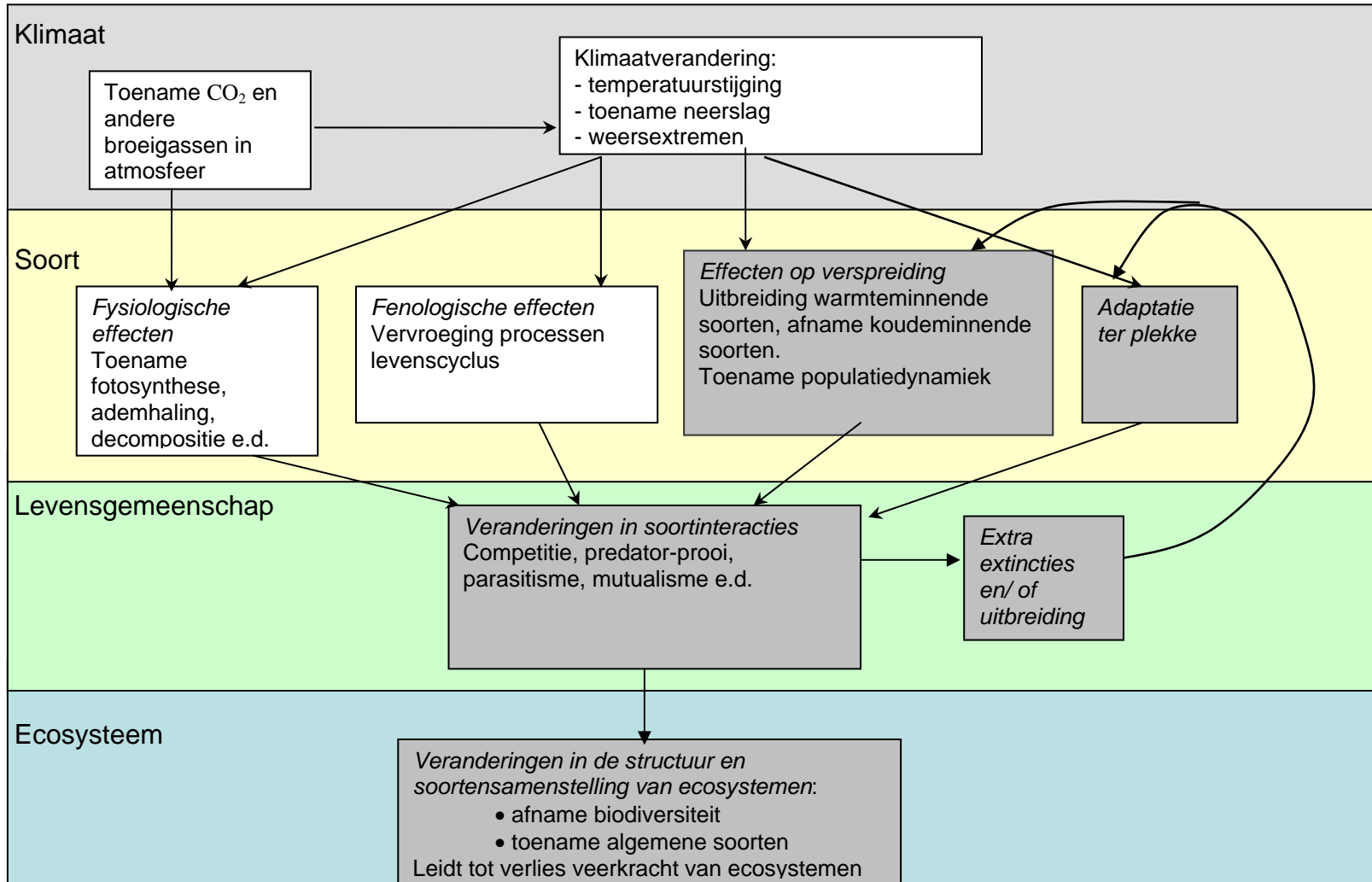
Verschillen in de fenologische respons tussen soorten kan tot leiden tot het stuk lopen van relaties in voedselketens (mismatch), waardoor jongen niet meer worden geboren op het moment waarop er een piekaanbod in voedsel aanwezig is. Zo is de vervroeging van de bloeitijd van planten veel sterker dan de verschuiving in de terugkeerdatum van trekvogels. Onderzoek aan de zomereik, de wintervlinder en de koolmees illustreert hoe verschillen in de fenologische reacties op klimaatverandering leidt tot complexe mismatches in de voedselketen (Both & Visser, 2001; Visser et al., 2004). De wintervlinder komt al uit het ei voordat de bladeren van de zomereik zich hebben ontwikkeld. De koolmees, een standvogel, en in sterkere mate een lange afstandtrekker als de bonte vliegenvanger hebben hun legtijd onvoldoende vervroegd om het verschijnen van de jongen samen te laten vallen met de piek in het rupsaanbod. De mate waarin een mismatch in voedselketen optreedt, blijkt regionale verschillen te vertonen die mogelijk weer samenhangen met het ecosysteemtype (Both et al., 2006). De aanwezigheid van alternatieve soorten met vergelijkbare functie in het ecosysteem, zogenaamde functionele groepen, in systemen met een hoge biodiversiteit, zal hierbij een belangrijke rol spelen.

Het verschuiven van de areaalgrenzen, door de gewijzigde klimatologische condities, speelt direct in op de soortinteracties doordat soorten verdwijnen of nieuwe soorten verschijnen. Dit kan gevolgen hebben voor de competitieve relaties, als een nieuwe soort bestaande soorten verdringt. Het verschijnen en verdwijnen van soorten heeft ook effecten op de voedselketen, waarbij predatoren en prooidieren kunnen wegvallen of juist kunnen verschijnen. Ook mutualistische relaties, zoals tussen planten en bestuivers, kunnen uiteenvallen wanneer het klimaat voor een van de soorten niet langer geschikt is.

Tenslotte kan lokale genetische adaptatie leiden tot veranderingen in de competitieverhouding tussen soorten, doordat de ene soort beter in staat is zich aan te passen aan de veranderingen dan de andere.

Als gevolg van boven genoemde soortinteracties zullen verdere verschuivingen in de het voorkomen van soorten optreden. Soorten die profiteren van de gewijzigde soortinteracties, zullen in staat zijn hun areaal verder uit te breiden. Daarnaast zullen er ook soorten zijn die zodanig nadeel ondervinden van de gewijzigde soortinteracties dat ze (in een deel van hun areaal) uitsterven.

Veranderingen in ecosystemen. Al deze afzonderlijke reacties van soorten op klimaatverandering leiden uiteindelijk tot veranderingen in de structuur en soortensamenstelling van ecosystemen (het 4^e niveau in figuur 5). Daarnaast heeft klimaatverandering ook een directe invloed op de abiotische condities van ecosystemen (zie hoofdstuk 5). Er is nog weinig literatuur over de effecten van klimaatverandering op ecosysteemniveau. Dit komt door de grote complexiteit van responses waardoor het niet mogelijk is om de invloed op afzonderlijke soorten en hun interacties te vertalen in een uitkomst op systeemniveau (Thuiller, 2004). Koudeminnende soorten waarvoor het klimaat niet langer geschikt is zullen verdwijnen. Mismatches in de voedselketen kunnen eveneens leiden tot het lokaal uitsterven van soorten. Daarnaast vinden koloniaties plaats van warmteminnende soorten, echter alleen van die soorten die gebieden ook weten te bereiken (soorten met een goed dispersievermogen of een brede habitatkeuze). Omdat soorten binnen het zelfde ecosysteem verschillend reageren op klimaatverandering, waarbij sommige soorten verdwijnen en andere verschijnen, en door het vaker optreden van weersextremen, krijgen systemen in deze komende eeuw in toenemende mate te maken met verstoringen. In feite verkeren systemen in een continu veranderingsproces. Hierbij bestaat het risico dat dit enerzijds zal leiden tot soortenverarming, waarbij gespecialiseerde soorten worden vervangen door meer algemene soorten. Dit verlies van biodiversiteit kan leiden tot een vermindering van veerkracht en herstelveermogen na verstoringen (zie hoofdstuk 6). Recent is voor mariene ecosystemen aangetoond dat verlies van biodiversiteit inderdaad leidt tot verlies van veerkracht en herstelveermogen (Worm et al., 2006).



Figuur 5 Schematisch overzicht hoe processen van klimaatverandering direct en indirect doorwerken op de biodiversiteit (gewijzigd naar Hughes, 2000). Op de eerste rij leidt een toename van CO₂ en andere broeigassen in de atmosfeer tot klimaatverandering. Daarnaast heeft de toegenomen concentratie CO₂ een direct effect op diverse fysiologische processen. Op de 2^e rij staan de 4 hoofdeffecten van klimaatverandering op soorten: fysiologische effecten, fenologische effecten, effecten op de geografische verspreiding en adaptatie ter plaatse. Deze hoofdeffecten leiden allen tot veranderingen in soortinteractie. Als gevolg van veranderde soortinteracties treden verdere geografische verschuivingen en extinctions van soorten op (3^e rij). Tenslotte leidt het complex van directe en indirecte effecten op soorten tot veranderingen in de structuur en soortensamenstelling van ecosystemen (4^e rij).

In de gearceerde onderdelen van het schema treedt een interactie tussen de effecten van klimaatverandering en de ruimtelijke samenhang van het huidige en toekomstige leefgebied op.

3 Interactie tussen klimaatverandering en de versnippering van leefgebieden

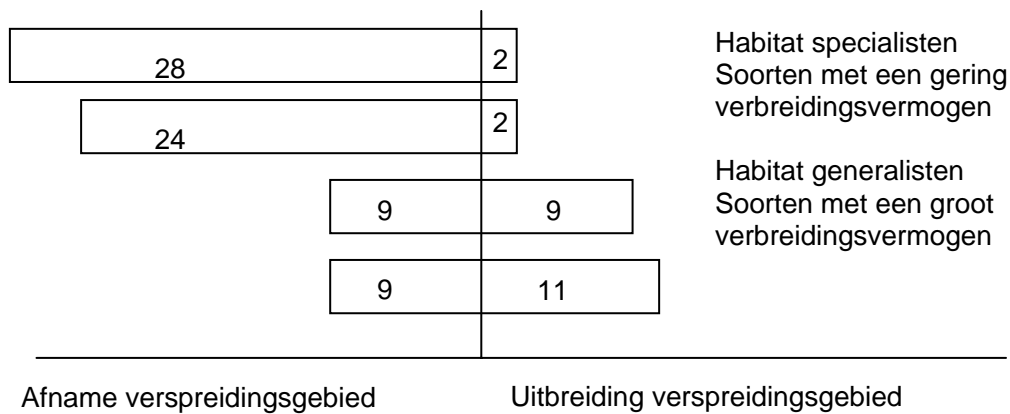
Een belangrijke randvoorwaarde voor de duurzame overleving van soorten is de beschikbaarheid van voldoende geschikt leefgebied. Omdat in Nederland afzonderlijke natuurgebieden veelal te klein zijn voor duurzame overleving is het natuurbeleid de afgelopen 15 jaar gericht op de ontwikkeling van ruimtelijk samenhangende netwerken van leefgebieden: de EHS en robuuste verbindingen. Het is echter de vraag of de omvang en ruimtelijke samenhang van deze natuurnetwerken ook voldoende zal zijn om de extra effecten van klimaatverandering op te vangen.

Versnippering en areaaluitbreiding

Wanneer klimaatverandering leidt tot een verschuiving van het geschikte areaal zullen soorten proberen deze areaalverschuiving te volgen, door het koloniseren van geschikt geworden leefgebied. Soorten worden daarbij echter geconfronteerd met de toenemende versnippering van hun leefgebied en intensivering van het landgebruik waardoor afstanden naar nieuwe leefgebieden voor veel soorten niet overbrugbaar zijn (Travis, 2003; Opdam & Wascher, 2004; Hannah & Hansen, 2005). Vooral voor grondgebonden soorten speelt naast afstand ook de doorlaatbaarheid van het landschap een rol, waarbij wegen, bebouwing en intensieve agrarisch gebieden de kolonisatiekansen verminderen (Vos et al., 2005). In het kader “Populatieprocessen en klimaatverandering” op pagina 30 wordt dieper ingegaan op de populatieprocessen in een versnipperd landschap onder invloed van klimaatverandering en hoe dit kan leiden tot verschuivingen van arealen.

Als enerzijds soorten verdwijnen omdat het klimaat niet langer geschikt is en anderzijds geschikt geraakte gebieden niet door nieuwe soorten bereikt kunnen worden, dan leidt dit tot een afname van de biodiversiteit. Het is daarom belangrijk dat het landschap de verschuiving van soorten als natuurlijke respons op klimaatverandering, zo veel mogelijk faciliteert.

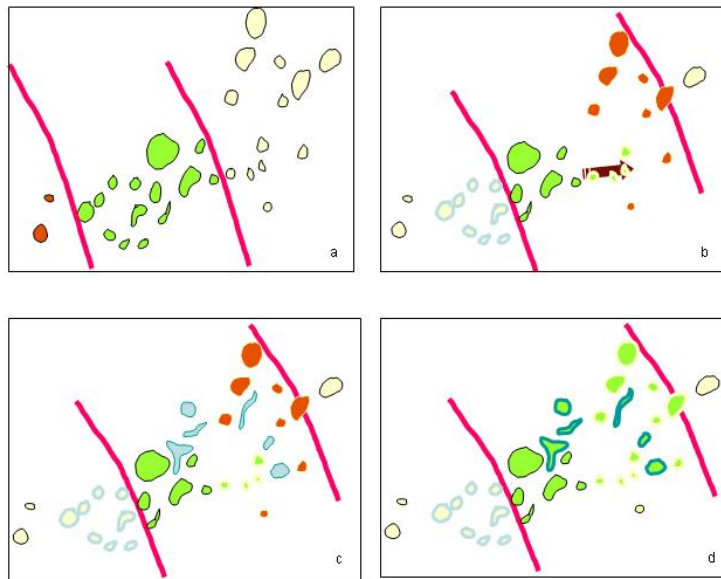
Deze negatieve interactie tussen klimaatverandering en versnippering van leefgebied is gevonden voor dagvlinders, een soortgroep die relatief snel reageert op klimaatverandering. De beschikbaarheid van geschikt leefgebied op voor de soort overbrugbare afstanden speelde een rol bij areaaluitbreiding (Warren et al., 2001). Alleen soorten met een grote dispersiecapaciteit of soorten waarvoor het leefgebied niet versnipperd is (habitat generalisten of soorten van ruderaal gebieden) hadden hun areaal in de afgelopen decennia noordwaarts uitgebreid. Zij vonden echter geen uitbreiding van dagvlinders met een geringe dispersiecapaciteit of soorten met een zeer specifieke habitatkeuze (figuur 6). Hill et al. (1999) vonden voor het bonte zandoogje (*Pararge aegeria*) dat de lokale beschikbaarheid van leefgebied een belangrijke verklarende factor was voor het al dan niet uitbreiden van het areaal.



Figuur 6 Soorten met een goed verbreidingsvermogen en habitatgeneralisten zijn beter in staat geweest hun areaal naar het noorden uit te breiden, dan soorten met een gering dispersievermogen en habitat specialisten (Warren et al., 2001).

Of soorten in een bepaald landschap ook hinder ondervinden van versnippering is afhankelijk van de mate waarin het leefgebied van een soort in een bepaalde regio ook daadwerkelijk versnipperd is. Als geschikt leefgebied min of meer aaneengesloten voorkomt dan kunnen ook soorten met een gering dispersievermogen dit bereiken. Terwijl voor habitattypen die schaars zijn zoals heide of hoogveen de afstanden naar nieuw geschikt geraakt habitat alleen door soorten met een grote dispersiecapaciteit overbrugd kunnen worden. Dit betekent dat de ruimtelijke samenhang van een landschap soortafhankelijk is. Ook kan de ruimtelijke samenhang in sommige delen van het areaal goed zijn, terwijl in andere delen van het areaal het leefgebied sterk versnipperd is. Juist in de delen van het verspreidingsgebied waar het areaal sterk versnipperd is loopt een soort het risico dat hij zich niet aan de effecten van klimaatverandering kan aanpassen.

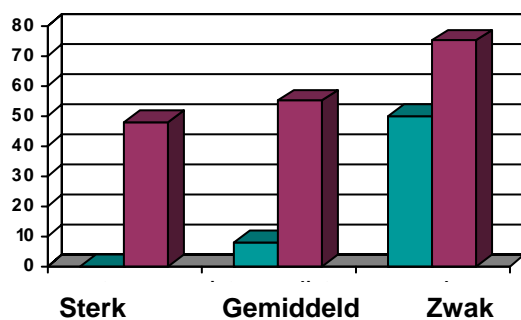
In figuur 7 is geïllustreerd hoe een soort na het verschuiven van het potentieel geschikte areaal, niet alle geschikte leefgebieden kan koloniseren. Dit kan worden veroorzaakt doordat de afstand tussen de leefgebieden groter is dan de dispersiecapaciteit van de soort. Een andere oorzaak kan zijn dat het landschap tussen de leefgebieden niet overbrugbaar is doordat er zich barrières in bevinden, zoals wegen, stedelijk gebied en intensief agrarisch gebied. Pas na verdichting van het netwerk door de aanleg van nieuw leefgebied en de aanleg van verbindingzones wordt het nieuwe areaal gerealiseerd.



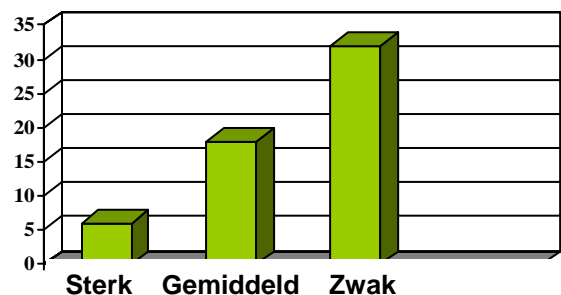
Figuur 7 In figuur a en b wordt geïllustreerd hoe een soort na het verschuiven van het potentieel geschikte areaal, niet alle nieuwe geschikte leefgebieden kan koloniseren. Dit kan worden veroorzaakt doordat de afstand tussen de leefgebieden groter is dan de dispersiecapaciteit van de soort. Een andere oorzaak kan zijn dat het landschap tussen de leefgebieden niet overbrugbaar is doordat er zich barrières in bevinden zoals wegen, stedelijk gebied en intensief agrarisch gebied. Pas na verdichting van het netwerk door de aanleg van nieuw leefgebied en de aanleg van verbindingzones (c) wordt het nieuwe areaal optimaal benut (d).

Versnippering en weersextremen

Versnippering van leefgebieden versterkt ook de effecten van weersextremen, waardoor het herstelvermogen van populaties afneemt. Uit het onderzoek aan de rietzanger blijkt dat de afname van de aantallen (als gevolg van sterfte in de overwinteringsgebieden) in de sterk versnipperde delen van zijn verspreidingsgebied veel harder aankwam (Foppen et al., 1999; zie figuur 8a). Vervolgens duurde het herstel in versnipperde netwerken veel langer dan in gebieden waar de ruimtelijke samenhang goed is (figuur 8b). Uit dit voorbeeld blijkt dat versnippering van het leefgebied een extra risicofactor vormt voor soorten die als gevolg van weersextremen gevoelig zijn voor aantalschommelingen.



Figuur 8a Populatieontwikkeling van de rietzanger in habitatnetwerken met een sterke, gemiddelde en zwakke ruimtelijke samenhang. Blauwe balken: het percentage uitgestorven populaties. Paarse balken: het percentage populaties met lagere dichtheden



Figuur 8b Hersteltijd van populaties in jaren na een ernstige verstoring in habitatnetwerken met een goede, gemiddelde en slechte ruimtelijke samenhang

De effecten van klimaatverandering zullen worden versterkt wanneer het leefgebied van een soort versnipperd is. De versnippering van het leefgebied van een soort is daarmee een extra risicofactor waar rekening mee gehouden dient te worden bij de inschatting van de effecten van klimaatverandering.

In figuur 5 zijn de effecten op klimaatverandering waarbij een interactie optreedt met de ruimtelijke samenhang van het leefgebied grijs gearceerd. Hiermee wordt aangegeven dat de mate van versnippering van het leefgebied van de betreffende soort invloed heeft op de uiteindelijke uitkomst van de klimaatverandering op het duurzaam voorkomen.

Populatieprocessen en klimaatverandering

Waarom komt een soort ergens voor of juist niet? Deze vraag vormt de basis van de ecologie en het beantwoorden ervan is alles behalve eenvoudig. Dit komt omdat er veel factoren meespelen: voedsel en andere 'resources', predatie (bij planten spreken we van vraat), concurrentie, enzovoort en verder processen van menselijke oorsprong zoals verstoring, betreding, verkeerssterfte, vermeting, verzuring.

Geboorte, sterfte, emigratie, immigratie

Lokaal kan een soort alleen duurzaam voorkomen als de balans positief is tussen geboorte, sterfte, emigratie en immigratie (naar Pulliam, 1988):

$$N(t+1) = N(t) + [\text{geboorte}] - [\text{sterfte}] + [\text{immigratie}] - [\text{emigratie}]$$

Gemiddeld genomen moeten geboorte + immigratie dus compenseren voor sterfte + emigratie. Deze vier processen hangen op complexe wijze samen met een groot aantal factoren zoals beschikbaarheid van resources (dieren: voedsel, nestgelegenheid, e.d. planten: water, licht, nutriënten), concurrentie, predatie (vraat), verstoring, verkeersmortaliteit, enzovoort. Een aantal daarvan is direct afhankelijk van temperatuur en andere klimatologische factoren, een aantal is indirect klimaatsafhankelijk, zoals het voorkomen van voedselplanten, concurrenten, predatoren/herbivoren (Case et al., 2005). Zo kan te weinig voedsel leiden tot een hogere sterfte en een lagere geboorte. Klimaatverandering kan dus op complexe wijze invloed uitoefenen waardoor de balans verandert. Als sterfte en emigratie niet langer gecompenseerd worden door geboorte en immigratie (bijvoorbeeld als gevolg van fenologische verschuivingen in de tijd) verdwijnt de soort, wat we waarnemen is een verschoven arealgrens. Het omgekeerde kan ook gebeuren: gebieden waar de processen niet in balans waren worden geschikt omdat geboorte en immigratie zijn toegenomen ten opzichte van sterfte en emigratie. Bijvoorbeeld omdat individuen harder groeien bij warmer weer en daardoor groter zijn, wat weer meer of eerdere reproductie en minder sterfte tot gevolg heeft. Hieronder gaan we later in op de ruimtelijke aspecten.

Aantalverloop in een populatie: het belang van dichtheden

Er wordt algemeen aangenomen dat een gebied voor een soort een bepaalde draagkracht, carrying capacity, heeft. Dit is meestal gedefinieerd als een aantal of dichtheid waarbij geboorte en sterfte met elkaar in evenwicht zijn. Is de dichtheid lager, dan is groei van de populatie mogelijk (geboorte + immigratie overtreft sterfte + emigratie). Is de dichtheid hoger, dan zal de populatie afnemen (sterfte + emigratie overtreft geboorte + immigratie). Een regulerend mechanisme kan het voedselaanbod zijn, of aanbod van andere 'resources'. Bij gewervelde dieren als vogels en zoogdieren zijn deze processen duidelijker aanwezig dan

bij ongewervelden en planten, waar soms veel individuen op een klein oppervlak te vinden zijn. Bij insecten is vaak sprake van grote fluctuaties. Bij planten speelt concurrentie een grote rol. Toch is dit concept nuttig om te begrijpen hoe klimaatsverandering ingrijpt op populatieprocessen.

Draagkracht

Draagkracht is een functie van oppervlakte en habitatkwaliteit. Bij eenzelfde oppervlakte zal de draagkracht in een kwalitatief goed gebied hoger zijn dan in een kwalitatief marginaal gebied, en dit zal meestal tot uitdrukking komen in de waargenomen dichtheden in het gebied. Omdat aantallen óók worden beïnvloed door immigratie, kan een gebied echter ook “kunstmatig” hoge dichtheden hebben, die suggereren dat de habitatkwaliteit goed is, maar het resultaat zijn van een hoge immigratie: het gaat om geboorte + immigratie (Holt et al., 2005). Dergelijke gebieden worden in de populatiedynamica ‘sinks’ genoemd. De definitie van een sink is een gebied waar ook bij lage dichtheden de geboorte minder is dan de sterfte (Pulliam, 1988; Pulliam et al., 1992).

Over het algemeen wordt aangenomen dat de populatiegroeisnelheid, het verschil tussen geboorte en sterfte, toeneemt naarmate de populatiedichtheid afneemt, als gevolg van het beschikbaar komen van meer of betere resources, zoals meer voedsel of betere territoria. Echter bij lage dichtheden kunnen populatieprocessen gaan haperen, zoals sociale structuur, bestuiving, en het vinden van een partner. We noemen dit het Allee-effect, en het heeft tot gevolg dat er een drempelwaarde bestaat voor de dichtheid, waaronder een populatie geen positieve groeisnelheid meer heeft (Allee, 1938).

Klimaatverandering kan zowel de populatiegroeisnelheid als de draagkracht lokaal positief of negatief beïnvloeden. Een stijging van temperatuur en een toename van extreme weersituaties, zoals hittegolven, stormen, zware regenval maar ook droogte kunnen zowel direct als indirect invloed hebben op het voorkomen van soorten. Direct als ze rechtstreekse gevolgen hebben voor reproductie en sterfte (fysiologische effecten), indirect als ze invloed hebben via veranderde biotische relaties met voedsel (prooidieren), predatoren of concurrenten (Case et al., 2005). In de praktijk zal het moeilijk zijn om directe en indirecte factoren te scheiden vanwege de complexiteit van relaties en de rol van het toeval.

Versnipperde populaties (metapopulaties)

Een versnipperde populatie heeft een grotere kans op uitsterven dan een aaneengesloten populatie (Verboom, 1996). Versnipperde populaties, ofwel metapopulaties, kunnen blijven voortbestaan wanneer plekken van voldoende omvang in een netwerk geschakeld, en door uitwisseling van individuen met elkaar verbonden zijn (Hanski, 1994). Men kan versnippering compenseren met grotere oppervlakte, waarbij met name de aanwezigheid van grote sleutelgebieden belangrijk is (Verboom et al., 2001). Ook afstand en weerstand van het landschap spelen hierbij een rol.

Van deze overwegingen uitgaande heeft men vanaf de jaren '90 in Nederland, en later in heel Europa, ingezet op een ruimtelijke strategie waarbij kerngebieden, natuurontwikkelingsgebieden en verbindingszones zorgen voor een netwerk van weliswaar niet aaneengesloten, maar toch enigszins samenhangend habitat (EHS, Natura 2000).

Metapopulaties

Of een soort wel of niet in een gebied kan voorkomen, d.w.z. of het gebied deel uitmaakt van zijn areaal, heeft te maken met de balans tussen geboorte en sterfte enerzijds, en kolonisatie en extinctie anderzijds. Beide balansen hangen op een complexe manier samen

met eigenschappen van habitat en klimaat, en zijn eenvoudig te verstoren, met verstrekkende gevolgen op korte termijn (geboorte/sterfte) of lange termijn (kolonisatie/extinctie) (Holt et al., 2005).

In een habitatplek, bijvoorbeeld een Natura 2000 gebied, kan alleen sprake zijn van duurzaam voorkomen als deze een bepaalde minimumomvang heeft - of voldoende immigratie ontvangt om een kleine omvang te compenseren – en de reproductie de sterfte gemiddeld overtreft. Het resultaat van een verstoorde balans, d.w.z. als de sterfte de reproductie overtreft, is dat een populatie langzaam in aantal achteruit gaat met extinctie als onvermijdelijk gevolg. Bij langlevende soorten zoals bomen en struiken, maar ook bij langlevende vogels en zoogdieren kan het lang duren voordat een achteruitgang opvalt, we kunnen hier echter te maken hebben met “levende dode populaties”. In de Engelstalige literatuur spreekt men van ‘*extinction debt*’ (Tilman et al., 1994).

Toename milieufunctuaties door weersextremen

Een speciaal woord is hier op zijn plaats over milieufunctuaties in metapopulaties. Reproductie en sterfte variëren tussen jaren als functie van onder andere biologische en klimatologische omstandigheden. Als de reproductie gemiddeld de sterfte overtreft, is er niets aan de hand, maar hier passen twee kanttekeningen bij: (1) naarmate een populatie sterker fluctueert, wordt de kans op uitsterven groter, omdat er vaker “dips” in aantallen op zullen treden waarbij stochastische factoren in werking treden naast mogelijke Allee-effecten zoals ongepaardheid en haperend sociaal gedrag. (2) uitschieters naar beneden moeten gecompenseerd worden door extra grote uitschieters naar boven, omdat bij populatieprocessen niet het arithmetisch gemiddelde telt maar het geometrisch gemiddelde (Drake, 2005). Rekenvoorbeeld om dit te illustreren:

Als populatieomvang N in jaar t afhangt van het jaar daarvoor volgens

$$N(t) = R(t) \times N(t-1)$$

Met gemiddeld $R = 1$, dan geldt voor een langere reeks van jaren

$$N(t) = R(t) \times R(t-1) \times R(t-2) \times \dots \times R(1) N(0).$$

Als er een populatiegroefactor $R(t) = 0$ in het rijtje voorkomt (geen reproductie, geen overleving) is het gedaan met de populatie, maar ook een $R=0.5$ moet gecompenseerd worden met $R=2$, niet $R=1.5$ om de populatie op hetzelfde niveau te houden.

Lokaal uitsterven van populaties door stochastische factoren zoals een reeks slechte jaren hoeft voor de metapopulatie geen probleem te zijn, wanneer de lege plekken geherkoloniseerd kunnen worden: de balans kolonisatie/extinctie moet positief zijn.

Areaalranden

Soorten hebben vaak een verspreiding in de vorm van een “hoed”, met hogere dichtheden in het centrum en lagere dichtheden aan de areaalranden (Holt et al., 2005). Dit kan veroorzaakt worden doordat dichter bij de rand:

- De populatiegroefactor lager is (lagere reproductie en/of hogere sterfte);
- De draagkracht lager is (lagere habitatkwaliteit);
- Het habitat meer versnipperd is met een lagere bezetting van plekken tot gevolg.

Een areaalrand wordt dus bepaald door een groot aantal biotische en abiotische factoren waarbij processen op beide schaalniveaus (populatie en metapopulatie) spelen. Bij een negatieve geboorte-sterftebalans is duurzaam voorkomen niet mogelijk (maar kan het nog lang duren voor de soort daadwerkelijk verdwenen is). Bij een net positieve balans, met reële kans op lokaal uitsterven, kan een netwerk met grote kernen en goede verbindingen (kleine afstanden en weerstanden) de kolonisatie-extinctiebalans net positief maken waardoor duurzaam voorkomen mogelijk is. Bij een sterk positieve geboorte/sterftebalans is de kans groot dat de kolonisatie/extinctiebalans ook positief is. Arealranden hangen dus zowel samen met leefcondities als met ruimtelijke configuratie van het habitat. Waarbij ook nog opgemerkt kan worden dat geschikte leefcondities (habitat) soms schaarser worden naar de areaalranden toe, omdat dezelfde processen die spelen voor de soorten waar we naar kijken ook spelen voor hun habitat (met name dieren die van planten/vegetaties afhankelijk zijn). Metapopulatiemodellen zijn een belangrijke tool om het al dan niet verschuiven van metapopulaties in versnipperd landschap onder invloed van klimaatverandering te verklaren en te voorspellen (Thomas & Hanski, 2004).

4 Responsgroepen voor de gevoeligheid van soorten voor klimaatverandering

In het kader van de “Convention on Biological Diversity 2010” (www.cbd.int) bestaat behoefte aan een indicator waarmee de effecten van klimaatverandering op de biodiversiteit gemonitord kunnen worden (Nijhof et al., 2007). De vraag is dan welke eigenschappen bepalen of soorten gevoelig zijn voor klimaatverandering. Voor het beantwoorden van deze vraag is een literatuurstudie uitgevoerd naar soorten die nu al reageren op klimaatverandering en modelstudies waarmee toekomstige reacties worden voorspeld. In deze literatuurstudie heeft de nadruk gelegen op soorten die in Nederland voorkomen of waarvan het verspreidingsgebied zich vlak ten zuiden of oosten van Nederland bevindt. Daarnaast heeft de studie zich geconcentreerd op soorten die een speciale beschermde status hebben in het natuurbeleid: doelsoorten van de EHS, en soorten van de Vogelrichtlijn en de Habitatrichtlijn. De indeling van soorten in responsgroepen kan als basis dienen voor een indicatorsysteem, waarmee de effecten van klimaatverandering op de biodiversiteit kunnen worden gemonitord.

4.1 Afbakening analyse responsgroepen

Wij richten ons primair op de effecten van klimaatverandering die direct te herleiden zijn tot veranderingen in het duurzaam voorkomen van soorten:

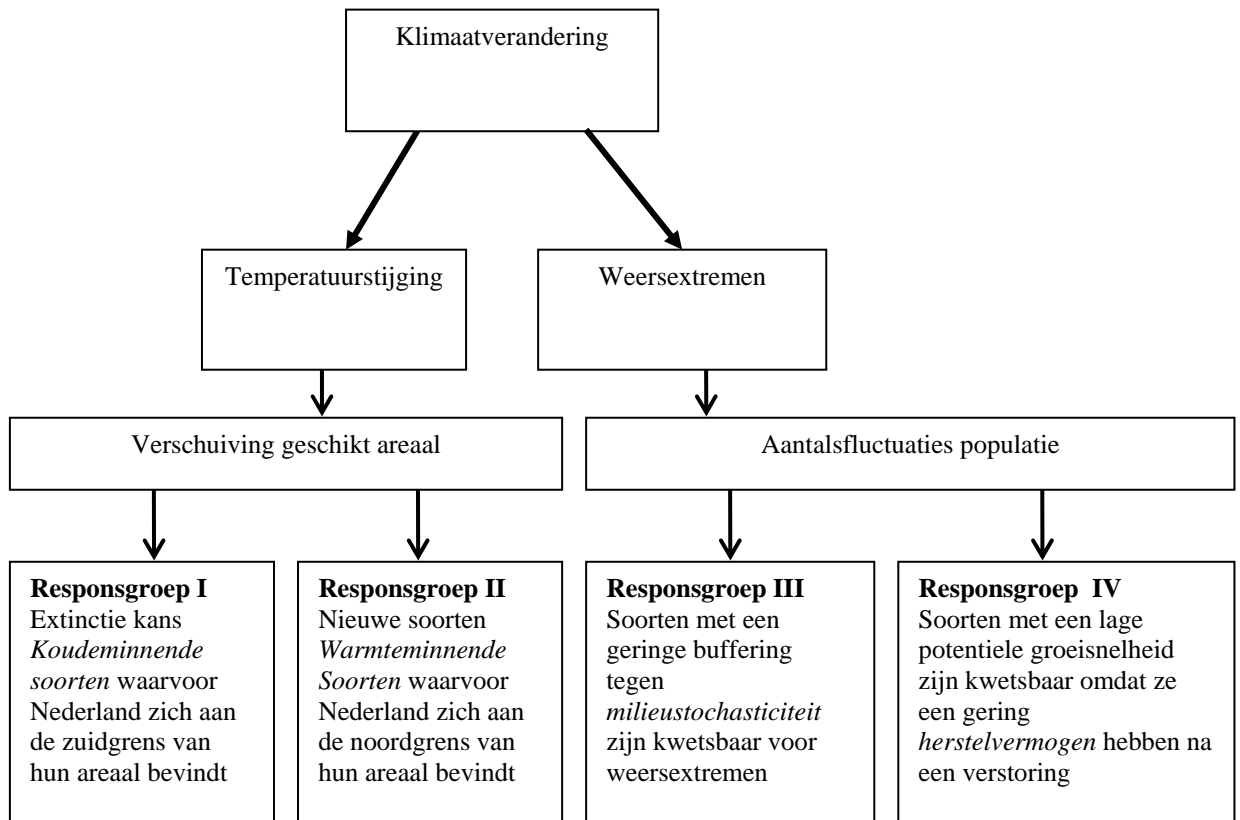
1. veranderingen in de geografische verspreiding als gevolg van de toename van de temperatuur en neerslag;
2. aantalfuctuaties van populaties als gevolg van het vaker voorkomen van weersextremen.

Wij richten ons in deze analyse niet op de fenologische veranderingen van soorten, omdat een verandering in de fenologie nog niet direct tot een verandering op populatieniveau hoeft te leiden en dus geen invloed hoeft te hebben op het duurzaam voorkomen. De fenologische respons van soorten, zoals de vroegere start van het reproductieseizoen, vruchtafzetting e.d., zijn vooral belangrijk wanneer ze de interactie tussen soorten beïnvloeden. Pas wanneer een fenologische verandering gevolgen heeft voor de interactie tussen soorten kan dit leiden tot een achteruitgang of vooruitgang in het voorkomen van soorten.

Ook richt deze risicoanalyse zich niet op veranderingen in interacties tussen soorten als gevolg van klimaatverandering. Veranderingen in soortinteracties zijn zeker belangrijk en kunnen ook gevolgen hebben voor het duurzaam voorkomen van soorten. Echter in de literatuur zijn nog maar weinig voorbeelden voorhanden hoe klimaatverandering inwerkt op soortinteracties. Bovendien werken soortinteracties niet overal hetzelfde uit. Soortinteracties zijn zeer complex en dit vraagt noodgedwongen om gedetailleerde meerjarige studies. Dergelijk onderzoek is voor een risicoanalyse te complex en levert ook geen generaliseerbare resultaten op.

Het lokaal genetisch adaptatievermogen van soorten wordt hier verder niet in beschouwing genomen, omdat hier in de literatuur nog zeer weinig van bekend is.

In figuur 9 is de relatie tussen klimaatverandering en de effecten op soorten schematisch weergegeven. Hieruit komen een aantal factoren naar voren waarmee soorten geïdentificeerd kunnen worden die een verhoogd risico lopen in hun duurzaam voorkomen als gevolg van klimaatverandering.



Figuur 9 Schematisch overzicht hoe op basis van de belangrijkste processen van klimaatverandering soorten die een verhoogd risico lopen geïdentificeerd kunnen worden. Hierbij zijn twee hoofdcassen te onderscheiden. De respons van soorten op temperatuurstijging heeft een directe relatie met het huidige areaal van de soort en de positie van Nederland in dat areaal. Het vaker optreden van weersextremen heeft vooral negatieve gevolgen voor soorten die gevoelig zijn voor aantalsfluctuaties van de populatie en soorten met een gering herstelvermogen.

4.2 Temperatuurstijging leidt tot areaalverschuivingen

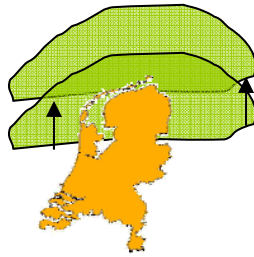
De temperatuurstijging als gevolg van klimaatverandering heeft bij veel soorten een verandering in het potentiële verspreidingsgebied tot gevolg, waarbij soorten zich terugtrekken bij de warme areaalgrens en soorten zich juist uitbreiden naar regionen die voorheen te koud waren (Parmesan et al., 1999; Bakkenes et al., 2002). De reactie

van soorten op de temperatuurstijging heeft een directe relatie met de klimatologische tolerantie van een soort. Met andere woorden: wanneer een soort koudeminnend is dan uit zich dit in een relatief noordelijk areaal. Een warmteminnende soort heeft een relatief zuidelijk areaal. Hiermee is de ligging van het huidige areaal van de soort een belangrijke factor voor de te verwachte respons op klimaatverandering (Hill et al., 2002).

Soorten zullen vooral aan de randen van hun areaal reageren op klimaatverandering. Bij het bepalen van de mogelijke gevolgen op het duurzaam voorkomen van een soort in Nederland gaat het er om hoe de huidige Europese verspreiding van de soort eruit ziet en waar Nederland zich in dit areaal bevindt. Naarmate Nederland zich meer aan de rand van het verspreidingsgebied bevindt is de kans groter dat er ook in Nederland een verandering in het voorkomen van de soort zal plaatsvinden. Wanneer Nederland zich in het centrum van het areaal bevindt ligt een verandering in de verspreiding minder voor de hand. De ligging van Nederland in het areaal van een soort en de te verwachten respons op klimaatverandering is schematisch weergegeven in figuur 10.

Responsgroep I : koudeminnende soorten voorkomen in Nederland bedreigd

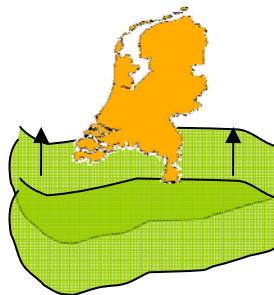
↑
klimaatverandering



Koudeminnende soorten met een noordelijke verspreiding, waarbij Nederland zich aan de zuidgrens van het areaal bevindt

Responsgroep II : warmteminnende soorten voorkomen gaat vooruit of soort koloniseert

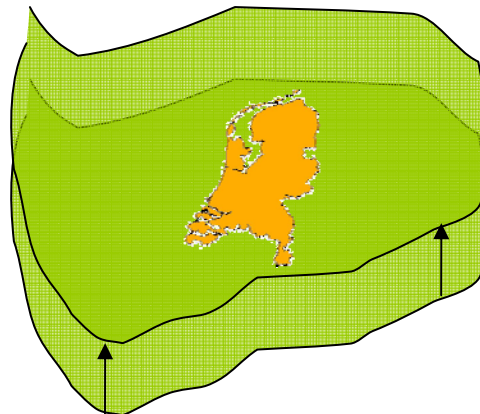
↑
klimaatverandering



Warmteminnende soorten met een zuidelijke verspreiding, waarbij Nederland zich aan de noordgrens van het areaal bevindt

Soort in Nederland niet gevoelig voor temperatuurstijging

↑
klimaatverandering



Soorten met een brede Europese verspreiding en/of soorten waarvoor Nederland zich in het centrum van het verspreidingsgebied bevindt.



Figuur 10 Responsgroep I. Koudeminnende soorten met een noordelijk verspreidingsgebied in Europa lopen het risico op termijn uit Nederland te verdwijnen. Responsgroep II Warmteminnende soorten met een zuidelijk verspreidingsgebied in Europa kunnen zich in Nederland uitbreiden. Soorten met een brede Europese verspreiding, waarbij Nederland zich in het centrum van et verspreidingsgebied bevindt. Voor deze soorten worden geen effecten van temperatuurstijging op het voorkomen in Nederland verwacht.

Processen aan areaalranden

Zoals is toegelicht in het kader over “Populatieprocessen en klimaatverandering” op pagina 30, is het areaal van een soort het resultaat van een groot aantal abiotische en biotische processen, waarbij de klimatologische omstandigheden een belangrijke rol spelen. De dichtheden aan de randen van het areaal van een soort zijn vaak lager, doordat de abiotische omstandigheden hier niet langer optimaal zijn en er een verdunning van het geschikte leefgebied optreedt (Holt et al., 2005). De soort bevindt zich hier in feite aan de rand van zijn mogelijkheden. Klimaatverandering zorgt voor een verschuiving van het potentieel geschikte areaal, waardoor de omstandigheden aan de areaalranden verbeteren of juist achteruitgaan (figuur 11).

Veranderingen in dichtheden

Een van de eerste indicaties dat een soort reageert op klimaatverandering is een verandering in de dichtheden van populaties aan de randen van het areaal. Wanneer de omstandigheden gunstiger worden bijvoorbeeld door een verhoogde reproductie of een lagere sterfte nemen de dichtheden van populaties toe. Bij het ongunstiger worden van de klimatologische omstandigheden nemen de dichtheden juist af.

Veranderingen in het evenwicht tussen lokale extinctie en kolonisatie

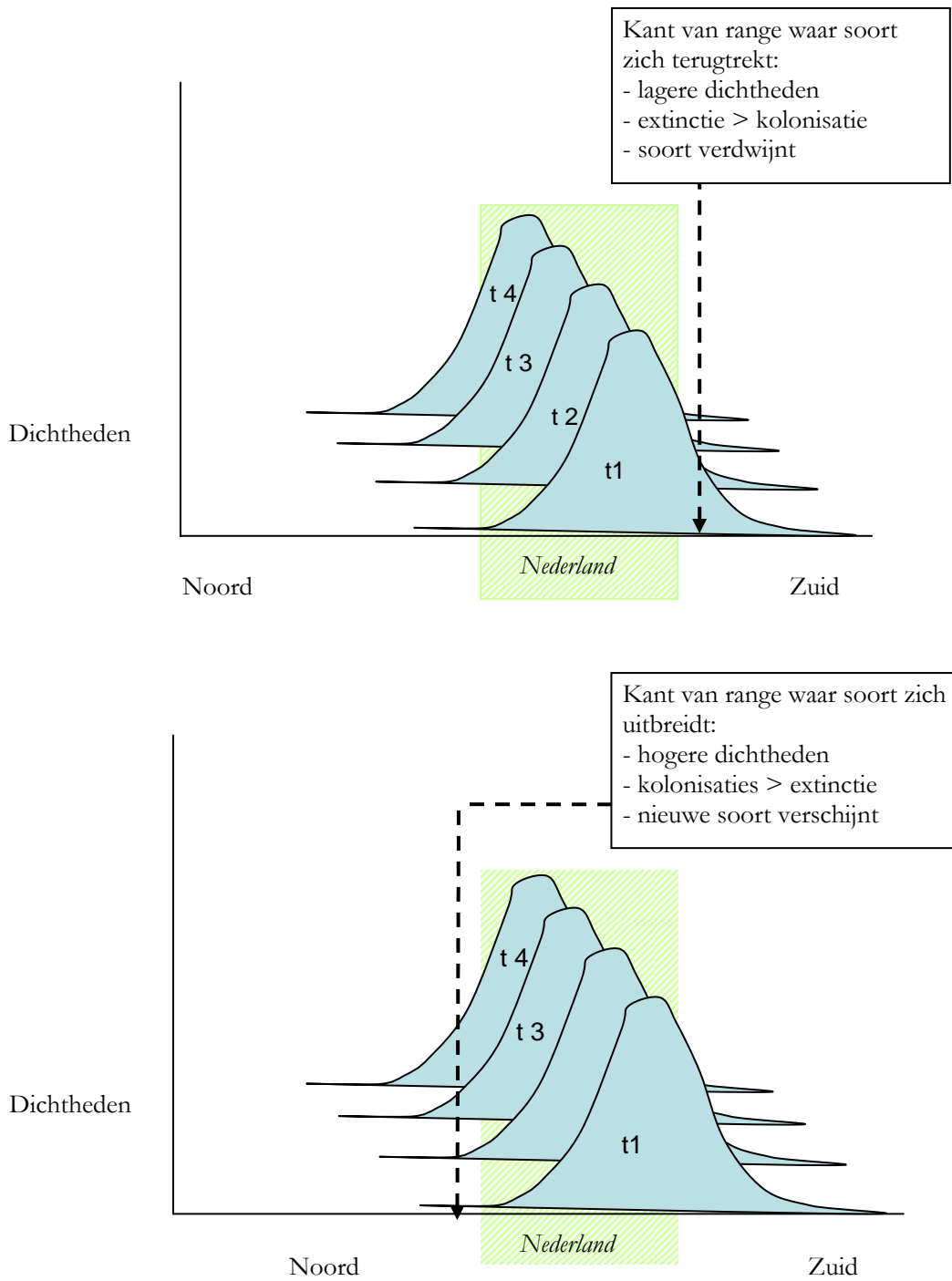
In een metapopulatie vinden regelmatig kolonisaties en extincties plaats. Wanneer extincties en kolonisaties in de tijd in evenwicht zijn is er sprake van een duurzame situatie. Aan een verschuiving van areaalgrenzen als gevolg van klimaatverandering gaat een verandering in het evenwicht tussen kolonisatie en extinctie vooraf. Voor soorten, waarvoor de klimatologische omstandigheden gunstiger worden, zal in de uitbreidingszone het aantal kolonisaties groter zijn dan het aantal extincties. Bij soorten die achteruit gaan als gevolg van de veranderde klimatologische omstandigheden zijn het aantal extincties in de meerderheid t.o.v. de kolonisaties.

Verschuiving van het areaal

Tenslotte zullen hogere dichtheden en een toename van het aantal kolonisaties ten opzicht van het aantal extincties leiden tot een uitbreiding van het areaal. Een randvoorwaarde hierbij is dat er zich in de klimatologische geschikt geworden randzone inderdaad geschikt leefgebied bevindt op een voor de soort overbrugbare afstand (zie hoofdstuk 3). In de areaalrand waar de klimatologische omstandigheden ongunstiger worden kunnen lagere dichtheden en een disbalans tussen kolonisatie en extinctie ten gunste van de extincties uiteindelijk het verdwijnen van de soort tot gevolg hebben. De areaalgrens trekt zich terug.

Op basis van bovenstaande processen kunnen twee zogenaamde responsgroepen (clusters van soorten) worden onderscheiden:

- koudeminnende soorten waarvan de zuidelijke areaalgrens zich terugtrekt;
- warmteminnende soorten waarvan de noordelijke areaalgrens zich uitbreidt.



Figuur 11 Geografische positie van het areaal op verschillende tijdstippen t ten opzichte van Nederland. Aan de noordzijde van het areaal breidt de soort zich uit richting polen en/of hogere hoogtes als gevolg van de opwarming van het klimaat. Aan de zuidzijde van het areaal trekt de soort zich terug.

4.2.1 Responsgroep I Koudeminnende soorten waarvan de zuidgrens van het areaal zich in Nederland bevindt

Voor koudeminnende soorten worden de klimatologische omstandigheden ongunstiger aan de zuidkant van hun areaal en in lager gelegen gebieden. Deze soorten lopen een verhoogd risico om achteruit te gaan en op termijn uit Nederland te verdwijnen (zie figuur 10, responsgroep I). Indicatoren voor een zich terugtrekkend areaal zijn (zie figuur 11):

1. Dichtheden aan de rand van het areaal nemen af, populaties worden kleiner. Uit de analyse van populatietrends van vogelsoorten in Frankrijk (Julliard et al., 2004) blijken de dichtheden van vogelsoorten met een relatief noordelijke verspreiding significant vaker achteruit gegaan te zijn.

2. Populaties in de randzone van het areaal lopen een verhoogd risico tot uitsterven. Hierdoor kunnen de processen van lokale extinctie en kolonisatie uit evenwicht raken.

Parmesan et al. (2005) heeft op basis van een tijdreeks met verspreidingsdata aangetoond dat de Edith's checkerspot butterfly (*Euphydryas editha*) een toename van het aantal extincties liet zien aan de zuidgrens van zijn verspreidingsgebied.

3. Het areaal van een soort trekt zich terug naar het noorden en de soort verdwijnt.

Modellen waarmee areaalverschuivingen worden voorspeld laten voor soorten met een relatief noordelijke verspreiding een terugtrekking van het areaal richting Noordpool en bergopwaarts zien (Pearson et al., 2002; Bakkenes et al., 2002; Thuiller, 2004). Bakkenes et al. (2002) hebben de veranderingen van potentiële verspreidingsgebieden in Europa voor 1397 plantensoorten gemodelleerd, gebaseerd op klimaatvoorspellingen in 2050. In 44% van het gemodelleerde Europese gebied verdwijnen 32% of meer van de soorten die er in 1990 nog waren. Nieuwe soorten maken meer dan 50% van de soorten uit in 40% van de oppervlakte van Europa (hierbij is geen rekening houdend met gelimiteerde dispersie). In Nederland, de lage delen van de Benelux en Duitsland verdwijnen 20-30% van de soorten. In het algemeen is een verschuiving van arealen naar het noorden te zien.

Er zijn veel empirische studies waarin een correlatie is gevonden tussen het voorkomen van soorten in de tijd en bepaalde klimaatveranderingen in diezelfde periode. Het blijkt dat de processen rond areaaluitbreiding sneller verlopen dan rond areaalterugtrekking. Hill et al. (2002) concluderen op basis van een analyse van veranderingen in de verspreiding van vlinders in Groot Brittannië dat soorten zich vaker hebben uitgebreid dan dat er terugtrekking van het areaal is geconstateerd. Het is aannemelijk dat effecten van areaalterugtrekking langzamer verlopen dan areaaluitbreiding (zie ook het kader "Populatieprocessen en klimaatverandering" op pagina 30).

Bij vogels is al wel een achteruitgang in de dichtheden geconstateerd van koudeminnende soorten. De achteruitgang van dichtheden aan de zuidgrens van het areaal is een eerste indicatie dat een soort achteruitgaat als gevolg van klimaatverandering (figuur 11). Julliard et al (2004) hebben achteruitgang in

dichtheden van 77 vogelsoorten onderzocht in Frankrijk over een periode van 12 jaar. De onderzochte soorten waren gemiddeld 14% in dichtheid achteruit gegaan over een periode van 12 jaar (1989-2001). De neergaande trend was ondermeer gecorreleerd met de gemiddelde breedtegraad van de distributie in Frankrijk. Met name soorten met een relatief noordelijke verspreiding waren achteruit gegaan (figuur 4).

4.2.2 Responsgroep II Warmteminnende soorten waarvan de noordgrens van het areaal zich in (de buurt van) Nederland bevindt

Voor warmteminnende soorten worden de klimatologische omstandigheden gunstiger aan de noordkant van hun areaal. Deze soorten hebben een kans op uitbreiding en nieuwe soorten kunnen Nederland op termijn koloniseren (zie figuur 10, responsgroep II). Indicatoren voor een uitbreidend areaal zijn (zie figuur 11):

1. Dichtheden aan de rand van het areaal nemen toe, populaties worden groter.
2. Er vinden relatief veel kolonisaties plaats in de randzone van het areaal, terwijl het aantal lokale extincties afneemt.

Het areaal van Edith's checkerspot butterfly (*Euphydryas editha*) heeft zich noordwaarts verplaatst. Terwijl er extinctie aan de zuidgrens van zijn areaal plaatsvond werd dit gecompenseerd door kolonisatie aan de noordgrens (Parmesan et al., 2005).

3. Het areaal van een soort breidt zich uit naar het noorden en er verschijnen nieuwe soorten.

Er zijn zeer veel studies waarin tijdreeksen van verspreidingsdata zijn geanalyseerd, waaruit blijkt dat soorten in de laatste decennia hun areaal naar het noorden of bergopwaarts hebben uitgebreid. Het gaat hierbij om diverse taxonomische groepen (Parmesan & Yohe, 2003). Ook modellen waarmee areaalverschuivingen worden voorspeld laten voor veel soorten een uitbreiding van het areaal richting Noordpool en bergopwaarts zien (Pearson et al., 2002; Bakkenes et al., 2002; Thuiller, 2004).

Bij welke afstand tot Nederland van het huidige areaal zou een soort Nederland in de toekomst mogelijk kunnen bereiken? Dit hangt af van het tempo van opwarming, de tijdshorizon en van het koloniatietempo van de soort. Een verandering van +3°C heeft bijvoorbeeld een verschuiving van de isothermen met 300-400km naar het noorden tot gevolg (Hughes, 2000).

Tamis et al. (2003) vonden voor Nederland een sterke toename van 'warmte tolerante' plantensoorten in de periode 1985-1999 vergeleken met de periode van 1975-1984. Tussen deze periodes was ook een toename in temperatuur te zien.

Thomas & Lennon (1999) hebben in Groot Brittannië een noordelijke verschuiving van het areaal van 59 vogelsoorten geconstateerd. De gemiddelde snelheid van de noordwaartse uitbreiding bedroeg 19 km in een periode van 20 jaar.

4.3 Risicofactoren als reactie op weersextremen

Weersextremen hebben grotere aantalfluctuaties van populaties tot gevolg, hetgeen tot het (lokaal) uitsterven van populaties kan leiden (Easterling et al., 2000a, 2000b). In de literatuur is nog relatief weinig te vinden over de effecten van weersextremen op de duurzame overleving van soorten. Weersextremen zijn zeldzaam en daardoor moeilijker te relateren aan veranderingen in het voorkomen van soorten. Voorbeelden van weersextremen in de Nederlandse regio zijn bijvoorbeeld een koud nat voorjaar, een lange hete periode in de zomer, of een zeer zachte winter. Een opeenvolging van ongunstige weersomstandigheden kan tot sterfte van individuen leiden of tot het mislukken van de reproductie. Easterling et al. (2000a, 2000b) geven een overzicht van waargenomen weersextremen en gevolgen voor flora en fauna populaties.

Soorten die gevoelig zijn voor aantalfluctuaties hebben een verhoogd risico bij het optreden van weersextremen. Soorten die slecht gebufferd zijn tegen milieuvaryatie, zoals koudbloedige soorten zijn relatief gevoelig voor aantalfluctuaties. Daarnaast lopen soorten met een geringe potentiële groeisnelheid van de populatie, zoals soorten met een lange generatietijd en/of een gering aantal nakomelingen, een verhoogd risico omdat zij een gering herstelvermogen hebben na een slechte periode. Deze soorteigenschappen worden gebruikt voor het definiëren van twee responsgroepen die gerelateerd zijn aan weersextremen:

- soorten met een geringe buffering voor milieustochasticiteit, en
- soorten met een beperkte potentiële groeisnelheid.

Naast deze zeer algemene soorteigenschappen is het ook denkbaar dat gevoeligheid voor weersextremen juist een zeer specifieke interactie is tussen de soorteigenschappen en de weersomstandigheden. Als een natte koude periode bijvoorbeeld ongunstig is voor de overleving van de jongen, bepaalt het samenvallen van de reproductie met een koude natte periode of de reproductie mislukt.

Ook is het mogelijk dat soorten uit bepaalde ecosysteemttypen gevoeliger zijn voor weersextremen. Zo is het denkbaar dat soorten uit natte ecosystemen extra gevoelig zijn voor droge hete perioden in de zomer (zie hoofdstuk 5).

4.3.1 Responsgroep III soorten met een geringe buffering voor milieustochasticiteit

Soorten verschillen in hun gevoeligheid voor milieuvaryatie. Soorten die slecht gebufferd zijn tegen de variatie van abiotische omstandigheden in hun omgeving zullen ook meer last hebben van de toename in weersextremen als gevolg van klimaatverandering. Koudbloedige soorten, zoals insecten, amfibieën (Green, 2003) en reptielen (Altwegg et al., 2005) zouden daarom een verhoogd risico kunnen lopen op aantalschommelingen van de populatie. Aantalschommelingen verhogen de kans op lokale extinctions, hetgeen ongunstig is voor de duurzame overleving van populatienetwerken (Green, 2003). Zeker als deze aantalschommelingen heftiger worden en ook vaker optreden.

Echter gunstige pieken in jaren dat de omstandigheden uitzonderlijk gunstig zijn kunnen ook een voordeel zijn voor soorten omdat ze in een dergelijk jaar bijvoorbeeld verder weg gelegen leefgebieden kunnen koloniseren.

4.3.2 Responsgroep IV soorten met een beperkte potentiële groeisnelheid

De potentiële groeisnelheid van een soort bepaalt hoe snel deze in staat is zich na een dal in de populatieomvang te herstellen. Het aantal nakomelingen, de generatietijd en de levensverwachting zijn factoren die bepalen hoe snel soorten zullen reageren op klimaatverandering (Thomas & Hanski, 2004). Wanneer de reproductie mislukt of er is een hoge sterfte van adulte dieren, bijvoorbeeld als gevolg van een overstroming, neemt de populatie in aantal af. Soorten met een lange generatietijd en weinig nakomelingen per generatie zullen slechts langzaam kunnen herstellen na een ongunstige periode. Als de verstoringen extremer worden en elkaar sneller opvolgen lopen deze soorten het risico dat ze opnieuw een verstoring krijgen zonder dat ze hersteld waren van de vorige. Hierdoor neemt de kans op extinctie van populaties toe (Henle et al., 2004).

4.4 Versnippering als extra risicofactor

Zowel de respons op temperatuurstijging als de respons op weersextremen worden beïnvloed door de ruimtelijke samenhang van het huidige en toekomstige leefgebied (zie hoofdstuk 3). Soorten zullen alleen in staat zijn een verschuiving van hun areaal te volgen mits deze nieuwe leefgebieden binnen de range van hun dispersievermogen liggen. Het herstelvermogen van populaties na het optreden van weersextremen (milieustochasticiteit) hangt af van de omvang en ruimtelijke samenhang van populaties (Foppen et al., 1999). Vooral de combinatie van grote mate van milieustochasticiteit en versnippering levert problemen op voor metapopulaties (Green, 2003; Henle et al., 2004). Soorten die gevoelig zijn voor versnippering lopen een extra risico, dat zij onvoldoende in staat zullen zijn de effecten van klimaatverandering op te vangen. Eigenschappen die soorten gevoelig maken voor versnippering hebben betrekking op het dispersievermogen van de soort, de manier van dispersie en de oppervlaktebehoefte van soorten (Broekmeijer & Steingrover, 2001).

4.5 Uitwerking indicator klimaatverandering: warmte- en koudeminnende responsgroepen

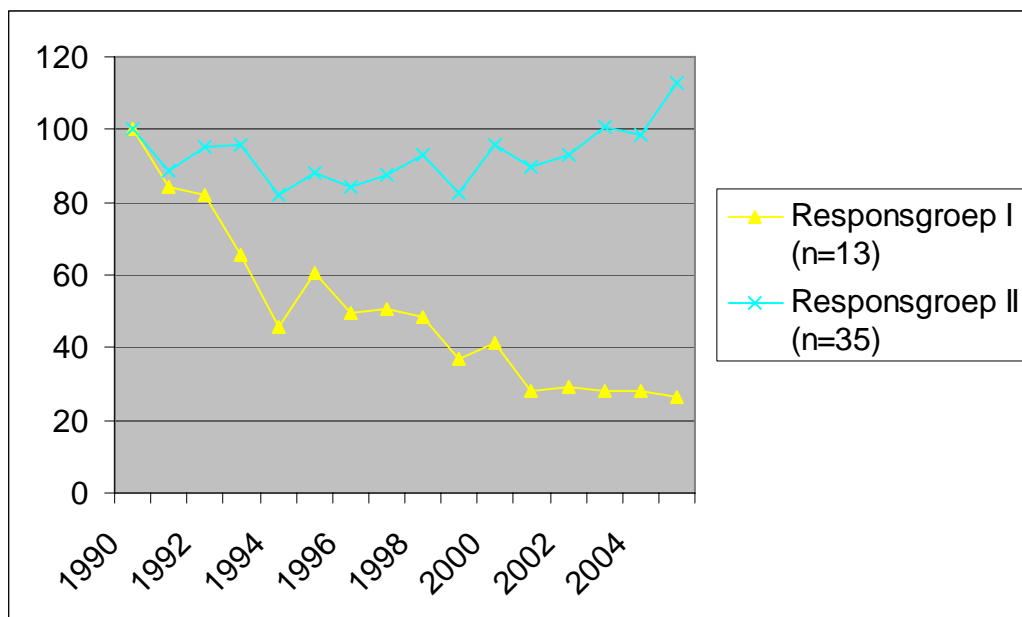
In een analyse voor het Milieu en Natuurplanbureau (Nijhof et al., 2007.) is getoetst of voor soorten behorend tot responsgroep I Koudeminnend en responsgroep II Warmteminnend een verandering in het voorkomen in Nederland kan worden geconstateerd.

De toekenning van soorten aan de responsegroepen berust op verschillende bronnen:

1. Klimaat-envelopmodellen. Dit type model projecteert het toekomstige verspreidingsgebied van een soort op basis van een aantal klimaat- en bodemparameters van het huidige verspreidingsgebied en voorspellingen hoe het klimaat zal veranderen.
2. Statistische analyse. Hierbij wordt naar een correlatie gezocht tussen veranderingen in het verspreidingsgebied van soorten in 2 tijdsperioden en veranderingen van het weer in dezelfde periode. Voorbeelden zijn het onderzoek van Warren et al. (2001) voor dagvlinders en van Tamis et al. (2001) voor planten.
3. Expert inschattingen op basis van verspreidingsgebied.

De *Klimaat Response Database* is een database die voor soorten aangeeft tot welke responsegroepen ze behoren op basis van hun reactie op klimaatverandering. Deze database wordt in de toekomst verder uitgebreid en is beschikbaar op CD-ROM.

Het blijkt dat de populatietrend sinds 1990 van de koudeminnende responsegroep gemiddeld is achteruit gegaan, terwijl de warmteminnende responsegroep gemiddeld een licht positieve populatietrend vertoont (figuur 12). De populatietrends van beide groepen verschillen significant van elkaar. Hoewel deze resultaten zijn gebaseerd op geringe aantallen soorten zijn de resultaten in overeenstemming met de verwachtingen. Dit vraagt om een nadere uitwerking van deze indicatoren.



Figuur 12 Gemiddelde populatietrend voor responsegroep I, koudeminnende soorten en responsegroep II warmteminnende soorten. Het verschil in populatietrend tussen responsegroep I en responsegroep II is significant (Nijhof et al., 2007).

5 Welke ecosystemen zijn relatief gevoelig voor klimaatverandering?

5.1 Inleiding

In dit hoofdstuk is een overzicht gemaakt van de effecten op ecosystemen, op basis van een literatuurstudie en expertinschatting. In hoofdstuk 5.2 worden de effecten van klimaatverandering op de afzonderlijke ecosysteemtypen besproken. In hoofdstuk 5.3 is een inschatting gemaakt welke ecosystemen het sterkst met veranderingen als gevolg van klimaatverandering te maken krijgen. Voor deze analyse is rekening gehouden met directe abiotische effecten en de mate van versnippering van het ecosysteemtype.

5.2 Overzicht effecten klimaatverandering op ecosystemen

De ecosysteemtypen zijn ingedeeld in natuurdoelen en bestaan uit een cluster van natuurdoeltypen (Bal et al., 2001). Sommige natuurdoelen zijn opgesplitst wanneer de gevoeligheid voor klimaatverandering binnen het doeltype ongelijk is verdeeld. Door middel van verwijzingen naar literatuur is aangegeven welke effecten bekend zijn. Daar waar geen verwijzingen zijn gegeven is dit gebaseerd op expert kennis. Tabel 1 geeft een samenvatting van de belangrijkste effecten.

5.2.1 Beekboslandschap

In de lager gelegen beekdalgraslanden zijn de veranderingen als gevolg van klimaatveranderingen beperkt en in veel berekende scenario's zelfs positief. In de hoger gelegen infiltratiegebieden is de gevoeligheid voor klimaatverandering aanzienlijk. Er zal een verschuiving naar drogere vegetaties plaatsvinden door de stijging van de temperatuur en dientengevolge een toename van de verdamping. De soortensamenstelling verandert en nattere soorten zullen verdwijnen (Van Walsum et al., 2002). Door de grotere fluctuaties in waterstanden zullen overstromingen fysieke schade veroorzaken aan de kruidenvegetatie, wat ervoor zorgt dat het soortenaantal afneemt. Dit betekent een toename van soorten als platwormen, watermijten, steenvliegen, libellen, waterkevers en waterwantsen en een afname van soorten als vedermuggen en weinig borsteldragende wormen. Zeggesoorten zullen afnemen en beekdalgraslanden uit het *Oenanthe-Brometum* nemen toe.

5.2.2 Zandboslandschap

De invloed van klimaatveranderingen op zandboslandschappen is gering doordat dit ecosysteem van zichzelf al droger is en dus minder sterk reageert op verdroging. Wanneer het te droog wordt leidt dit tot groeireductie (de Vries et al., 2007). Een

direct effect van temperatuur is er niet. Fysieke schade aan de kruidlaag bij extreme regenval, zoals in beekdalen als gevolg van overstromingen, geldt ook voor zandboslandschappen.

5.2.3 Rivierenlandschap

De winterafvoer in Rijn en Maas zullen toenemen, 3-10% voor de Maas en 5-20% voor de Rijn in 2050 (MNP, 2005). De zomerafvoer neemt af door extra verdamping waardoor grotere gebieden eerder droogvallen en verdroging zal toenemen (Hossell et al., 2000). De grotere fluctuaties in afvoer veroorzaken veranderingen in erosie- en sedimentatieprocessen. Deze processen vormen de motor achter het ontstaan van leefgebieden als oeverwallen, nevengeulen, wielen, slikoevers, zandige rivierstranden, uiterwaarden en natuurlijk ook de hoofdstroom (Roos et al., 2004).

Voor het rivierecosysteem betekent een grotere dynamiek een grotere habitatdiversiteit, waardoor de gevolgen niet negatief hoeven te zijn. De verschillende klimaateffecten kunnen per soort en dus per ecosysteem zowel positief als negatief uitpakken. Het is goed mogelijk dat schaars geworden riviernatuur zoals ooibossen, oeverwallen en rivierduinen kunnen profiteren van een grotere rivierdynamiek (Roos et al., 2004). Veel uiterwaarden zijn nu nog in gebruik als landbouwgebieden. Veranderingen in landgebruik als gevolg van meer/langdurigere overstromingen hebben een groot effect op de ecologische waarde van de uiterwaarden (Roos et al., 2004). Meer overstromingen maakt dat de oppervlakte aan natte bossen/zachthoutooibossen en moerassige rivieruiterwaarden zal toenemen ten koste van relatieve droge ecosystemen als rivierduinen en hardhoutooibos. Vestiging van pionierssoorten wordt mogelijk, maar er bestaat echter ook een risico tot verruiging (Roos et al., 2004).

Ook adaptatiemaatregelen om het overstromingsgevaar te beteugelen, zoals het aanleggen van nevengeulen en het afgraven van uiterwaarden, kunnen voordelig uitpakken voor de natuur (Roos et al., 2004).

Daarnaast heeft bij de monding van rivieren de toenemende invloed van zout water door de stijgende zeespiegel zijn invloed op de soortensamenstelling (www.klimaatportaal.nl).

Een grotere (rivier)dynamiek en verandering in watertemperatuur kunnen effect hebben op de waterkwaliteit, het sedimentatieproces en daarmee indirect ook op het aquatische voedselweb.

5.2.4 Laagveenlandschap

Volgens Hossell et al. (2000) zullen nattere en warmere condities geen effect hebben als het laagveen intact is. In verdroogde laagveengebieden zal een verminderde gemiddelde neerslag in de zomer leiden tot een verhoogde decompositie, en dus inklinking.

Een grotere fluctuatie in waterstanden werkt verzuiging en decompositie in de hand. (De Vries et al., 2007).

5.2.5 Zeekleilandschap

In kleigebieden zullen verdrogingseffecten minder sterk optreden dan in laagveengebieden, door de capillaire werking van de klei. In de natuurdoelen “Brak kleimoeras” en de “Zoetwatergetijdenlandschappen” vindt geen verdroging maar verzilting plaats. De verwachte zeespiegelstijging maakt de kans op verzilting groter. Een grotere dynamiek in overstromingen leidt tot meer overstromingsschade.

5.2.6 Duinlandschap

Van duinen wordt verwacht dat ze relatief sterk en snel op klimaatverandering zullen reageren omdat het geologisch jonge gebieden zijn (Boer & De Groot, 1990). Hogere delen en duinen met goed ontwikkelde vegetaties zijn niet gevoelig voor klimaatverandering omdat deze duinen al relatief droog en warm zijn.

Door de stijgende zeespiegel gaat erosie een steeds grotere rol spelen langs de kust. In meer natuurlijke dynamische omstandigheden zouden de duinen door verstuing landinwaarts verschuiven, maar langs de Nederlandse kust zijn de duinen statisch en daarmee een relatief kwetsbare zone. Kwakernaak et al. (1998) geven een schatting van duinverlies bij 30 cm zeespiegelstijging van 50-100 m met de huidige zandsuppleties en 100-225 m zonder de huidige zandsuppleties aan.

Door de duinversmalling die het gevolg is ontstaat er een grondwaterstanddaling. Dit leidt tot achteruitgang van de kwaliteit van duinvegetaties. Natte duinvalleien worden zeldzamer. Droogte tolerante soorten nemen toe (xerofyten en diep wortelende soorten; Hossell et al., 2000). De toenemende temperatuur leidt tot extra groei van C4-grassen, wat opnieuw extra verzuiging tot gevolg heeft, waardoor de duinen meer zullen worden vastgelegd (Van der Meulen, 1990). Pionierstadia verdwijnen, wat leidt tot een verlies aan biodiversiteit. Daarnaast gaat de zone met intensieve saltspray verschuiven, waardoor vegetaties ook gaan schuiven.

5.2.7 Grote wateren en Meren

Voor grotere wateren geldt dat de oeverzone meer met extremen in wateraanbod te maken krijgt. Hierdoor zal de door water beïnvloede zone uitbreiden, wat een toename in oppervlakte van grote wateren tot gevolg heeft.

In de grote (stilstaande) wateren zal door de hogere gemiddelde voorjaar- en zomer temperatuur de groei van kroos en algen eerder starten, waardoor de productie van plantaardig materiaal toeneemt. De stijgende temperatuur leidt tot een afname van zuurstof in de wateren waardoor de algenbloei gestimuleerd wordt. Algen groei verhindert de ontwikkeling van waterplanten en soorten die afhankelijk zijn van helder water (bijvoorbeeld bepaalde vissoorten). Zuurstofbehoefte vissoorten als snoek, voorntsoorten, baars en snoekbaars zullen vervangen worden door soorten als

karper, kleine modderkruiper en zeelt die wel goed tegen lage zuurstofgehalten kunnen (Roos et al., 2004). Er zullen vaker plaagsoorten en ziektes (botulisme, blauwalgen) optreden (MNP, 2005; Loeve, 2006).

In meren ontstaan door de toenemende temperatuur en verminderde gemiddelde neerslag in de zomer grotere fluctuaties in waterstanden en bestaat het risico op geheel droogvallen voor kleinere wateren. Verder zijn dezelfde problemen als gevolg van de stijgende temperatuur met algengroei te verwachten als wat geldt voor grote wateren.

5.2.8 Getijdengebied en Brak water

20% van alle kustecosystemen wordt bedreigd door afsmelten van gletsjers en zee-ijs (IPPC 2001; Roos et al., 2004). De verwachting is dat de zeespiegel in de Waddenzee tot 2100 tussen de 35-85 (60cm als centrale waarde) zal stijgen (Van den Hurk et al., 2006).

Kwelders worden op twee manieren beïnvloed door klimaatverandering:

- 1) door winderosie en golven ontstaan kliffen en slaan de kwelders plaatselijk af;
- 2) direct effect van temperatuurstijging op de begroeiing.

Het afslaan van kwelders hoeft niet veel effect te hebben zolang het natuurlijke proces van af- en aanvoer van water en slib voldoende is. Pas vanaf een zeespiegelstijging van 40-60cm per eeuw wordt dit onvoldoende. Wanneer de afslag niet meer door het natuurlijke proces gecompenseerd kan worden ontstaat 'coastal squeeze'. Dit geldt zeker ook wanneer de afslag en zeespiegelstijging gecombineerd worden met een gefixeerde kustverdediging, waardoor landinwaarts verschuiven van de kwelders niet mogelijk is (Hossell et al., 2000). Landaanwinning t.b.v. natuur kan dit weer deels compenseren (Kwakernaak et al., 1998). Oost et al. (1998) stellen echter dat hoogdynamische processen, zoals zandaanvoer en sedimentatie, in het kustecosysteem en de Nederlandse estuaria (Waddenzee, Zeeuwse Delta) waarschijnlijk de mogelijke invloed van zeespiegelstijging kunnen bijhouden.

Voor wat betreft de benedenrivieren zal de zeespiegelstijging zowel de water- en zoutbeweging, als morfologie mogelijk beïnvloeden en het inter-getijdengebied zal stroomopwaarts verschuiven.

Een intensere blootstelling van de kust aan golven betekent dat kleinere zandkorrels plaatsmaken voor grover zand. Dit maakt dat de biodiversiteit op de stranden en in de brandingszone zal afnemen (Roos et al., 2004). In de zomer zal een verschuiving van zout-brak-zoet water grenzen optreden in estuaria vanwege een lagere afvoer van rivieren.

De hogere watertemperatuur en milde winters zullen het effect van koude winters en ijsgang doen afnemen, wat gunstig is voor overwinterende vogels. Aan de andere kant is minder droogvallend wad nadelig voor vogels.

De brak water zone schuift door de stijging van de zeespiegel en de verwachte toename in zoute kwel meer landinwaarts. Afhankelijk van het beheer zal dit tot een toename of afname van het brak water areaal leiden.

5.2.9 Zee

In zee en de kustwateren is een algemene temperatuurverhoging te zien, onder meer door meer zonlicht maar ook door een verandering in de Golfstroompatronen waardoor de noordwestelijke Noordzee vier graden warmer is dan vroeger. Een verzwakking of versterking van de Noord-Atlantische Oceanische circulatie kan, indien deze leidt tot verminderde of verhoogde aanvoer van nutriënten, grote consequenties hebben voor de productiviteit en samenstelling van het mariene ecosysteem (Brinkman, 2001).

Door de opwarming smelten de ijskappen/gletsjers op aarde wat voor een zeespiegelrijzing zorgt. De zeespiegelrijzing heeft lokaal gevolgen voor de zeer ondiepe delen, terwijl de toenemende rivierafvoer in de winter leidt tot verzoeting rond de delta's. Ook kunnen de ondiepe delen beïnvloed worden wanneer er door klimaatverandering een grotere waterverplaatsing plaatsvindt bij de getijdenbeweging en als stormen frequenter gaan worden. De spreiding van sluffers en zandplaten zal dan veranderen (www.klimaatportaal.nl).

Door klimaatveranderingen zal de soortensamenstelling van het ecosysteem veranderen. De primaire productie in estuaria zou hoger kunnen worden door stijging van de temperatuur en de daarmee samenhangende hogere groeisnelheid van de gecultiveerde schelpdieren, zoals mossels. Niet alle flora en (bentische) fauna in het kustecosysteem en de estuaria zijn echter in staat om zich aan te passen aan hogere watertemperaturen (Van Ierland et al., 2001).

Fenologische veranderingen leiden tot mismatches in de voedselketen. Plantaardig plankton komt eerder tot bloei, waardoor dierlijk plankton de voedselpiek misloopt. Dit heeft zijn weerslag op grotere vissen, watervogels, zeehonden en dolfinen. Bovendien vindt er door de opwarming ook een verschuiving in soortensamenstelling van soorten van koudere wateren naar warmteminnende soorten plaats (MNP, 2005).

5.2.10 Beek en Stilstaande wateren

Beken zijn gevoeliger voor de toenemende fluctuaties in grond- en oppervlaktewaterstanden dan rivieren. Het risico op (permanent) droogvallen en daardoor verarming van soorten is aanzienlijk. Oppervlakteverlies van dit ecosysteem is het gevolg.

De stijgende gemiddelde temperatuur leidt tot een grotere kans op droogvallen van wateren. Ook de kans op algenbloei en zuurstofarme omstandigheden in het water wordt groter en kan het lokaal uitsterven van populaties tot gevolg hebben. De waterkwaliteit neemt af.

5.2.11 Ven en duinplas

Toename van evapotranspiratie door temperatuurstijging en afname van neerslag in de zomer zorgt voor verdroging van vennen en kleinere open wateren of zelfs het verdwijnen van permanent open water in de zomer. Dit heeft het verdwijnen van soorten die afhankelijk zijn van permanent water tot gevolg en leidt tot een verruiging van de vegetaties (Hossell et al., 2000).

5.2.12 Moeras

Temperatuurstijging, in combinatie met een verhoogde CO₂-concentratie, leidt tot een toename van snelle groeiers hetgeen tot dichtgroeien van het water kan leiden en uiteindelijk zelfs obstructie van afwateringskanalen tot gevolg kan hebben (Roos et al., 2004). Het verlengde groeiseizoen leidt eveneens tot een verhoogde primaire productie en verruiging. Temperatuurstijging en verdroging hebben een verhoogde mineralisatie in de omringende bodems tot gevolg, waardoor meer stikstof in het water terecht kan komen hetgeen tot eutrofiëring zal leiden (Roos et al., 2004). Een verhoogde temperatuur en voedselrijkere omstandigheden doen ook de kans op toxische algenbloei toenemen (Elder et al., 1993).

Veranderingen in neerslag en verdamping beïnvloeden de waterstand in moerassen. Door de combinatie van zeespiegelstijging en bodemdaling ontstaan er grotere hoogteverschillen tussen het zeewater en de polders waardoor de ondergrondse toestroom van zout water naar de polders toeneemt. De zuurstofloze afbraak neemt toe door de aanwezigheid van sulfaat. Daarnaast komen giftige waterstofsulfiden (H₂S) vrij waar veel planten niet tegen kunnen. De moerassystemen in laag Nederland worden daardoor steeds zouter en voedselrijker. Bij extreme neerslag ontstaat het probleem dat een overvloed aan water geborgen moet worden. Voor waterberging wordt vaak gedacht aan natuurgebieden. Dit kan echter negatieve effecten op die gebieden hebben vanwege verontreinigd overstromingswater en een overmaat aan voedingsstoffen (Roos et al., 2004). Hetzelfde geldt de beheersmaatregel tegen droogte waarbij meer gebiedsvreemd water in moerasgebieden wordt toegelaten.

Naast veranderingen in hoeveelheden en kwaliteit van het aangevoerde water kunnen ook de grotere fluctuaties in waterstanden (hoger in winter, lager in zomer) tot verruiging leiden.

5.2.13 Zeer nat schraalland en Nat schraalland

Op zeer nat schraalland zal er vanwege het actieve peilbeheer weinig direct effect zijn. De omstandigheden blijven nat. De beheersmaatregel waarbij gebiedsvreemd water wordt ingelaten leidt tot eutrofiëring.

Vor nat schraalland geldt dat de hogere gemiddelde temperatuur, de daardoor toegenomen verdamping en de verminderde neerslag in de zomer leiden tot verdroging hetgeen een toename van de mineralisatie tot gevolg heeft. Verruiging vindt plaats. Het zijn vooral de C4-grassen die van de hogere temperatuur profiteren. Als de toegenomen verdamping leidt tot lagere grondwaterstanden zorgt deze voor meer kwel naar de wortelzone. Een uitbreiding van het areaal natte en zeer vochtige beekdalgraslanden wordt zelfs verwacht door Van Walsum et al. (2002). Een mogelijk negatief effect is de toename in grondwaterstandfluctuaties door verdamping.

5.2.14 Nat, matig voedselrijk grasland

Dit type grasland is wat robuuster dan nat schraalland. Mineralisatie zal minder invloed hebben daar deze graslanden al voedselrijker zijn. Verruiging speelt minder een rol. Wel zal een toename te zien zijn in het aandeel van C4-grassen. De afnemende gemiddelde neerslag in de zomer werkt verdroging in de hand.

5.2.15 Droog schraalgrasland

Een stijging van de temperatuur doet de verdamping toenemen waardoor de waterstanden, vooral in de zomer door meer droogte, nog verder wegzakken. Het aantal droogte resistente soorten neemt toe.

Er wordt verondersteld dat voor schrale graslanden met zijn relatief veel warmte minnende soorten de stijging in temperatuur en droogte in de zomer geen effect heeft of misschien wel gunstig uitvalt.

5.2.16 Kalkgrasland

Droge warme periodes in de zomer veroorzaken een verhoogde mineralisatie van stikstof met verruiging als gevolg (Jamieson et al., 1999). Ook inspoeling van nutriënten van hogerop, door de pieken van neerslag in plaats van gelijkmatig verdeelde buien, kan een rol spelen.

5.2.17 Bloemrijk grasland

Afhankelijk van de ondergrond, zand/veen of klei, heeft een toename in temperatuur een andere invloed op bloemrijk grasland. Verdroging heeft eerder effect op zand en veen dan op klei, vanwege de capillaire werking van klei.

Verdroging op zand en veen leidt tot verarming en verruiging met onder meer C4-grassen.

5.2.18 Zilt grasland

Buitendijks zilt grasland zal in oppervlakte afnemen vanwege de “coastal squeeze” door de stijgende zeespiegel en de gefixeerde kustverdediging.

Binnendijks zilt grasland kan te maken krijgen met een beperkte verdroging. Echter door de stijgende zeespiegel zal er meer zoute kwel optreden, daardoor binnendijks zilt grasland in oppervlakte kan toenemen.

5.2.19 Hoogveen

Een toename in zomerdroogte doet de hoogvenen verdrogen, en dus de oppervlakte aan hoogveen afnemen. Teveel fluctuatie in waterstanden werkt verzuuring in de hand. De hoeveelheid neerslag zou voldoende moeten zijn om als hydrologische buffer te kunnen dienen gedurende de periode van droogte in de zomer. Een geringe verlaging van het grondwater leidt echter al tot verhoogde decompositie en tot achteruitgang van hoogveen vegetatie naar minder differentiatie (Schouten et al., 1992).

5.2.20 Natte heide en Droge heide

De stijgende temperatuur leidt voor natte heide tot een toename van de verdamping. Dat in combinatie met droogte in de zomer leidt tot een grotere mineralisatie van stikstof (Hossell et al., 2000). Een hogere temperatuur verlengt ook het groeiseizoen. Grassen profiteren hier meer van ten koste van langzamer groeiende heidesoorten.

Droge heide zal last hebben van meer vergrassing door de hogere temperatuur en een toename van de mineralisatie.

5.2.21 Zandverstuivingen

Voor zandverstuivingen zijn de toenemende temperatuur, verminderde neerslag in de zomer gunstig.

Minder strenge winters zouden echter tot meer algengroei kunnen leiden waardoor het zand sneller wordt vastgelegd en versnelde successie optreedt.

5.2.22 Bossen

De bosgroei in Europa is sinds de jaren zestig met 5 tot 10 procent toegenomen. Als oorzaak hiervan worden de verhoging van de temperatuur en het CO₂-gehalte van de lucht (koolstofvastlegging) gezien (Roos et al., 2004). De toenemende temperatuur werkt echter ook verdamping in de hand. In combinatie met minder neerslag in de zomer beperkt vochttekort de groei van droge bossen. Bij zeer groot vochttekort kan zelfs sterfte optreden (Roos et al., 2004). Voor natte bossen kunnen de iets drogere omstandigheden ook gunstig uitpakken.

Daarnaast leidt een beperkte verdroging in combinatie met een hogere temperatuur tot een toename van de mineralisatie, die in de minder rijke bossen de beschikbaarheid van extra voedingstoffen tot gevolg heeft. Een bijkomend risico is de grotere kans op bosbranden door de hogere temperatuur en verminderde zomerse neerslag.

Voor bos op veengronden zal de groei afnemen door vochttekort. De afname van de **gemiddelde** neerslag in de zomer is ongunstig voor vochtige bossen. Verdroging, en als gevolg daarvan verzilting en mineralisatie treden op. Mineralisatie en vochttekort leiden tot verzuivering.

Wanneer de ondergrond uit klei bestaat treedt verdroging minder snel op, maar ook voor bossen van kleigronden geldt dat verdamping en minder neerslag inwerken op de kwaliteit van het ecosysteem. Door minder vocht neemt de groei van bomen af. Verdroging leidt al dan niet in combinatie met mineralisatie tot verzuivering en ook verzilting heeft een ongunstig effect op het bos.

Op arme gronden zal door het vochttekort mineralisatie en verrijking optreden. De groei van de vegetatie zal afnemen.

Bossen van rijke gronden zijn vaak hellingbossen waar verrijking plaatsvindt door afspoeling. Ook bij deze bossen speelt het vochttekort in de zomer een rol in de afname van de groei.

Voor bos van bron en beek geldt dat door de toenemende verdamping en temperatuur bronnen en beken kunnen droogvallen. Verzuivering en verlies in oppervlakte kunnen een rol gaan spelen. Verminderde gemiddelde neerslag in de zomer veroorzaakt vochttekort en een afname in groei. Een grotere neerslag in de winter kan echter ook voor fysieke schade aan vegetaties zorgen.

5.2.23 Middenbos (droog) en Griend (nat)

Middenbos wordt droger en zal verzuiven door de toenemende verdamping.

De grienden zullen verzuiven door de toenemende verdamping en toename van de mineralisatie. Vochttekort leidt tot een afname van de groei.

5.3 Welke ecosystemen krijgen met veel veranderingen te maken als gevolg van klimaatverandering?

Op basis van de abiotische effecten en de mate van versnippering van het ecosystemetype is een inschatting gemaakt welke ecosystemen het sterkst met veranderingen als gevolg van klimaatverandering te maken zullen krijgen. De resultaten zijn samengevat in tabel 1.

Abiotische veranderingen

In hoofdstuk 5.2 zijn per ecosysteemtype de effecten van klimaatverandering, die direct invloed hebben op de abiotische condities besproken. Hieruit komen vier aspecten van klimaatverandering naar voren die relatief grote invloed hebben op het functioneren van ecosystemen:

1. Stijging gemiddelde temperatuur;
2. Gemiddelde minder neerslag in zomer;
3. Zeespiegelstijging;
4. Toename overstromingsfrequentie en sterkere fluctuaties waterstanden.

Ecosysteemtypen met geringe ruimtelijke samenhang

Omdat versnippering de effecten van klimaatverandering versterkt is aangegeven welke ecosysteemtypen een geringe ruimtelijke samenhang hebben. Knelpunten in de ruimtelijke samenhang zijn gebaseerd op een analyse van het Milieu- en Natuurplanbureau (Lammers et al., 2005). Deze analyse geeft een indruk van de gemiddelde mate van ruimtelijke samenhang per ecosysteemtype. In werkelijkheid kan de ruimtelijke samenhang regionaal sterk verschillen. In een vervolg onderzoek zal per ecosysteemtype een ruimtelijk expliciete analyse van de ruimtelijke samenhang worden uitgevoerd, zodat regionale knelpunten aan het licht komen.

Tabel 1 Risicoanalyse welke ecosystemen relatief sterk beïnvloed zullen worden door de effecten van klimaatverandering. De totaalscore is gebaseerd op abiotische effecten (maximaal 4 punten), en de mate van versnippering van het ecosysteemtype (maximaal 3 punten *matig -, **sterk - en *** zeer sterk versnipperd; Lammens et al., 2005).

Ecosystemen (afgeleid van natuurdoelen)	Natuurdoel	Natuurdoeltypen	Stijging gemiddelde temperatuur	Gemiddeld minder neerslag in de zomer	Zeespiegelrijzing	Toename overstromingsfrequentie en sterkere fluctuaties in waterstanden	Knelpunt in ruimtelijke samenhang	Risicoinschatting - mate van verandering
griend (nat)	26B	4 (3.55), 4 (3.61)	Toename verdamping leidt tot extra mineralisatie enverruiging	verdroging ongunstig voor vochtige bossen,			***	5
middenbos (droog)	26A	3.56, 3.57, 3.58, 3.59, 3.60 (Park-Stinzebos)	Toename verdamping leidt tot verdroging en verruiging				***	4

overig stromend en stilstaand water	23	4 (3.1, 3.2, 3.3, 3.4, 3.5, 3.6, 3.7, 3.8, 3.9), 3.10, 4 (3.10), 3.11, 4 (3.11), 3.12, 4(3.12, 3.13, 3.15, 3.16, 3.19, 3.20, 3.21, 3.22, 3.23), 3.15, 3.16, 3.19 3.21	Afname waterkwaliteit (droogvallen), toename algenbloei met giftige stoffen.	Afname waterkwaliteit		Ongunstig, grotere fluctuaties kan leiden tot droogvallen. Sterkere stroming door veel stromend water en daardoor schade aan vegetaties	*	4
bos van bron en beek	21	3.67	Toename verdamping, verrijking door droogvallen oppervlakte verlies	Verdroging ongunstig voor vochtige bossen, verrijking			***	5
bos van rijke gronden	20	3.65, 3.68, 3.69	Toename verdamping	Verdroging ongunstig voor vochtige bossen, verrijking		Vaak hellingbossen, verrijking door afspoeling	***	6
bos van arme gronden	19	3.64	Afname groei door toename verdamping (vochtttekort), mineralisatie, verrijking				**	3
bos van klei	18B	3.61, 3.66	Toename verdamping	Verdroging ongunstig voor vochtige bossen, verrijking			***	5

bos van veen	18A	3.62, 3.63	Toename verdamping meer toestroom van oppervlakte water, afhankelijk van de kwaliteit, maar vaak ongunstig	Ongunstig voor vochtige bossen. Verdroging, verzuuring, mineralisatie, verzilting			***	5
zandverstuiving	16	3.47	Gunstig, areaal vergroting	Gunstig, verdroging waardoor afname vegetatie			**	4
droge heide	15	3.45, 3.46	Versnelde vergrassing door stikstof en temperatuurstijging				**	3
natte heide	14B	3.42, 3.43	Verdroging leidt tot mineralisatie en versnelling vergrassing	Droogte in zomer leidt tot mineralisatie			***	5
hoogveen	14A	3.44	verdroging leidt tot oppervlakte verlies en toename mineralisatie	Ongunstig, verdroging		Fluctuaties werkt verzuuring in de hand	***	6
zilt grasland, binnendijks	13B	3.41	Geringe verdroging + zouter door eventuele kwel		Oppervlakte toename door zoute kwel			2
zilt grasland, buitendijks	13A	2.13, 3.40			Oppervlakteverlies			1
bloemrijk grasland op zand/veen	12B	3.37, 3.38	Verdroging leidt tot verzuuring (C4 grassen)				**	3
bloemrijk grasland op klei	12A	3.39					**	2

kalkgrasland	11	3.36		Verruiging door droogte		Inspoeling nutriënten ongunstig (locatie vaak in Limburg).	**	4
droog schraalgrasland	10	3.33, 3.34, 3.35	Toename verdamping, wegzakken grondwaterstand, toename droogteresistente soorten is positief				**	3
nat, matig voedselrijk grasland	9B	3.32	C4-grassen, verruiging	Ongunstig, verdroging				2
zeer nat schraalland	9aB	3.27, 3.28		Ongunstig vanwege inlaat gebiedsvreemd water van slechte kwaliteit			*	2
nat schraalland	9aB	2.13, 3.26, 3.29, 3.30, 3.31	Verruiging, toename C4-grassen, mineralisatie. Meer kwel door verdamping is positief.	Toename verdroging, verruiging		Toename in fluctuaties, leidt tot verdwijnen soorten, verruiging	*	4
moeras	8	3.24, 4 (3.24), 3.25	Toename verdamping en droogvallen leidt tot mineralisatie. Inlaat gebiedsvreemd water leidt tot eutrofiëring.	Verdroging, mineralisatie. Kans oppervlakteverlies door versnelde successie		Grotere fluctuaties leiden vaak tot verruiging	***	6
ven en duinplas	7B	3.20, 3.22, 3.23	Toename verdamping, afname waterkwaliteit watertekort door droogvallen	Risico droogvallen, Verruiging		Ongunstig, risico op droogvallen en verruiging door sterkere fluctuaties	*	4
brak water	7A	3.12, 3.13			Zone schuift op. Meer kwel dus brakker en grotere brakwater zone	Meer erosie door heftiger buien		2

stilstaande wateren	7	3.14, 3.17	Kans op droogvallen, afname waterkwaliteit	Kans op droogvallen			**	4
beek	6	3.1, 3.2, 3.3, 3.4, 3.5, 3.6, 3.7, 3.8	Ongunstig voor kleine beken, risico voor droogvallen leidt tot afname soorten	Ongunstig voor kleine beken, risico droogvallen leidt tot afname soorten		Sterkere fluctuaties, fysieke schade	***	6
zee	5C	1.6	Andere stromingen, veranderingen in soortensamenstelling voedselweb					1
getijdengebied	5B	1.4, 1.5, 2.16, 2.17			Oppervlakteverlies	Meer erosie		2
meren	5A	2.14, 2.15	Toename verdamping, afname waterkwaliteit, toename algengroei dus afname soorten	Risico droogvallen kleine meren		Sterkere fluctuaties, verzuuring	**	5
grote wateren	5	3.18	Afname zuurstof door algenbloei, gifstoffen in het water			Toename oppervlakte		2
duinlandschap	4	1.3, 2.12, 3.48	Toename verzuuring door extra groei grassen.	Verdroging natte duinvalleien	Oppervlakteverlies. Afkalving kust leidt tot grondwaterstands daling in duinvalleien. Meer kusterosie.			3
zeekleilandschap	3B	2.8, 2.9, 2.10, 2.11	Verdroging. Verzilting Voor brak klei-oermoeras(2.9) en zoetwatergetijdenlandschap (2.10)	Meer invloed zee	Verzilting	Grotere dynamiek; meer overstromingsschade		4
laagveenland schap	3A	2.6, 2.7	Verdroging leidt tot extra mineralisatie, veen inklinking, verzilting	Verdroging leidt tot extra mineralisatie, veen inklinking, verzilting; inlaat	Oppervlakteverlies (wordt zeekleilandschap)			3

				gebiedsvreemdwater van mindere kwaliteit				
rivierenland schap	2	2.4, 2.5, 3.9, 3.10, 3.11		Droogvallen	Toename invloed zout water bij monding rivier	Sterkere fluctuaties, fysieke schade. Echter door grotere fluctuaties ook groter door rivier beïnvloed gebied (oppervlaktewinst)		3
zandbosland schap	1B	2.1, 1.2, 2.2				Fysieke schade aan kruidlaag, afname soortenaantal	***	4
beekbosland schap	1A	1.1, 2.3, 1.2	Afname groei als vochttekort ontstaat door toename verdamping en droogvallen beek; anders toename groeisnelheid door stijgende temperatuur.	Afname groei door vochttekort		Fysieke schade aan kruidlaag, afname soortenaantal	***	6

De totaalscore is gebaseerd op abiotische effecten (maximaal 4 punten) en de mate van versnippering van het ecosysteemtype (maximaal 3 punten * matig, ** sterk en *** zeer sterk versnipperd). In tabel 1 zijn de ecosystemen gegroepeerd volgens bovenstaande criteria. Ecosysteemtypen met een hoge score zullen naar verwachting het meest te maken krijgen met veranderingen als gevolg van klimaatverandering. De resultaten zijn samengevat in tabel 2.

Tabel 2 Samenvatting van de risicoanalyse effecten van klimaatverandering op ecosysteemtypen (tabel 1). De totaalscore is gebaseerd op abiotische effecten (maximaal 4 punten) en de mate van versnippering van het ecosysteemtype (maximaal 3 punten *matig -, **sterk - en *** zeer sterk versnipperd).

Risico-inschatting effecten klimaatverandering	Abiotische veranderingen	Knelpunt in ruimtelijke samenhang	Ecosysteemtypen
Groot Score 6	3	3	Hoogveen
	3	3	Moeras
	3	3	Beek
	3	3	Beekboslandschap
	3	3	Bos van rijke gronden
Score 5	2	3	Bos van klei
	2	3	Bos van veen
	2	3	Bos van bron en beek
	2	3	Griend (nat)
	3	2	Meren
Matig Score 4	2	3	Natte heide
	3	1	Nat schraalland
	3	1	Overig stromend en stilstaand water
	3	1	Ven en duinplas
	3	1	Stilstaande wateren
	2	2	Zandverstuiving
	2	2	Kalkgrasland
	2	2	Middenbos (droog)
	1	3	Zandboslandschap
1	3	Zeekeilandschap	
Score 3	4	-	
	1	2	Bos van arme gronden
	1	2	Bloemrijk grasland op zand/veen
	1	2	Droge heide
	1	2	Droog schraalgrasland
	3	-	Duinlandschap
Gering Score 2	3	-	Laagveenlandschap
	3	-	Rivierlandschap
	-	2	Bloemrijk grasland op klei
	2	-	Zilt grasland binnendijs
	2	-	Brak water
	2	-	Getijdengebied
	2	-	Grote wateren
	2	-	Nat, matig voedselrijk grasland
1	1	Zeer nat schraalland	
Score 1	1	-	Zee
	1	-	Zilt grasland buitendijs

6 Conclusies

6.1 Welke soorten lopen een hoog risico?

Responsgroep I, terugtrekkende arealen van koudeminnende soorten

Wanneer de klimatologische omstandigheden warmer worden in Nederland, bestaat de kans dat koudeminnende soorten op termijn uit Nederland zullen verdwijnen.

Een eerste trendanalyse op een selectie van koudeminnende soorten heeft laten zien dat soorten die tot deze responsgroep behoren nu al in dichtheden achteruitgaan (zie figuur 12). Wanneer de dichtheden lager worden dan bestaat het risico dat een populatie onder een kritische grens komt en uitsterft. Ook de kans op rekolonisatie neemt af bij lagere dichtheden omdat er minder individuen zijn in omliggende populaties. Het uit balans raken van de extincties en kolonisaties ten gunste van de extincties zal uiteindelijk leiden tot een terugtrekking van de areaalgrens in noordelijke richting.

Koudeminnende soorten lopen een extra risico op achteruitgang als zij ook tot de andere risicofactoren voor klimaatverandering behoren. Soorten die tevens gevoelig zijn voor de vaker optredende weersextremen (responsgroep III en IV) lopen een extra groot risico in geschikte leefgebieden uit te sterven. Dit proces zal sneller verlopen daar waar omvang en ruimtelijke samenhang van de habitatnetwerken geringer zijn.

Een belangrijke vraag is hoe snel de ongunstigere klimaatomstandigheden daadwerkelijk tot de achteruitgang en het verdwijnen van soorten zullen leiden. Met andere woorden dat de sterfte in de populatie niet langer wordt gecompenseerd door de aanwas (zie kader “Populatieprocessen en klimaatverandering” op pagina 30). Uit de literatuur blijkt dat areaaluitbreiding sneller verloopt dan het terugtrekken van arealen. Het is onbekend of dit komt omdat achteruitgang lang onopgemerkt blijft, zoals bijvoorbeeld bij langlevende soorten (Nagelkerke et al., 2002). Of dat de processen van terugtrekkend areaal langzaam verlopen omdat soorten toch in staat zijn zich (in zekere mate) aan te passen aan het veranderende klimaat.

Wellicht zijn er gebieden waar populaties het beter doen dan elders en kan daarvan worden geleerd. Hoe langzamer het proces van klimaatverandering verloopt en hoe gunstiger de habitatkwaliteit en ruimtelijke samenhang, hoe meer kans dat een soort zich alsnog aan kan passen aan de klimaatverandering. Het monitoren van de aantallen van deze responsgroep I soorten is belangrijk om de risico's beter in te kunnen schatten.

Onderzoeksvraag: is de achteruitgang van koudeminnende soorten reeds breed waarneembaar? In hoeverre hebben klimatologische omstandigheden maar ook habitat kwaliteit en ruimtelijke samenhang van het leefgebied invloed op het verloop van dit proces?

Onderzoeksvraag: verloopt het terugtrekken van arealen langzamer dan areaaluitbreiding omdat soorten toch in staat zijn zich (in zekere mate) aan te passen aan het veranderde klimaat?

Responsgroep II Uitbreiding van arealen van warmteminnende soorten

Wanneer de klimatologische omstandigheden warmer worden in Nederland, zullen warmteminnende soorten daarvan profiteren. Een eerste trendanalyse van een selectie van warmteminnende soorten heeft laten zien dat soorten die tot deze responsgroep behoren in dichtheden licht vooruit zijn gegaan (zie figuur 12). In een eerste fase zullen aan de areaalranden de dichtheden toenemen. Vervolgens zal de soort via kolonisatie van geschikt geraakte gebieden het areaal naar het noorden uit kunnen breiden. De uitbreiding van de arealen naar het noorden heeft tot gevolg dat zich nieuwe soorten in Nederland vestigen. De afgelopen decennia hebben vooral soorten met een goed dispersievermogen ons land gekoloniseerd als gevolg van de klimaatverandering (zie: “Opgewarmd Nederland” (Roos et al., 2004) voor een uitgebreid overzicht). Vooral soorten waarvan het leefgebied niet versnipperd is, bijvoorbeeld soorten met een zeer brede habitatkeuze, profiteren van de gunstigere klimatologische omstandigheden. Echter soorten waarvoor de klimatologische veranderingen wel degelijk gunstig zijn maar die een geringer dispersievermogen hebben of soorten waarvan het geschikte leefgebied versnipperd is blijken niet in staat te zijn hun areaal uit te breiden.

Om te voorkomen dat ecosystemen in toenemende mate uit algemene soorten gaan bestaan (soorten met een goed dispersievermogen en een brede habitatkeuze), is het belangrijk om de areaaluitbreiding voor zoveel mogelijk soorten mogelijk te maken: dus ook van de soorten met een geringer dispersievermogen of soorten waarvan het leefgebied versnipperd is (habitatspecialisten).

Onderzoeksvraag: In hoeverre wordt de uitbreiding van warmteminnende soorten beïnvloed door enerzijds het dispersievermogen en de habitatkeuze van de soort en anderzijds de ruimtelijke samenhang van het beschikbare leefgebied in de uitbreidingszone? Liggen de robuuste verbindingen op de juiste locaties en zijn ambitieniveau en ecosysteemkeuze voldoende?

Responsgroep III en IV Soorten gevoelig voor weersextremen

Koudbloedige soorten hebben een geringere buffering voor milieuvaryatie en zullen daardoor grotere aantalfuctuaties ondervinden als gevolg van weersextremen. Daarnaast hebben soorten met een beperkte potentiële groeisnelheid een geringer herstelvermogen nadat een verstoring is opgetreden. Beide factoren leiden tot extra risico's van klimaatverandering omdat zij de kans op het lokaal uitsterven van populaties vergroten. Dit proces zal sneller verlopen naarmate omvang en ruimtelijke samenhang van habitatnetwerken geringer zijn.

Onderzoeksvraag: Zijn de aantalfuctuaties van populaties toegenomen als gevolg van het vaker optreden van weersextremen? In hoeverre spelen ruimtelijke samenhang, ruimtelijke heterogeniteit, en omvang van het leefgebied een rol bij het al dan niet optreden aan populatieschommelingen?

Responsgroepen als indicatoren voor klimaatverandering?

De responsgroepen die samenhangen met temperatuurstijging: responsgroep I koudeminnende soorten en responsgroep II warmteminnende soorten blijken een duidelijke relatie te hebben met klimaatverandering (temperatuurstijging) en er is een relatie met het duurzaam voorkomen van de soorten gevonden. Warmteminnende

soorten doen het beter dan koudeminnende soorten in Nederland en het is aannemelijk dat dit samenhangt met de respons op klimaatverandering (zie hoofdstuk 4; Tamis et al., 2001; EEA, 2004). Dit maakt deze responsgroepen geschikt als indicatoren voor klimaatverandering.

Onderzoeksvraag: In hoeverre dient de groep van koude- en warmteminnende soorten te worden uitgebreid, zodat indicatoren evenwichtig zijn verdeeld over soortgroepen en natuurtypen.

De responsgroepen die samenhangen met gevoeligheid voor weersextremen zijn nog minder ver uitgewerkt, omdat hier minder van bekend is. In de literatuur is nog weinig over deze relatie te vinden, hoewel de grote invloed van weersextremen op de biodiversiteit wel wordt onderkend (Parmesan et al., 2000; Holmgren, 2000). Hierbij bestaat de indruk dat de invloed van weersextremen op de populatieontwikkeling van soorten complexer is dan de invloed van temperatuurstijging. Een soort kan bijvoorbeeld alleen tijdens de reproductieperiode gevoelig zijn voor een koude natte periode en daar gedurende de rest van het jaar minder gevoelig voor zijn. De gevoelige periode voor dergelijk weer is dan tot een bepaalde periode beperkt. Deze responsgroepen zullen in vervolgonderzoek nog verder worden uitgewerkt.

Onderzoeksvraag: Welke eigenschappen maken soorten gevoelig voor weersextremen (koudbloedige soorten, langlevende soorten e.d.)?

6.2 Welke ecosystemen lopen een relatief groot risico?

De ecosysteemtypen Hoogveen, Moeras, Beken met boslandschap en helling(bos) van rijke gronden hebben het meest te maken met veranderingen als gevolg van klimaatverandering (tabel 2). Veranderingen als gevolg van klimaatverandering hoeven niet altijd een achteruitgang van de natuurkwaliteit te betekenen.

Klimaat effecten zijn ongunstig wanneer ze een versterking van reeds bestaande drukfactoren tot gevolg hebben, zoals extra eutrofiëring en verdroging. Eutrofiëring door extra mineralisatie, verdroging van vochtige ecosysteemtypen en verruiging door wisselende (grond)waterstanden, zullen tot een eenvormiger soortensamenstelling leiden.

Daarnaast betekent het vaker optreden van droge zomers met hoge temperaturen juist een versterking voor ecosysteemtypen zoals Zandverstuivingen en Kalkrijke graslanden. Vochtige zachte winters kunnen dit gunstige effect voor Zandverstuivingen echter weer teniet doen doordat dit tot grotere algengroei en het dichtgroeien van open zand leidt. Het is dan de vraag hoe de combinatie van deze twee klimaatwijzigingen uiteindelijk uitpakt.

Ook verzilting leidt weliswaar tot een ander natuurtype, maar dit hoeft geen achteruitgang te betekenen, zeker als brakke gebieden dreigen te verdwijnen als gevolg van de stijging van de zeespiegel.

Een grotere dynamiek van Beken en Riviersystemen kan ook gunstig uitpakken mits deze ecosystemen voldoende oppervlakte hebben om deze processen de ruimte te geven.

Veranderingen kunnen echter wel als een verstoring worden opgevat, waarbij de soorten van het ecosysteem zich aan zullen proberen te passen. Naarmate de verstoringen elkaar sneller opvolgen en heviger zijn, vergroot dit de kans dat soorten zullen uitsterven en dat dit ten koste zal gaan van de biodiversiteit.

De risicoanalyse op ecosysteemniveau laat zien dat sommige natuurtypen met een groter aantal veranderingen te maken krijgen dan andere. Ecosystemen die sterk versnipperd zijn lopen relatief veel risico. Weersextremen komen harder aan in kleinere gebieden, soorten komen voor in kleinere populaties en hebben daardoor een geringer herstelvermogen en de kans op (her)kolonisatie vanuit de omgeving is gering. Ecosystemen die relatief sterk zijn versnipperd zijn: Hoogveen, (natte) Heide Moerassen, Beeksystemen en Bossen. Veel doelsoorten van deze typen hebben een gering dispersievermogen (Broekmeijer & Steingröver, 2001). De mate van versnippering kan echter van regio tot regio verschillend zijn (Lammers et al., 2005).

Al deze afzonderlijke reacties op klimaatverandering leiden uiteindelijk tot veranderingen in de structuur en soortensamenstelling van ecosystemen. Deze reacties zijn dermate complex dat de uitkomst op ecosysteemniveau onzeker is. Het is duidelijk, dat ecosystemen in deze eeuw in een continu veranderingsproces zullen verkeren. Hierbij bestaat het risico dat dit enerzijds zal leiden tot soortenverarming en anderzijds tot een toename van algemene soorten. Vermindering van de biodiversiteit zou uiteindelijk ten koste kunnen gaan van het functioneren van ecosystemen, bijvoorbeeld wanneer bepaalde functionele groepen verdwijnen. Vermindering van de veerkracht van ecosystemen dreigt bij vermindering van de biodiversiteit (Worm et al., 2006).

Onderzoeksvraag: Welke ecosystemen worden relatief sterk beïnvloedt door klimaatverandering? Welke maatregelen dragen bij aan het vergroten van het adaptief vermogen van ecosystemen, om de veranderingen in soortensamenstelling, vegetatiestructuur en abiotische omstandigheden zo goed mogelijk op te vangen? Welke invloed heeft de kwaliteit, omvang, interne heterogeniteit, ruimtelijke samenhang en soortenrijkdom van een ecosysteem op de veerkracht van ecosystemen?

6.3 Mogelijke consequenties voor het natuurbeleid

Zoals blijkt uit de voorgaande paragraaf zijn er grote effecten van klimaatverandering op de biodiversiteit en het functioneren van ecosystemen te verwachten. Natuurlijke systemen zullen in toenemende mate worden geconfronteerd met verstoringen. Ook al bestaat er nog veel onduidelijkheid over de omvang en het tempo van de veranderingen, het is wel duidelijk dat er nu al veranderingen in de natuur optreden en dat deze trend zich voort zal zetten. Maatregelen dienen er op te zijn gericht om ecosystemen veerkrachtiger te maken en bestendig voor de effecten van klimaatverandering. Grote ecosystemen met een hoge biodiversiteit en een grote mate van interne heterogeniteit (gradiënten) en met voldoende ruimtelijke samenhang om kolonisatie van nieuwe soorten mogelijk te maken, zijn algemene maatregelen om ecosystemen veerkrachtiger te maken en bestendig voor de effecten

van klimaatverandering. Er zijn een aantal strategieën mogelijk die als ‘no regret’ maatregelen opgevat kunnen worden.

Hoe zou het natuurbeleid met deze risico's om kunnen gaan?

Van statische naar meer dynamische natuurbeleidsdoelen.

De precieze soortensamenstelling van ecosystemen zal minder voorspelbaar worden dan voorheen. Sommige koudeminnende soorten zullen op termijn uit Nederland kunnen verdwijnen. Daarnaast komen er voor Nederland ook nieuwe soorten bij, die nu nog geen doelsoorten zijn. Dit maakt het sturen op vaststaande ‘einddoelen’ met bijbehorende lijsten van soorten minder effectief. Dit zal op gespannen voet komen te staan met de huidige regelgeving, met name de Europese Vogel- en Habitatrichtlijn, die gericht is op de instandhouding van specifieke doelsoorten en habitattypen. Een verschuiving van de beleidsdoelen voor natuurkwaliteit is gewenst en zou meer gericht dienen te zijn op het creëren van optimale milieu- en ruimtelijke condities. Zijn abiotische condities van gebieden optimaal en voldoende divers? Bieden ecosystemen ruimte aan de karakteristieke natuurlijke processen? De soortensamenstelling van ecosystemen blijft daarbij een belangrijke graadmeter hoe een ecosysteem functioneert. Hierbij zal echter meer de nadruk dienen te liggen op de diversiteit binnen functionele groepen dan op specifieke soorten.

Vertragen achteruitgang koudeminnende soorten

Wanneer klimaatverandering tot achteruitgang van dichtheden leidt, kan de achteruitgang mogelijk worden vertraagd of gestopt door andere drukfactoren te verminderen. Maatregelen kunnen betrekking hebben op het verbeteren van de habitatkwaliteit, zoals de waterhuishouding en nutriënteninput. Ook het vergroten van de ruimtelijke samenhang van het netwerk verlaagt de uitsterfkans bij lagere dichtheden en vergroot het herstelvermogen bij aantalfuctuaties. Wanneer door het verminderen van andere drukfactoren het reproductiesucces toeneemt of de sterfte afneemt, is het denkbaar dat de soort zich, ondanks de klimaatverandering, kan handhaven (zie kader “Populatieprocessen en klimaatverandering”).

Het verschuiven van warmteminnende soorten mogelijk maken

Voldoende ruimtelijke samenhang is een belangrijke maatregel om ervoor te zorgen dat ook de soorten met een geringer dispersievermogen in staat zullen zijn hun areaal aan te passen aan het veranderde klimaat. Dit betekent voor het gebiedenbeleid dat een koppeling van habitatnetwerken nodig is tussen het huidige en het toekomstige areaal van soorten (Berry et al., 2007; www.branchproject.org). In feite zijn de robuuste verbindingen, die bedoeld zijn voor de uitwisseling van soorten tussen regio's, reeds een voorbeeld van een dergelijke benadering. De robuuste verbindingen hebben tot doelstelling om ook de uitwisseling van weinig mobiele soorten mogelijk te maken, door de aanleg van nieuw leefgebied en verbindingszones. Het is echter de vraag of deze robuuste verbindingen voldoende aansluiten bij de te verwachten areaalverschuivingen. Daarnaast is de verbinding van de EHS aan het Europese Natura 2000 netwerk nodig om areaalverschuivingen mogelijk te maken.

Het opvangen van weersextremen

Grote gebieden met een grote mate van interne heterogeniteit (gradiënten) zijn algemene maatregelen om ecosystemen veerkrachtiger te maken en bestendig voor de effecten van klimaatverandering. Een goede ruimtelijke samenhang en een optimale habitatkwaliteit vergroten het herstelvermogen van populaties na aantalschommelingen als gevolg van weersextremen.

Daarnaast kan interne heterogeniteit van de leefgebieden de omvang van de aantalfluctuaties verminderen (Den Boer, 1986). Grote gebieden met interne heterogeniteit van bijvoorbeeld relatief natte en droge plekken is een vorm van risicospreiding wanneer door weersextremen vaker extreem droge of juist natte jaren optreden. In een nat jaar kan dan het droge deel van het gebied als refugium dienen, in een droog jaar het natte deel. Zo kunnen gradiënten en verschillen in vegetatiestructuur de veerkracht van systemen vergroten.

Hoge biodiversiteit draagt bij aan de veerkracht van ecosystemen en tot een risicospreiding leiden bij veranderingen in soortinteracties (Hooper et al., 2005; Tilman, 2006). Versimpeling van natuurlijke systemen maakt ze kwetsbaar voor de gevolgen van klimaatverandering (Johnson et al., 1996; Worm et al., 2006). Een hoge mate van heterogeniteit is, zoals al eerder genoemd, een vorm van interne risicospreiding bij weersextremen en biedt bij competitie tussen soorten een grotere kans dat een eigen optimum wordt gevonden.

Het vergroten van de bestaande natuurgebieden, waarbij meer ruimte wordt geboden aan natuurlijke processen is een maatregel om dit te bereiken.

Multifunctionele adaptatie

Een geïntegreerde gebiedsgerichte aanpassing aan klimaatverandering waarbij naast natuur ook landbouw en wateroverlast worden meegenomen, zal de kansen voor natuur sterk vergroten. Een regionale inbedding van de EHS in een zone met multifunctioneel cultuurlandschap, in een zogenaamde klimaatmantel (Vos et al. 2006; Vos en Kuiters, 2007), draagt bij aan het klimaatbestendig maken van de EHS. Nieuwe economische dragers van het platteland kunnen bijdragen aan de realisatie. Een voorbeeld van geïntegreerde adaptatie van landbouw, wateroverlast en natuur is hermeandering en beeksystemen. Dit draagt bij aan het opvangen van piekafvoeren en het voorkomen van verdroging in de zomer hetgeen ongunstig is voor de landbouw en de natuur. Een tweede voorbeeld is herstel van groenblauwe dooradering in de cultuurlandschappen rond natuurgebieden. Dit draagt bij aan de doorlaatbaarheid van het landschap voor soorten, maar kan ook bijdragen aan de natuurlijke plaagonderdrukking ten behoeve van de landbouw en de recreatieve waarde van het landschap (Geertsema et al., 2004; www.hlw.nl)

Literatuur

- Allee, W. C., 1938. *A field study in Animal Behaviour*. Ecology 19 (2): 311-312.
- Altwegg, R., Stefan Dummermuth, Bradley R. Anholt & Thomas Flatt, 2005. *Winter weather affects asp viper *Vipera aspis* population dynamics through susceptible juveniles*. Oikos Volume 110 (1): 55-66.
- Bakkenes, M., J.R.M. Alkemade, F. Ihle, R. Leemans & J.B. Latour, 2002. *Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050*. Global Change Biology 8: 390-407.
- Bal, D., H.M. Beije, M. Fellingner, R. Haveman, A.J.F.M. van Opstal & F.J. van Zadelhoff, 2001. *Handboek Natuurdoeltypen*. Tweede, geheel herziene editie, Expertisecentrum LNV, Wageningen.
- Berry, P.M., A.P. Jones, R.J. Nicholls & C.C. Vos (eds), 2007. *Assessment of the vulnerability of terrestrial and coastal habitats and species in Europe to climate change, Annex 2 of Planning for biodiversity in a changing climate - BRANCH project Final Report*, Natural England, UK.
- Boer, M. & R. De Groot, 1990. *Climatic change: models and scenarios*. In: Landscape-Ecological impact of climatic change. Boer, M.M. & R.S. de Groot (eds). IOS Press, Amsterdam, Washington, Tokyo: 3-5.
- Both, C., S. Bouwhuis, C.M. Lessells & M.E. Visser, 2006. *Climate change and population declines in a long-distance migratory bird*. Nature 441 (7089): 81-83.
- Both, C. & M.E. Visser, 2001. *Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird*. Nature 411 (6835): 296-298.
- Brinkman, A.G., 2001. *Modelling the impact of climate change on the Wadden Sea ecosystems*. Dutch National Research Programme on Global Air Pollution and Climate Change. RIVM, Bilthoven.
- Broekmeyer, M. & E. Steingröver, 2001. *Handboek robuuste verbindingen; ecologische randvoorwaarden*. Alterra, Wageningen.
- Case, T. J., Robert D. Holt, Mark A. McPeck & Timothy H. Keitt, 2005. *The community context of species' borders: ecological and evolutionary perspectives*. Oikos 108 (1): 28-46.
- De Vries, W., G.W.W. Wamelink, G.J. Reinds, R. Wieggers, J.P. Mol-Dijkstra, J. Kros, G.J. Nabijers, A. Pussinen, S. Solberg, M. Dobbertin, D. Laubhann, H. Sterba & M. van Oijen, 2007. *Assessment of the relative importance of nitrogen deposition, climate change*

and forest management on the sequestration of carbon by forests in Europe. Alterra Rapport 1538.

Davis, M. B. & R.G. Shaw, 2001. *Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate shifts*. Science 292: 673–679.

Den Boer, P. J., 1986. *Carabids as objects of study*. Communications No. 296 of the Biological Station, Wijster.

Drake, J. M., 2005. *Population effects of increased climate variation*. Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences 272 (1574): 1823-1827.

Easterling, D. R., J. L. Evans, P. Ya. Groisman, T.R. Karl, K.E. Kunkel & P. Ambenje, 2000a. *Observed variability and trends in extreme climate events: a brief review*. Bulletin of American Meteorological Society 81: 417-425.

Easterling, D. R., G. A. Meehl, C. Parmesan, S.A. Changnon, T.R. Karl & L.O. Mearns, 2000b. *Climate extremes: observations, modelling and impacts*. Science 289: 2068-2074.

EEA, 2004. *Impacts of Europe's changing climate: An indicator-based assessment*. European Environment Agency (EEA), Report 2/2004, Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.

Elder, G. H., P.R. Hunter, G.A. Codd, 1993. *Hazardous freshwater cyanobacteria (blue-green algae)*. Lancet 341 (8859): 1519-1520.

Foppen, R., C.J.F. ter Braak, J. Verboom & R. Reijnen, 1999. *Dutch sedge warblers *Acrocephalus schoenobaenus* and West-African rainfall: Empirical data and simulation modelling show low population resilience in fragmented marshlands*. Ardea 87 (1): 113-127.

Geertsema, W., E. Steingröver, W. van Wingerden, F. van Alebeek & J. Roovers, 2004. *Groen-blaauwe dooradering in de Hoeksche Waard: een schets van de gewenste situatie voor natuurlijke plaagonderdrukking*. Alterra-rapport 1042, Wageningen.

Green, K. & C.M. Pickering, 2002. *A potential scenario for mammal and bird diversity in the Snowy Mountains of Australia in relation to climate change*. In: Mountain Biodiversity: A Global Assessment. Körner C. & E. M. Spehn (eds). Parthenon Publishing, London: 241-249.

Green, D. M., 2003. *The ecology of extinction: population fluctuation and decline in amphibians*. Biological Conservation 111 (3): 331-343.

Hannah, L. & L. Hansen, 2005. *Designing landscapes and seascapes for change*. In: Climate Change and Biodiversity. Hannah, T.E.L.L.. New Haven, Yale University Press: 329-341.

Hannah, L., T. E. Lovejoy & S.H. Schneider, 2005. *Biodiversity and climate change in context*. In: Climate Change and Biodiversity. Lovejoy, T.E. & L. Hannah. New Haven, Yale University Press: 3-14.

Hanski, I., 1994. *Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes*. Trends in Ecology and Evolution 1994 9: 131-135.

Hanski, I., 1997. *Metapopulation dynamics: from concepts and observations to predictive models*. In: Metapopulation biology; ecology, genetics, and evolution. Hanski I.A. & M.E. Gilpin (eds): 69-91.

Hanski, I., 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.

Henle, K., K.F. Davies, M. Kleyer, C. Margules & J. Settele, 2004. *Predictors of species sensitivity to fragmentation*. Biodiversity and Conservation 13 (1): 207-251.

Hill, J. K., C. D. Thomas, R. Fox, M.G. Telfer, S.G. Willis, J. Asher & B. Huntley, 2002. *Responses of butterflies to twentieth century climatic warming: implications for future ranges*. Proc. R. Soc. Lond. B 269: 2163-2171.

Hill, J. K., C. D. Thomas & B. Huntley, 1999. *Climate and habitat availability determine 20th century changes in a butterfly's range margin*. Proceedings Of The Royal Society Of London Series B Biological Sciences. Jun 266 (1425): 1197-1206.

Holmgren, M., 2000. *Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: trade-off in tolerance or facilitation?* Oikos 90 (1): 67-78.

Holt, D. R., T. H. Keitt, M.A. Lewis, B.A. Maurer & M.L. Taper, 2005. *Theoretical models of species' borders: single species approaches*. Oikos 108: 18-27.

Hooper, D.U., F.S. Chapin, J.J. Ewel, A. Hector & P. Inchausti, 2005. *Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge*. Ecol. Monogr. 75 (1):3-35.

Hossell, J.E; Briggs, B & Hepburn, I.R, 2000. *Climate Change and UK Nature Conservation: A Review of the Impacts of Climate Change on UK Species and Habitat Conservation Policy*. (former) Department of the Environment, Transport and the Regions (DETR), London.

Hughes, L., 2000. *Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?* Trends Ecol. Evol. 15: 56-61.

IPCC, 2001. *Climate Change 2001. The scientific basis*. J. T. Houghton, Y. Ding, M. Nogua, D. Griggs, P. Van der Linden, K. Maskell. Cambridge, Cambridge University Press.

IPCC, 2007. *Climate Change 2007: Mitigation. Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [B. Metz, O.R. Davidson, P.R. Bosch, R. Dave, L.A. Meyer (eds)], Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA., XXX pp.

Jamieson, N., Ross Monaghan & Declan Barraclough, 1999. *Seasonal trends of gross N mineralization in a natural calcareous grassland*. *Global Change Biology* 5 (4): 423-431.

Johnson, K.H., K.A. Vogt, H.J. Clark, O.J. Schmitz & D.J. Vogt, 1996. *Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems*. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 372-377.

Julliard, R., F. Jiguet & D. Couvet, 2004. *Common birds facing global changes: what makes a species at risk?* *Global Change Biology*. Jan 10 (1): 148-154.

Kwakernaak, C., K.W. Ypma, J.A. Klijn, P.J. van Bakel & J.W.J. van der Gaast, 1998. *Ruimtelijke gevolgen van klimaatverandering en bodemdaling*. Staring Centrum, Wageningen. Rapport 618.

Lammers GW, A van Hinsberg, W. Loonen, M.J.S.M. Reijnen & M.E. Sanders, 2005. *Optimalisatie Ecologische Hoofdstructuur*. Bilthoven. MNP-rapport 408768003.

Lesica, P. & B. McCune, 2004. *Decline of arctic-alpine plants at the southern margin of their range following a decade of climatic warming*. *Journal of Vegetation Science* 15 (5): 679-690.

R.Loeve, P. Droogers & J. Veraart, 2006. *Klimaatverandering en waterkwaliteit*. Opdrachtgever Wetterksip Fryslan.

LNV, 1990. *Natuurbeleidsplan, regeringsbeslissing*. Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij. Tweede Kamer, vergaderjaar 1989-1990, 21149, nrs. 2-3.

LNV, 1995. *Verbindingszones voor recreatie en natuur. Een ideeënboek voor combinatie en inrichting van ecologische en recreatieve netwerken*.

LNV, 2000. *Natuur voor mensen mensen voor natuur. Nota natuur bos en landschap in de 21^e eeuw*. Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, Den Haag.

Menzel, A., N. Estrella & P. Fabian, 2001. *Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996*. *Global Change Biology Volume 7* (Issue 6): 657-666.

Menzel, A., T.H. Sparks, N. Estrella, E. Koch, A. Aasa, R. Ahas, K. Alm-Kübler, P. Bissolli, O. Braslavská, A. Briede, F.M. Chmielewski, Z. Crepinsek, Y. Curnel, A. Dahl, C. Defila, A. Donnelly, I. Filella, K. Jatczak, F. Måge, A. Mestre, O. Nordli, J. Peñuelas, P. Pirinen, V. Remisová, H. Scheifinger, M. Striz, A. Susnik, F.E. Wielgolaski, A. van Vliet, S. Zach & A. Züst, 2006. *European phenological response to climate change matches the warming pattern*. *Global Change Biology* 12 (10): 1969-1976.

MNP, 2005. *Effects of climate change in the Netherlands*. Milieu en Natuur Planbureau, Bilthoven, The Netherlands. Rapport number 773 001 037.

Nagelkerke, C.J., J. Verboom, F. van den Bosch & K. van de Wolfshaar, 2002. *Time Lags in Metapopulation Responses to Landscape Change*. In: Gutzwiller, K.J. (ed). Concepts and application of landscape ecology in biological conservation. Springer Verlag, New York: 330-354.

Nijhof, B.S.J., C.C. Vos & A.J. van Strien, 2007. *Indicators for 'Convention on Biodiversity 2010'. Influence of climate change on biodiversity*. WOT-achtergrondrapport 53.7a.

Oost, A.P., B.J. Ens, A.G. Brinkman, K.S. Dijkema, W.D. Eysink, J.J. Beukema, H.J. Gussinklo, B.M.J. Verboom & J.J. Verburgh, 1998. *Integrale Bodemdalingstudie Waddenzee*. Nederlandse Aardolie Maatschappij B.V., Assen.

Opdam, P., 1991. *Metapopulation theory and habitat fragmentation: a review of holartic breeding bird studies*. Landscape Ecology 5: 93-106.

Opdam, P. & J. Klijn, 2003. *Klimaatverandering in de 21ste eeuw: consequenties voor het natuurbeleid*. Alterra, Wageningen.

Opdam, P. & D. Wascher, 2004. *Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation*. Biological Conservation. May 117 (3): 285-297.

Parmesan, C., S. Gaines, L. Gonzalez, D.M. Kaufman, J. Kingsolver, A.T. Peterson & R. Sagarin, 2005. *Empirical perspectives on species borders: from traditional biogeography to global change*. Oikos, 108: 58-75.

Parmesan, C., T. L. Root & M.R. Willig, 2000. *Impacts of extreme weather and climate on terrestrial biota*. Bulletin of American Meteorological Society 81: 443-450.

Parmesan, C., C. Ryrholm, C. Stefanescu, J.K. Hill, C.D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammaru, W.J. Tennent, J.A. Thomas & M. Warren, 1999. *Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with global warming*. Nature 399: 579-583.

Parmesan, C. & G. Yohe, 2003. *A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems*" Nature 421: 37-42.

Pearson, R. G., T. P. Dawson, P.M. Berry & P.A. Harrison, 2002. *SPECIES: A spatial evaluation of climate impact on the envelope of species*. Ecological Modelling 154: 289-300

Pulliam, H. R., 1988. *Sources, sinks, and population regulation*. Am. Nat. 132 (5): 652-661
Pulliam, H. R., Dunning J. B. & J. G. Liu, 1992. *Population Dynamics in Complex Landscapes - A Case Study*. Ecol. Appl. 2: 165-177.

- Roos, R., S. Woudenberg, G. Dorren, E. Brunner & R. den Hollander (eds), 2004. *Opgewarmd Nederland*. Stichting NatuurMedia.
- Schouten, M. G. C., J. G. Streefkerk & P. C. van der Molen, 1992. *Impact of climatic change on bog ecosystems, with special reference to sub-oceanic raised bogs*. *Wetlands Ecology and Management* 2 (1-2): 55-61.
- Tamis, W. L. M., M. Van 't Zelfde & R. van der Meijden, 2001. *Changes in vascular plant biodiversity in the Netherlands in the 20th century explained by climatic and other environmental characteristics. Global change - Long term effects of climate change on biodiversity and ecosystem processes*. In: Dutch national Research Programme on Global Air Pollution and Climate Change. Van Oene, H., W. H. Ellis, M. M. P. D. Heijmans, et al. Rapport nr.: 4190 200 089: 23-50.
- Tamis, W.L.M., M. van 't Zelfde & R. van der Meijden, 2003. *Effecten van klimaatsverandering op hogere planten in Nederland*. *De Levende Natuur* 104 (3): 75-78.
- Thomas, C. D. & J. J. Lennon, 1999. *Birds extend their ranges northwards*. *Nature* 399: 213-213
- Thomas, C.D., G.J. Bodsworth, R.J. Wilson, A.D. Simmons, Z.G. Davies, M. Musche & L. Conratt, 2001. *Ecological and Evolutionary processes at expanding range margins*. *Nature* 441: 629-632.
- Thomas, C. D., A. Cameron, R.E. Green, M. Bakkenes, L.J. Beaumont, Y.C. Collingham, B.F.N. Erasmus, M. Ferreira de Siqueira, A. Garinger, L. Hannah, . Hughes, B. Huntley, A.S. van Jaarsveld, G.F. Midgley, L. Miles, M.A. Ortega-Huerta, A.T. Peterson, O.L. Phillips & S.E. Williams, 2004. *Extinction risk from climate change*. *Nature* 427: 145-148.
- Thomas, C.D. & I. Hanski, 2004. *Metapopulation dynamics in changing environments: butterfly responses to habitat and climate change*. In: Hanski, I. & O. Gaggiotti (eds). *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*. Scademic Press, San Diego: 105-132.
- Thuiller, W., 2004. *Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change*. *Global Change Biology* 10: 2020-2027.
- Tilman, D., R.M. May, C.L. Lehman & M.A. Nowak, 1994. *Habitat destruction and the extinction debt*. *Nature* 371: 65-66.
- Tilman, D., P. B. Reich, J. M. H. Knops, 2006. *Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment*. *Nature* 441: 629-632.

- Travis, J. M. J., 2003. *Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail*. Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences 270 (1514): 467-473.
- Van Dorland, R. & B. Jansen (red.), 2006. *De Staat van het Klimaat 2006*. Uitgave PCCC, De Bilt/Wageningen.
- Van Ierland E.C., R.S. de Groot, P.J. Kuikman, P. Martens, B. Amelung, N. Daan, M. Huynen, K. Kramer, J. Szönyi, J.A. Veraart, A. Verhagen, A. van Vliet, P.E.V. van Walsum & E. Westein, 2001. *Integrated assessment of vulnerability to climate change and adaptation options in the Netherlands*. NRP report no 410 200 088, Dutch National Research Programme on Global Air Pollution and Climate Change.
- Van Walsum, P. E. V., P.F.M. Verdonchot & J. Runhaar, 2002. *Effects of Climate and Land-use Change on Lowland Stream Ecosystems*. Nationaal Onderzoek Programma Mondiale Luchtverontreiniging en Klimaatverandering (NOP). Wageningen, Alterra. Rapport nr 523
- Van den Hurk, B.J.J.M., A.M.G. Klein Tank, G. Lenderink, A.P. van Ulden, G.J. van Oldenborgh, C.A. Katsman, H.W. van den Brink, F. Keller, J.J.F. Bessembinder, G. Burgers, G.J. Komen, W. Hazeleger & S.S. Drijfhout, 2006. *KNMI Climate Change Scenarios 2006 for the Netherlands*. KNMI publication: WR-2006-01, 30/5/2006.
- Van der Meulen, F., 1990. *European dunes: consequences of climate change and sealevel rise*. In Bakker, Th. W. & P. D. Jungerius, J. A. Klijn (eds.): *Dunes of the European coasts*. Catena supplement 18. Cremlingen: 209-223.
- Verbeek, K., A. Klein Tank, R. Sluiter, G-J van Oldenborgh, A. van Ulden, P. Siegmund, W. Verkley & R. van Dorland, 2003. *De toestand van het klimaat in Nederland 2003*. KNMI, De Bilt.
- Verboom, J., 1996. *Modelling fragmented populations: between theory and application in landscape planning*" Ph. D. Dissertation, University of Leiden, Leiden.
- Verboom, J., R. Foppen, P. Chardon, P. Opdam & P. Luttikhuisen, 2001. *Introducing the key patch approach for habitat networks with persistent populations: an example for marshland birds*. Biological Conservation: 89-101
- Visser, M. E., C. Both & M. M. Lambrechts, 2004. *Global Climate Change Leads to Mistimed Avian Reproduction*" ADVANCES IN ECOLOGICAL RESEARCH 35: 89-110.
- Vliet, A.J.H. van, R.S. de Groot, A. Overeem, A.F.G. Jacobs & F.T.M. Spieksma, 2002. *The influence of temperature and climate change on the timing of pollen release in the Netherlands*. International Journal of Climatology 22: 1757-1767.

- Vos, C.C., J.M. Baveco & M. van der Veen, 2005. *Robuuste verbindingen. Een nadere onderbouwing van ontwerpregels*. Alterra-rapport 1206. Alterra, Wageningen.
- Vos, C.C. & A.T. Kuiters, 2007. *Effecten van klimaatverandering op de natuur; verkenning van adaptatie strategieën*. Landschap 24: 27-38.
- Vos, C.C. M. van der Veen & P.F.M. Opdam, 2006. *Natuur en klimaatverandering; wat kan het natuurbeleid doen?* Alterra, wageningen.
- Warren, M. S., J. K. Hill, J.A. Thomas, J. Asher, R. Fox, B. Huntley, D.B. Roy, M.G. Telfer, S. Jeffcoate, P. Harding, G. Jeffcoate, S.G. Willis, J.N. Greatorex-Davies, D. Moss & C.D. Thomas, 2001. *Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change*. Nature Nov 414 (6859): 65-69.
- Walther, G-R, Burga CA, Edwards PJ (eds), 2001. *“Fingerprints” of Climate Change - Adapted Behaviour and Shifting Species Ranges*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- White, Todd A., Bruce D. Campbell, Peter D. Kemp & Chris L. Hunt, 2001. *Impacts of extreme climatic events on competition during grassland invasions*. Global Change Biology 7: 1-13.
- Worm, Boris , Edward B. Barbier, Nicola Beaumont, J. Emmett Duffy, Carl Folke, Benjamin S. Halpern, Jeremy B. C. Jackson, Heike K. Lotze, Fiorenza Micheli, Stephen R. Palumbi, Enric Sala, Kimberley A. Selkoe, John J. Stachowicz, & Reg Watson, 2006. *Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services*. Science 314: 787-790.