landschap
ecologie
natuurherstel
modellen
connectiviteit

Meer biodiversiteit door gerichte maatregelen?

Evaluatie van herstelscenario's in twee voorbeeldgebieden met behulp van het LARCH-model

C. (Charlotte) van Haren
Wageningen Environmental Research, Droevendaalsesteeg 3, 6708 PB Wageningen; charlotte.vanharen@wur.nl

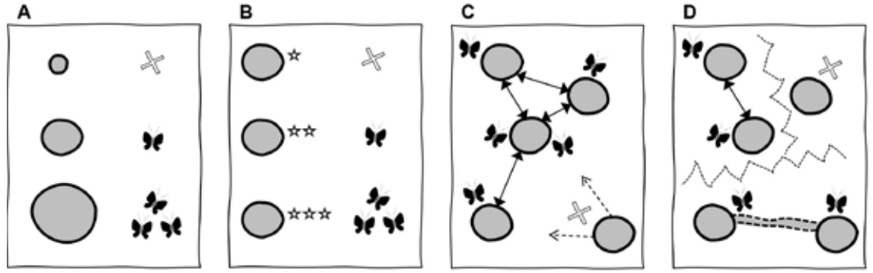
M. (Michiel) van Eupen
Wageningen Environmental Research

T. (Theo) van der Sluis
Wageningen Environmental Research

Het landschapsecologisch model LARCH kan inzicht geven in de mate waarin maatregelen bijdragen aan biodiversiteitsherstel. Wij hebben met behulp van LARCH in de gebieden De Zoom Kalmthoutse heide en Sint Jansberg-Reichswald geëvalueerd wat het effect is van drie herstelscenario's op een aantal geselecteerde indicatorsoorten. Deze soorten zijn typerend voor beide landschappen en staan model voor soorten met een vergelijkbaar leefgebied.

Landschaps- of habitatfragmentatie, de versnippering van aaneengesloten leefgebieden in meerdere kleinere en geïsoleerde gebieden, is een van de grootste bedreigingen voor biodiversiteit (Opdam, 1991; Fahrig, 2003; Hanski, 2011; Pereira et al., 2010). De impact van fragmentatie op het voortbestaan van soorten wordt merkbaar wanneer minder dan 20% van het landschap uit geschikt habitat bestaat (Rybicki & Hanski, 2013). Fragmentatie is soortspecifiek en hangt af van ruimtelijke kenmerken van landschappen zoals de grootte en de kwaliteit van het habitat, het aantal en de dichtheid van habitatplekken en de connectiviteit en uitwisseling tussen de habitatplekken (figuur 1) (Fahrig, 2003; Hodgson et al., 2011; Opdam et al., 2003). Zowel Hodgson et al. (2011), Ovaskainen (2013) als Margules & Pressey (2000) concluderen dat de focus van natuurbehoud zou moeten liggen op behoud en versterking van het areaal en de kwaliteit van habitatplekken binnen grote eenheden. Landschapsfragmentatie wordt vaak gemeten met behulp van landschapsindices op basis van GIS-tools, zoals Fragstats (Neel et al., 2004; Riitters et al., 1995). Deze indices houden geen rekening met ecologische factoren, waardoor ze minder geschikt zijn om effecten op biodiversiteit te voorspellen (Vos et al., 2001). Complexere modellen, zoals *random walk*-modellen, vragen weer veel soortspecifieke data en specialistische kennis. Hierdoor zijn ze minder bruikbaar als model voor indicatorsoorten.

*De indicatorsoorten waarvoor het LARCH-model is toegepast. Van links naar rechts: das (*Meles meles*), gele kwikstaart (*Motacilla flava*), bont dikkopje (*Carterocephalus palaemon*) en ringslang (*Natrix helvetica*). Foto's: Mark Zekhuis, Gertjan van Noord (2x), Holger Krisp.*



Figuur 1 Vier principes van habitatfragmentatie (vrij ontleend aan Opdam, Verboom & Pouwels, 2003): (A) Habitat oppervlakte: grotere oppervlakken bieden meer kans op stabiele populaties. (B) Habitatkwaliteit, dit is afhankelijk van factoren zoals: vegetatietype, voedselaanbod, nestgelegenheid, of verstoring. (C) Afstand tussen habitatplekken: kleinere afstanden en hogere dichtheid bevorderen uitwisseling. (D) Landschapsweerstand – mate waarin uitwisseling wordt belemmerd of bevorderd, via barrières (zoals wegen of landbouwgrond) of corridors (zoals hagen of natuurlijke verbindingen).

Figure 1 Four principles of habitat fragmentation (freely adapted from Opdam, Verboom & Pouwels, 2003): (A) Habitat area: larger areas offer greater chances of stable populations. (B) Habitat quality dependent on factors such as vegetation type, food availability, nesting opportunities, or disturbance. (C) Distance between habitat patches. Shorter distances and higher density increase exchange. (D) Landscape permeability: the extent to which the surrounding landscape hinders or facilitates exchange, through barriers (such as roads or agricultural land) or corridors (such as hedgerows or natural connections).

Het model LARCH (Landschapsecologische Analyse en Regels voor de Configuratie van Habitat) biedt hierin een geschikte tussenweg. Het is gebaseerd op de metapopulatietheorie (Foppen, 2001; Hanski & Gilpin, 1997; Opdam et al., 2002) en combineert soortkenmerken met ruimtelijke data om effecten van fragmentatie ecologisch in kaart te brengen (Van der Sluis et al., 2021). Ruimtelijke kenmerken worden in LARCH als volgt vertaald naar modeluitgangspunten voor het voortbestaan van soorten:

- **Lokale populatie:** Elke reproductieve eenheid (RE; broedpaar, koppel) heeft een minimale oppervlakte aan geschikt habitat nodig waarin alle essentiële functies (zoals voortplanting, foerageren) mogelijk zijn. De lokale populatiegrootte wordt bepaald door de oppervlakte aan geschikt leefgebied, wat (veelal) bestaat uit meerdere habitatfragmenten waartussen de ruimtelijke samenhang voldoende is. Te kleine leefgebieden (habitatsnippers) vallen af.
- **Netwerkpopulatie:** Lokale populaties die binnen de (soortspecifieke) dispersieafstand liggen en die genetisch en demografisch verbonden zijn via uitwisseling van individuen. Lokale populaties vormen samen een netwerkpopulatie.
- **Ruimtelijke samenhang:** De mate van connectiviteit tussen leefgebieden wordt bepaald met de genormaliseerde Hanski-connectiviteitsindex (Hanski, 1994; Ter Braak et al., 1998; Verboom et al., 2001), op basis van de afstand (d) tussen habitatfragmenten en de dispersiecapaciteit (α) van de soort. Connectiviteit neemt af volgens een negatieve exponentiële functie ($e^{-\alpha d}$). Beneden de grenswaarde voor de vorming van populaties (hier > 10% habitat) wordt geen uitwisseling verondersteld (zie tabel 1). Voor grondgebonden soorten kan de connectiviteitsindex inclusief landschapsweerstand worden berekend.
- **Duurzame populatie:** Een (netwerk)populatie is duurzaam als het totaal aantal RE's voldoende is om natuur-

lijke fluctuaties te overleven, met statistisch gezien < 5% kans op uitsterven binnen 100 jaar. (Hanski & Gilpin, 1997; Opdam et al., 2002; Verboom et al., 2001).

- **Sleutelpopulatie:** Als een populatie kleiner is dan een duurzame populatie, maar wel robuust en deel van een netwerkpopulatie, spreken we van een sleutelpopulatie (RE's zie tabel 1). Voorwaarde voor het voortbestaan van zo'n sleutelpopulatie is dat er jaarlijks één of meer individuen vanuit andere populaties binnen hetzelfde netwerk immigreren. Onder deze voorwaarde blijft het uitsterfrisico < 5% binnen 100 jaar.

Gebieden, scenario's en soorten

In onze studie hebben wij de huidige situatie vergeleken met drie toekomstscenario's voor 2050. Herstelmaatregelen, zoals bosomvorming en lijnvormige elementen langs akkers en graslanden, zijn vertaald naar een natuur- en een landbouw-scenario, plus een gecombineerd scenario. Het landbouwscenario richt zich op het behoud van landbouw met versterkte biodiversiteit door 10% extra landschapselementen en landschapsstructuren in agrarisch gebied; het natuurscenario focust vooral op een verschuiving naar meer natuurlijke natuurbeheertypen. De landschappen, maatregelpaketten en scenario's worden uitgebreid beschreven in Van der Sluis et al. (2025).

Vier soorten zijn gekozen als indicatorsoorten voor het evalueren van gemodelleerde herstelmaatregelen: de das (*Meles meles*), gele kwikstaart (*Motacilla flava*), ringslang (*Natrix helvetica*) en het bont dikkopje (*Carterocephalus palaemon*). Ze fungeren als indicatoren voor een bredere groep soorten met vergelijkbare ecologische eisen. De keuze is gebaseerd op soortkenmerken en samenhang met de habitatypen in de studiegebieden (zie Van der Sluis et al. (2025)). De gele kwikstaart en het bont dikkopje zijn specifiek vermeld als indicatorsoort in de Natuurherstelverordening (NHV). Voor de overkoepelende studie was het belangrijk om zowel de Europese context van de NHV te evalueren, als de hier beschreven regionale uitwerking van maatregelen. Daarom zijn de das en de gele kwikstaart gemodelleerd op zowel Europees (zie Post et al., in voorbereiding), als regionaal niveau. Ze komen (van oudsher) voor in beide studiegebieden, zij het nu minder frequent in de Kalmthoutse heide (Van den Berge et al. 2017; waarneming.nl; waarneming.be). De ringslang en het bont dikkopje hebben meer regionale dispersie-eisen.

De das is afhankelijk van goed verbonden, kleinschalige cultuurlandschappen met ecologische gradiënten (van droog naar nat, van voedselarm naar voedselrijk). Optimale habitatcondities bestaan uit een afwisseling van bosjes, graslanden en akkers, met veel landschapselementen zoals houtwallen en singels (Van den Berge et al. 2017). Door zijn mobiliteit en sterke binding aan landschapselementen is de das uitermate geschikt om de effecten van maatregelen op de connectiviteit binnen agrarische gebieden te beoordelen.

De gele kwikstaart is een trekvogel die sterk afhankelijk is van extensieve (vochtige) graslanden en akkers. Door schaalvergroting en intensivering van de landbouw is deze soort achteruitgegaan, waardoor ze een relevante indicator voor natuurinclusief agrarisch beheer is (BIJ12, 2014).

De ringslang is gebonden aan vochtige en natte habitattypen en komt voor in Sint Jansberg in het Natura 2000-gebied De Bruuk en aan de voet van het Reichswald in het moeras het Koningsven-De Diepen. In Noord-Brabant wordt de ringslang slechts sporadisch waargenomen en de soort ontbreekt in Kalmthoutse heide (Jooris et al., 2013), desondanks blijft de ringslang een zeer geschikte indicatorsoort voor natte ecosystemen. Het bont dikkopje komt voor langs vochtige loofbosranden, bospaden en ruigten met open, zonnige plekken. Daarnaast is de soort te vinden langs brede slootbermen in landbouwgebied. Het is een indicatorsoort voor vochtige, gevarieerde graslanden met overstaande vegetatie, die cruciaal

Tabel 1 Resultaten LARCH-analyse: oppervlaktes en reproductieve eenheden per scenario en soort voor Sint Jansberg.

Table 1 Results LARCH analysis: areas and reproductive units per scenario and species for Sint Jansberg.

PARAMETER	DAS	BONT DIKKOPJE	RINGSLANG	GELE KWIKSTAART
Doel duurzaamheid studiegebied	Creëren sleutelpopulatie	Duurzame populatie	Duurzame populatie	Creëren sleutelpopulatie
Doel connectiviteit studiegebied	Corridors door agrarisch gebied	Aaneensluiten lokale populaties	Corridors door agrarisch gebied	Aaneensluiten lokale populaties
Dichtheid in optimaal habitat [RE per 100ha]	0.4	1.000	33.33	5.33
LOKALE POPULATIES				
Grootte sleutelpopulatie[RE]	40	500	100	40
Gap distance [m]	1.000	50	100	167
Grenswaarde connectiviteit *)	0.1 (10% habitat)	0.1 (10% habitat)	0.1 (10% habitat)	0.1 (10% habitat)
DUURZAAMHEID POPULATIES (UITWISSELING TUSSEN LOKALE POPULATIES)				
Gap distance [m]	30.000	1.000	10.000	10.000
Grenswaarde netwerk connectiviteit *)	0.1	0.1	0.1	0.1
Norm met sleutelpopulatie [RE]	160	1250	300	60
Norm zonder sleutelpopulatie [RE]	240	1250	500	80

*) connectiviteit: waardes van 0 (geen habitat) tot 1 (100% bedekt habitat)

Tabel 2 Resultaten LARCH-analyse: oppervlaktes en reproductieve eenheden per scenario en soort voor Kalmthoutse heide en Sint Jansberg.

Table 2 Results LARCH analysis: areas and reproductive units per scenario and species for Kalmthoutse heide and Sint Jansberg.

SOORT	DOELSTELLING DUURZAAMHEID BEREIKT?	TYPE LOKALE POPULATIE	HUIDIG		LANDBOUW		NATUUR		COMBINATIE	
			RE	Ha	RE	Ha	RE	Ha	RE	Ha
KALMTHOUTSE HEIDE										
Das	Nee, geen sleutelpopulatie	Sleutelpopulatie	-	-	-	-	-	-	-	-
		Kleine populatie	9	2255	9	2260	17	7178	20	7288
Gele kwikstaart	Nee, geen sleutelpopulatie	Sleutelpopulatie	-	-	-	-	-	-	-	-
		Kleine populatie	14	325	18	412	18	412	20	483
Bont dikkopje	Ja, alle scenario's	Sleutelpopulatie	528	53	528	53	528	53	528	53
		Kleine populatie	1974	40	1943	40	3082	43	3051	43
Ringslang	Nee, geen duurzaam netwerk	Sleutelpopulatie	117	379	160	517	186	588	229	728
		Kleine populatie	178	106	157	106	172	106	152	106
SINT JANSBERG										
Das	Nee, geen sleutelpopulatie	Sleutelpopulatie	-	-	-	-	-	-	-	-
		Kleine populatie	4	5909	5	6414	6	7719	6	7959
Gele kwikstaart	Nee, geen sleutelpopulatie	Sleutelpopulatie	-	-	-	-	-	-	-	-
		Kleine populatie	3	185	3	185	6	185	6	185
Bont dikkopje	Ja, alle scenario's (achteruitgang)	Sleutelpopulatie	875	88	876	88	876	88	876	88
		Kleine populatie	737	24	663	24	663	24	726	24
Ringslang	Nee, geen duurzaam netwerk	Sleutelpopulatie	28	1077	28	1077	30	1130	30	1130
		Kleine populatie	57	191	59	191	72	191	75	191

is voor de aanwezigheid van waardplanten, nectarbronnen en geschikte overwinteringsplekken (Bos et al., 2006).

De vier indicatorsoorten maken het mogelijk om de effecten van de gebiedsspecifieke maatregelpakketten te beoordelen. Hun ecologie en gevoeligheden sluiten goed aan bij de ecosystemen en natuurlijke gradiënten in de voorbeeldgebieden. Bovendien zijn ze relevant in het kader van Europees beleid rondom groenblauwe dooradering (GBD) en de Natuurherstelverordening (NHV).

Tabel 1 toont de gebruikte parameterwaarden in het LARCH-model: dichtheden in optimaal leefgebied, minimale populatiegroottes, duurzaamheidsnormen en grenswaarden voor connectiviteit. Volgens Rybicki & Hanski (2013) wordt habitatconnectiviteit ecologisch relevant bij een landschapsbedekking van 10–20% (grenswaarde van 0,1 in tabel 1). Beide studiegebieden zijn te klein voor duurzame populaties van de das zonder externe netwerkverbindingen. Volgens Verboom et al. (2001) moet regionaal beleid in dergelijke gevallen zorgen voor condities voor sleutelpopulaties.

In LARCH wordt per soort de habitatgeschiktheid bepaald door natuurbeheertypen uit de verschillende scenario's en maatregelpakketten (Van der Sluis et al., 2025) te vertalen naar de ecologische vereisten van elk soortprofiel.Er zijn geen aanvullende maatregelen genomen om de geschiktheid te verbeteren.

Resultaten per soort

LARCH-resultaten voor de das tonen aan dat in geen enkel scenario de benodigde minimale sleutelpopulatiegrootte wordt behaald. Beide gebieden hebben genoeg oppervlakte met voldoende ruimtelijke samenhang, die bovendien in alle scenario's toeneemt (tabel 3), maar deze voldoen niet aan de habitateisen van de das. Voor de das is het combinatiescenario het gunstigst: in Sint Jansberg groeit de populatie tot 20 RE's; 50% van een sleutelpopulatie. In Kalmthoutse heide wordt potentieel slechts een kleine populatie bereikt, met beperkte toename in de natuurscenario's. Hoewel de connectiviteit relatief goed is, blijft het habitat toch te veel versnipperd, wat extra verbindingen voor een sleutelpopulatie vereist.

Het bont dikkopje is in Sint Jansberg sterk gebaat bij het natuurscenario: met een sleutelpopulatie van 528 RE's stijgt groeien kleine populaties tot 3051 RE's (tabel 2). Deze uitkomst wijst op een groot potentieel voor verwante habitatsoorten bij de uitvoering van natuurgerichte herstelmaatregelen. In Kalmthoutse heide is ruimte voor een potentieel duurzaam netwerk (875 RE's), maar in alle scenario's nemen zowel geschikt habitat als het aantal RE's licht af door gebiedsmaatregelen met ongeschikte habitattypen (tabel 2). Vooral kleine populaties gaan achteruit (737 naar 726 RE's), de sleutelpopulatie blijft stabiel.

De ringslang laat de meest opvallende verbetering zien, vooral in Sint Jansberg: de sleutelpopulatie groeit van 117 naar 229 RE's in het combinatie-scenario (tabel 2). In het landbouwscenario dragen perceelsranden maar weinig bij; de oppervlakte geschikt habitat neemt weliswaar toe, maar is versnipperd en te klein. In Kalmthoutse heide is één kleine populatie aanwezig (28 RE's). Deze groeit in het natuurscenario licht naar 30 RE's, met een toename van kleine populaties van 57 naar 75 RE's. Dit onderstreept ook hier de waarde van natuurgerichte maatregelpaketten voor mobiele soorten van natte habitattypen.

Voor de gele kwikstaart is in beide gebieden geen sleutelpopulatie mogelijk; wel een beperkte toename. In Kalmthoutse heide stijgt het aantal RE's van 3 naar 6 in de natuurgerichte scenario's, maar het habitat blijft versnipperd en veel te klein voor een sleutel- of duurzame populatie (tabel 2). In Sint Jansberg stijgt het aantal RE's maximaal naar 20 (tabel 2), maar door de beperkte toename van geschikt leefgebied blijven ook hier de condities voor de door de kwikstaart vertegenwoordigde soorten beperkt.

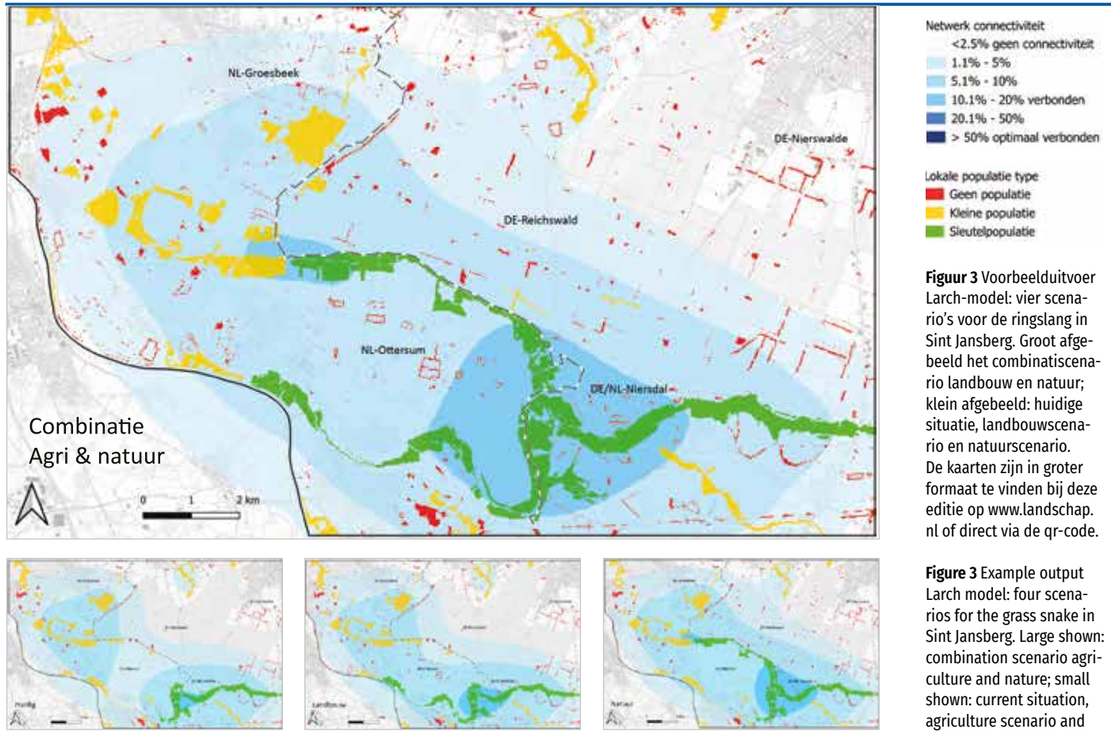
Hoe effectief zijn de herstelscenario's voor biodiversiteitsversterking?

In Sint Jansberg zijn in het algemeen zowel de aantallen RE's als de oppervlakte aan leefgebied voor de vier indica-

Tabel 3 Resultaten connectiviteit: totaal aantal hectares in de voorbeeldgebieden boven de grenswaarde (10%). Het gebied waar de ruimtelijke samenhang groot genoeg is ligt binnen en tussen de geschikte habitats.

Table 3 Connectivity results: total number of hectares in the example areas above the threshold value (10%). The area where the spatial coherence is large enough lies within and between the suitable habitats.

Soort	Connectiviteit [1)]	Gebied	Huidig		Landbouw		Natuur		Combinatie	
			Ha	relatieve toename	Ha	relatieve toename	Ha	relatieve toename	Ha	relatieve toename
Das	Netwerkconnectiviteit	Sint Jansberg	8595	0.0%	9060	5.4%	14784	72.0%	15484	80.2%
		Kalmthoutse heide	17239	0.0%	18544	7.6%	19312	12.0%	19836	15.1%
Gele kwikstaart	Lokale populatie-connectiviteit	Sint Jansberg	1135	0.0%	1441	27.0%	1441	27.0%	1622	43.0%
		Kalmthoutse heide	1499	0.0%	1743	16.3%	2242	49.6%	2443	63.0%
Bont dikkopje	Netwerkconnectiviteit	Sint Jansberg	755	0.0%	745	-1.3%	1111	47.1%	1101	45.8%
		Kalmthoutse heide	350	0.0%	347	-0.9%	350	-0.2%	350	-0.2%
Ringslang	Netwerkconnectiviteit	Sint Jansberg	190	0.0%	500	163.6%	1077	468.3%	1656	773.4%
		Kalmthoutse heide	1061	0.0%	1067	0.6%	1557	46.8%	1578	48.7%



Figuur 3 Voorbeelduitvoer Larch-model: vier scenario's voor de ringslang in Sint Jansberg. Groot afgebeeld het combinatiescenario landbouw en natuur; klein afgebeeld: huidige situatie, landbouwscenario en natuurscenario. De kaarten zijn in groter formaat te vinden bij deze editie op www.landschap.nl of direct via de qr-code.

Figure 3 Example output Larch model: four scenarios for the grass snake in Sint Jansberg. Large shown: combination scenario agriculture and nature; small shown: current situation, agriculture scenario and nature scenario. The maps can be found in a larger format at www.landschap.nl or directly via the QR code.

torsoorten groter dan in Kalmthoutse heide, vooral voor de ringslang. De habitatstructuur en de robuustere vernattingsmaatregelen (Van der Sluis et al., 2025) sluiten beter aan bij de ecologische eisen van deze soort, waardoor de scenario's effectiever bijdragen aan herstel. Het bont dikkopje toont aan dat habitatmaatregelen niet automatisch positief uitwerken: waar in Sint Jansberg kleine populaties sterk toenemen in de natuurgerichte scenario's, treedt in Kalmthoutse heide een lichte achteruitgang op. De inrichtingsmaatregelen hebben een ongunstig effect op het geschikte habitat voor deze soort. De das en de gele kwikstaart vormen geen sleutelpopulaties, maar de RE's en de connectiviteit nemen wel toe in natuurgerichte scenario's. Vooral voor de das is dit zichtbaar in Sint Jansberg, waar de netwerkconnectiviteit met 80% stijgt. Toch blijft habitatgeschiktheid van landbouwgebied voor soorten die een grote oppervlakte nodig hebben beperkt. Kleinschalige maatregelen, zoals perceelsranden, genereren onvoldoende extra habitat. Wanneer habitatmaatregelen meer robuust worden uitgevoerd, zoals de natte grasland- en moerascorridors in Sint Jansberg, kunnen herstelstrategieën daadwerkelijk bijdragen aan versterking van biodiversiteit.

De vertaling van EU-beleidsdoelen naar concrete maatregelen voor generiek biodiversiteitsherstel is complex. Een exclusieve focus op soortspecifieke maatregelen is niet doeltreffend voor het verbeteren van de generieke biodiversiteit; daarom zijn de indicatorsoorten gekozen als representanten van een breder spectrum aan soorten. Wanneer uitsluitend generieke maatregelpakketten gepland worden, zijn hogere ambities vereist om aan de ruimtelijke condities van deze indicatorsoorten te kunnen voldoen: leefgebied van een hogere kwaliteit en meer areaal. De landschapsecologische modelanalyse met LARCH geeft inzicht in de manier waarop herstelmaatregelen de biodiversiteit beïnvloeden, met indicaties van soortenaantallen en ruimtelijk samenhang van leefgebieden. Daarbij geldt dat de uitkomsten niet als absolute cijfers mogen worden opgevat en alleen geldig zijn binnen deze gebiedspecifieke context .

De auteurs zijn erkentelijk voor de financiering via het WUR Kennisbasisprogramma KB36 Biodiversiteit in een Natuurinclusieve Samenleving (projectnummer KB36-007-001 RestoreConnect) - dat wordt ondersteund door het Ministerie van Landbouw, Visserij, Voedselzekerheid en Natuur.

Summary

Enhancing biodiversity through targeted restoration: Evaluating scenario impacts in two European landscapes using the LARCH model

Charlotte van Haren, Michiel van Eupen & Theo van der Sluis

landscape, ecology, nature restoration, models, connectivity

This study evaluates the ecological impact of three nature restoration scenarios in two cross-border landscapes - Sint Jansberg–Reichswald and De Zoom Kalmthoutse heide - using the LARCH landscape ecological model. The scenarios are based on targeted restoration measures aligned with the EU Nature Restoration Law, focusing on natural habitat conversion and increased green-blue infrastructure in agricultural areas. Four indicator species - the European badger, yellow wagtail, grass snake, and chequered skipper - represent broader species groups and were used to assess changes in habitat area, quality, and connectivity. Results show that nature-focused and combined scenarios improve spatial cohesion and habitat availability, particularly for species with specific ecological requirements. In Sint Jansberg, restoration proved more effective than in Kalmthoutse heide due to more robust interventions and habitat structures. The chequered skipper also illustrates potential negative effects when measures reduce key habitat types. Overall, LARCH proves valuable for spatially evaluating biodiversity restoration policies, emphasizing that restoration must be robust, ecologically informed, and regionally adapted. More ambitious, landscape-scale strategies are essential to meet sustainability thresholds and support effective biodiversity recovery in Europe.

Literatuur

BIJ12 (2014). Soortenfiches ANLB.

Bos, F., Bosveld, M., Groenendijk, D., Van Swaay, C., Wynhoff, I., De Vlinderstichting (2006). *De dagvlinders van Nederland, verspreiding en bescherming* Nederlandse Fauna deel 7. Nederlands Centrum voor Biodiversiteit Naturalis.

Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics 34*, 487-515.

Foppen, R.P. (2001). B*ridging gaps in fragmented marshland: applying landscape ecology for bird conservation*. Wageningen University & Research, PhD thesis.

Hanski, I. (1994). A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology 63*, 151-162.

Hanski, I. (2011). Habitat loss, the dynamics of biodiversity, and a perspective on conservation. *AMBIO: A Journal of Environment and Society 40(3)*, 248-255.

Hanski, I. & Gilpin, M.E. (Eds.) (1997). *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution.* Academic Press.

Hodgson, J.A., Moilanen, A., Wintle, B.A. & Thomas, C.D. (2011). Habitat area, quality and connectivity: striking the balance for efficient conservation. *Journal of Applied Ecology 48(1),* 148-152.

Jooris R., Engelen, P., Speybroeck, J., Lewylle, I., Louette, G., Bauwens, D. & Maes, D. (2013). *De amfibieën en reptielen van Vlaanderen. Recente verspreiding en toelichting bij de nieuwe Rode Lijst.* Natuurpunt, studie 2013/6.

Margules, C.R. & Pressey, R.L. (2000). Systematic conservation planning. *Nature 405(6783),* 243-253.

Neel, M.C., McGarigal, K. & Cushman, S.A. (2004). Behavior of class-level landscape metrics across gradients of class aggregation and area. *Landscape Ecology 19(4)*, 435-455.

Opdam, P. (1991). Metapopulation theory and habitat fragmentation - a review of holarctic breeding bird studies. *Landscape Ecology 5(2)*, 93-106.

Opdam, P., Foppen, R. & Vos, C. (2002). Bridging the gap between ecology and spatial planning in landscape ecology. *Landscape Ecology 16(8),* 767-779.

Opdam, P., Verboom, J. & Pouwels, R. (2003). Landscape cohesion: An index for the conservation potential of landscapes for biodiversity. *Landscape Ecology 18(2)*, 113-126.

Ovaskainen, O. (2013). How to develop the Nature Conservation Strategies for the Netherlands? *De Levende Natuur* 114(2), 59-62.

Post, P.M. , Van Haren, C., Van Eupen, M. & Elbersen, B. (in voorbereiding). Land use changes related to ambitious European Nature restoration. J*ournal of Environmental Management,* manuscript ingediend voor publicatie.

Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P., Fernandez-Manjarrés, J.F., ... Cheung, W.W. (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science 330(6010),* 1496-1501.

Riitters, K.H., O'Neill, R., Hunsaker, C., Wickham, J. D., Yankee, D., Timmins, S., ... Jackson, B. (1995). A factor analysis of landscape pattern and structure metrics. *Landscape Ecology 10(1),* 23-39.

Rybicki, J. & Hanski, I. (2013). Species–area relationships and extinctions caused by habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters 16(s1)*, 27-38.

Ter Braak, C.J.F., Hanski, I., Verboom, J. (1998). The incidence function approach in modelling of metapopulation dynamics. In: Bascompte, R.V.S.J. (Ed.). *Modeling spatio-temporal dynamics in ecology.* Springer Verlag and Landes Bioscience, 167-188.

Van den Berge, K., Gouwy, J., Berlengee, F. & Vansevenant, D. (2017). *Verspreiding van de das (Meles meles) in Vlaanderen: recente evoluties.* Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, INBO-rapport 34.

Van der Sluis, T., Maas, G., Van Elburg, E., Woltjer, I. & Pedroli, B. (2021). Robuuste en klimaatbestendige riviernetwerken. Hotspots voor natuurontwikkeling langs de grote rivieren. *Landschap 38(1),* 58-67.

Van der Sluis T., Van Eupen,M., Bouwma, I.M., Lohbeck M.W.M. & Wamelink, G.W.W. (2025). De Natuurherstelverordening op gebiedsniveau. Een uitwerking van ecologische scenario's voor Sint Jansberg-Reichswald en De Zoom- Kalmthoutse heide. *Landschap 42(2),* 69-79 (dit nummer).

Verboom, J., Foppen, R., Chardon, P., Opdam, P. & Luttikhuizen, P. (2001). Introducing the key patch approach for habitat networks with persistent populations: an example for marshland birds. *Biological Conservation 100(1),* 89-101.

Verboom, J., Schotman, A., Opdam, P. & Metz, J.A.J. (1991). European nuthatch metapopulations in a fragmented agricultural landscape. *OIKOS 61(2),* 149-156.

Vos, C.C., Verboom, J., Opdam, P.F.M. & Ter Braak, C.J.F. (2001). Toward Ecologically Scaled Landscape Indices. *The American Naturalist 157(1),* 24-41.