

Effecten van klimaatextremen op de habitatkwaliteit voor het gentiaanblauwtje



Effecten van klimaatextremen op de habitatkwaliteit voor het gentiaanblauwtje

Tekst

Michiel Wallis de Vries & Juul Limpens

Met medewerking van

José Kok, Roel van Marrewijk, Iris Scheper, Annika Vermaat, Cassandra Vogel en Nina de Vries

Rapportnummer

VS2020.018

Projectnummer

P-2018.029

Productie

De Vlinderstichting
Mennonietenweg 10
Postbus 506
6700 AM Wageningen
T 0317 46 73 46
E info@vlinderstichting.nl
www.vlinderstichting.nl

Subsidieverstrekker

Provincie Noord-Brabant

Deze publicatie kan worden geciteerd als

Wallis de Vries, M.F. & J. Limpens, 2020. *Effecten van klimaatextremen op de habitatkwaliteit voor het gentiaanblauwtje*. Rapport VS2020.018, De Vlinderstichting & WUR - Plantenecologie en Natuurbeheer, Wageningen.

Trefwoorden

Natuurbeheer, klimaatverandering, biodiversiteit, gentiaanblauwtje, *Phengaris alcon*

Mei 2020



Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigden/of openbaar gemaakt d.m.v. druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze dan ook zonder voorafgaande toestemming van De Vlinderstichting, noch mag het zonder een dergelijke toestemming gebruikt worden voor enig ander werk dan waarvoor het is vervaardigd.

Inhoud

	Samenvatting	5
1	Inleiding.....	6
1.1	Aanleiding	6
1.2	Doelstelling	7
2	Aanpak	8
2.1	Klimaat, microreliëf en populatietrends	8
2.2	Experiment	8
2.3	Veldstudie	8
2.4	Vertaling naar de beheerpraktijk.....	9
2.5	Dankwoord	9
3	Populatietrends en fenologie	10
3.1	Methode	10
3.2	Invloeden van weer en locatie op populatietrends	12
3.3	Weerinvloeden op de fenologie	13
4	Vochtexperiment klokjesgentianen	15
4.1	Aanpak.....	15
4.2	Groei Klokjesgentiaan	19
4.3	Klokjesgentiaan in periode van eiafzet	20
4.4	Bodem.....	21
4.5	Conclusies	22
5	Veldonderzoek klokjesgentianen	23
5.1	Aanpak.....	23
5.2	Terreincondities.....	25
5.3	Bodemvocht in het veld.....	26
5.4	Groei klokjesgentiaan	26
5.5	Fenologie: verschijnen van eerste knoppen	27
5.6	Conclusie.....	28
6	Veldonderzoek eiafzet.....	29
6.1	Aanpak.....	29
6.2	Knopstadia en eiafzet	30
6.3	Plantkwaliteit en eiafzet	30
6.4	Bodem, vocht en eiafzet	31
6.5	Conclusie.....	32
7	Conclusie en aanbevelingen	33
7.1	Belangrijkste uitkomsten	33
7.2	Gevolgen voor het gentiaanblauwtje	34
7.3	Terreincondities: reliëf, plaggen en begrazing	35

7.3	Nieuwe kennisvragen	37
7.4	Aanbevelingen	39
	Literatuur	40
	Bijlage 1: Veldlocaties gentianen 2018-2019	42

Samenvatting

De extreme droogte van de laatste jaren benadrukt de urgentie van klimaatbestendig natuurbeheer. Over hoe dit beheer eruit dient te zien is de kennis nog beperkt. Dit is nu verkend voor het gentiaanblauwtje en de klokjesgentiaan, een bedreigde dagvlinder en waardplant die beide iconisch zijn voor natte heidegebieden. De resultaten kunnen worden benut voor het optimaliseren van hydrologisch herstelbeheer voor het gentiaanblauwtje en andere kenmerkende soorten van de natte heide.

Aanpak – De aanpak bestond uit vier delen:

- 1) trendanalyse: bestaande gegevens van het Landelijk Meetnet Vlinders zijn geanalyseerd om te zien of het aantal waarnemingen van gentiaanblauwtje een relatie vertoont met weersomstandigheden en of deze relatie afhankelijk is van lokale terreinfactoren,
- 2) een experiment: onder gecontroleerde omstandigheden is onderzocht of klimaatextremen de geschiktheid van de klokjesgentiaan als waardplant voor het gentiaanblauwtje beïnvloeden en of stikstof hier een rol bij speelt,
- 3) veldwaarnemingen aan de waardplant: in twee terreinen is onderzocht of klokjesgentianen vergelijkbaar reageren op extreem droge en natte condities als in het experiment of dit afhangt van lokale terreinfactoren.
- 4) veldwaarnemingen aan de eiafzet: hierin is onderzocht in hoeverre de eiafzet ook wordt gestuurd door de vochtcondities.

Resultaten – Uit de trendanalyse blijkt dat de vlinderaantallen sterk bepaald worden door extreem weer, maar dat hun reactie afhangt van terreinfactoren. In droge terreinen lijden de vlinders onder extreme droogte, terwijl in natte terreinen juist hevige regenval een probleem is. Reliëf in natte terreinen verkleint het effect van extreme regenval.

Uit het experiment blijkt dat zowel extreem droge als natte omstandigheden de geschiktheid van klokjesgentiaan als waardplant verminderen. Toevoeging van extra stikstof verergert dit negatieve effect.

Uit het veldonderzoek blijkt dat gentianen in het veld vergelijkbaar reageren als onder experimentele omstandigheden, maar minder sterk, waarschijnlijk omdat condities in het veld minder extreem waren dan in het experiment. De vochtcondities in het veld worden sterk bepaald door het reliëf, de hoeveelheid organische stof in de bodem en door plaggen.

De eiafzet door het gentiaanblauwtje bleek ook mede door de bodem te worden bepaald, met meer eiafzet bij een dikkere organische bodemlaag en meer vocht in de bodem.

Conclusies en aanbevelingen – Klimaatextremen verslechteren de habitatkwaliteit van het gentiaanblauwtje. De sterkte van het effect is echter sterk afhankelijk van lokale terreinfactoren, waardoor sturing door beheer mogelijk wordt.

In droge terreinen kunnen negatieve gevolgen van extreme droogte opgevangen worden door extra aandacht voor herstel van lokale hydrologische systemen en voorzichtigheid met verwijderen van organische lagen door plaggen.

In natte terreinen kunnen negatieve gevolgen van hevige regenval opgevangen worden door variaties in reliëf te koesteren en (her)vestiging van klokjesgentiaan op de hogere terreindelen te stimuleren.

Bij klimaatopwarming wordt een noordwaartse opschuiving van het areaal van het gentiaanblauwtje verwacht. Voor Nederland heeft dat op middellange termijn eerder een positieve dan een negatieve verandering tot gevolg. Het gentiaanblauwtje heeft hier dus wel degelijk toekomst. Maar dan moet er wel voor worden gezorgd dat de habitatkwaliteit weer op orde wordt gebracht, zodat klimaatextremen ook goed kunnen worden opgevangen.

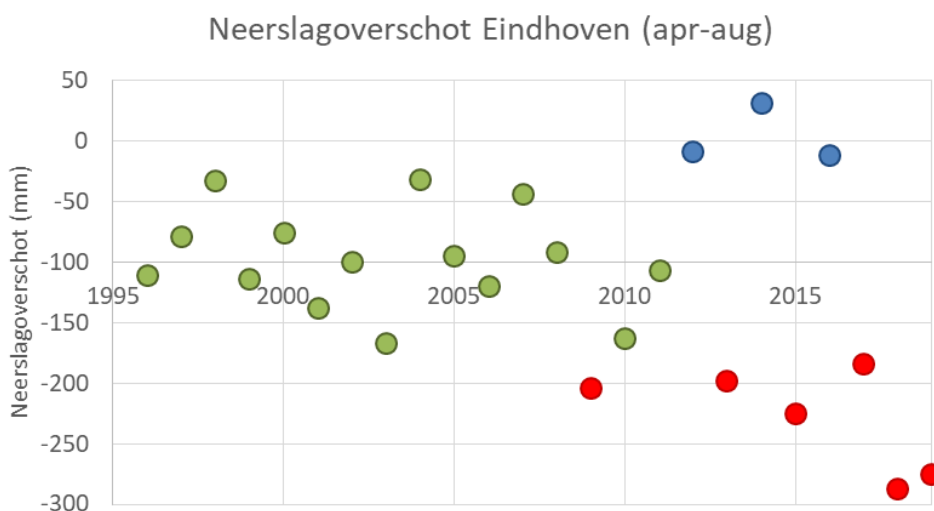
1 Inleiding

De afstemming van het terreinbeheer in natuurgebieden op klimaatverandering had tot voor kort opmerkelijk weinig aandacht. De extreme droogte van 2018-2019 heeft dit onderwerp nadrukkelijk op de agenda geplaatst. De urgentie van het beter kunnen opvangen van klimaatverandering is in dit project in kaart gebracht voor het gentiaanblauwtje, een bedreigde dagvlinder die kenmerkend is voor natte heidegebieden. Vooral klimaatextremen van droogte dan wel hevige neerslag in de zomer lijken deze vlinder parten te spelen. Het waarom was echter nog te onduidelijk om effectieve maatregelen te kunnen treffen. De waardplant, de zeldzame klokjesgentiaan, speelt hierin een sleutelrol.

Onderzocht is of klimaatextremen in combinatie met stikstofdepositie leidt tot een 'mismatch' in ontwikkeling tussen klokjesgentiaan en gentiaanblauwtje. Ook is geanalyseerd in hoeverre het reliëf in een terrein kan worden benut om negatieve effecten van klimaatextremen op te vangen. De resultaten kunnen worden benut voor het optimaliseren van hydrologisch herstelbeheer voor het gentiaanblauwtje en andere kenmerkende soorten van de natte heide.

1.1 Aanleiding

Hoewel de beheerders van natuurgebieden er hard aan werken om de biodiversiteit in Nederland te beschermen, staat de kwaliteit van de leefgebieden sterk onder de grootschalige druk van klimaatverandering en van stikstofdepositie. Herstelbeheer richtte zich tot voor kort via het Programma Aanpak Stikstof (PAS) in belangrijke mate op de tweede factor, maar klimaatverandering kreeg nog weinig aanvullende aandacht. Dit terwijl er een groeiende invloed van klimaatextremen in de zomer wordt verwacht door hetzij droogte hetzij inundatie na hevige neerslag. De laatste jaren doen deze extremen zich in toenemende mate voor (Figuur 1.1). In stikstofgevoelige systemen, zoals de natte heide, kan deze klimaatstress bovenop de stikstofovermaat extra hard aankomen en op termijn leiden tot het verdwijnen van kenmerkende soorten.



Figuur 1.1: De laatste jaren zijn de zomers in Noord-Brabant ofwel heel nat ofwel heel droog (bron: KNMI).



Een van de meest bedreigde kenmerkende soorten van de natte heide is het gentiaanblauwtje (*Phengaris alcon*), een dagvlinder die als jonge rups afhankelijk is van de zeldzame klokjesgentiaan (*Gentiana pneumonanthe*) als waardplant en de latere ontwikkeling tot vlinder doormaakt in het nest van *Myrmica*-steekmieren.

In het project *Naar een klimaatbestendige heidefauna in Noord-Brabant* (Wallis de Vries, *et al.*, 2014; 2018) is, met het

gentiaanblauwtje als centrale aandachtsoort, gewerkt aan het bevorderen van herstelbeheer over de hydrologische gradiënt van nat naar droog, teneinde het risico van klimaatextremen op te kunnen vangen. Hoewel dit nog steeds een goed idee lijkt, ontbreekt nog een goed inzicht in de sturende mechanismen. Gezien de aanhoudende achteruitgang van het gentiaanblauwtje, zowel in Noord-Brabant als landelijk, is het cruciaal om deze kennis te ontwikkelen, zodat gericht effectieve maatregelen getroffen kunnen worden voor populatieherstel. Klimaatextremen lijken mede bepalend voor de geconstateerde achteruitgang (Wallis de Vries, 2017). Het huidige project heeft zich daarom gericht op het ophelderen van de gevolgen van klimaatextremen op het gentiaanblauwtje.

Klimaatextremen kunnen leiden tot een mismatch tussen vlinder en waardplant. Zowel droogte als inundatie lijken de ontwikkeling van de klokjesgentiaan zo te vertragen dat er nog geen bloemknoppen beschikbaar zijn wanneer de vlinders hun eitjes moeten afzetten (Wynhoff *et al.*, 1996; Wallis de Vries, 2017). In Italië zijn er aanwijzingen gevonden dat er in warme, droge jaren een mismatch kan optreden tussen de bloei van de gentianen en de vliegtijd van de gentiaanblauwtjes (Cerrato *et al.*, 2016). Omdat de vrouwtjes van de vlinder maar enkele dagen leven, kan zo'n verschuiving grote effecten hebben. Aan de andere kant lijkt ook extreme regenval in de zomer van 2016 in Noord-Brabant via inundatie van leefgebied te hebben geleid tot het verdwijnen van enkele lokale populaties van het gentiaanblauwtje (Wallis de Vries *et al.*, 2018).

Stikstofdepositie kan de droogtegevoeligheid van de gentianen vergroten, doordat er bij extra stikstof ten opzichte van de bovengrondse groei minder wortelgroei plaatsvindt (Lee *et al.*, 2010), wat ook de vochtopname vermindert. Dit zou het effect van zomerdroogte kunnen versterken.

Hoe de invloeden van klimaatextremen doorwerken op het gentiaanblauwtje is, behalve anekdotisch, nog niet goed bekend. Dat maakt het ook niet goed mogelijk om effectieve herstelmaatregelen te treffen en deze goed af te stemmen op lopende anti-verdrogingsmaatregelen. In dit project zullen de effecten daarom worden onderzocht in een combinatie van een experiment en veldstudie. Het experiment is daarbij nodig om de invloed van droogte en wateroverlast, in combinatie met stikstofdepositie, op de ontwikkeling van de waardplanten te ontrafelen. De veldstudie is nodig om de fenologie en de kwaliteit van de waardplant onder verschillende omstandigheden te kunnen koppelen aan die van het gentiaanblauwtje.

1.2 Doelstelling

Doelstelling van het project is om de invloed van klimaatextremen, in combinatie met stikstofdepositie, op het gentiaanblauwtje vast te stellen, zodat effectieve maatregelen voor populatieherstel getroffen kunnen worden.

Het gentiaanblauwtje geldt als vlaggenschip voor de biodiversiteit van de natte heide, een Europees beschermd habitatype (H4010). Via deze bedreigde soort wordt aandacht gevraagd voor de gevolgen van klimaatverandering in combinatie met stikstofdepositie, twee cruciale bedreigingen voor behoud van biodiversiteit.

2 Aanpak

Het project omvatte verschillende onderdelen. Allereerst zijn populatietrends en fenologie van het gentiaanblauwtje geanalyseerd in relatie tot het weer en lokale vochtcondities. Vervolgens is in een kasexperiment de invloed van vochtcondities op de waardplantontwikkeling onderzocht. Parallel daaraan werd ook in het veld de invloed van vochtcondities op de waardplanten en op de eiafzet door het gentiaanblauwtje vastgesteld. Ten slotte is deze kennis tijdens een workshop met betrokken terreinbeheerders en vrijwilligers gedeeld voor toepassing in het terreinbeheer.

2.1 Klimaat, microreliëf en populatietrends

Populatietrends van het gentiaanblauwtje uit de tellingen van het Landelijk Meetnet Vlinders zijn geanalyseerd in relatie tot het weer en de variatie in reliëf en de vochttoestand in de terreinen van elke populatie. Hiervoor zijn per vlinderpopulatie de jaar-op-jaar veranderingen in eiafzet van het gentiaanblauwtje gekoppeld aan gedetailleerde hoogtegegevens uit het Actueel Hoogtebestand Nederland (AHN). De verwachting was dat populaties die meer verspreid over de hoogtegradiënt voorkomen een gunstiger populatietrend vertonen: immers de kans neemt toe dat er dan altijd gentianen beschikbaar zijn die op tijd bloeien voor de vlinder.

Voorts is de variatie in de fenologie van de vliegtijd tussen jaren geanalyseerd als functie van de temperatuur en het neerslagoverschot.

2.2 Experiment

In een experiment is het effect van droogte en wateroverlast op de ontwikkeling van de waardplant van het gentiaanblauwtje, de klokjesgentiaan, onderzocht. Planten zijn onder gecontroleerde omstandigheden onderworpen aan verschillende vochtregimes (droogte – normaal – inundatie) gedurende de periode half mei tot eind juli, in combinatie met een lage dan wel hoge stikstofgift. De effecten van de behandelingen op de ontwikkelingsduur tot aan de bloei en de zaadzetting zijn in detail gevolgd, waarbij een vertragend effect van droogte en wateroverlast op de bloei werd verwacht en een extra nadelig effect van stikstof in combinatie met droogte.

2.3 Veldstudie

In een veldstudie zijn vergelijkbare ontwikkelingen doorgemeten in twee belangrijke populaties van het gentiaanblauwtje (Kampina en Strabrechtse Heide). Hier is in 2018 en 2019 de ontwikkeling van de gentianen (timing en duur van de bloei, aantal bloemen) gevolgd over een vochtgradiënt van droog naar nat (vergelijkbaar met de experimentele vochtregimes). Voor de Strabrechtse Heide waren ook gegevens uit het extreem natte jaar 2016 beschikbaar.

We hebben hierbij delen vergeleken waar wel of niet is geplagd om te testen hoe deze gangbare beheermaatregel de ontwikkeling van de gentianen beïnvloedt. Voorts is vastgesteld op welke planten eiafzet door het gentiaanblauwtje plaatsvindt. Dit kon in Noord-Brabant slechts beperkt worden onderzocht door de geringe grootte van de populaties. Daarom is dit onderdeel vooral in het Nationale Park De Hoge Veluwe bestudeerd (in 2019).

Metingen aan bodem (vochttoestand, organische stof, buffercapaciteit en beschikbare voedingsstoffen) en plantchemie (stikstof, fosfaat en mineralen) bieden zowel in de veldstudie als in het experiment aanvullende informatie om de effecten van vochtvoorziening en stikstof nader te verklaren.

2.4 Vertaling naar de beheerpraktijk

De resultaten van het onderzoek zijn gedeeld met terreinbeheerders in een workshop op locatie en worden gepubliceerd in een Nederlandstalig vakblad. De verkregen inzichten kunnen door terreinbeheerders worden benut om de uitvoering van maatregelen beter af te stemmen op de hydrologische condities, het aanwezige reliëf en de mate van stikstofbelasting. Daarmee kan, samen met natuurvrijwilligers, maatwerk worden geleverd om de afname van het gentiaanblauwtje om te buigen tot herstel.

2.5 Dankwoord

Wij zijn Natuurmonumenten en Staatsbosbeheer bijzonder erkentelijk om het veldwerk te mogen uitvoeren in de gebieden Kampina en Strabrechtse Heide. Stichting Het Limburgs Landschap was zo vriendelijk om toe te staan dat wij klokjesgentianen van Landgoed Wellensteijn voor het kasexperiment konden gebruiken. Voor het aanvullende veldwerk aan de eiafzet door het gentiaanblauwtje danken wij Stichting Het Nationale Park De Hoge Veluwe voor hun toestemming om de populatie in het Park te mogen onderzoeken. Ian Deeben (Staatsbosbeheer) zorgde voor een gastvrije ontvangst voor de workshop op De Plaetse. De studenten Iris Scheper, Cassandra Vogel, Annika Vermaat en Roel van Marrewijk danken wij voor hun enorme inzet om de gegevens te verzamelen in het kader van hun studie. Daarbij waren wij ook erg blij met de hulp en waarnemingen van vrijwilligers Mirjam Lambermon en Bert & Riet van Rijsewijk. Het veldwerk op Kampina en Strabrechtse Heide werd voortvarend uitgevoerd door José Kok en Nina de Vries. Jan van Walsum (WUR) zorgde voor een soepele verwerking van de chemische analyses.

3 Populatietrends en fenologie

Populatietrends van het gentiaanblauwtje uit de tellingen van het Landelijk Meetnet Vlinders zijn geanalyseerd in relatie tot het weer en de variatie in reliëf en de vochttoestand in de terreinen van elke populatie. In droge terreinen hebben populaties te lijden van extreem droge zomers en in natte terreinen is juist inundatie na hevige regenval een probleem. Reliëf kan zorgen dat de schade van natte zomers in natte gebieden beperkt blijft. Ook de duur van de vliegtijd blijkt sterk weersafhankelijk. De laatste 30 jaar is deze onder invloed van frequenter optredende weersextremen een derde korter geworden.

3.1 Methode

Analyse populatietrends

Deze analyse is in meer detail beschreven door Wallis de Vries & Oteman (2019). Voor de analyse van de jaar-op-jaar veranderingen in talrijkheid zijn data van het landelijk meetnet vlinders (NEM) benut uit de periode 1993-2018. Voor het gentiaanblauwtje is de talrijkheid gebaseerd op eitellingen in vaste telplots (doorgaans 100 m²) of tellingen van een hele vindplaats.

Terreincondities

Een cruciaal onderdeel van de analyse bestond uit het betrekken van de condities op het locatieniveau van elke populatie. Daarvoor zijn populaties afgebakend op basis van waarnemingen uit de Nationale Database Flora en Fauna (NDFF; d.d. 17 sept 2018), waar de telplots aan zijn toegedeeld. Een populatie is daarbij het leefgebied binnen een 'minimum convex' polygoon rond een cluster van minimaal 10 waarnemingen met een precisie van <100 m, gerekend vanaf 1990; voor enkele populaties waarvan de waarnemingen eenzelfde coördinaat hadden werd een minimale oppervlakte van 100 m² aangehouden. Als maximale onderlinge afstand tussen waarnemingen binnen eenzelfde populatie is 500 meter aangehouden. De eigenschappen van de omgeving binnen de afgebakende populaties zijn bepaald aan de hand van oppervlakte, reliëf en bodemtype. Als oppervlakte is eenvoudig de grootte van de polygoon van elke populatie genomen. Voor reliëf – feitelijk de variatie in reliëf – is het Actueel Hoogte bestand Nederland (AHN) gebruikt om voor elke populatie de gemiddelde hoogte en de hoogte variatie te berekenen op een resolutie van 5x5 meter. Hiervoor hebben we de 'Zonal Statistics As Table' tool in ArcGIS 10.6 gebruikt. Voor de analyse is de standaardafwijking van de hoogten van alle 5x5 m cellen binnen elke populatiepolygoon in de analyse gebruikt als indicator van variatie in reliëf; deze is overigens sterk gecorreleerd met het verschil tussen hoogste en laagste punt in een polygoon ($r=0,95$).

Gegevens over bodemfysische eenheid (PAWN 25 m; <https://data.nhi.nu/>) zijn vertaald naar een score van 1 tot 5 die overeenkomt met de berekende hoeveelheid moeilijk opneembaar vocht in de wortelzone (in cm water op een wortelzone met een dikte van 30 cm. Voor elk populatiepolygoon is het naar oppervlakteaandeel gewogen gemiddelde van deze score in de analyse gebruikt als indicator van het beschikbare bodemvocht (voor puntpopulaties is de score van het bodemtype van de betreffende locatie genomen).

Klimaatgegevens

De weersgegevens zijn afkomstig van het KNMI: op 26-02-2019 zijn de gegevens voor alle 50 meetpunten gedownload voor de periode 1993-2018, voor zover beschikbaar. Voor het middelpunt van elke vlinderpopulatie is voor elke beschikbare dag een interpolatie gemaakt voor:

- maximum temperatuur (Tx),
- minimum temperatuur (Tn),

- etmaal gemiddelde temperatuur (T_g),
- etmaalsom neerslag (RH),
- gewasverdamping (EV_{24}): dit is de referentiegwasverdamping volgens de formule van Makkink. De referentiegwasverdamping is de hoeveelheid water die verdampt uit een grasveld dat goed voorzien is van water en nutriënten. Deze waarde wordt in de hydrologie gebruikt als basis om te kunnen berekenen hoeveel water verdampt uit oppervlakte grond met diverse soorten gewassen. De verzadigingsdampspanning neemt bij benadering kwadratisch toe met de temperatuur, waardoor hitte tot een extra hoge verdamping leidt.

De interpolaties zijn gedaan middels een Shepard's Inverse Distance Weighting (IDW), op basis van de drie dichtstbijzijnde punten. Op basis van deze geïnterpoleerde gegevens zijn de volgende klimaatindicatoren voor elke populatie berekend:

- Neerslagoverschot in het voorjaar: $RH - EV$, gesommeerd over de periode 1 april – 15 juni.
- Neerslagoverschot van voorjaar tot het eind van de zomer: $RH - EV$, gesommeerd over de periode 1 april - 31 augustus.
- Late Vorst: het aantal dagen met $T_n < 0$ in de periode 15 april – 31 augustus.
- Buien met zware neerslag in het voorjaar: het aantal dagen met $RH > 20$ in de periode 1 mei – 30 juni.
- Buien met zware neerslag dagen zomer: het aantal dagen met $RH > 20$ in de periode 1 juli – 31 augustus.
- Hitte dagen: het aantal dagen met $T_x > 30$
- Gemiddelde voorjaarstemperatuur: gemiddelde T_g in de periode 1 april – 15 juni.
- Gemiddelde zomertemperatuur: gemiddelde T_g in de periode 16 juni – 31 augustus.

De jaar-op-jaar veranderingen in de aantallen vlinders (of eitjes voor enkele soorten) op de monitoringroutes zijn geanalyseerd op basis van $\ln(n+1)$ -getransformeerde aantallen, waarbij gevallen werden uitgesloten waarin zowel in het lopende jaar als het voorafgaande jaar geen vlinders (eitjes) werden geteld. Het $\ln(n+1)$ -getransformeerde aantal in het voorafgaande jaar werd als covariabele in de analyse meegenomen. De oppervlakte van de populatiepolygoon werd van tevoren $\log_{10}$ -getransformeerd.

Voor de analyse zijn voor elke soort de klimaatvariabelen in de vliegtijd van het lopende teljaar meegenomen samen met degene over het hele voorafgaande jaar. Voor de neerslag werden ook optimumverbanden tot de mogelijkheden gerekend en zijn daarom ook de kwadratische componenten van het neerslagoverschot meegenomen in de analyse.

Bij de doorwerking van het klimaat van het voorafgaande jaar werd verondersteld dat vooral de neerslagbalans over het hele groeiseizoen van belang is. Voor het vaststellen van mogelijke interacties tussen klimaatinvloeden en lokale condities zijn daarom twee mogelijke interacties meegenomen: één tussen het neerslagoverschot van april tot eind augustus en het reliëf (om te toetsen of droogte anders doorwerkt in reliëfrijke dan wel –arme gebieden) en één tussen het neerslagoverschot van april tot eind augustus en het bodemvocht (om te toetsen of droogte anders doorwerkt in droge dan wel natte gebieden).

De data zijn verkend op onderling sterk gecorreleerde variabelen ($r > 0,70$), maar deze deden zich niet voor. Vervolgens werd eerst een 'stepwise forward' lineaire regressie uitgevoerd om potentieel significante variabelen op te sporen. Bij effecten van late vorst en hevige neerslag werd speciaal op negatieve invloeden gelet. De significante variabelen uit de stepwise regressie werden vervolgens opgenomen in een lineair model met de verklarende klimaat- en omgevingsvariabelen, het $\ln(n+1)$ -getransformeerde aantal in het voorafgaande

jaar werd als covariabele en populatie-ID als random factor (voor het verdisconteren van overige, willekeurige verschillen tussen populaties).

Analyse fenologie

Voor de analyse van de fenologie zijn 3553 waarnemingen van gentiaanblauwtjes in het vlinderstadium geanalyseerd uit de periode 1990-2019 (bron: NDFF); dit zijn landelijke gegevens, maar er zijn geen aanwijzingen dat de vliegtijd binnen Nederland noemenswaardig varieert. Het aantal waarnemingen per jaar varieerde tussen 62 en 238 (mediaan 110) en vertoonde geen trend in de tijd ($p=0,17$).

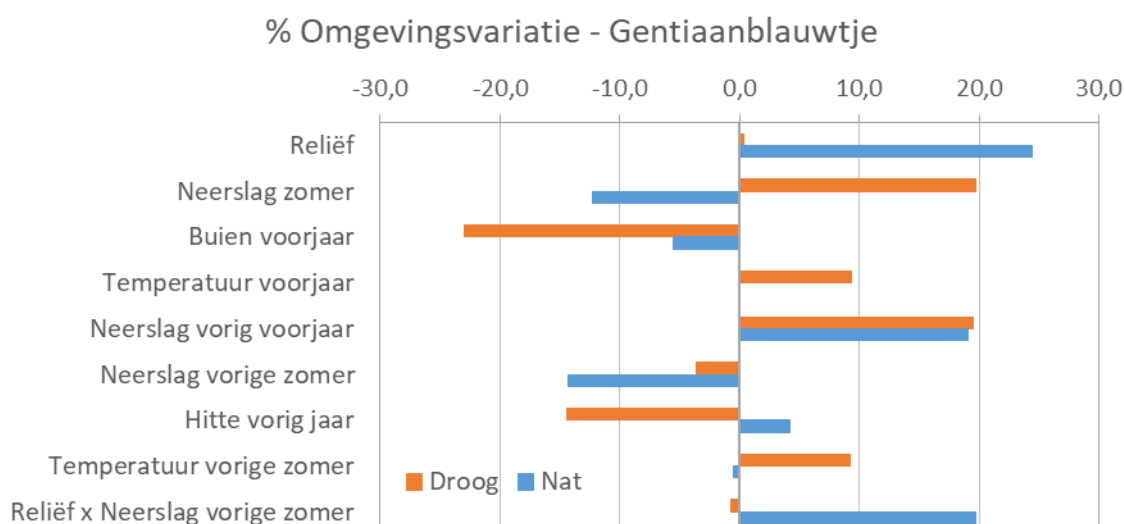
Voor elk jaar zijn de dagnummers berekend voor het begin en het einde van de vliegtijd (datum waarop respectievelijk 10% en 90% van de waarden wordt overschreden), evenals de duur van de vliegtijd.

Door multiële lineaire regressie is vastgesteld of begin, eind en duur van de vliegtijd een significante trend vertoonden over de jaren en/of werden beïnvloed door de dagelijkse maximumtemperatuur in het voorjaar (mei-juni) voorafgaand aan de vliegtijd en het neerslagoverschot vanaf 1 april tot 1 augustus, wat overeenkomt met het eind van de vliegtijd.

3.2 Invloeden van weer en locatie op populatietrends

Op voorhand werd een verschillende doorwerking van weerinvoeden tussen droge en natte leefgebieden verwacht. Deze zijn daarom apart geanalyseerd. Figuur 3.1 geeft de uitkomsten weer als percentage van de totale verklaarde omgevingsvariatie (dat is de som van de F-waarden uit Tabel 3.1), waarbij onderscheid is gemaakt of de effecten negatief of positief zijn.

Inderdaad kwam er een duidelijk verschil naar voren in de aantalsontwikkeling tussen drogere en nattere leefgebieden. De talrijkheid in droge leefgebieden heeft baat bij warme maar vooral neerslagrijke zomers, terwijl dit in natte leefgebieden eerder andersom is ($p<0,10$). Hitte heeft alleen in droge leefgebieden een negatieve invloed. Buien in het voorjaar, wanneer de rupsen zich nog ontwikkelen hebben vooral in droge leefgebieden een negatieve invloed, mogelijk doordat de waardmieren dan minder actief zijn; dit zou in natte leefgebieden ook mogen worden verwacht, maar de negatieve invloed werd daar niet significant bevonden.



Figuur 3.1: Richting en percentage van de klimaat- en omgevingsvariatie die de jaar-op-jaar verschillen in de aantallen gentiaanblauwtjes verklaart in droge en natte leefgebieden.

Tabel 3.1: Samenvatting van significante klimaat- en omgevingsvariabelen voor het gentiaanblauwtje. De F-waarde is een maat voor de verklaarde variatie van de verandering in populatie tussen opeenvolgende jaren (significantie : + $p < 0,05$; -- $p < 0,01$; --- $p < 0,001$; (-) $p < 0,10$; ns $p > 0,10$).

	Droog leefgebied		Nat leefgebied	
Aantal waarnemingen	601		376	
R ²	0,32		0,21	
Variabele	F-waarde	sign.	F-waarde	sign.
Reliëf	0,21	ns	5,72	+
Neerslagoverschot zomer	11,62	+++	2,88	(-)
Buien voorjaar	13,57	---	1,29	ns
Temperatuur voorjaar	5,52	+	0,001	ns
Neerslag vorig voorjaar	11,54	+++	4,47	+
Neerslagoverschot vorige zomer	2,15	ns	3,35	(-)
Hitte vorig jaar	8,52	--	0,99	ns
Temperatuur vorige zomer	5,48	+	0,11	ns
Reliëf x Neerslagoverschot vorige zomer	0,44	ns	4,61	+

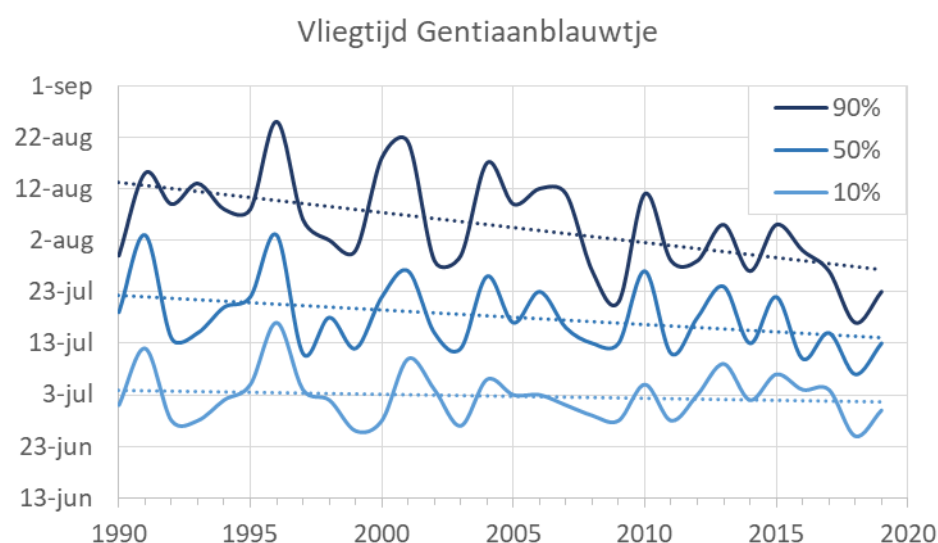
Reliëf blijkt in natte leefgebieden een toegevoegde waarde te hebben en wel juist bij nat weer in de vliegtijd wanneer de eitjes worden gelegd en de rupsen van klokjesgentiaan naar het nest van de waardmieren moeten overstappen. Inundatie is dan fataal, maar de kans hierop is kleiner in een reliëfrijke omgeving.

Droogte is dus het belangrijkste risico in droge leefgebieden, terwijl inundatie een bedreiging vormt in de natte leefgebieden. De aanwezigheid van reliëf vermindert het schadelijke effect van inundatie. Deze resultaten benadrukken het belang van een beter begrip van de factoren die de vochtcondities bepalen. Deze worden in Hoofdstukken 4 t/m 6 nader belicht.

3.3 Weerinvloeden op de fenologie

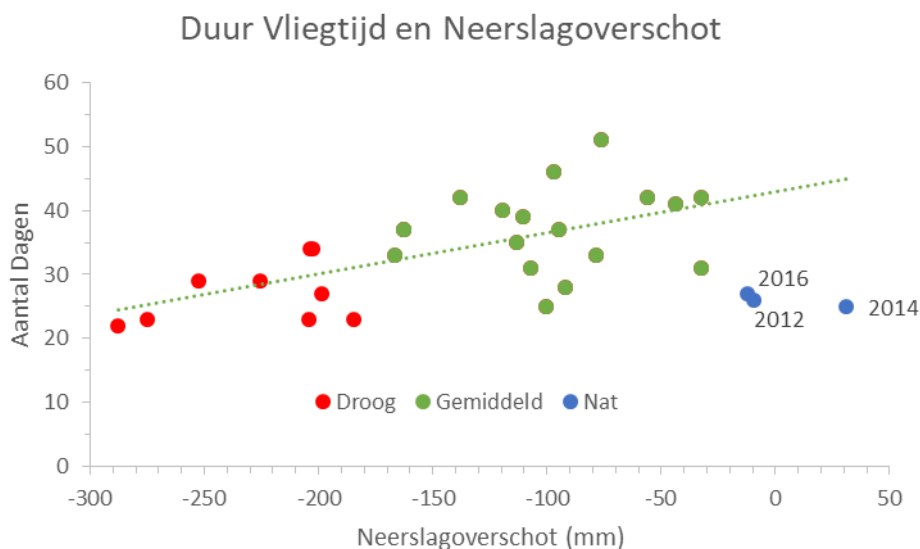
Door de klimaatopwarming is het eind van de vliegtijd in 30 jaar tijd met 17 dagen vervroegd! Het begin van de vliegtijd van het gentiaanblauwtje vertoont juist géén trend in de tijd, maar fluctueert wel tussen de jaren (Figuur 3.2).

De fluctuaties in wanneer de vlinders gaan vliegen zijn sterk gecorreleerd met de temperatuur voorafgaand aan de vliegtijd ($p=0,0001$), dus de tijd waarin de laatste groeispurt van de rupsen plaatsvindt en de verpoping. Na een warm voorjaar



Figuur 3.2: Trend in begin (10%), piek (50%) en eind (90%) van de vliegtijd van het gentiaanblauwtje tussen 1990 en 2020. De stippellijnen geven de lineaire trend aan.

(zoals 2018) begint de vliegtijd eerder dan na een koud voorjaar (zoals 1996). De voorjaarstemperatuur werkt door in de hele fenologie van de vliegtijd en is nog steeds sterk bepalend voor de datum van de piek van de vliegtijd ($p < 0,0001$). Het eind van de vliegtijd wordt nog steeds wel significant bepaald door de voorjaarstemperatuur ($p < 0,01$), maar nog veel meer door het neerslagoverschot (dit verklaart 2,5 keer meer van de variatie; $p < 0,01$). Daar zit wel een optimumverband in: zowel in droge als in natte jaren eindigt de vliegtijd relatief vroeg. Dat bepaalt ook de totale duur van de vliegtijd.



Figuur 3.3: Relatie tussen de duur van de vliegtijd van het gentiaanblauwtje tussen 1990 en 2020. De stippellijnen geeft de trend aan dat de vliegtijd in het algemeen langer wordt met meer neerslag, behalve in extreem natte jaren.

De duur van de vliegtijd is in 30 jaar enorm afgenomen: van gemiddeld 38 dagen in 1990-1994 tot 25 dagen in 2015-2019, een verschil van 34% ($p = 0,01$; zie Figuur 3.2). Dat komt vooral doordat de frequentie van klimaatextremen is toegenomen, met vanaf 2012 alleen nog extreem droge of extreem natte jaren (zie Figuur 1.1). Voor de duur van de vliegtijd is niet de voorjaarstemperatuur maar het neerslagoverschot bepalend (Figuur 3.3). Ook hier is het optimumverband terug te zien ($p < 0,01$): zowel in droge als in extreem natte jaren is de vliegtijd zo'n 10 dagen (28%) korter dan in gemiddelde jaren (respectievelijk 27 en 37 dagen).

Met de verschuiving in de fenologie onder invloed van het klimaat, is het de vraag of de vlinder voor eiafzet en de eerste ontwikkeling van de rupsen nog goed is gesynchroniseerd met zijn waardplant. De volgende twee hoofdstukken gaan daarom – naast de kwaliteit van de plant op zich – ook in op de fenologie van de waardplant in relatie tot de blijkbaar zo belangrijke vochtvoorziening.

4 Vochtexperiment klokjesgentianen

De effecten van vochtcondities en bodem op de ontwikkeling van de waardplant zijn in het veld moeilijk te ontrafelen. Daarom is onder gecontroleerde omstandigheden onderzocht welke invloed droogte en inundatie hebben op de ontwikkeling en fenologie van de waardplant van het gentiaanblauwtje, de klokjesgentiaan. Zowel droogte als inundatie zorgen voor minder beschikbare knoppen voor eiafzet door het gentiaanblauwtje. Toevoeging van een overmaat aan stikstof zorgt bij deze extremen voor een versterkt negatief effect.

4.1 Aanpak

Herkomst planten

In Augustus 2018 zijn 91 planten van klokjesgentiaan verzameld in natuurreserveaat Wellenstijn (51°16'07"N 5°47'57"E), Limburg, met toestemming van de terreinbeheerder, Stichting Het Limburgs Landschap (Figuur 4.1). Verzamelde planten hadden maximaal 3-5 scheuten per plant, waarvan tenminste 1 scheut met bloemen. Planten werden met wortel en al uitgegraven en inclusief bodem (lemig zand) in potten (9x9x11 cm) onder een doorzichtig afdak (foliekap) in Wageningen geplaatst. Van elke plant werd het totaal aantal scheuten, het aantal bloeiende scheuten en het aantal bloemen geteld, waarna de scheuten op 10 cm werden afgeknipt om te voorkomen dat de plant energie zou steken in zaadzetting. De potten werden elke dag gesproeid met regenwater uit het opvangbekken bij de kassen om uitdroging te voorkomen. In december 2018 werden de planten in een vorstvrije, niet-verwarmde kas geplaatst ter overwintering. In maart 2019 keerden de potten terug onder de foliekap en werden de planten verdeeld over de zes experimentele behandelingen. Bij de verdeling werd rekening gehouden met de plantkenmerken zoals vastgesteld in augustus 2018. Het microklimaat (wind, temperatuur en verdamping) onder de foliekap is vergelijkbaar met condities in het veld. Lichtintensiteit onder de foliekap was ongeveer 10% lager dan buiten de foliekap. De groei van de planten (uitlopen van de bladeren, eerste bloemen) verliep synchroon met de ontwikkeling van planten in het veld.



Figuur 4.1: Van links naar rechts: Verzamelen van Klokjesgentiaan in het veld in augustus 2018; Planten bleven tot december 2018 buiten staan onder de foliekap; één experimenteel blok begin juni 2019 met zes potten elk blootgesteld aan een verschillende behandeling; bespreking van de eindoogst in september 2019: rechts op de foto staat Annika Vermaat, die het experiment in het kader van haar afstudeeronderzoek heeft uitgevoerd.

Opzet van het experiment

Het experiment telde in totaal zes behandelingen: drie waterbehandelingen (optimaal vochtig, droog, overstroming) in combinatie met twee stikstofdepositie behandelingen (laag, hoog). Elke behandeling telde 12 herhalingen: 72 planten in totaal. De potten werden in een 'randomised block design' geplaatst om invloed van ongewenste omgevingsvariatie op de behandelingen te beperken. De positie van de planten binnen elke block werd twee keer tijdens het experiment (mei, juli) gewijzigd. De waterbehandelingen vonden plaats tussen 3-24 juni 2019 en de

stikstof behandelingen tussen 25 maart-30 augustus 2019. Het experiment werd in september 2019 geoogst.

De waterbehandelingen simuleerden een optimale vochtvoorziening, een droogteperiode en een overstroming gedurende de periode waarin de eerste knoppen worden gevormd. Zowel voor als na de droogte of inundatie behandeling, kregen de planten dezelfde hoeveelheid water als in de 'optimale' behandeling. De 'optimale' behandeling kwam overeen met veldwaarden voor vochtige heide (40% volumetrisch vochtgehalte). Potten werden in het begin van het experiment op 40% vochtgehalte (vochtmeter) gebracht en gewogen – de potten werden twee keer per week terug op dit gewicht gebracht. Tijdens de droogtebehandeling kregen planten in principe geen water, tenzij ze op het punt stonden dood te gaan (hele plant verwelkt). Verwelkte planten kregen tijdelijk een beetje water om te voorkomen dat ze dood zouden gaan. Voor de overstromingsbehandeling werden de potten in een grotere pot met regenwater geplaatst. De waterstand werd op 2cm boven maaiveld gehouden. De inundatie leidde niet tot kritische zuurstofloze condities (redox < 200 mV) in de wortelzone.

De stikstofbehandelingen simuleerden een lage en hoge stikstof depositie en komen overeen met respectievelijk 17 kg N/ha/jr en 80 kg N/ha/jr gegeven over de tijdsduur van het experiment. Het lage niveau vertegenwoordigt het kritisch depositieniveau voor vochtige heide (Van Dobben et al., 2012), terwijl het hoge depositieniveau overeenkomt met het hoogste depositieniveau gemeten in de jaren '90 (Diemont, 1996). Stikstof werd twee keer per week gegeven in de vorm van ammoniumnitraat, behalve tijdens de waterbehandelingen in juni. Tijdens de week voor de start en twee weken na het einde van de waterbehandelingen kregen de planten een dubbele dosis stikstof.

Om ervoor te zorgen dat de planten voldoende kalium, fosfor en sporenelementen kregen voor de groei, kregen ze twee keer per week een lage dosis vloeibare, stikstofvrije, plantvoeding (Hoagland): tijdens de waterbehandelingen werd deze dosis voor alle planten opgeschort. De dosis varieerde met de groei van de plant, van 2.5% Hoagland in maart-april tot 5% tussen mei-september. De hoeveelheden werden laag gehouden om de situatie vergelijkbaar te houden met de voedselarme veldcondities (Berendse *et al.*, 1987).

Om opname van voedingsstoffen door de plant te controleren werden 18 potten (3 herhalingen per behandeling) met bodem maar zonder plant meegenomen in het experiment. Deze potten werden op dezelfde manier behandeld als de potten met planten. Verder werden 8 (grote) planten op potgrond gezet en blootgesteld aan lage en hoge stikstofdepositie om een idee te krijgen van het stikstofeffect onder optimale overige omstandigheden.

Metingen plantengroei

Het behandelingseffect op de groeiwijze, groeisnelheid en investering in wortel en spruit werd op verschillende manieren bepaald. Het aantal scheuten per plant werd één keer per maand geteld tussen maart en augustus. De lengte van alle scheuten werd twee keer per maand opgemeten en onder andere gebruikt om de groei van de plant tijdens de behandelingen uit te rekenen. De scheutlengte (cm) werd logaritmisch (ln) getransformeerd voordat de groei per week werd berekend. Het aantal bladeren per plant werd eenmalig, na de waterbehandelingen in juni, geteld. In september werden de planten geoogst. Wortel, spruit en bloemen (zie volgende kopje) werden apart gedroogd (48 uur op 70°C), en de biomassa (g drooggewicht) bepaald. Van de bloemen werd het zaad verwijderd en het drooggewicht bepaald voordat het zaad werd geanalyseerd op chemische samenstelling (zie Chemische analyses).



Figuur 4.2: De in dit onderzoek gebruikte zeven bloeistadia van de klokjesgentiaan.. [1] Knoppen onzichtbaar aan zijkant door volledige bedekking met kelkbladeren, [2] Knoppen zichtbaar tussen kelkbladeren, [3] Knoppen langer dan kelkbladeren maar kroonbladeren nog steeds grotendeels groen, [4] Kroonbladeren voor meer dan de helft blauw, [5] Knop open, [6] Knoppen uitgebloeid en gesloten maar kroonbladeren nog blauw, [7] Kroonbladeren niet meer blauw. Het gentiaanblauwtje legt bij voorkeur eitjes op zichtbare groene knoppen (stadium 2 en 3; zie Hoofdstuk 6). Foto's: Annika Vermaat.

Bloeifenylogie en waardplantkwaliteit

Het effect van de behandelingen op de bloeifenylogie werd gevolgd door het ontwikkelingsstadium (stadium 2-7, Figuur 4.2) en het aantal van alle knoppen per plant twee keer per week te noteren tussen juni en augustus. Op basis van deze gegevens werden zowel de investering van de plant in bloei berekend (aantal knoppen eind augustus) als de geschiktheid van de plant voor het Gentiaanblauwtje. Het gentiaanblauwtje heeft een voorkeur voor iets grotere, maar nog groene, knoppen voor het leggen van haar eitjes (Bonelli et al., 2005; Hoofdstuk 6). Deze voor eiafzet geprefereerde knoppen komen overeen met knopstadia 2 en 3 (figuur 4.2). De kwaliteit van klokjesgentiaan voor eiafzet werd berekend door het aantal knoppen per plant te vermenigvuldigen met het aantal dagen dat deze knoppen zich in het geprefereerde stadium (2, 3) bevonden tijdens de vliegperiode van het gentiaanblauwtje (25 juni- 29 juli 2019; eigen waarnemingen en NDFF). De fenologische overlap tussen plant en vlinder werd berekend door de periode tussen het verschijnen van de eerste stadium2 knop en de laatste stadium3 knop per plant te vergelijken met de vliegperiode van het gentiaanblauwtje in 2019.

De kwaliteit van de bloemen als voedsel voor de rups werd bepaald aan de hand van de grootte van de (bloem)knoppen, het zaadgewicht per bloem en de concentratie en verhouding stikstof en fosfor in het zaad. Knopgrootte (lengte, breedte in mm) werd bepaald aan stadium 4 knoppen, het moment dat de groene knoppen blauw beginnen te kleuren. Tijdens de oogst werden alle knoppen (stadium 4 en ouder) verzameld, gedroogd bij 40°C en de biomassa bepaald. De zaden werden uit de knoppen verwijderd en, na opnieuw drogen, gewogen voor chemische analyse. Om de gewichten en chemische samenstelling van het zaad van de experimentele planten te vergelijken met de veldsituatie werden in september ook een aantal planten van in vocht (droog, nat) en voedingsstoffen (geplagd, ongeplagd) contrasterende standplaatsen op de Strabrechtse heide verzameld.

Microklimaat

Lucht temperatuur ter hoogte van de planten werd tussen mei en september op twee punten in het experiment per uur bijgehouden met behulp van temperatuur loggers (Maxim Integrated DS1922L iButton).

Chemische analyses

Plantenmateriaal

Het zaad van de gentianen werd na drogen en malen gedestruueerd met een mix van zwavelzuur, salicylzuur, waterstofperoxide en seleen en vervolgens colorimetrisch geanalyseerd op N en P (SKALAR, SAN plus system, The Netherlands).

Bodem

Om potentiële neveneffecten van de behandelingen op de bodem te kunnen uitsluiten werd aan het begin (maart) en einde van het experiment (september) bodem uit de potten verzameld en geanalyseerd op ammonium, nitraat, fosfaat, pH en organisch stof. Bij aanvang van het experiment in maart werden twee deelmonsters (ondiep, diep) genomen uit alle 90 potten. Vervolgens werden de deelmonsters van alle potten met gelijke behandeling samengevoegd, wat resulteerde in 1 samengesteld bodemmonster per behandeling (6 bodemmonsters in totaal). Na oogst van de planten in september werd 1 mengmonster per pot genomen, wat resulteerde in 12 monsters per behandeling voor potten met planten en 3 monsters per behandeling voor potten zonder planten.

Ammonium (NH_4^+), nitraat (NO_3^-) en fosfaat (PO_4^{3-}) werden gemeten in een zoutextract. Hiertoe werd 30ml 0.01M CaCl_2 toegevoegd aan 3 g verse bodem. De monsters werden vervolgens 2 uur geschud bij 100 rpm en 10 minuten gecentrifugeerd bij 10.000 rpm. Het extract werd colorimetrisch geanalyseerd door Segmented Flow Analysis (SFA) in een Skalar San++ Automated Wet Chemistry Analyser machine. Concentraties werden gecorrigeerd voor verschillen in bodemvochtgehalte.

De pH van de bodem werd bij kamertemperatuur gemeten in een waterextract met een Eutech pH 5+. Het extract werd gemaakt door 20 g verse bodem te verdunnen met 50ml gedemineraliseerd water en 2 uur te schudden bij 100 rpm. De pH bleef binnen de range bekend van Kokjesgentiaan. De bodem pH gehalte varieerde van pH 4.0 bij aanvang van het experiment tot 4.8 na afloop van het experiment en bleef binnen de range geschikt voor Klokjesgentiaan.

Het vochtgehalte van de verse bodem werd bepaald door ca. 10 g verse bodem 24 uur lang te drogen bij 105°C. Voor het bepalen van het organisch stofgehalte werd hetzelfde monster vervolgens 3 uur bij 550°C geplaatst alvorens opnieuw het gewicht te bepalen.

Water

Om de zuiverheid van het gebruikte regenwater uit de retentiebekkens van de kassen te testen werd het water bij aanvang en afloop van het experiment geanalyseerd op pH, EGV, ammonium, nitraat en fosfaat. De pH werd bij kamertemperatuur gemeten met een pH-meter (Eutech pH 5+) en de EGV (Elektrisch GeleidingsVermogen) met een EGV meter (Eutech Cond 6+). NH_4^+ , NO_3^- en PO_4^{3-} werden op dezelfde machine gemeten als de bodem zoutextracten. De hoeveelheden stikstof en fosfaat die via het regenwater werden toegediend waren verwaarloosbaar ten opzichte van de hoeveelheid die via de behandelingen werd toegediend.

Data-analyse

Van de 90 planten waren er negen afwijkend. Vijf planten vertoonden extreem trage groei of gingen dood. Drie planten raakten beschadigd door vraat en één plant bleek ruim twee keer zoveel scheuten (12) te maken dan gemiddeld. Deze negen afwijkende planten zijn niet meegenomen in de statische analyse van de resultaten. Dit leidde tot 10-11 replica's per behandeling, in plaats van de 12 waarmee we het experiment waren begonnen.

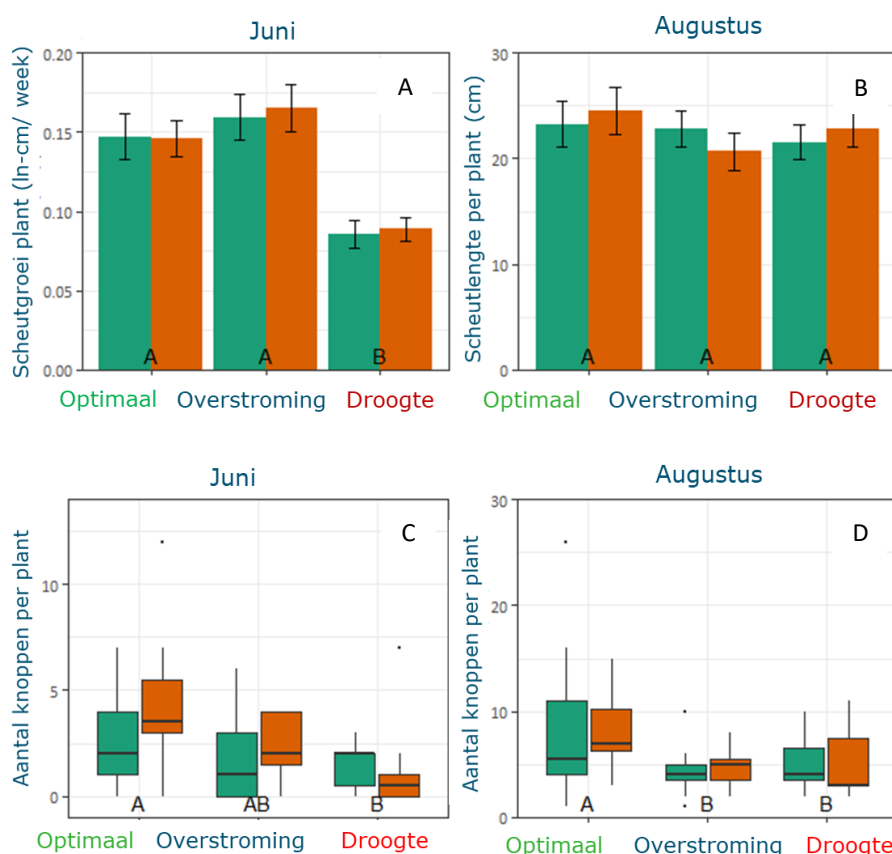
De behandelingseffecten werden getoetst met een mix van verschillende statistische methoden. Voor een gedetailleerde beschrijving verwijzen wij naar het studentenrapport van Vermaat (2020). Teldata (aantal scheuten, aantal bloemen) werden geanalyseerd met Generalized Linear Mixed Models (GLMM) met 'blok' als random factor en een Poisson-verdeling. De overige data werden (wortel, logaritmisch) getransformeerd waar nodig en geanalyseerd met Linear Mixed Models (LMM) met 'blok' als random factor. De verklarende variabelen in alle modellen bestonden uit de water behandeling (3 niveaus), de stikstof behandeling (2 niveaus) en hun twee-weg interactie. De plantgrootte bij aanvang van het experiment (scheutlengte in maart) werd meegenomen als een co-variabele om te corrigeren voor de variatie in plantgrootte. Bij significante p-waarden ($p < 0.05$)

werd een Dunnett adjusted test gebruikt voor paarsgewijze vergelijkingen binnen de niveaus van een behandeling. Alle statistische analyses werden uitgevoerd in R (versie 3.6.1). Data in de figuren zijn niet getransformeerd.

4.2 Groei Klokjesgentiaan

De groei van de klokjesgentiaan werd sterk vertraagd door drie weken droogte in juni (Figuur 4.3a en b). Drie weken inundatie van de wortels tijdens de zelfde periode (2 cm boven maaiveld, Figuur 4.1) had echter geen effect. De planten haalden hun groeiachterstand in de loop van juli en augustus weer in: in september hadden alle planten een vergelijkbare scheutlengte, aantal scheuten, biomassa en wortel-spruit verhouding. Toevoeging van stikstof beïnvloedde deze patronen niet.

De aanmaak van knoppen van klokjesgentiaan werd vertraagd door zowel droogte als inundatie in juni (Figuur 4.3 c en d). Deze achterstand werd *niet* meer ingehaald in de loop van juli en augustus. Of deze achterstand zou zijn ingehaald bij een latere oogst, in de herfst, valt moeilijk te zeggen. Tijdens de oogst in september vonden we in de waterbehandelingen relatief meer bloeiende (stadium 5) en net uitgebloeide gentianen (stadium 6), terwijl in de optimale waterbehandeling de meeste bloemen waren uitgebloeid en verwelkt (stadium 7).



Figuur 4.3: De behandelingseffecten op [A] de scheutgroei van de plant gedurende de waterbehandelingen (optimaal, overstroming, droogte) in juni, [B] de totale scheutlengte in augustus, [C] het aantal knoppen per plant in juni, [D] het aantal knoppen per plant in augustus.

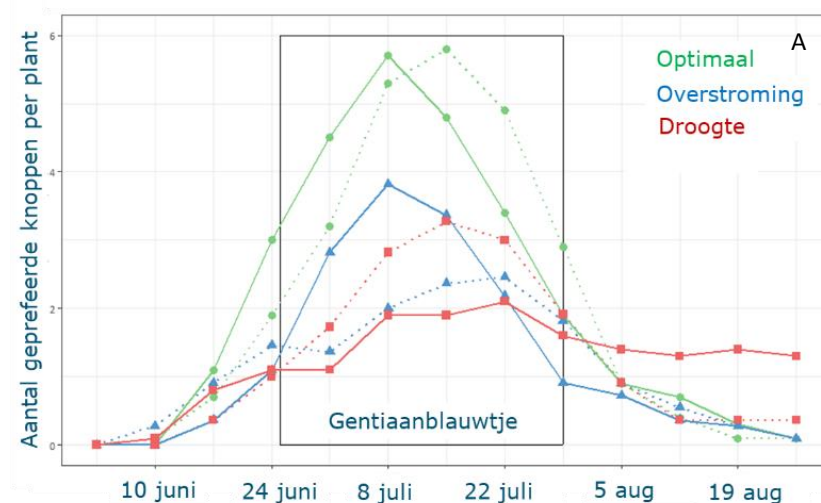
Balken zijn gemiddelden ± 1 SE voor A en B en boxplots voor C en D. Boxplots: de 'snorren' geven de minimum en maximum gemeten waarde aan (exclusief uitschieters), de balken het eerste en derde kwartiel en de horizontale streep de mediaan (=middelste waarde). Verschillende hoofdletters onderaan de balken geven statistisch significante ($p < 0.05$, LMM, GLMM) verschillen weer tussen de waterbehandelingen. Stikstofeffecten waren niet statistisch significant.

4.3 Klokjesgentiaan in periode van eiafzet

Het verschijnen van de eerste voor eiafzet geschikte knoppen van klokjesgentiaan werd met 4-5 dagen significant vertraagd door droogte in juni. Overstroming in juni leidde enkel tot een vergelijkbare vertraging van de bloei bij lage stikstofdepositie. Deze vertraging had tot gevolg dat de essentiële overlap in timing tussen bloei van klokjesgentiaan en vliegtijd van het gentiaanblauwtje 12% korter werd (Figuur 4.4a).

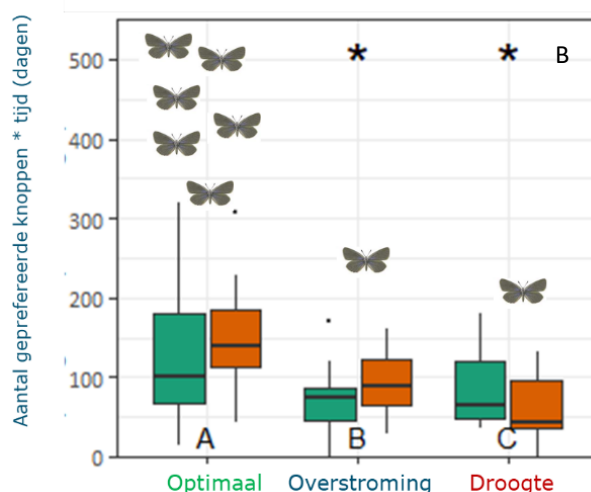
Belangrijker nog is dat zowel droogte als overstroming leidden tot ruim 47% minder geschikte knoppen en daarmee tot minder knoppen om eitjes af te zetten (Figuur 4.4a).

De combinatie van het kleinere aantal geproduceerde knoppen en de vertraagde ontwikkeling leidde dit tot een halvering van het totale aanbod van geschikte knoppen tijdens de vliegperiode van het gentiaanblauwtje (Figuur 4.4 b): dus minder tijd en aanbod om eitjes af te zetten. De effecten van stikstof hingen af van de waterbehandeling. Stikstof had een positief effect op het knoppenaanbod bij overstroming, maar een negatief effect op het aanbod van knoppen bij droogte (Figuur 4.4 b).



Figuur 4.4: De behandelingseffecten op [A] het aantal voor eiafzet geschikte knoppen (stadium 2 en 3) door de tijd en [B] het aantal geschikte knoppen per plant vermenigvuldigd met het aantal dagen waarin deze beschikbaar waren tijdens de vliegperiode van het gentiaanblauwtje.

[A] Lijnen zijn gemiddelden per behandeling: onderbroken lijnen zijn voor lage stikstof depositie, niet-onderbroken lijnen voor hoge stikstof depositie. [B] Boxplots: de 'snorren' geven de minimum en maximum gemeten waarde aan (exclusief uitschieters), de balken het eerste en derde kwartiel en de horizontale streep de mediaan (=middelste waarde). Verschillende hoofdletters onderaan de balken geven statistisch significante ($p < 0.05$, GLMM) verschillen weer tussen de waterbehandelingen. Significante effecten van stikstof zijn aangegeven met een asterisk boven de balken.



De grootte van de blauwe knoppen (stadium 4, dus net voor de bloei) was gelijk over alle behandelingen en varieerde tussen de 0.9 en 1.2 cm² (lengte x breedte).

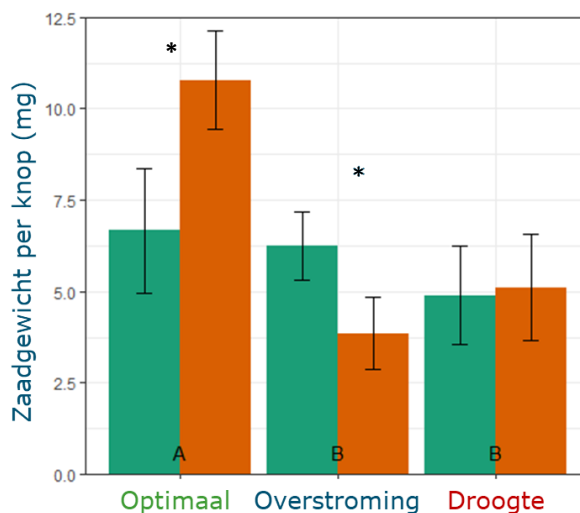
Het zaadgewicht per plant en per knop was lager bij planten die in juni waren blootgesteld aan droogte of overstroming (Figuur 4.5). Dat betekent dus minder voedsel voor de rupsen door de extreme omstandigheden.

Het effect van stikstof op het zaadgewicht hing af van de vochtcondities, en varieerde van een positieve trend op het zaadgewicht planten onder optimale vochtcondities, een negatief effect op planten blootgesteld aan overstroming en een neutraal effect op planten blootgesteld aan droogte.

De concentraties stikstof en fosfor en de N:P verhouding van het zaad verschilden niet tussen de behandelingen en waren vergelijkbaar met zaad van planten in het veld op de Strabrechtse heide.

Figuur 4.5: De behandelingseffecten op het zaadgewicht per knop.

Balken zijn gemiddelden $\pm$ 1 SE. Verschillende hoofdletters onderaan de balken geven statistisch significante ($p < 0.05$, LMM, GLMM) verschillen weer tussen de waterbehandelingen. Significante effecten van stikstof zijn aangeven met een asterisk boven de balken.



4.4 Bodem

De stikstofconcentratie in de bodem aan het einde van het experiment was lager in de potten die waren blootgesteld aan overstroming dan in de overige behandelingen. De precieze oorzaak van dit effect is onbekend, maar is waarschijnlijk het gevolg van uitspoeling of verhoogde denitrificatie (omzetting van stikstof in gasvorm) gedurende de inundatie in juni. De iets hogere pH (4,7 ten opzichte van 4,5-4,6) in de potten blootgesteld aan inundatie is in lijn met verhoogde denitrificatie.

De stikstofconcentratie in de behandeling met lage stikstof was vergelijkbaar met de concentraties gemeten aan het begin van het experiment in maart. Toevoeging van extra stikstof verhoogde de stikstofconcentratie van de bodem, wat suggereert dat de planten niet alle aangeboden stikstof konden opnemen. Een vergelijking van de stikstofconcentratie in de bodem tussen potten mét en zonder planten laat zien dat de planten de aangeboden stikstof wel opnamen. Potten met planten hadden een veel lagere stikstof concentratie dan potten zonder planten. Deze lagere waarde kwam vooral door een verlaging van de concentratie nitraat: waarschijnlijk prefereerden planten nitraat boven ammonium.

De fosfaatconcentratie in de bodem bleef onder het detectielimiet van 0,01 mg P/kg bodem ondanks de extra toevoeging van 5% Hoagland. De relatief beperkte opname van stikstof uit de bodem, in combinatie met de lage fosfaatwaarden, doen vermoeden dat de groei van de klokjesgentianen gelimiteerd werd door fosfor en niet door stikstof.

4.5 Conclusies

De resultaten laten zien dat droogte en overstroming het groeipatroon van de klokjesgentiaan beïnvloeden: het lijkt erop dat de plant ervoor 'kiest' om zijn vegetatieve groei te handhaven ten koste van de voortplanting. Aan het eind van het seizoen is het plantgewicht ondanks droogte over overstroming weer op peil, maar ten koste van het aantal knoppen en de hoeveelheid zaad per knop. Deze flexibele reactie op waterstress past bij de grote variatie in vochtcondities waaronder de klokjesgentiaan voorkomt.

Hoewel de plant zelf dus beperkte effecten ondervindt van de hydrologische extremen – voor een plant die tientallen jaren oud wordt is een incidenteel verlies aan zaadproductie niet zo belangrijk – wordt zijn kwaliteit als waardplant voor het gentiaanblauwtje significant lager. De verschuivingen in groeipatroon van de plant betekenen voor de vlinder een verkorte periode voor eiafzet op geschikte knopstadia, maar vooral een veel minder groot aanbod van geschikte knoppen. Het lagere zaadgewicht per knop betekent bovendien minder voedsel voor de rups, met een mogelijk lagere overlevingskans tot gevolg. Het is bekend dat kleinere rupsen minder goed door de waardmieren worden geadopteerd.

Het is duidelijk dat de waterextremen leiden tot een verlaging van de waardplantkwaliteit van de klokjesgentiaan voor het gentiaanblauwtje. Of dit effect negatief uitpakt voor de vlinderpopulatie als geheel hangt deels af van het aantal klokjesgentianen dat aanwezig is in het terrein. Immers, bij een hoge dichtheid van bloeiende planten zal een lager aantal geschikte bloemen per plant geen probleem hoeven te vormen voor de vlinder: eieren worden dan over een groter aantal planten verdeeld. Het lagere zaadgewicht per bloem vormt echter wel een beperkende factor voor de jonge rups die hiervan moet groeien.

Het effect van een hoge stikstofdepositie lijkt sterk af te hangen van de vochtcondities. Bij optimaal vochtgehalte lijkt stikstof geen probleem en leidt zelfs tot iets verhoogd zaadgewicht. In combinatie met waterstress heeft extra stikstof echter een negatief effect op de plant, hetzij op de bloei, hetzij op het zaadgewicht. Waarom de effecten van stikstof zo afhankelijk zijn van vochtgehalte blijft vooralsnog onduidelijk.

5 Veldonderzoek klokjesgentianen

In het veld is onderzocht of de gentianen soortgelijke invloeden van droogte en vocht ondervinden als onder experimentele omstandigheden. Daarbij zijn behalve droge en natte jaren ook droge en vochtiger groeiplaatsen vergeleken. De vochtcondities worden sterk bepaald door het reliëf en door de hoeveelheid organische stof in de bodem. Plaggen leidt via het afvoeren van organische stof tot een drogere bodem en een slechtere ontwikkeling van de klokjesgentiaan.

5.1 Aanpak

De belangrijkste vraag die we met het veldonderzoek wilden beantwoorden was: Wat is het effect van de hoogtereliëf, bodem en plagbeheer op de bodemvocht en de ontwikkeling van klokjesgentianen? Deze vraag is onderverdeeld in een aantal deelvragen:

1. Hoe beïnvloeden (a) de hoogtegradiënt, (b) organische stof en (c) het plagbeheer het bodemvocht bij de klokjesgentianen?
2. Hoe beïnvloeden (a) het bodemvocht, (b) organische stof en (c) het plagbeheer de groei en de fenologie van de klokjesgentianen?

Studiegebieden

Het veldonderzoek werd uitgevoerd in twee gebieden: Kampina en Strabrechtse Heide; op Kampina werden twee deelgebieden bemonsterd (kernpopulatie en Belverse baan)(zie Bijlage 1). Hier werden in juni klokjesgentianen uitgezocht langs een zo groot mogelijke hoogtegradiënt en verdeeld op geplagde en ongeplagde delen. In de droge zomers van 2018 en 2019 vond het meest uitgebreide onderzoek plaats; het onderzoek in 2018 werd uitgevoerd door Cassandra Vogel in het kader van een MSc-stage. Eerder, in de extreem natte zomer van 2016, vond op de Strabrechtse Heide een enigszins vergelijkbaar, verkennend onderzoek plaats door Iris Scheper voor een BSc-stage.

In 2016 werden tussen 4 juli en 25 augustus metingen gedaan aan in totaal 158 planten op de Strabrechtse Heide (84 rond het Scheidingsven en 52 bij de visgraatplagplek). Hiervan werd alleen de fenologie van de knopontwikkeling gevolgd.

In 2018 werden tussen 4 juli en 12 september 56 planten gevolgd op Kampina en 63 op Strabrechtse Heide. Ongeveer de helft ervan betrof planten op plagplekken. Bij de plagplekken stond een 8-tal planten op kleine in 2013 geplagde plekkjes van enkele vierkante meters, zogenaamde 'badkuipjes'. Deze zijn in de analyse vanwege mogelijke randeffecten vanuit de omgeving apart gehouden.

In 2019 werd vroeger gestart en werden tussen 4 juni en 22 augustus grotendeels dezelfde planten opgemeten als in 2018: 53 planten op Kampina en 56 op Strabrechtse Heide.

Metingen ontwikkeling gentianen

De planten werden gemerkt met een haring en in 2018 en 2019 werden de locatie en hoogte nauwkeurig vastgelegd met een RTK-GNSS Receiver (TOPCON, 2016). De fenologische ontwikkeling van de klokjesgentianen werd gevolgd door wekelijks (in juli vaak twee keer per week) bij elke meting een aantal kenmerken van de plant te meten en te tellen:

- Hoogte van de plant, gemeten als maximale scheutlengte (in centimeters)
- Aantal bloeistengels
- Aantal bloemknoppen in elk ontwikkelingsstadium (ook in 2016)
- Vraat: genoteerd werd of planten door vee of wild waren aangevreten; in 2019 werd hiervoor het aantal afgebeten bloeistengels genoteerd.

Voor de classificatie van de bloemknopstadia werd, net als in het experiment, de methode van Bonelli et al. (2005) gevolgd (Figuur 4.2).



Figuur 5.1: Impressie van het veldwerk en startcondities van het veldwerk op de Strabrechtse Heide (Scheidingsven) eind juni 2016; de vlaggetjes geven gemerkte planten aan.

Meting Bodemvocht

Bodemvochtmetingen (in %) werden bij elke plantmeting gedaan met een bodemvochtsensor (SM150, ΔT). De meting werd steeds zo dicht mogelijk bij de plant zelf uitgevoerd.

Bodemchemie

In 2018 zijn bij de klokjesgentianen bodemonsters genomen door een mengmonster van drie steken van 0-15 cm diep te nemen rondom de planten met een guts van 1.5 cm diameter. De 95 monsters zijn in het lab geanalyseerd op pH-H₂O, pH-KCl, Ammonium (NH₄⁺), Nitraat (NO₃⁻), Fosfor (P), Kalium (K), Calcium (Ca), Vochtinhoud (% gewicht), en Organische stof (% gewicht) (zie 4.2 voor beschrijving van de methode).

Data-analyse

Bij de analyse zijn aangevreten planten buiten de analyse gehouden; dit betrof uiteindelijk 58% van de gevolgde planten op Kampina en 38% van de planten op de Strabrechtse Heide.

De analyseperiode is beperkt tot de vliegtijd van het gentiaanblauwtje omdat de omstandigheden en plantkwaliteit in die periode het meest relevant zijn voor het slagen van de eiafzet (geanalyseerde perioden waren in 2016: 4 juli-4 augustus, 2018: 4 juli-25 juli, 2019: 24 juni-1 augustus).

De variatie in bodemvocht, de planthoogte en aantal bloeistengels van de klokjesgentianen en het aantal voor eiafzet geschikte knoppen per plant is door 'generalised least square models' geanalyseerd met als verklarende variabelen voor bodemvocht het reliëf (de relatieve hoogte ten opzichte van het laagste punt in elk terrein), het percentage organische stof en het (plag)beheer en voor de groei van

de gentianen het bodemvocht en het beheer. Het studiegebied en het jaar werden als aanvullende variabelen meegenomen. Aantal bloeistengels en knoppen werden voor analyse log-getransformeerd. De bodemchemische variabelen waren niet voor alle platen beschikbaar en zijn daarom niet in de analyse meegenomen; uit de subset van planten met bodemchemische variabelen kwam echter geen significante verklarende bijdrage naar voren.

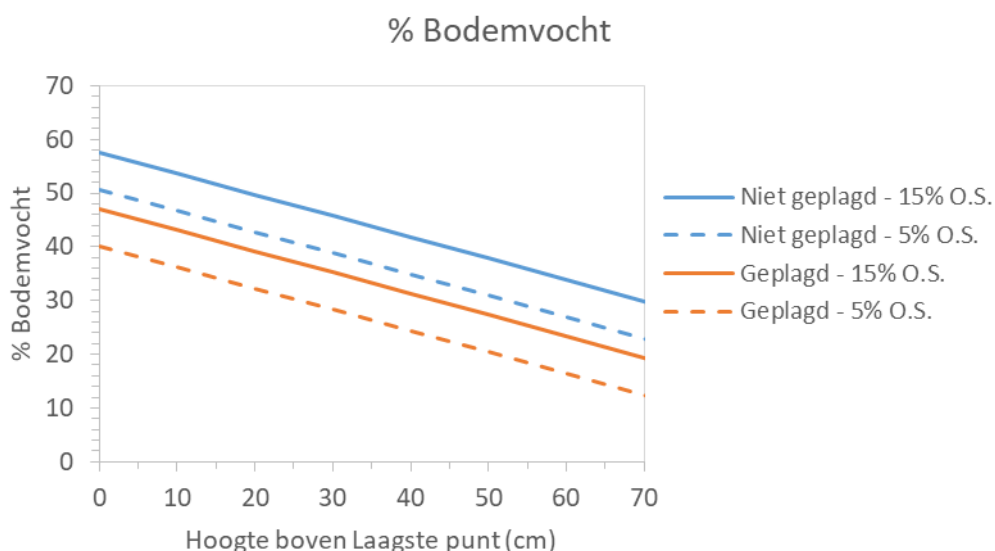
Voor de fenologie zijn alleen de gegevens van 2019 geanalyseerd voor de verschijningsdatum van de eerste voor eiafzet geschikte knoppen (stadium 2), omdat alleen in 2019 de waarnemingen aan de gentianen vroeg genoeg van start gingen. Daarbij zijn het aantal bloeistengels en de hoogte van de plant (log-getransformeerd) rond het begin van de bloei (24 juni) meegenomen als maat voor de vitaliteit van de plant; voor het bodemvocht is ook de meting voor deze datum genomen.

5.2 Terreincondities

In 2016 was het extreem nat. Gedurende de vliegtijd van het gentiaanblauwtje varieerde het vochtgehalte in de bodem tussen de 20 verschillende plekken met gentianen van 57 tot 79% (gemiddeld 71,5%). Op de meeste plekken stond het water overwegend boven maaiveld, met een diepte van gemiddeld 5 cm (0 tot 9 cm).

De hoogtegradiënt waarover de in 2018-2019 onderzochte klokjesgentianen groeiden was op de Strabrechtse Heide groter (65,6 cm) dan op Kampina (31,5 cm). In deze jaren stond geen van deze locaties onder water. Gemiddeld stonden de gentianen op Kampina vochtiger dan op Strabrecht (bodemvocht 49 vs. 42%; $p=0,0063$). De omstandigheden waren in 2018 beduidend droger dan in 2019 (gemiddelde bodemvochtpercentage 40 vs. 51%; $p<0,0001$), met een spreiding tussen planten van 6 tot 68% in 2018 en 8 tot 80% in 2019.

Er waren geen duidelijke verschillen in bodemchemie tussen terreinen of beheervormen. Het organische stof percentage varieerde sterk tussen de monsterplekken (van 2 tot 27%, gemiddeld 9%), maar dus niet tussen de terreinen of beheervormen. De pH was wel wat lager op de Strabrechtse Heide dan op Kampina (ph-H₂O 3,5 vs. 3,8) met iets hogere waarden op de plagplekken (0,1 op Strabrecht en 0,2 op Kampina), die op Kampina deels ook waren bekalkt. Op de plagplekken was van de geanalyseerde mineralen alleen het kaliumgehalte wat lager op de plagplekken (geplagd: 0,38% vs. ongeplagd 0,58 %K).



Figuur 5.2: Invloeden van reliëf, plagen en organische stof in de bodem op het vochtgehalte in de bodem in de vliegtijd van het gentiaanblauwtje.

5.3 Bodemvocht in het veld

Het bodemvocht kon in belangrijke mate worden verklaard uit de variatie in reliëf ($p < 0,0001$), organische stof ($p = 0,0012$), beheer ($p < 0,0001$), rekening houdend met de verschillen tussen locatie en jaar (zie 5.2). In Figuur 5.2 zijn deze invloeden in beeld gebracht.

Op hogere delen was de bodem duidelijk droger: een halve meter hoogteverschil betekende een daling van 49% naar 29% vocht gemiddeld.

Met minder organische stof in de bodem werd de bodem ook droger: een verschil van 7% vocht tussen organische stofgehalten van 5% en 15%.

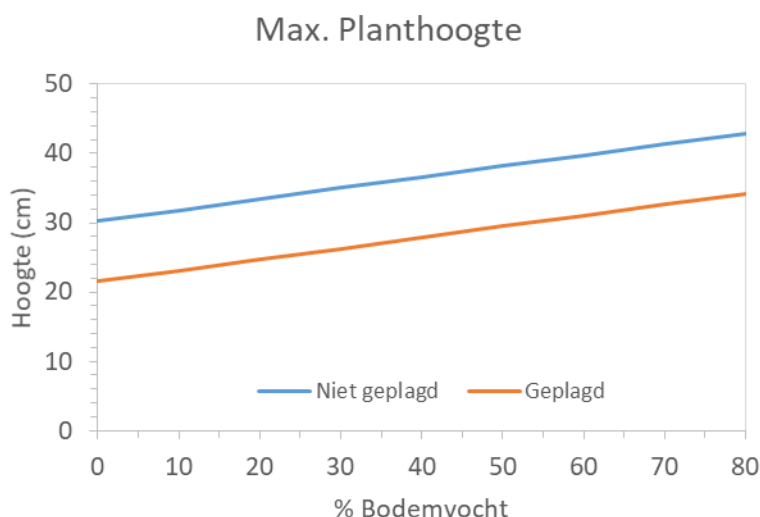
Ook was er een grote invloed van plaggen. Dat zorgde voor een ruim 10% lager vochtgehalte in de bodem. Dit gold dit niet voor de kleine plagplekjes, waar het bodemvocht vergelijkbaar was met de ongestoorde vegetatie.

Opmerkelijk genoeg wordt het verdrogende effect van plaggen niet volledig verklaard door een afname van organisch stof. Waarschijnlijk zorgt de directe blootstelling van de bodem aan de zon voor een sterke verhoging van de verdamping.

5.4 Groei klokjesgentiaan

De maximale hoogte van de klokjesgentianen in de vliegtijd van het gentiaanblauwtje kon goed worden verklaard uit de combinatie van bodemvocht ($p = 0,0146$) en beheer ($p < 0,0001$), rekening houdend met de invloeden van jaar en locatie. In Figuur 5.3 zijn deze relaties verduidelijkt.

Op de droogste locaties waren de gentianen zo'n 12 cm korter dan op de natste locaties en op plagplekken 9 cm korter dan op ongestoorde plekken. Ook de planten in de geplagde 'badkuipjes' waren kleiner. Het kleinere formaat op plagplekken kan behalve door de slechtere standplaats ook het gevolg zijn van een lagere leeftijd van de planten, hoewel ook de planten op de ruim 30 jaar oude plagvlakte op Kampina nog erg klein zijn.

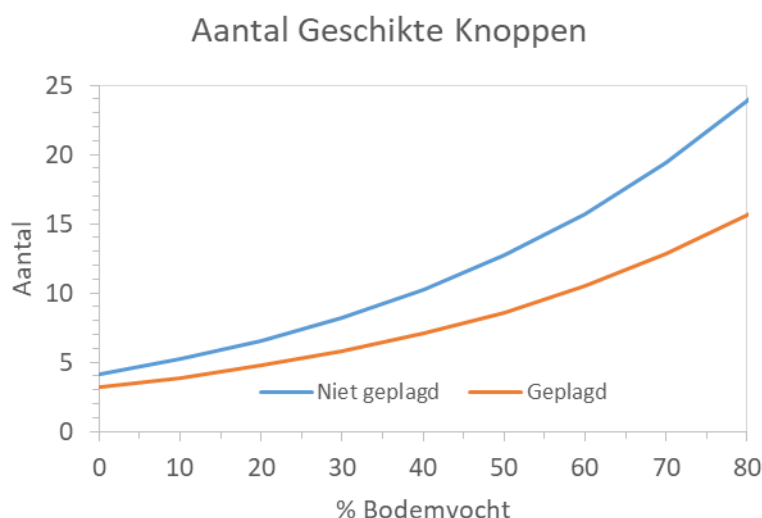


Figuur 5.3: Invloeden van bodemvocht en plaggen op de maximale hoogte (scheutlengte) van klokjesgentianen in de vliegtijd van het gentiaanblauwtje.

Het aantal bloeistengels per plant bedroeg gemiddeld 2,8 en dat werd niet beïnvloed door bodemvocht of plaggen.

Het aantal voor eiafzet geschikte knoppen wordt zowel door de hoogte van de gentiaan als door het aantal bloeistengels bepaald. Wanneer alleen de omgevingsinvloeden van bodemvocht en beheer worden beschouwd, dan komt

een positief effect van bodemvocht ($p=0,03$) en een duidelijk effect van plaggen ($p=0,0017$) naar voren (Figuur 5.4).



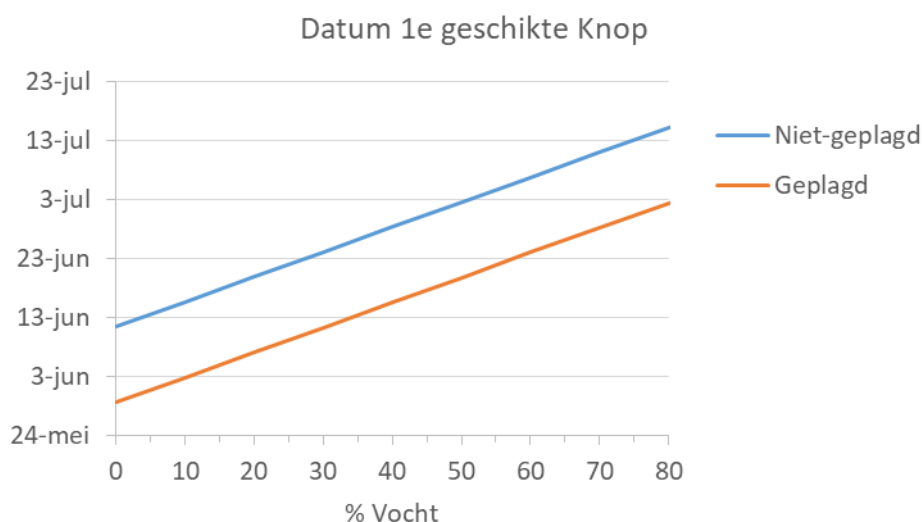
Figuur 5.4: Invloeden van bodemvocht en plaggen op het aantal voor eiafzet geschikte knoppen aan de klokjesgentianen in de vliegtijd van het gentiaanblauwtje.

Het gunstige effect van bodemvocht op het aantal knoppen lijkt sterker naarmate de bodem vochtiger wordt, maar het is aannemelijk dat dit een optimum is. Inderdaad komt uit de gegevens over 2016, allemaal afkomstig van vochtige tot natte bodem, een optimum naar voren ($p<0,01$), met een maximum aantal voor eiafzet geschikte knoppen bij een vochtpercentage van 71%.

Het effect van beheer betrof kwam ook tot uiting in een kleiner aantal geschikte knoppen in de kleinschalig geplagde 'badkuipjes' (1,4 per plant, terwijl dit 6,9 op gewone plagplekken en 11,5 op ongestoorde plekken bedroeg).

5.5 Fenologie: verschijnen van eerste knoppen

Klokjesgentianen bloeien door tot in het najaar, dus een eventuele fenologische mismatch tussen de vliegtijd van het gentiaanblauwtje en het aanbod van geschikte knoppen voor eiafzet moet vooral aan het begin van de bloeitijd worden gezocht.



Figuur 5.5: Invloeden van bodemvocht en beheer op de datum van het verschijnen van de eerste voor eiafzet geschikte knoppen aan de klokjesgentianen.

Het verschijnen van de eerste voor eiafzet geschikte knoppen (stadium 2) hing sterk af van bodemvocht ($p=0,0007$) en beheer ($p=0,004$; Figuur 5.5).

De variatie tussen planten in het tijdstip van het begin van de bloei was groot. De knoppen verschenen eerder op drogere bodem: tussen de drogere en de natte standplaatsen bedroeg het verschil wel 3 weken!. Dit lijkt in tegenspraak met de uitkomsten uit het experiment, waarbij droogte zorgde voor een vertraging van de bloei. De verklaring bestaat er waarschijnlijk uit dat het bodemvocht op de drogere locaties in het veld eind juni nog 30% bedroeg (gemiddeld 63%, bij een waarde voor veldcapaciteit van ca. 40%), terwijl de droogtebehandeling in het experiment drie weken lang vóór de bloei op gemiddeld 7% lag.

Op plagplekken was de bloei 13 dagen eerder dan op ongestoorde plekken. In de kleinschalige plagplekjes verschenen de knoppen echter rond dezelfde datum als op niet-geplagde standplaatsen.

Daarbij bloeiden hogere planten significant eerder ($p<0,0001$); het aantal bloeistengels maakte niet uit. Bij een kleine plant van 15 cm lang verschenen de knoppen 19 dagen eerder dan bij een grote van 30 cm.

5.6 Conclusie

In het veld wordt het voor de klokjesgentiaan zo belangrijke bodemvocht bepaald door een combinatie van reliëf, organische stof en plaggen. Er is uiteraard meer bodemvocht in de laagten, ook al gaat het om hoogteverschillen van slechts 30-65 cm, maar ook meer vocht bij meer organische stof in de bodem en juist minder vocht na plaggen. Dat plagplekken in vochtige heide droger zijn lijkt voor een belangrijk deel veroorzaakt door de directe blootstelling van de bodem aan de zon wanneer de vegetatie en de strooisellaag zijn verwijderd.

Overigens waren de kleine geplagde plagplekjes niet droger dan de ongestoorde vegetatie, maar de gentianen waren er toch klein, mogelijk ook omdat ze nog jong waren (de plagplekjes dateren uit 2013).

De hoogte van de klokjesgentianen en het aantal knoppen namen toe met meer bodemvocht en namen af na plaggen. Alleen onder extreem natte omstandigheden, zoals in 2016, nam het aantal knoppen af bij meer bodemvocht. Deze resultaten komen overeen met de uitkomsten van de vochtbehandelingen uit het experiment.

De eerste knoppen die geschikt zijn voor eiafzet door het gentiaanblauwtje verschenen later op vochtiger standplaatsen en eerder na plaggen. Ook bij grotere gentianen verschenen de knoppen vroeger. De schijnbare tegenstelling met de bevindingen uit het experiment, waarin droogte juist vertragend werkte, kan worden verklaard doordat klokjesgentianen tegenwoordig – als gevolg van bodemverzuring – grotendeels tot vochtiger standplaatsen beperkt zijn. De nu onderzochte ‘drogere plekken’ waren bij het begin van de bloei nog steeds voldoende vochtig voor een goede ontwikkeling. Vertraging in de knopontwikkeling ontstaat op deze groeiplaatsen eerder door een overmaat aan vocht dan door droogte. Eventuele droogtestress komt daar pas gedurende de zomer tot uiting. Op voormalige standplaatsen hoger op de gradiënt zou droogtestress wel al in het voorjaar kunnen optreden – en dan wel de in het kasexperiment geconstateerde vertraging in de knopontwikkeling kunnen laten zien.

Al met al bevestigen de bevindingen in het veld dat de vochttoestand van de bodem bepalend is voor de kwaliteit van de klokjesgentiaan als waardplant voor het gentiaanblauwtje. Bepalende factoren voor de vochttoestand zijn, behalve de balans van neerslag en verdamping, ook de terreincondities van het reliëf, de organische stof in de bodem en het (plag)beheer.

6 Veldonderzoek eiafzet

In het veld is onderzocht welke plantkwaliteit door het gentiaanblauwtje wordt geprefereerd. Hierbij is gekeken naar plantkenmerken als planthoogte en knopstadium, maar ook naar de invloed van bodemvocht, organische stof en beheer. De eiafzet bleek niet alleen door de planthoogte maar ook door de bodem te worden bepaald, met meer eiafzet bij een dikkere organische bodemlaag en meer bodemvocht.

6.1 Aanpak

Veldwerk

Tijdens het veldonderzoek aan de klokjesgentianen is uiteraard ook de eiafzet bestudeerd. Bij elk bezoek werd genoteerd of en hoeveel eitjes er op elke plant waren afgezet en op welk knopstadium (zie Figuur 4.2). In de twee Brabantse terreinen werd er in 2018 en 2019 echter alleen op Kampina eiafzet waargenomen, en dat op slechts 9 planten. Voor aanvullende gegevens is daarom door Roel van Marrewijk, in het kader van zijn afstudeeronderzoek, veldwerk uitgevoerd in Het Nationale Park De Hoge Veluwe, waar zich een grotere populatie gentiaanblauwtjes bevindt.

Op de Hoge Veluwe werden in 2019 tussen 6 juni en 20 augustus 120 klokjesgentianen op eenzelfde manier gevolgd als in de Brabantse studiegebieden (zie 5.1). Daarnaast werd behalve de planthoogte ook de hoogte van de omringende vegetatie gemeten met een piepschuim schijf van 70x70 cm (200 g). De relatieve hoogte van de plant ten opzichte van de vegetatie is namelijk een bepalende factor voor de kans op eiafzet door het gentiaanblauwtje (Küer & Fartmann, 2004; Van Dyck & Regniers, 2010; Wynhoff et al., 2015; Valdés & Ehrlén, 2018). Ook werd hier ook de eiafzet genoteerd als hierboven aangegeven.

Voorts werden op de Hoge Veluwe ook vrouwtjes van het gentiaanblauwtje bij de eiafzet gevolgd en werden bezochte planten gemerkt. Deze werden later op eenzelfde wijze beschreven als hierboven. Zo kon worden vastgesteld of er een verschil was tussen bezochte planten waarop wel of juist geen eitjes waren afgezet, kortom goedgekeurde of afgekeurde planten die in elk geval het bezoeken waard waren. Dit betrof 30 planten mét en 12 planten zónder eitjes. Daarbij werd ook de aanwezigheid van waardmieren betrokken. Daartoe werd bij elke bezochte gentiaan een buisje met vruchtenwijn geplaatst dat na 1-2 dagen weer werd opgehaald om de mieren te determineren en op aanwezigheid van waardmieren te scoren.

Bij alle onderzochte gentianen werd ook een bodemonster genomen voor analyse van de bodemchemie zoals in par. 4.2 is beschreven. In aanvulling daarop werd op de Hoge Veluwe ook dikte van de organische laag (maximaal 15 cm) bepaald.

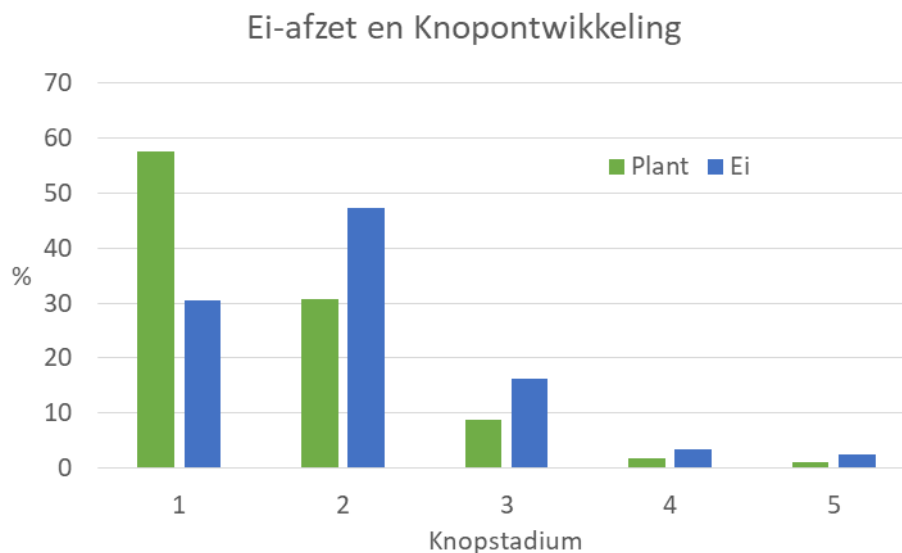
Statistische analyse

Om te toetsen of de voorkeur voor de knopstadia overeenkwam met de verwachting van Bonelli *et al.* (2005) werd bij de planten met eitjes die tijdens het volgen van de vlinders werden bezocht, de verdelingen van het aantal eitjes en het aantal knoppen per knopstadium vergeleken met een Likelihood ratio-test. Planten met vraat werden buiten de analyse gelaten; dit betrof uiteindelijk 54% van de gevolgde planten op de Hoge Veluwe en 58% van die op Kampina. Voor de overige planten werd met een t-toets de planthoogte vergeleken tussen gentianen met en zonder eiafzet; voor de Hoge Veluwe werd zo ook de planthoogte minus de hoogte van de omringende vegetatie vergeleken.

De eiafzet werd geanalyseerd als de kans op eiafzet op alle planten en als het aantal eitjes op alleen de belegde planten. Voor de kans op eiafzet werd een logistische regressie toegepast, voor het aantal eitjes (log-getransformeerd) een multiële lineaire regressie. Als verklarende variabelen werd de relatieve planthoogte van de klokjesgentiaan ten opzichte van de omringende vegetatie meegenomen omdat dit uit eerder onderzoek (zie hierboven) een belangrijke structuurvariabele voor de eiafzet is gebleken. Voorts werden, in aansluiting op het veldonderzoek naar de plantontwikkeling (Hoofdstuk 5), bodemvariabelen als verklarende variabelen opgenomen: organische stofpercentage, dikte van de organische laag, bodemvocht (%) en pH-H₂O als indicator van bodemverzuring.

6.2 Knopstadia en eiafzet

De verdeling van het aantal eitjes over de knopstadia week sterk af van die van het aantal knoppen (Figuur 6.1; $p < 0,0001$). Vooral het knopstadia 2 en 3 werden – met in totaal 64% van de eitjes – meer belegd dan verwacht en het eerste knopstadium veel minder.



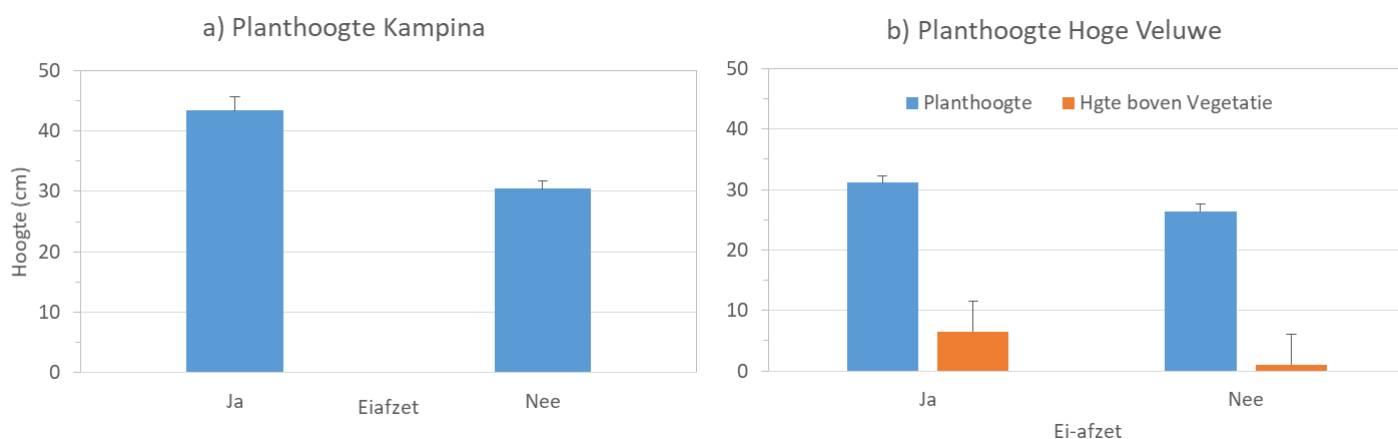
Figuur 6.1: Procentuele verdeling van het aantal door gentiaanblauwtjes afgezette eitjes ($n=233$) en het aantal knoppen ($n=399$) per knopstadium (zie Figuur 4.2 voor de knopstadia).

6.3 Plantkwaliteit en eiafzet

Planten waarop eitjes werden afgezet, waren in overeenstemming met eerdere studies groter dan planten zonder eiafzet (Figuur 6.2). Het verschil bedroeg maar liefst 13,0 cm voor Kampina ($p=0,0015$) en 4,7 cm op de Hoge Veluwe ($p=0,0047$), waar de planten niet zo hoog werden als op Kampina). Op de Hoge Veluwe bleek voorts dat de met eitjes belegde planten ook hoger boven de vegetatie uitstaken dan degene zonder eitjes, een verschil van 5,5 cm (Figuur 6.2b; $p=0,0008$).

Overigens bleken planten met eiafzet niet vaker aangevreten te worden dan planten zonder eitjes. De aanwezigheid van waardmieren verschilde niet tussen planten waar wel of geen eiafzet plaatsvond door gevolgde vlinders: gemiddeld werden er op de Hoge Veluwe op 43% van de planten ($n=51$) waardmieren aangetroffen (27% met moerassteekmier, 4% met bossteekmier en 12% met gewone steekmier). Op Kampina was dit 42% (27% van de gentianen met bossteekmier en 12% met gewone steekmier) en op de Strabrechtse Heide 61%, vooral in de ongestoorde vegetatie (32% met moerassteekmier, 41% met bossteekmier en 23% met gewone steekmier). Waardmieren waren hoger op de

gradiënt wat vaker aanwezig dan in de laagten ($p=0,033$), waar de mierennesten onder water kunnen komen te staan.

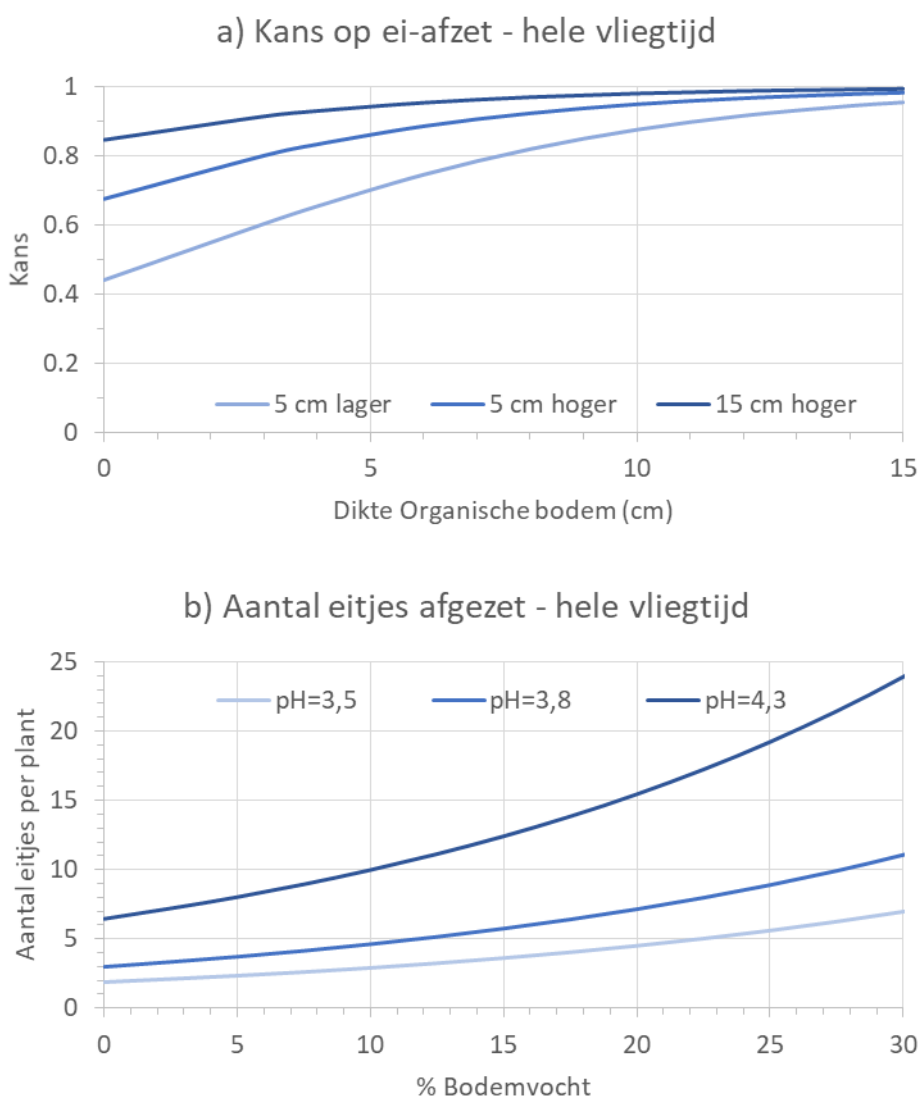


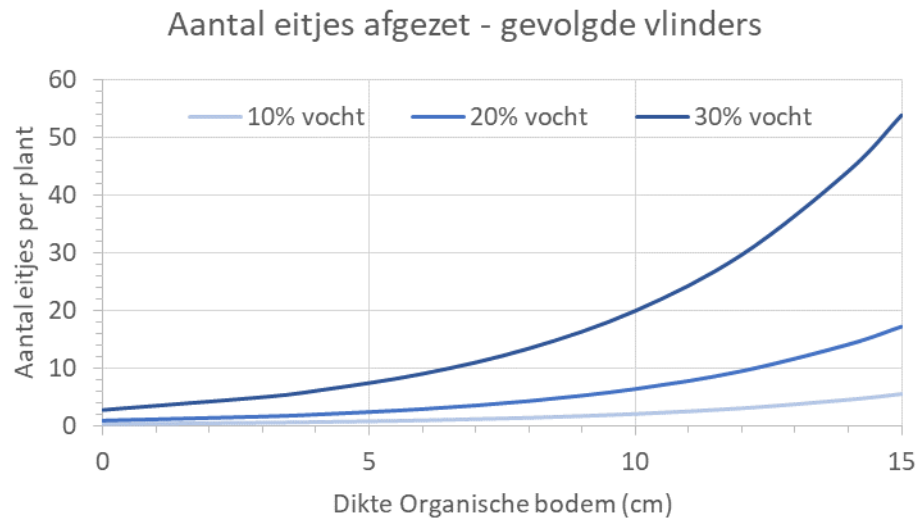
Figuur 6.2: Hoogte van klokjesgentianen met en zonder eiafzet op a) Kampina ($n=9/n=84$) en b) de Hoge Veluwe ($n=65/n=56$), waarvoor ook de hoogte van de gentiaan ten opzichte van de omringende vegetatie is aangegeven (waarden $\pm s.e.$).

6.4 Bodem, vocht en eiafzet

Over de hele vliegtijd genomen was de kans op eiafzet vooral groter op klokjesgentianen die verder boven de vegetatie uit staken ($p=0,0047$), maar er was ook significant meer eiafzet met een dikkere organische laag van de bodem ($p=0,023$) (Figuur 6.3 a). Op de met eitjes belegde planten waren de aantallen vooral groter bij een hogere pH ($p=0,001$) en met meer vocht in de bodem ($p=0,013$) (Figuur 6.3 b).

Figuur 6.3: Eiafzet over de hele vliegtijd op klokjesgentianen op de Hoge Veluwe als: a) kans op eiafzet als functie van dikte van de organische bodem en relatieve hoogte van de gentiaan ten opzichte van omringende vegetatie, en b) aantal eitjes op bezette planten als functie van bodemvocht en pH-water van de bodem ($n=108$ planten, waarvan 57 belegd).





Figuur 6.4: Aantal afgezette eitjes door gevolgde vlinders als functie van de dikte van de organische bodem en het percentage bodemvocht ($n=25$ planten).

De tijdens de eiafzet gevolgde vlinders leverden een kleinere dataset op van 25 planten met eiafzet en 12 wel bezochte maar afgekeurde planten. Voor de keuze tussen wel of geen eiafzet werd geen significante relatie met plantkwaliteit of bodem gevonden. Wel werden er op belegde planten meer eitjes gevonden op vooral klokjesgentianen die groeiden op een dikkere organische bodem ($p=0,0046$), maar ook bij meer vocht in de bodem ($p=0,0165$) (Figuur 6.4).

6.5 Conclusie

Gentiaanblauwtjes kozen bij de eiafzet bij voorkeur jonge, nog groene knoppen uit op grote planten die boven de vegetatie uitstaken. Dit is in overeenstemming met wat bekend is uit andere studies.

Nog niet eerder was onderzocht welke invloed bodem en bodemvocht bij de eiafzet spelen. Die invloed bleek significant, met over de hele linie meer eiafzet dan wel meer eitjes per plant bij een dikkere organische bodem en meer vocht in de bodem. Opvallend was dat het aantal eitjes ook hoger was op een minder zure bodem.

7 Conclusie en aanbevelingen

De invloed van klimaatextremen op het gentiaanblauwtje komt uit het hier uitgevoerde onderzoek duidelijk naar voren. Daarbij zijn lokale terreincondities mede bepalend. Dat biedt perspectief voor het opvangen van negatieve effecten van klimaatverandering door uitvoering van maatregelen. Voorzichtigheid met plaggen en spreiding van leefgebied over de hoogtegradiënt zijn de twee belangrijkste aanbevelingen.

7.1 Belangrijkste uitkomsten

De analyse van populatietrends van het gentiaanblauwtje laat zien dat klimaatextremen op nattere leefgebieden anders uitpakken dan op drogere. Op natte locaties zijn vooral natte zomers een probleem, waarbij de schade van inundatie beperkt blijft wanneer er reliëf is. Dat wijst op de mogelijkheid om uit te kunnen wijken naar drogere delen van het leefgebied. Op droge locaties vormen juist de droge jaren een probleem.

Klimaatextremen blijken zowel in extreem droge als natte jaren tot een kortere vliegtijd van het gentiaanblauwtje leiden. Dit zou kunnen komen door een verkorte levensduur – bijvoorbeeld door hevige buien of nectargebrek – of een sterkere synchronisatie in het uitkomen van de vlinders, in natte jaren mogelijk mede als gevolg van sterfte in overstroomde lagere delen. Dit betekent in elk geval dat in extreme jaren de synchronisatie met de ontwikkeling van de waardplant klokjesgentiaan extra nauw luistert.

In het kasexperiment werd de ontwikkeling van de klokjesgentianen onder invloed van droogte en inundatie nader onderzocht. Hieruit bleek dat hydrologische extremen nauwelijks effect hebben op de biomassa van de klokjesgentiaan, maar wel op de knopontwikkeling –droogte vertraagt de knopontwikkeling en zowel droogte als overstroming zorgen voor minder knoppen met bovendien minder zaden per knop. De extremen verminderen dus de kwaliteit van de klokjesgentiaan voor de rups van het gentiaanblauwtje.

Toevoeging van stikstof lijkt vooral onder droge omstandigheden de kwaliteit van de gentianen te verminderen.

Ook in het veld werd de invloed van natte of droge omstandigheden duidelijk. In het veld wordt het voor de klokjesgentiaan zo belangrijke bodemvocht bepaald door een combinatie van reliëf, organische stof en plaggen. Er is uiteraard meer bodemvocht in de laagten, maar ook meer vocht bij meer organische stof in de bodem en juist minder vocht na plaggen. Dat plagplekken droger zijn lijkt op vochtige heide lijkt voor een belangrijk deel veroorzaakt door de directe blootstelling van de bodem aan de zon wanneer de vegetatie en de strooisellaag zijn verwijderd.

Geheel volgens verwachting namen de hoogte van de klokjesgentianen en het aantal knoppen toe bij vochtiger bodem en namen ze af na plaggen. Alleen onder extreem natte omstandigheden, zoals in 2016, werd het aantal knoppen juist kleiner.

In het veld liggen de huidige standplaatsen van klokjesgentianen vaak laag op de gradiënt en zijn ze daardoor meestal vochtig genoeg. Droge jaren zorgen dan voor een vroeger begin van de bloei, terwijl natte jaren juist vertraging opleveren. Daarnaast kan inundatie in de zomer ook zorgen voor het verdrinken van de waardmieren van het gentiaanblauwtje of voor het mislukken van de overgang van de rupsen tussen waardplant en mierennest. Op drogere standplaatsen zijn klokjesgentianen vandaag de dag door bodemverzuring echter zeer schaars geworden.

De eiafzet door het gentiaanblauwtje kon in he veld minder uitgebreid worden bestudeerd dan de ontwikkeling van de klokjesgentianen, maar de uitkomsten bevestigen dat bodemvocht en organische stof in de bodem leiden tot meer eiafzet. Daarbij lijkt ook een hogere pH van positieve invloed. Het achterliggende mechanisme daarvoor is evenwel nog onduidelijk.

7.2 Gevolgen voor het gentiaanblauwtje

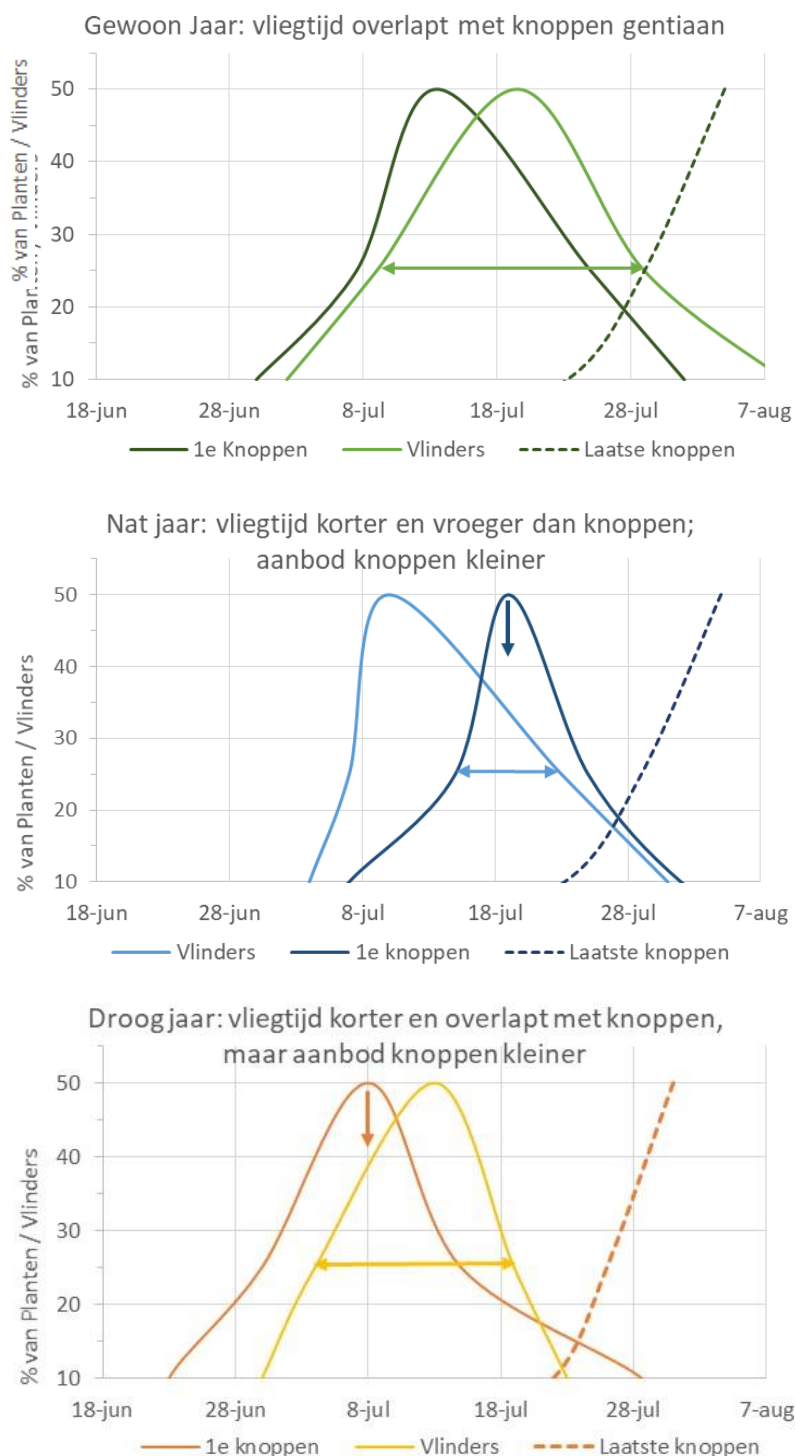
Wanneer alle bovengenoemde gevolgen van klimaatextremen bij elkaar worden genomen, kan het volgende totaalbeeld voor het gentiaanblauwtje worden geschetst (Figuur 7.1):

Figuur 7.1: Gevolgen van klimaatextremen op de vliegtijd van het gentiaanblauwtje en het aanbod van knoppen voor eiafzet op de klokjesgentiaan.

De curves geven het verloop van het verschijnen van de eerste en de laatste geschikte knoppen voor eiafzet weer, samen met de vliegtijd van het gentiaanblauwtje in een gemiddeld jaar (boven), een extreem nat jaar (midden) en een extreem droog jaar (onder).

De horizontale pijl geeft de overlap tussen de piek van de vliegtijd en het grootste aanbod van geschikte knoppen.

De pijlen naar beneden wijzen erop dat de hoeveelheid knoppen op de gentianen in extreme jaren de helft lager kan zijn. (verdere uitleg: zie tekst).



- In een gewoon, gemiddeld jaar verschijnen de gentiaanblauwtjes iets later dan de eerste geschikte knoppen voor eiafzet. De vliegtijd van de vlinders is relatief lang en er is bijna 3 weken de tijd om eitjes op geschikte knoppen af te zetten.
- In een extreem nat jaar vliegen de vlinder eerder dan er geschikte knoppen zijn voor eiafzet. Bovendien is de vliegtijd korter en zijn er veel minder geschikte knoppen. De periode voor eiafzet wordt daardoor met tweederde teruggebracht tot ruim een week.
- In een extreem droog jaar lopen de vlinders wat achter op de gentianenontwikkeling. De overlap is echter nog redelijk, maar er zijn veel minder geschikte knoppen op de gentianen. Doordat de vliegtijd ook dan korter is, wordt de periode voor eiafzet met een kwart teruggebracht ten opzichte van een gemiddeld jaar.

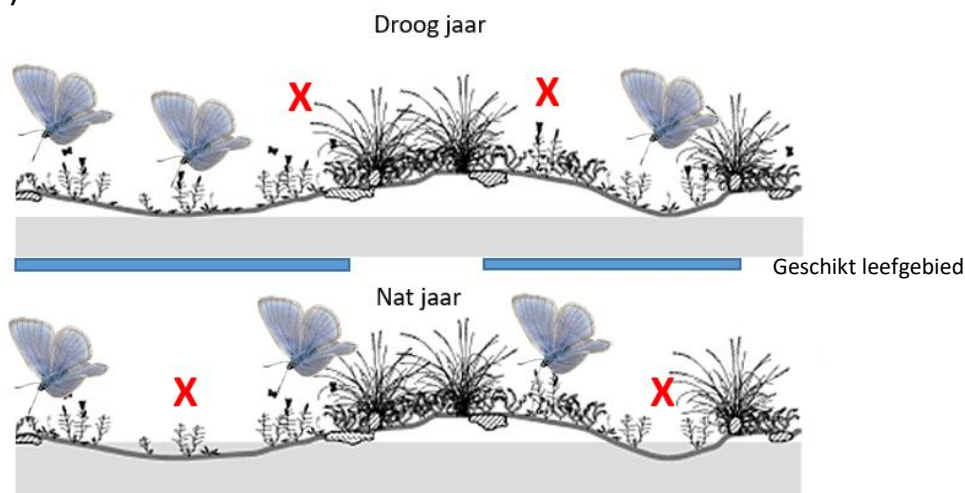
Doordat de ontwikkeling van de klokjesgentianen ook worden gestuurd door de terreincondities, zijn er wel mogelijkheden om de schadelijke effecten van klimaatextremen op te vangen.

7.3 Terreincondities: reliëf, plaggen en begrazing

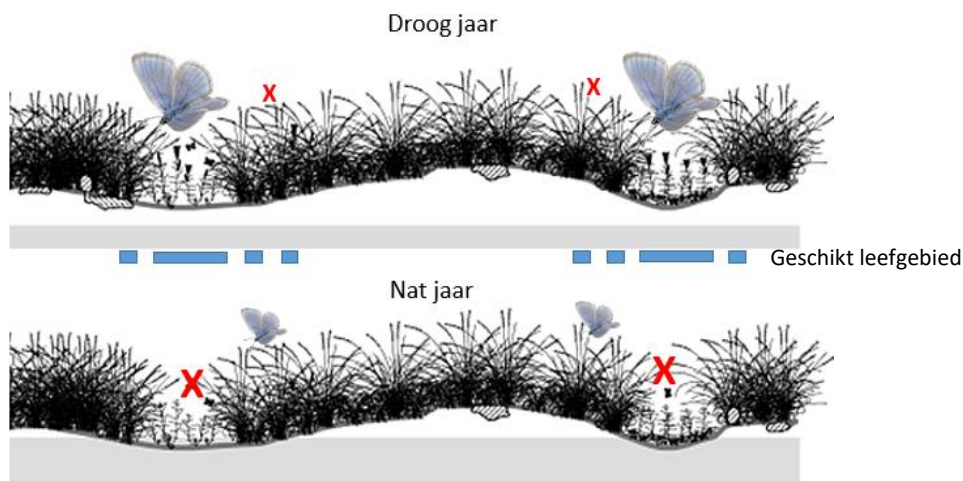
De uitkomsten van het onderzoek wijzen erop dat de terreincondities kunnen worden benut om de effecten van klimaatextremen te beperken. Via het beheer kan namelijk worden gestuurd op het vocht in de bodem, een bepalende factor voor de habitatkwaliteit voor het gentiaanblauwtje. Vooral reliëf en plaggen zijn daarbij belangrijk, maar ook het begrazingsbeheer.

a) Goed ontwikkeld

Figuur 7.2: In een goed ontwikkeld leefgebied (a) kan het gentiaanblauwtje zich in een droog jaar goed voortplanten in de slenken en in een nat jaar op de hoge ruggen. In een door verdroging en verzuring aangetast leefgebied raakt het leefgebied teruggedrongen tot de slenken en is het gentiaanblauwtje kwetsbaar voor natte zomers.



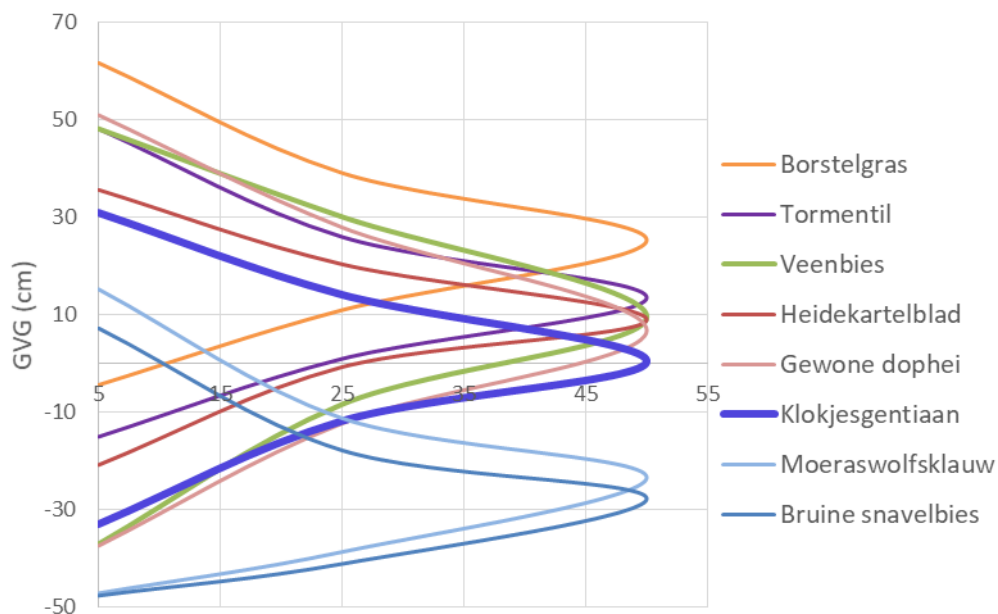
b) Verdroogd / Verzuurd / Vergrast



Reliëf

Door verdroging en bodemverzuring zijn de vindplaatsen van klokjesgentianen in heidegebieden in de loop van de afgelopen decennia op hogere delen van de gradiënt verdwenen. Veel groeiplaatsen bevinden zich nu in natte laagten (Figuur 7.2). Deze hebben weliswaar minder te lijden van langdurige droogte, maar des te meer van inundatie in natte jaren. Voor de overblijvende plant hoeft zo'n nat extreem niet meer dan een incident te betekenen, maar voor het gentiaanblauwtje is een dergelijk biotoop dan ongeschikt voor voortplanting. Wanneer gentianen hoger op ontbreken, dan kan dat een decimering of zelfs verdwijnen van een populatie betekenen.

Het uitgevoerde onderzoek geeft aan dat klimaatextremen verschillend uitpakken, afhankelijk van de vochtcondities lager of hoger op de gradiënt. De kansen op drogere delen lijken in het terreinbeheer te worden onderschat. Klokjesgentianen worden in heidegebieden nu vooral geassocieerd met bruine snavelbies of moeraswolfsklauw, terwijl het optimum van deze soorten veel natter ligt dan de klokjesgentiaan. Veenbies en dophei komt qua vochtcondities veel beter met de klokjesgentiaan overeen. Heidekartelblad, tormentil en borstelgras bereiken hun optimum in het droge bereik van de standplaatsen van de klokjesgentiaan (Figuur 7.3).



Figuur 7.3: Voorkomen van klokjesgentiaan en begeleidende soorten van vochtig heischraal grasland tot natte slanken over de vochtgradiënt; GVG = gemiddelde grondwaterstand in het voorjaar, de curve geeft het 5-95 % bereik aan van de soorten met de piek bij 50% (naar Wamelink et al., 2012).

Vrijwilligers van de Blauwe Brigade op Kampina hebben een veelbelovende aanzet gedaan om de klokjesgentiaan hoger op te krijgen. Ze hebben in 2018 kleine kale plekje gemaakt op de overgang van dophei- naar struikheivegetatie, deze bekalkt en zaden van klokjesgentiaan uitgezaaid. Deze zijn goed aangeslagen en hebben de droogte van zowel 2018 als 2019 doorstaan. In 2018 was het voorjaar nog niet zo droog en waren de omstandigheden voor vestiging nog goed. In 2019 zijn op eenzelfde manier gentianen uitgezaaid, maar deze poging is mislukt. Dit experiment benadrukt dat actieve bevordering van vestiging van de klokjesgentiaan hoger op de gradiënt wel degelijk mogelijk lijkt (al moet dit nog verder worden gevolgd). Maar ook geeft het aan dat droogte in de periode rond de kieming



Kiemplanten van hoger op de gradiënt uitgezaaide klokjesgentianen op Kampina (okt 2018)

kan leiden tot het mislukken van de vestiging. Spreiding van dergelijke acties tussen de jaren is dan nodig.

Plaggen

Plaggen blijkt in vochtige heide te leiden tot een sterkere droogtegevoeligheid. Dit lijkt een combinatie te zijn van grotere verdamping door directe blootstelling van het bodemoppervlak aan de zonnewarmte en afvoer van organische stof, dat vocht beter vasthoudt dan zand. De afvoer van organische stof leidde in de proeven van Alternatieven voor Plaggen op Kampina en Strabrechtse Heide tot een daling in het percentage organische stof in de bovenste 10 cm van 10% naar 4% (7% bij chopperen) (Wallis de Vries *et al.*, 2019). In de huidige veldstudie lag het verschil niet zo zeer in een kleinere concentratie organische stof als wel in een dunnere organische laag (Tabel 7.1). Met de organische stof worden ook mineralen en andere voedingsstoffen afgevoerd, wat op de Hoge Veluwe zichtbaar was in een 64% lager fosfaatgehalte (Tabel 7.1). Omdat de P-limitatie in heidegebieden onder invloed van stikstofdepositie is vergroot, is plaggen in toenemende mate een maatregel die meer kwaad dan goed kan doen en daarom beperkt zou moeten worden tot zeer kleinschalige toepassing in systemen met een stabiele grondwaterinvloed, zowel met oog op de vochthuishouding als op de nutriëntenbalans. Beter is het om bij het doorbreken van vergrassing zo ondiep mogelijk te werken door handmatig te werken of te chopperen (diep maaien).

Tabel 7.1: Vergelijking van de bodem rond klokjesgentianen op geplagde en ongestoorde bodem in N.P. De Hoge Veluwe (n=116). Waarden $\pm$ standaardfout. Een p-waarde $<0,05$ geeft een significant verschil aan.

	Hoogte klokjesgentiaan (cm)	% Organische stof	Organische stof laagdikte (cm)	% Bodemvocht (augustus)	P (mg/l)
Geplagd	24,3 $\pm$ 1,3	5,59 $\pm$ 0,35	5,8 $\pm$ 0,7	25,5 $\pm$ 3,5	0,085 $\pm$ 0,0478
Ongestoord	30,5 $\pm$ 1,2	5,88 $\pm$ 0,33	8,0 $\pm$ 0,6	37,1 $\pm$ 3,2	0,234 $\pm$ 0,048
p-waarde	0,0005	n.s.	0,0135	0,006	0,0114

Begrazing

Begrazing is de belangrijkste niet-mechanische methode van vegetatiebeheer in heidegebieden. Al lange tijd is bekend dat vraat aan klokjesgentianen in de zomer een belangrijk risico vormt voor het gentiaanblauwtje. Daarom wordt in het terreinbeheer ook gestuurd op een lage bezetting en bij schapenbegrazing op het mijden van plekken met gentianen in de bloeitijd.

Het uitgevoerde veldonderzoek voegt hier een aantal extra kanttekeningen aan toe. Ten eerste dat de vraat in perioden van droogte lijkt toe te nemen, omdat de grazers zich dan meer op de nattere milieus richten (58% van de gevolgde klokjesgentianen op Kampina aangevreten, door runderen of paarden, en 38% op Strabrechtse Heide bij een lage bezetting met runderen). Ten tweede dat ook wilde hoefdieren voor een aanzienlijke vraat kunnen zorgen: op de Hoge Veluwe werden 54% van de gentianen aangevreten.

Bij begrazing door inzet van vee is het dus van belang om zeker in droge zomers de bezetting extra omlaag te brengen of om vindplaatsen van het gentiaanblauwtje uit te rasteren. De vraatdruk valt bij wilde hoefdieren minder goed te sturen, maar ook hier kan, naast afschot, uitrasteren worden overwogen.

7.3 Nieuwe kennisvragen

Onderzoek zorgt voor het beantwoorden van vragen, maar leidt ook weer tot nieuwe kennisvragen. Voor het gentiaanblauwtje liggen die vooral op het vlak van standplaatsverschillen, waardmieren en populatiegenetica.

Standplaatsverschillen

Bodemverzuring vormt een belangrijke beperkende factor voor de vestiging en ontwikkeling van klokjesgentianen. Dit is vooral op de heide een probleem. Bij stikstofdepositie is fosfaat in toenemende mate beperkend (zie ook par. 4.4). Vroeger kwam het gentiaanblauwtje behalve op natte heide ook voor natte schraallanden langs de randen van beekdalen. Daarom is zowel binnen als buiten heidegebieden meer inzicht nodig in de kansen voor herstel en ontwikkeling van leefgebied. Er is echter geen goed inzicht in de verschillen in plantkwaliteit over de hele gradiënt van natte heide op zure bodem, via natte heide of heischraal grasland op zwak gebufferde bodem tot blauwgrasland.

Binnen heidegebieden is het belangrijk om vast te stellen in hoeverre behalve verzuring ook P-limitatie, net als op droge heide (Vogels *et al.*, 2020), de plantkwaliteit beperkt. Het huidige onderzoek wijst ook op een interactie tussen droogte en stikstofdepositie die om opheldering vraagt.

Buiten heidegebieden is het van belang om de kansen op natte schraallanden in beeld te krijgen. Niet alleen zijn deze systemen beter gebufferd, maar vaak zijn ze ook minder droogtegevoelig vanwege een gunstiger ligging in het landschap. Er bestaat discussie of de verschillen in bijvoorbeeld groei en bloeitijdstip tussen populaties klokjesgentianen van heide en blauwgrasland samenhangt met de standplaats of met een verschillend ecotype van de gentianen zelf. Dit zal de komende jaren experimenteel moeten worden onderzocht, waardoor nieuw inzicht in de bepalende factoren voor de plantkwaliteit voor het gentiaanblauwtje kan worden verkregen.

Waardmieren

Het uitgevoerde onderzoek heeft zich vooral gericht op de relatie tussen het gentiaanblauwtje en klimaatextremen via de schakel van de klokjesgentiaan als waardplant. De waardmieren, waar het gentiaanblauwtje gedurende zijn ontwikkeling van rups tot vlinder veel langere tijd van afhankelijk is, zijn alleen op aanwezigheid onderzocht, waarbij vooral een voorkeur voor wat drogere delen werd vastgesteld, wat gezien de invloed van inundaties in natte jaren niet verrassend is. Het is goed mogelijk dat de invloed van droogte en ook stikstofdepositie en bodemverzuring op een vergelijkbare manier doorwerken op de grootte van de mierennesten als op de klokjesgentianen, omdat het voedselaanbod van de mieren ook in belangrijke mate via de bodem (springstaarten!) wordt bepaald. Dit zou nader moeten worden onderzocht.

Een ander aspect is dat recent onderzoek (Tartally *et al.*, 2019) laat zien dat het ook nodig is om te weten of er lokale aanpassingen bestaan in de chemische communicatie tussen de vlinderrupsen en de waardmieren. Deze communicatie via chemische geurprofielen bepaalt de kans op succesvolle adoptie van rupsen en de overleving in het mierennest van rups tot vlinder. Indien kunstmatige uitwisseling plaatsvindt tussen vlinder- en waardmierenpopulaties waarvan de geurprofielen te sterk verschillen zullen rupsen door de waardmieren niet – of veel te traag – gevonden worden en sterven. Wanneer bijplaatsing of herintroductie wordt overwogen is het dus van belang om te weten of de samenstelling van de waardmierenpopulaties verschilt tussen bron- en doelgebieden.

Genetica

Gezien de complexiteit van knelpunten voor het voortbestaan van het gentiaanblauwtje zijn effectieve maatregelen voor herstel niet op te stellen zonder actuele kennis van de toestand van de populaties op de schaal van het landschap. De genetische diversiteit vormt hierin zeer waarschijnlijk een belangrijk, en tot dusver nog sterk onderbelicht gebleven, knelpunt (vanden Broeck *et al.*, 2017; van der Zee *et al.*, 2017). In samenwerking met Science4Nature gaat dit aspect de komende jaren nader worden onderzocht, waarbij ook de waardmieren mee worden genomen. De uitkomsten daarvan kunnen nieuw licht werpen op de mogelijkheden voor herintroductie en ‘genetic rescue’ (Roitman *et al.*, 2017).

7.4 Aanbevelingen

Bij klimaatopwarming wordt een noordwaartse opschuiving van het areaal van het gentiaanblauwtje verwacht (Settele *et al.*, 2008). Voor de situatie in Nederland heeft dat op middellange termijn nog weinig verandering tot gevolg en eerder een positieve dan een negatieve. Dit geeft aan dat het gentiaanblauwtje in Nederland wel degelijk toekomst heeft. Maar dan moet er wel voor worden gezorgd dat de habitatkwaliteit weer op orde wordt gebracht, zodat klimaatextremen ook goed kunnen worden opgevangen.

Het beperken van hydrologische extremen vormt voor het gentiaanblauwtje een belangrijke uitdaging voor het terreinbeheer. Hydrologische extremen zijn een combinatie van meteorologische condities en standplaatscondities. Aan de meteorologische condities valt niet veel te doen, maar aan standplaatsfactoren wel.

Op volgorde van groot naar klein schaalniveau komen uit dit onderzoek en de bovenstaande nabeschouwing de volgende oplossingen naar voren:

- 1) gebiedshydrologie zoveel mogelijk op orde brengen door maatregelen op landschapsschaal.
- 2) buiten de natte heide kijken naar mogelijkheden voor herstel van leefgebied in natte schraallanden.
- 3) variatie in terreinhoogte benutten, zodat er altijd voldoende klokjesgentianen zijn die optimale vochtcondities ondervinden; dit vraagt om extra aandacht voor herstel van buffercapaciteit hoger op de gradiënt, waar bodemverzuring door stikstofdepositie een acuut probleem vormt.
- 4) voldoende organisch materiaal in de bodem behouden om vochttextremen lokaal te bufferen.
- 5) maatwerk in begrazing om – vooral in droge jaren – overmatige vraat aan klokjesgentianen te voorkomen en in natte jaren te voorkomen dat ze worden overgroeid door pijpenstrootje.



Literatuur

- Berendse, F., Oudhof, H., & Bol, J. (1987) A comparative study on nutrient cycling in wet heathland ecosystems: I. Litter production and nutrient losses from the plant. *Oecologia* 74(2), 174-184.
- Bonelli, S., Crocetta, A., Barbero, F., & Balletto, E. (2005) Oviposition behaviour in the myrmecophilous butterfly *Maculinea alcon* (Lepidoptera: Lycaenidae). In J. Settele, E. Kühn, & J. A. Thomas (Eds.), *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2 Species Ecology along a European Gradient: Maculinea Butterflies as a Model* (pp. 65-68). Pensoft, Sofia.
- Cerrato, C., Lai, V., Balletto, E. & Bonelli, S. (2016) Direct and indirect effects of weather variability in a specialist butterfly. *Ecological Entomology* 41, 263–275.
- Diemont, W.H. (1996) *Survival of Dutch heathlands*. Proefschrift, Landbouwniversiteit, Wageningen.
- Küer, A. & Fartmann, T. (2004) Prominent shoots are preferred: microhabitat preferences of *Maculinea alcon* ([Denis & Schiffermüller], 1775) in Northern Germany (Lycaenidae). *Nota Lepidopterologica* 27(4), 309-319.
- Lee, M., Manning, P., Rist, J., Power, S.A. & Marsh, C. (2010) A global comparison of grassland biomass responses to CO₂ and nitrogen enrichment. *Philosophical Transactions Royal Society London B* 365, 2047–2056.
- Roitman, M., Gardner, M.G., New, T.R., Nguyen, T.T.T., Roycroft, E.J., Sunnucks, P., Yen, A.L. & Harrison, K.A. (2017) Assessing the scope for genetic rescue of an endangered butterfly: the case of the Eltham copper. *Insect Conservation and Diversity* 10: 399-414.
- Settele, J., Kudrna, O., Harpke, A., Kühn, I., Swaay, C. van, Verovnik, R., Warren, M., Wiemers, M., Hanspach, J., Hickler, T., Kühn, E., Halder, I. van, Veling, K., Vliegenthart, A., Wynhoff, I. & Schweiger, O. (2008) *Climatic risk atlas of European butterflies*. BioRisk 1, Special Issue, Pensoft, Sofia.
- Tartally, A., Thomas, J.A., Anton, C., Balletto, E., Barbero, F., Bonelli, S., Bräu, M., Casacci, L.P., Csösz, S., Czekes, Z., Dolek, M., Dziekańska, I., Elmes, G. Fürst, M.A., Glinka, U. Hochberg, M.E., Höttinger, H., Hula, V., Maes, D., Munguira, M.L., Musche, M., Stadel Nielsen, P., Nowicki, P., Oliveira, P.S., Peregovits, L., Ritter, S., Schlick-Steiner, B.C., Settele, J., Sielezniew, M., Simcox, D.J., Stankiewicz, A.M., Steiner, F.M., Švitra, G., Ugelvig, L.V., Van Dyck, H., Varga, Z., Witek, M., Woyciechowski, M., Wynhoff, I. & Nash, D.R. (2019) Patterns of host use by brood parasitic *Maculinea* butterflies across Europe. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 374, 20180202.
- Van Dobben, H. F., Bobbink, R., Bal, D., & Van Hinsberg, A. (2012) *Overzicht van kritische depositiewaarden voor stikstof, toegepast op habitattypen en leefgebieden van Natura 2000*. Rapport 2397, Alterra, Wageningen.
- Valdés, A., & Ehrlén, J. (2018) Direct and plant trait-mediated effects of the local environmental context on butterfly oviposition patterns. *Oikos* 127(6), 825–833.
- Van Dyck, H. & Regniers, S. (2010) Egg spreading in the ant-parasitic butterfly, *Maculinea alcon*: from individual behaviour to egg distribution pattern. *Animal Behaviour* 80(4): 621-627.
- Vogels, J.J., Weijters, M.J., Bobbink, R., Bijlsma, R.J., Lamers, L.P.M., Verberk, W.C.E.P. & Siepel, H. (2020) Barriers to restoration: Soil acidity and phosphorus limitation constrain recovery of heathland plant communities after sod cutting. *Applied Vegetation Science* 23(1), 94-106.
- Wynhoff, I., Bakker, R.B., Oteman, B., Arnaldo, P.S. & van Langevelde, F. (2015) *Phengaris (Maculinea) alcon* butterflies deposit their eggs on tall plants with many large buds in the vicinity of *Myrmica* ants. *Insect Conservation and Diversity* 8(2), 177–188.
- Wallis de Vries, M. (2017) Code Rood voor het gentiaanblauwtje. *Vlinders* 32(4), 4–8.

- Wallis de Vries, M.F. & Oteman, B. (2019) *Klimaatstresstest voor dagvlinders in Gelderland*. Rapport VS2019.022, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Wallis de Vries, M.F., Noordijk, J. & Zollinger, R. (2014) *Naar een klimaatbestendige heidefauna in Noord-Brabant: Rapportage Fase I*. Rapport VS2014.028, De Vlinderstichting / Stichting RAVON / EIS-Kenniscentrum Insecten, Wageningen.
- Wallis de Vries, M.F., Noordijk, J., van Rijsewijk, A. & Zollinger, R. (2018) *Naar een klimaatbestendige heidefauna in Noord-Brabant: Rapportage Fase 2*. Rapport VS2018.016, De Vlinderstichting / Stichting RAVON / EIS-Kenniscentrum Insecten, Wageningen.
- Wallis de Vries, M.F., Bobbink, R., Brouwer, E., Loeb, R. & Vogels, J. (2019) Alternatieven voor plaggen van natte heide: Effecten op middellange termijn. *De Levende Natuur* 120(5), 172-178.
- Wamelink, G.W.W., Joosten, V., van Dobben, H.F. & Berendse, F. (2002) Validity of Ellenberg indicator values judged from physico-chemical field measurements. *Journal of Vegetation Science* 13, 269–278.
- Wynhoff, I., Oostermeijer, J.G.B., Scheper, M. & Van Der Made, J.G. (1996) Effects of habitat fragmentation on the butterfly *Maculinea alcon* in the Netherlands. In: Species survival in fragmented landscapes, (J. Settele, C. Margules, P. Poschlod & K. Henle, eds), pp. 15-23. Springer, Dordrecht.

Bijlage 1: Veldlocaties gentianen 2018-2019

Oranje = geplagd; Lichtblauw = ongeplagd; Donkerblauw = zeer kleinschalige plagplekjes (Kampina)

Kampina (6 kernpopulatie; 7 Belverse baan)



Strabrechtse Heide - visgraatplagplek

