

Sleutelfactoren herstel levensvatbaarheid gentiaanblauwtje

Nieuwe inzichten in habitatkwaliteit, genetische diversiteit en interacties met waardmieren



Sheila Luijten, Michiel Wallis de Vries, Lilian Seip,
Irma Wynhoff en Gerard Oostermeijer



Onderzoek is gesubsidieerd door
Provincies Drenthe, Overijssel, Gelderland en Noord-Brabant, Het Cultuurfonds en de
Uytenboogaart-Eliassen Stichting

Titel: Sleutelfactoren herstel levensvatbaarheid gentiaanblauwtje – Nieuwe inzichten
in habitatkwaliteit, genetische diversiteit en interacties met waardmieren

Datum: 15 december 2023

Rapportnummer: S4N2023008

Auteurs: Sheila Luijten, Lilian Seip & Gerard Oostermeijer (Stichting Science4Nature)
Michiel Wallis de Vries & Irma Wynhoff (De Vlinderstichting)

Met medewerking van Danny Hancock (Science4Nature-IBED), Astrid Groot (IBED-UvA)

Productie: Stichting Science4Nature
Contact: Sheila Luijten (s.h.luijten@science4nature.nl)

Foto titelpagina: Gerard Oostermeijer

Stichting Science4Nature

Bezoekadres: Science Park 904, Amsterdam
Postbus 84240, 1090 GE Amsterdam
T 0613199606
info@science4nature.nl
www.science4nature.nl

Wijze van citeren:

Luijten, S.H., M. Wallis de Vries, L.A. Seip, I. Wynhoff & J.G.B. Oostermeijer (2023) Sleutelfactoren herstel levensvatbaarheid gentiaanblauwtje – Nieuwe inzichten in habitatkwaliteit, genetische diversiteit en interacties met waardmieren. Rapport S4N2023008, Stichting Science4Nature, Heiloo i.s.m. De Vlinderstichting, Wageningen.

© 2023 Heiloo, Stichting Science4Nature.

Niets uit dit rapport mag geproduceerd, opnieuw vastgelegd, vereenvoudigd en/of openbaar gemaakt worden door middel van druk, fotokopie, microfilm, of digitale weg, of welke andere wijze dan ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Stichting Science4Nature noch mag het zonder een dergelijke toestemming worden gebruikt voor enig ander werk dan waarvoor het is vervaardigd.

Inhoudsopgave

Samenvatting	4
1. Inleiding.....	7
1.1. Aanleiding	7
1.2. Doelstellingen.....	10
2. Werkwijze.....	11
2.1. Bepaling habitatkwaliteit.....	11
2.2. Bepaling genetische diversiteit en chemische communicatie	14
2.3. Communicatie.....	17
3. Habitatkwaliteit.....	18
3.1. Bepalende factoren.....	18
3.2. Bestaansbronnen voor het gentiaanblauwtje	19
3.3. Overleving van het gentiaanblauwtje.....	21
3.4. Beoordeling per populatie.....	24
4. Genetische populatiestructuur gentiaanblauwtje	25
4.1. Genetische diversiteit en populatiestructuur	26
4.2. Variatie in verwantschap.....	27
4.3. Genetische verschillen tussen locaties en gebieden	28
5. Genetische populatiestructuur waardmieren.....	32
5.1. Mierennesten per gebied.....	32
5.2. Genetische diversiteit en inteelt	33
5.3. Genetische populatiestructuur	35
6. Chemisch-ecologische analyse mieren en rupsen.....	38
6.1. Chemische communicatie rups en waardmieren.....	38
6.2. Verschillen in chemische profielen binnen soorten.....	40
7. Conclusies	41
7.1. Habitatkwaliteit	41
7.2. Genetische populatiestructuur	42
7.3. Chemische communicatie rups en waardmieren.....	43
7.4. Aanwezigheid waardmieren en ecologische kennis	44
8. Populatieherstel of herintroductie is complex	46
9. Aanbevelingen voor inrichting en beheer.....	48
10. Bespreking van leefgebieden.....	51
10.1. Drenthe.....	52
10.2. Overijssel.....	60
10.3. Noord-Brabant	68
11. Literatuur	77
12. Dankwoord	80
13. Bijlagen	81

Samenvatting

De levensvatbaarheid van het gentiaanblauwtje staat onder druk. Een stikstof- en droogtegevoelige habitat, een zeldzame waardplant en waardmieren waarover nog veel onbekend is, zorgen voor veel vragen over de beste route naar herstel.

Het gentiaanblauwtje, een bedreigde vlinder van natte heide en schraallanden, heeft een complexe levenscyclus. De jonge rupsen ontwikkelen zich op de klokjesgentiaan, maar voor het grootste deel van hun leven zijn ze afhankelijk van het veilige nest van de juiste waardmier. De rupsen hebben allerlei trucjes waarmee ze steekmieren (geslacht *Myrmica*) misleiden. Die beschouwen ze als hun eigen larven en nemen ze mee hun nest in, waar ze als een koekoek goed verzorgd overwinteren.

Voor een goede levensvatbaarheid van een soort met zo'n complexe levenscyclus is het essentieel dat alle sleutelfactoren in het leefgebied op orde zijn. Wanneer dit niet het geval is, neemt de kwetsbaarheid in tijden van stress en verandering toe. Ondanks een beschermingsplan is het nog niet gelukt om de achteruitgang van het ooit in Nederland wijdverbreide gentiaanblauwtje te stoppen. Belangrijke bedreigingen zijn versnippering en verdroging, maar ook vergrassing en bodemverzuring door stikstofdepositie. Het uitblijven van herstel komt enerzijds doordat alle maatregelen deze drukfactoren niet volledig op kunnen heffen. Anderzijds waren nog belangrijke factoren onderbelicht gebleven die inderdaad een belangrijke sleutel blijken te vormen voor de overleving en herstel van de levensvatbaarheid.

In een meerjarig landelijk onderzoek hebben Science4Nature en De Vlinderstichting hun expertise gebundeld om deze kennisvragen te onderzoeken, met steun van het IBED van de Universiteit van Amsterdam, studenten en de medewerking van vele vrijwilligers en terreinbeheerders. Daarbij is aandacht besteed aan vier belangrijke aspecten:

1. de actuele toestand van de populaties in relatie tot de habitatcondities,
2. de rol en aanwezigheid van de verschillende soorten potentiële waardmieren,
3. de chemische communicatie tussen de rups en de waardmieren,
4. de genetische variatie van de overgebleven populaties,
5. de patronen in de genetische diversiteit van de mieren

Het doel was om inzicht te krijgen in:

- A. de oorzaken voor de voortdurende achteruitgang van de soort en
- B. de noodzaak voor en risico's van genetische versterking door bijplaatsen van individuen uit andere populaties.

Het **onderzoek naar de habitatkwaliteit en de samenstelling van de mierenfauna** liet zien dat de factoren die de overleving van de populaties bepalen de laatste jaren zijn veranderd. De overleving tot 2017, vóór de recente serie extreem droge zomers, werd vooral verklaard door de oppervlakte waardplanten en de kwaliteit ervan (planten met meer knoppen bieden meer voedsel voor de rupsen). Voor de periode daarna met extreme droogte laat het onderzoek zien dat de aanwezigheid van de bossteekmier het voortbestaan van de populaties deels bepaalt. In de overgebleven populaties is de bossteekmier vaker als waardmier aanwezig en komen concurrerende weg- en humusmieren juist weinig voor.

De belangrijke rol van de bossteekmier bleek zeer duidelijk uit het **chemisch-ecologische onderzoek naar geurprofielen**: de geurprofielen van de rupsen komen het meest met deze soort overeen, terwijl er geen enkele overeenkomst was met de lange tijd als alternatieve waardmier beschouwde moerassteekmier. Alle steekmieren adopteren de rupsen als ze die tegenkomen, maar alleen in de nesten van de bossteekmier zal de rups goed geïntegreerd raken en een speciale status verwerven. In nesten van chemisch niet of minder overeenkomende steekmieren vindt deze integratie niet plaats en zullen de rupsen in tijden van stress, zoals voedselschaarste, worden opgegeten. Het is daardoor waarschijnlijk dat de op meerdere locaties

waargenomen toename van de niet geschikte moerassteekmier en gelijktijdige afname van de wél geschikte bossteekmier tot een lagere overleving en wellicht ook geringere groei van de rupsen in de populatie heeft geleid. De uitsterfkans neemt hierdoor toe. Dit is een belangrijk nieuw inzicht, dat mede verklaart waarom het gentiaanblauwtje ondanks alle habitat verbeterende maatregelen nog steeds afneemt. De oorzaken voor de afname van de bossteekmier moeten urgent worden gevonden om de levensvatbaarheid te kunnen herstellen.

Populatiegenetisch onderzoek aan de vlinders wees uit dat de genetische variatie in de meeste overgebleven populaties nog steeds redelijk hoog is. Populaties die al klein waren of door een flessenhals zijn gegaan, vertonen echter veel minder variatie en kunnen zich mogelijk minder goed aanpassen wanneer de habitatkwaliteit afneemt. Inteelt vindt plaats in kleine populaties, maar óók in populaties die deel uitmaken van een metapopulatie. Mogelijk heeft dat al gevolgen voor de levensvatbaarheid, maar dat kon in dit project niet worden onderzocht. De genetische samenstelling verschilt sterk tussen de verschillende gebieden, wat betekent dat er vrijwel geen uitwisseling tussen plaatsvindt. Alleen tussen verschillende deelpopulaties binnen grotere gebieden vindt uitwisseling vaker plaats (< 3 km) dan over grotere afstanden (> 10 km). Hoopvol was het resultaat dat in een recente kolonisatie genetische vermenging over een afstand van 3 kilometer is opgetreden. Herstel van het beekdallandschap tussen beide natuurgebieden heeft deze genetische uitwisseling zeer waarschijnlijk vergemakkelijkt.

Populatiegenetisch onderzoek aan drie soorten steekmieren die in de habitat van het gentiaanblauwtje voorkomen, geeft ook inzicht in mogelijke redenen voor de afname van juist de bossteekmier. De waargenomen patronen laten zien dat de bossteekmier zich veel meer verspreidt, waardoor de mierennesten lokaal en tussen gebieden genetisch niet van elkaar verschillen. Dit kon alleen goed voor Drenthe gemeten worden, omdat de bossteekmier niet overal werd aangetroffen zoals de moerassteekmier. De gewone steekmier laat minder genetische diversiteit maar juist sterke verschillen tussen de twee natuurgebieden zien, wat aangeeft dat deze soort zich waarschijnlijk eerder door afsplitsing van bestaande nesten uitbreidt. Deze soort is echter maar in twee gebieden aangetroffen. Bij de moerassteekmier vinden we een hybride patroon, waarbij mierennesten lokaal genetisch sterk verschillen, maar niet tussen natuurgebieden. Binnen natuurgebieden worden tussen de vlieglocaties verschillen gevonden, maar dat geldt niet voor ieder natuurgebied. Mogelijk speelt het bestaan van twee verschillende ecotypen (aangepast aan nattere en drogere milieus) in de moerassteekmier hierbij een rol. Die kunnen samen in hetzelfde terrein voorkomen en verklaren waarom deze soort zich makkelijker aan kan passen aan veranderende milieumomstandigheden zoals bijvoorbeeld verdroging. De kans op verplaatsing van de bossteekmier uit het gebied als de ecologische randvoorwaarden veranderen in het leefgebied is wellicht groter, omdat de bossteekmier geen afsplitsing van nesten kent en er mogelijk bij de bossteekmier geen verschillende ecotypen zijn. Meer inzicht over de nestecologie en meer genetisch detailonderzoek zal hier meer duidelijkheid brengen.

De **chemische profielen van rupsen en mieren** blijken te verschillen tussen populaties, locaties en provincies, wat inhoudt dat we voorzichtig moeten zijn met het uitwisselen van vlinders of rupsen tussen populaties wanneer we verlies van genetische diversiteit en inteelt tegen willen gaan (*genetic rescue*). In hoeverre de gevonden verschillen invloed hebben op de overleving van rupsen in mierennesten die van de oorspronkelijke populatie afwijken, is onbekend, maar de interacties tussen de soorten zijn duidelijk zeer specifiek. Ook voor herintroductie is het mogelijk belangrijk dat het geurprofiel van uit te zetten rupsen zoveel mogelijk overeenkomt met dat van de bossteekmieren in het doelgebied. Zomaar vlinders of rupsen verplaatsen, uitwisselen of uitzetten is dus niet verstandig.

Op lokale schaal blijkt vooral dat te intensief beheer, dat nodig is om de effecten van stikstofdepositie tegen te gaan, extra risico's meebrengt voor de gevoelige interacties tussen vlinders, planten en mieren. De mieren lijken voornamelijk een voorkeur te hebben voor ruigere vegetaties omdat die meer gelegenheid bieden voor de bouw van hun nesten. Daar groeien ook

de oudere en grotere, meerknoppige gentianen waarop de vlinders bij voorkeur hun eitjes afzetten. Maaibeheer om vergrassing tegen te gaan kan dus nadelig zijn voor het gentiaanblauwtje. Zeer kleinschalig herstelbeheer door chopperen of ondiep plaggen, met aandacht voor de hele gradiënt van droog naar nat, kan nog steeds plaatsvinden ten behoeve van de verjonging van de klokjesgentiaan, maar het is belangrijk dat ruigere vegetaties niet te rigoureus worden aangepakt. Omdat de klokjesgentiaanplanten 10-15 jaar oud kunnen worden, hoeft verjonging niet elk jaar op grote schaal plaats te vinden. Ook van groot belang is het op orde brengen van de waterhuishouding. Nog steeds zijn in allerlei gebieden ontwaterende greppels aanwezig. Voor herstel van de waterhuishouding kunnen deze beter worden gedicht, maar voordat dit gebeurt, is het belangrijk om ook voor vestiging van klokjesgentiaan hogerop te zorgen, zodat risico's van overstroming voor het gentiaanblauwtje worden beperkt. Het plotseling dichten van greppels kan tot onverwacht hoge waterstanden of -stagnatie leiden waardoor de habitat zo plots verandert dat kleine en geïsoleerde populaties van het gentiaanblauwtje in één keer kunnen uitsterven. Beter is het de greppels in fases te verondiepen en dan de dynamiek van het water te monitoren.

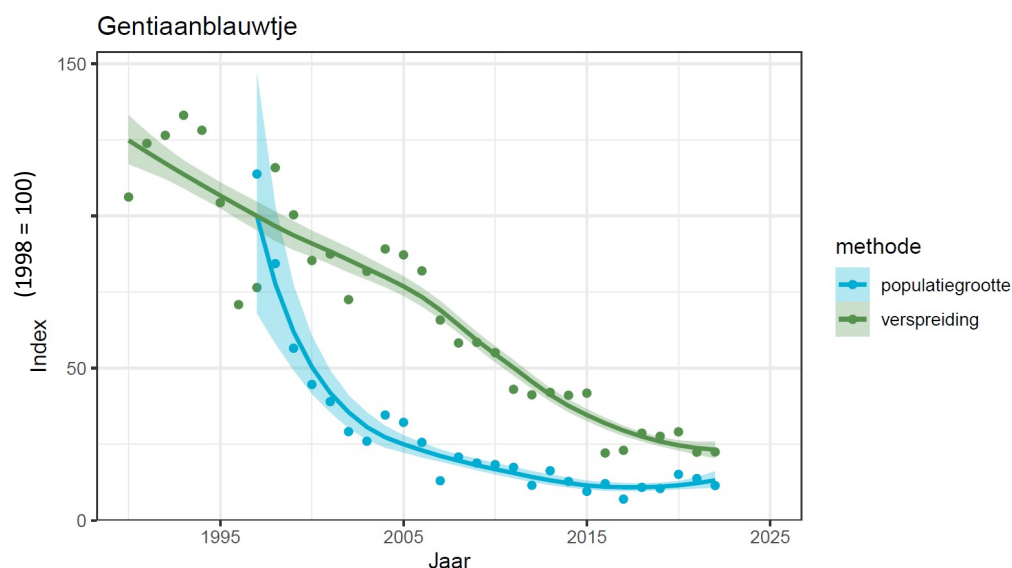
Op landschapsschaal blijkt uit het onderzoek dat grote gebieden geschikt zijn voor robuustere, door genenuitwisseling verbonden populatienetwerken, en dat betere verbindingen tussen natuurgebieden ook echt zorgen voor uitwisseling tussen populaties. Wanneer dus wordt gewerkt aan grotere, meer verbonden gebieden is er dus nog hoop voor de toekomst van het gentiaanblauwtje.

De overleving van het gentiaanblauwtje is complex! Het gentiaanblauwtje stelt hoge eisen aan zijn leefomgeving, waarbij de kwaliteitseisen voor zowel de waardplant (klokjesgentiaan) als de gastheer (bossteekmier) op orde moeten zijn. De samenhang tussen al deze factoren moet kloppen! Voor de klokjesgentiaan is de afgelopen 30 jaar al veel onderzoek en ervaring opgedaan m.b.t. de herstelmaatregelen, maar over de nestecologie van de waardmier in relatie tot die herstelmaatregelen en het daaraan gekoppelde beheer is tot nu toe onderbelicht gebleven.

1. Inleiding

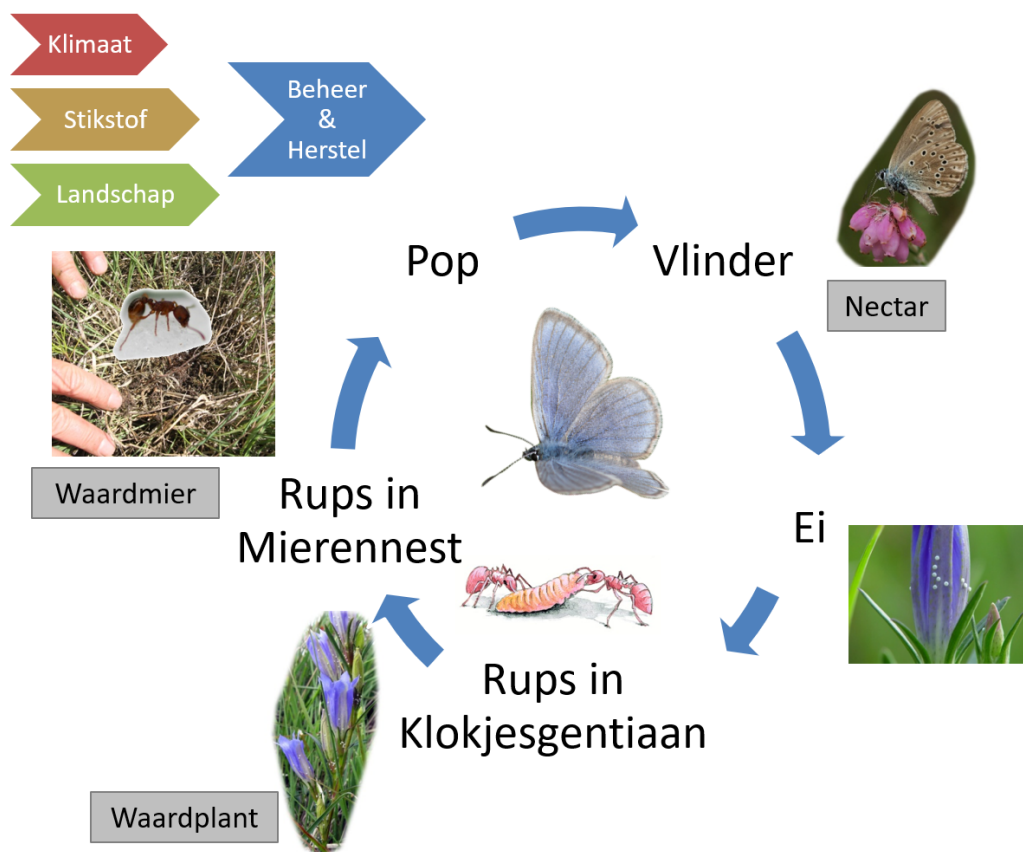
1.1. Aanleiding

Vanwege de sterke afname van het gentiaanblauwtje (*Phengaris alcon*) in aantal populaties en populatiegroottes is reeds eind jaren '90 een beschermingsplan voor de soort geïnitieerd en uitgevoerd (Wallis de Vries 2003; 2008). Dit heeft samen met de uitvoering van systeemherstel geleid tot verbeteringen van het beheer van natte heideterreinen en uitbreiding van het aantal populaties en de populatiegrootte van vooral de waardplant van de vlinder, de klokjesgentiaan (*Gentiana pneumonanthe*) (Jansen e.a. 2010). Het blijkt echter dat dit herstel van habitatkwaliteit en waardplantpopulaties niet voldoende is geweest om de achteruitgang van het gentiaanblauwtje te stoppen en voor herstel van de populaties te zorgen: in 25 jaar is het verspreidingsgebied met 75% gekrompen en is de populatiegrootte zelfs met 85% afgenomen (Fig. 1-1). In 2017 kwam het gentiaanblauwtje in Nederland met nog slechts 21 populaties voor. Blijkbaar nemen we nog onvoldoende effectieve maatregelen om de achteruitgang om te buigen naar herstel. Hoe staat het nu met de habitatkwaliteit voor de vlinder? Weten we wel voldoende over de rol van de waardmieren van het gentiaanblauwtje? En hoe staat het met de genetische diversiteit?



Figuur 1-1. Geïndexeerde trend in populatiegrootte en verspreiding van het gentiaanblauwtje in Nederland. De lijnen geven de trendlijnen weer met de betrouwbaarheidsintervallen in lichtere kleur; de stippen geven de waarden van afzonderlijke jaren (bron: NEM, CBS/De Vlinderstichting).

De levenscyclus van het gentiaanblauwtje is complex (Fig. 1-2): habitat, waardplant en waardmieren zijn alle drie onmisbaar voor de overleving van deze bijzondere vlindersoort. Alhoewel er al heel veel kennis over verspreiding, habitatkwaliteit en waardplant beschikbaar is (Wallis de Vries, 2004 en 2017), is het nodig om opnieuw de status van de resterende populaties te beoordelen op grond van actuele kennis en verbeterde methoden om de oppervlakte en kwaliteit van het leefgebied inzichtelijk te maken. Vooral voor het kwantificeren van de talrijkheid van de waardmieren en voor het bepalen van de oppervlakte van het leefgebied zijn nieuwe technieken ontwikkeld. Voorts is er in het licht van de invloed van verzuring en verdroging van de bodem ook behoefte om deze factoren te kwantificeren.



Figuur 1-2. Levenscyclus van het gentiaanblauwtje met belangrijke drukfactoren die aangepakt moeten worden door beheer en herstel.

Bovendien zijn overige processen, zoals de genetische diversiteit van de vlinder en haar relatie met de waardmieren, die invloed hebben op de levensvatbaarheid in Nederland nog onvoldoende onderzocht (Van der Zee e.a. 2017). Deze mogelijke knelpunten zullen eerst onderzocht moeten worden om oorzaken van achteruitgang te kunnen duiden en weg te nemen. De afstanden tussen geïsoleerde populaties en leeggevallen leefgebieden zijn inmiddels zo groot geworden dat de vlinders niet meer kunnen terugvallen op natuurlijke dispersie en kolonisatie. Pas na afloop van dit onderzoek kan, conform de IUCN-richtlijnen, overwogen worden om vlinders uit te wisselen om de levensvatbaarheid van kleine populaties te herstellen of mogelijk over te gaan tot herintroductie. Daarom wordt in dit onderzoeksproject de levensvatbaarheid van het gentiaanblauwtje over de hele levenscyclus in kaart gebracht in relatie tot (i) de habitatkwaliteit en het beheer, (ii) de genetische diversiteit en (iii) de relatie tot de verschillende soorten potentiële waardmieren. De meerwaarde van informatie over de twee laatste aspecten is groot.

Herstel van bestaande populaties en herintroductie van het gentiaanblauwtje is alleen zinvol daar waar habitattherstel heeft plaatsgevonden. Terreinbeheerders denken vaak aan bijplaatsen van vlinders als beheermaatregel. Dit betekent dat er kunstmatige genenuitwisseling, oftewel *genetic rescue*, plaatsvindt. Het doel hiervan is vooral het tegengaan van inteeltdepressie. Deze maatregel is zeker bij bedreigde vlinders nog (te) weinig toegepast (Roitman e.a. 2017). Daarnaast wordt ook herintroductie overwogen in geïsoleerd geraakte terreinen waaruit de soort is verdwenen en waar de habitatkwaliteit inmiddels is hersteld. De kans is echter groot dat er in kleinere deelpopulaties en/of geïsoleerde populaties een sterke afname van genetische diversiteit heeft plaatsgevonden en dat er inteelt optreedt. Dit is voor het gentiaanblauwtje in zowel Denemarken (Gadeberg & Boomsma 1997) als Vlaanderen (Vanden Broeck e.a. 2017) al aangetoond. Met name in de

kleinere gebieden kunnen deze processen in Nederland ook plaatsvinden. Om deze processen te kunnen tegengaan, is het belangrijk te weten welke populaties nog voldoende genetische diversiteit hebben en welke zijn ingeteeld.

Voordat overwogen kan worden om vlinders uit te wisselen om de levensvatbaarheid van kleine populaties te herstellen, is het essentieel om te bepalen of er lokale aanpassingen bestaan in de chemische communicatie tussen de vlinderrupsen en de waardmieren. Deze aanpassing verloopt efficiënter als genenuitwisseling tussen (sub)populaties van de waardmieren gering is (Nash e.a. 2008). Hoewel alle knooppieren van het geslacht *Myrmica* rupsen van het gentiaanblauwtje zullen adopteren, is in Denemarken aangetoond dat de adoptiesnelheid afhangt van de chemische overeenkomst. De communicatie via de chemische geurprofielen bepaalt bovendien de kans op succesvolle integratie van rupsen in het mierennest en de overleving van rups tot vlinder. Indien kunstmatige uitwisseling plaatsvindt tussen vlinder- en waardmierenpopulaties waarvan de chemische geurprofielen te sterk verschillen, zullen rupsen door de waardmieren niet – of veel te traag – gevonden worden of ze kunnen in de nesten niet goed integreren. Dat laatste leidt met name onder stressvolle omstandigheden (voedselstress of inundaties) alsnog tot sterfte. Herintroductie zal dan niet succesvol zijn. Wanneer t.b.v. populatieversterking uitgezette vlinders paren met lokale raakt de chemische communicatie tussen de (intermediaire) nakomelingen en de waardmieren verstoord, waardoor het uitsterfrisico toe- in plaats van afneemt. Omdat het aantal individuen dat beschikbaar is voor herstelacties al ernstig beperkt is, moeten deze risico's op verlies (sterfte) door verplaatsing geminimaliseerd worden.

Onderzoek uit de jaren '90 suggereert dat in Nederland zowel de moeras- als bossteekmier de waardmieren zijn van het gentiaanblauwtje. Dit is in Nederland op een beperkt aantal locaties onderzocht (Fehse & Borst 1994, Feenstra en van der Hidde 1998). Op basis van een recente uitgebreide studie over heel Europa (Tartally e.a. 2019) wordt echter aangenomen dat in Noordwest-Europa, en ook in Nederland, de bossteekmier (*M. ruginodis*) en gewone steekmier (*M. rubra*) de waardmieren zijn van het gentiaanblauwtje, terwijl de moerassteekmier (*M. scabrinodis*) pas verder naar het zuiden de belangrijkste waardmier is. Hoewel deze drie steekmier soorten in Nederland naast elkaar in vochtige heideterreinen worden waargenomen, verschillen ze mogelijk in ecologische voorkeur. De bossteekmier prefereert volgens de literatuur (Elmes e.a. 1998) koelere en vochtigere omstandigheden dan de gewone steekmier en de moerassteekmier. Door verdroging en opwarming zouden dus verschuivingen kunnen optreden in de mierengemeenschap, waarbij de bossteekmier langzaam verdwijnt en de moerassteekmier, en wellicht ook de gewone steekmier, gaat toenemen. De moerassteekmier adopteert de rupsen van het gentiaanblauwtje wel, maar mogelijk kunnen de rupsen niet goed in hun nesten integreren. Onder stress eten deze 'suboptimale' waardmieren de vlinderrupsen dan misschien vaker op. De chemische overeenkomst is een goede maat voor de kans op integratie: hoe groter die overeenkomst is, des te beter de rupsen een status in het waardmierennest kunnen veroveren. Om het gentiaanblauwtje voor uitsterven te kunnen behoeden, is het dus zeer belangrijk dat duidelijk wordt welke waardmieren nu eigenlijk het meest geschikt zijn. Ten tweede moet duidelijk worden of de geurprofielen van rupsen en mieren overal gelijk zijn of van locatie tot locatie verschillen. In het laatste geval zal *genetic rescue* door uitwisseling van rupsen niet goed mogelijk zijn, of alleen nadat is vastgesteld dat de profielen voldoende overeenkomen. Herintroductie kan alleen plaatsvinden als de bronpopulatie van het gentiaanblauwtje chemisch voldoende overeenkomt met de waardmieren op de herintroductielocatie.

In dit project wordt voor zoveel mogelijk resterende populaties van het gentiaanblauwtje in Nederland ingezet op drie doelen: (a) een actuele bepaling van de habitatkwaliteit t.b.v. advisering op maat over herstelmaatregelen, (b) het in kaart brengen van de genetische diversiteit op populatieniveau van het gentiaanblauwtje en waardmieren en (c) onderzoek naar de variatie in chemische communicatie tussen rupsen en hun waardmieren om zo per provincie een goed onderbouwd plan voor habitattherstel en *genetic rescue* en mogelijk herintroductie te kunnen

opstellen. De bepaling van de habitatkwaliteit is recent voor de provincie Gelderland al uitgevoerd (Wallis de Vries e.a. 2019). De aanpak daarvan zal dienen als model voor de andere drie provincies waarin het gentiaanblauwtje nog voorkomt.

1.2. Doelstellingen

Door dit project willen we:

Inzicht krijgen in de habitatkwaliteit van de actuele vindplaatsen, leeg geraakte oude vliegplaatsen en oude vliegplaatsen met habitatherstel in drie provincies — Drenthe, Noord-Brabant en Overijssel — als basis voor gerichte herstelmaatregelen om de achteruitgang om te buigen in herstel. Eerdere resultaten voor Gelderland zijn daarbij meegenomen in de totale analyse.

Inzicht krijgen in de noodzaak, kansen en risico's van *genetic rescue* door:

- (i) vast te stellen in hoeverre genetische erosie en inteelt medeverantwoordelijk zijn voor de nog immer voortdurende afname van de soort en het uitsterven van lokale populaties in Nederland;
- (ii) te bepalen in hoeverre er lokale aanpassing van de vlinder aan de waardmieren heeft plaatsgevonden;
- (iii) op basis van de resultaten van (i) en (ii) een goed onderbouwd advies te geven over *genetic rescue* en herintroductiemaatregelen om de effecten van genetische erosie tegen te gaan en zo de effectiviteit van het in het kader van het eerdere soortbeschermingsplan reeds uitgevoerde habitatherstel alsnog te vergroten.

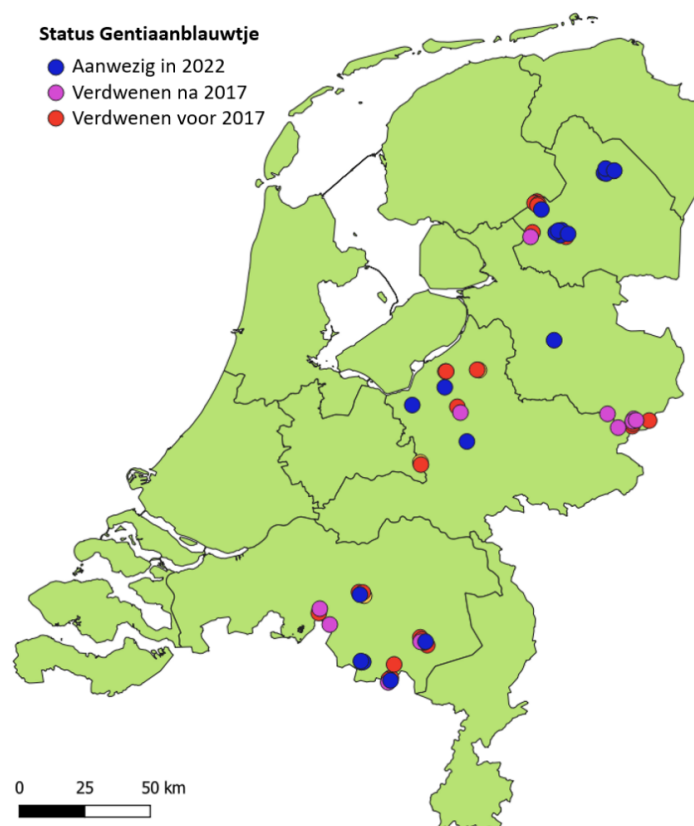
2. Werkwijze

2.1. Bepaling habitatkwaliteit

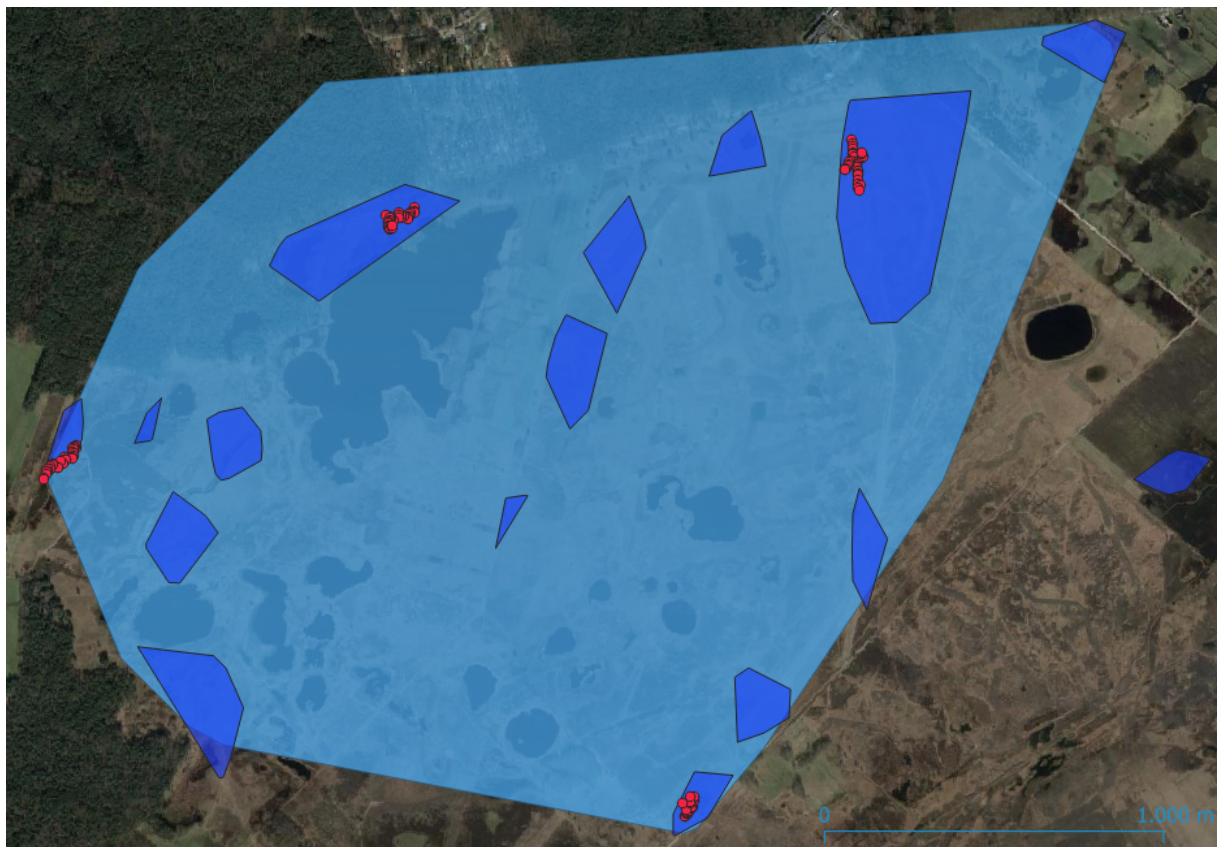
Doel van dit projectonderdeel is om, in aanvulling op de voor Gelderland in 2019 uitgevoerde bepaling, voor de drie overige provincies waarin het gentiaanblauwtje nog voorkomt inzicht te krijgen in de habitatkwaliteit van de actuele vindplaatsen voor deze soort, als basis voor concrete, gerichte herstelmaatregelen om de achteruitgang om te buigen in herstel.

Om de veerkracht van het gentiaanblauwtje in beeld te brengen, hebben we voor de 17 populaties in deze drie provincies en de recent verlaten leefgebieden in hun omgeving de actuele kwaliteit van het leefgebied goed vastgesteld. Hiervoor zijn in totaal 50 locaties bemonsterd (allemaal in 2020-2022, m.u.v. 2 locaties in 2016, die geanalyseerd zijn voor de studie van VandenBroeck e.a. 2017):

- Drenthe: 8 populaties met 12 monsterplekken, en voorts 6 monsterpunten in omringende sinds 2000 verlaten leefgebieden en 1 in potentieel nieuw leefgebied (Noordenveld);
- Overijssel: 4 populaties met 6 monsterplekken en voorts 3 monsterplekken in omringende sinds 2000 verlaten leefgebieden;
- Noord-Brabant: 5 populaties met 10 monsterplekken en voorts 10 monsterplekken in omringende sinds 2000 verlaten leefgebieden en 2 in potentiële nieuwe leefgebieden (Plateaux en Smalbroeken), zie bijgaande kaart (Fig. 2-1).



Figuur 2-1. Ligging van de 64 onderzochte gebieden, inclusief 14 eerder onderzochte locaties in Gelderland.



Figuur 2-2. Illustratie van de afgebakende groeiplaatsen van klokjesgentianen (donkerblauw) binnen het grotere leefgebied van de gentiaanblauwtjes (lichtblauw), die zich als vlinder ook tussen de groeiplaatsen verplaatsen. Eén van de groeiplaatsen bevindt zich buiten het leefgebied. De rode stippen geven vier monsterlocaties aan waar mierenbuisjes zijn geplaatst om de aanwezigheid van waardmieren vast te stellen.

Tijdens het veldonderzoek is op elke locatie centraal in de klokjesgentianengroeiplaats in een proefvlak van 5x5 m behalve het aantal bloeiende planten ook de mate van verjonging op basis van aanwezigheid van eventuele kiemplanten of juveniele planten genoteerd. Van de bloeiende planten werd het aantal knoppen per bloeistengel geteld als maat voor de kwaliteit als waardplant. In de proefvlakken werd ook de vegetatiestructuur en de soortensamenstelling van vaatplanten opgenomen volgens de methode van Braun-Blanquet. De mieren zijn op 61 locaties bemonsterd door het plaatsen van buisjes met vruchtenwijn naast een klokjesgentiaan (30 stuks op elke locatie) gedurende 24-48 uur. De onderlinge afstand tussen naburige buisjes bedroeg minimaal 4 meter. Het aandeel bezette mierenbuisjes geeft een indicatie van de dichtheid van de nesten van waardmieren en mogelijke daarmee concurrerende mierensoorten.

Voorts zijn de abiotische condities ten aanzien van bodemverzuring voor elke locatie vastgesteld door bodemanalyse van een mengmonster van 10 stekken met een guts van de bovenste 10 cm van de bodem op pH-water en pH-KCl, calcium, kalium, magnesium en concentraties ammonium en nitraat. Ook is genoteerd of er sinds 2000 grootschalig (>100 m²) dan wel kleinschalig is geplagd of gechopperd. Bodemvocht is beoordeeld op basis van kaartinformatie (bodemtype en variatie in reliëf; naar Wallis de Vries & Oteman (2019), aanwezigheid van drainerende greppels, aangevuld met metingen van bodemvocht en organische stof. Deze informatie is van belang voor het beoordelen van de vitaliteit van de waardplanten en het voedselaanbod voor de waardmieren.

Ten slotte zijn voor elke populatie de aantallen vlinders in de loop van de jaren geschat op basis van monitoringgegevens uit het meetnet vlinders van het gentiaanblauwtje. Voor het overgrote deel betreft dit eitellingen in proefvlakken of van de totale vindplaats, maar op sommige plaatsen (m.n. Leemputten Staverden en Luttenbergerven) zijn ook tellingen van vlinders op vaste routes benut. Steeds zijn de aantallen omgerekend naar dichtheden per telplot, groeiplaats of vlinderoute en geëxtrapoleerd naar de populatie op basis van de totale oppervlakte van klokjesgentianen in het gebied, voor zover daar gentiaanblauwtjes van bekend zijn. Bij de aantallen op basis van eitellingen is aangenomen dat één vrouwtje gemiddeld 50 eitjes legt (Vanreusel e.a. 2000) en de geslachtsverhouding 1:1 is, dus de populatiegrootte tweemaal het geschatte aantal vrouwtjes bedraagt. Voor tellingen in kleine plots van 10x10 m is bekend dat deze vaak op plekken liggen met bovengemiddelde dichtheden. Daarom zijn de dichtheden uit de plots gecorrigeerd op basis van de volgende formule:

$$\text{Log}_{10}(N_{\text{populatie}}) = 0,67 \pm 0,10 * \text{Log}_{10}(N_{\text{telling}}) + 0,55 \pm 0,35 \text{ (R}^2=0,75\text{) (Wallis de Vries, 2008)}$$

De vlinderaantallen op telroutes zijn gegeven in vlinderweken per route. Deze aantallen zijn gecorrigeerd voor een gemiddelde levensduur van 3,2 dagen voor een vrouwtje (Talloen, 1998; Meyer-Hozak, 2000).

Met behulp van deze informatie worden terreinbeheerders geadviseerd voor kleinschalig herstel van het leefgebied. Onderdeel van dit plan zijn concrete aanbevelingen voor:

- hydrologisch herstel, door tegengaan van drainage of vergroting van infiltratie via verwijderen van naaldbomen;
- kleinschalige maatregelen (chopperen, maaien, begrazen), voor uitbreiding van leefgebied over de hoogtegradiënt van nat naar droog;
- herstel van buffercapaciteit van de bodem, door herstel van grondwaterinvloed en eventuele toepassing van steenmeel (bekalking).

2.2. Bepaling genetische diversiteit en chemische communicatie

2.2.1 Gebieden

In de vier provincies waar het gentiaanblauwtje nog voorkomt, is de genetische diversiteit van de vlinder en haar drie potentiële waardmieren (bos-, moeras en gewone steekmier) onderzocht. Voor meer inzicht in de overleving van het gentiaanblauwtje is de chemische communicatie tussen de waardmier en de rups onderzocht op basis van hun koolwaterstofprofielen op de huid.

Voor het onderzoek zijn 18 gebieden geselecteerd (Tab. 2-1). Van deze gebieden kwamen er 14 in aanmerking voor een analyse van (a) de genetische diversiteit van het gentiaanblauwtje en (b) de chemische communicatie tussen de rups en de waardmier. Voor de analyse van de genetische diversiteit en de koolwaterstofprofielen bij de waardmieren kwamen alle gebieden in aanmerking. De keuze van de gebieden was begrensd tot waar het gentiaanblauwtje voor het laatst was waargenomen in 2018/2019.

*Tabel 2-1. Overzicht van de onderzoeksgebieden en het jaar waarin de vlinder, mieren en rupsen zijn bemonsterd in 2020, 2021 en 2022. *data afkomstig van Vanden Broeck e.a. (2017), **op deze onderzoekslocaties was het gentiaanblauwtje al voor 2020 uitgestorven.*

Jaar - Onderzoekslocaties per provincie		genetische analyse		chemische analyse	
Drenthe	Afk.	vlinders	waardmieren	rupsen	mierennesten
Dwingelderveld (Natuurmonumenten)	DW	2017*	2020/2021	2020	2020/2021
Ballooërveld (Staatsbosbeheer)	BV	2020	2020	2020	2020
Wapserveld (Natuurmonumenten)	WP	2020	2020/2021	2020	2020/2021
Eexterveld (Staatsbosbeheer)	EV	2020	2020	2020	2020
Havelterberg: Staatsbosbeheer	HVB	**	2022	**	2022
Gelderland					
Nationaal Park Hoge Veluwe	HV	2017*	2020	2020	2020
Leemputten (Gemeente Ermelo)	LP	2020	2020	2020	2020
Uddel/De Bieze (Kroondomeinen)	UD	**	2022	**	2022
Kruishaarsche Heide (Particulier)	KHH	2021	2021	2021	2021
Kootwijkerbovenbos (Staatsbosbeheer)	KBB	2020	2020	2020	2020
Overijssel					
Luttenbergerveld (Staatsbosbeheer)	LV	2020	2020	2020	2020
Buurserzand (Natuurmonumenten)	BZ	2021	2021	2021	2021
Landgoed Het Lankheet	LK	**	2021	**	2021
Noord-Brabant					
Kampina (Natuurmonumenten)	KP	2021	2021	2021	2021
Papschot (Landgoed Gorp en Rovert)	PAP	2021	2021	2021	2021
Strabrechtse Heide (Staatsbosbeheer)	STB	2022	2021	2021	2021
Cartierheide (Staatsbosbeheer)	CH	2020	2020	2020	2020
Regte Heide (Brabants Landschap)	RH	**	2021	**	2021

De werkzaamheden voor de bemonstering voor de verschillende analyses zijn verdeeld over de looptijd van het project (Tab. 2-1). Bij aanvang van de bemonstering in 2020 bleek dat sommige gebieden beter opgedeeld konden worden in meerdere deellocaties (populaties). Door de deellocaties apart te bemonsteren, kan worden onderzocht of er tussen de deellocaties

uitwisseling plaatsvindt of dat ze juist geïsoleerd zijn. In totaal zijn 19 deellocaties in 14 gebieden bemonsterd.

Vanwege de sterke achteruitgang van het gentiaanblauwtje zijn in 2020 zeven van de 12 gebieden bemonsterd: Ballooërveld, Eexterveld, Wapserveld, Luttenbergerven, Kootwijkerbovenbosch, Leemputten Staverden, De Hoge Veluwe, Dwingelderveld en Cartierheide. In 2021 zijn zeven gebieden bemonsterd: Kruishaarsche Heide, Buurserzand, Lankheet, Papschot, Strabrechtse Heide, Regte Heide en Kampina. In het laatste jaar (2022) van het veldonderzoek is de populatie van het gentiaanblauwtje op de Strabrechtse Heide bemonsterd en is gezocht naar de waardmieren op de Havelterberg en het Uddeler Buurtveld. In het Wapser- en Dwingelderveld is in 2021 nog extra gezocht naar waardmierenesten.

Elk van de deellocaties is 2-5 keer bezocht om de genetische diversiteit gedurende de hele vliegperiode van de vlinderpopulatie te kunnen bemonsteren. Zo wordt een bredere steekproef van de genetische diversiteit verkregen. Alle weefselmonsters van een deellocatie komen uit hetzelfde jaar om zo de genetische diversiteit van één vliegseizoen en dus één generatie vlinders te analyseren. Wanneer een populatie over meerdere jaren bemonsterd wordt neemt de kans toe dat verwante individuen (ouders en nakomelingen) in dezelfde steekproef terechtkomen. Daardoor neemt de inteeltcoëfficiënt toe zonder dat er inteelt plaats hoeft te vinden. De individuele vlinders leven korter dan de totale vliegperiode.

Er zijn voor dit onderzoeksproject geen monsters genomen van de populaties Dwingelderveld en Hoge Veluwe. Voor de totaalanalyse van de genetische diversiteit in Nederland is gebruik gemaakt van de gepubliceerde data van Vanden Broeck e.a. (2017).

2.2.2 Bemonstering vlinder, mieren en rupsen

Vlinders - De bemonstering bestond uit het afnemen van kleine, driehoekige knipjes van enkele mm² uit de vleugel van adulte vlinders, de zogenaamde *wing clips*. Deze knipjes komen overeen met beschadigingen door bijv. vogels en beïnvloeden het vliegen of functioneren niet nadelig. Alvorens de *wing clip* te nemen, werden de vlinders eerst gekoeld in een koelbox. Na het nemen van de *wing clip* kreeg de vlinder op de vleugel een markering, zodat bij een terugvangst nagegaan kon worden of de vlinder al bemonsterd was en wanneer. Bij de monsternamen zijn de datum, de sekse (man/vrouw) en opvallende afwijkingen in grootte genoteerd en of het een terugvangst betrof. Dit levert inzicht in de vliegperiode, de ratio man-vrouw en mogelijk informatie over de vitaliteit van het gentiaanblauwtje. De *wing clips* werden op (80%) alcohol in een buisje met schroefdop bewaard. Voor een goede steekproef is een minimum van 30 vlinders per gebied wenselijk, maar dit is in kleine populaties uiteraard niet haalbaar. Daar benadert de steekproefgrootte de werkelijke populatiegrootte.

Waardmieren - Voor de analyse van de genetische diversiteit en de koolwaterstofprofielen is in elk gebied gezocht naar de potentiële waardmieren van het gentiaanblauwtje. Daarbij zijn de nauwverwante kokersteekmier (*M. schencki*), zeggesteekmier (*M. gallienii*) en zandsteekmier (*M. sabuleti*) ook verzameld. In het veld bleek het soms lastig, ondanks enige oefening, om de mieren op de juiste soort te determineren. Er is naar mierennesten gezocht in de nabijheid van de waardplant en, indien er nog gentiaanblauwtjes voorkwamen, vooral in de buurt van met eitjes belegde klokjesgentianen. Alle mierennesten waren minimaal 1 meter van elkaar verwijderd, zodat de kans werd verkleind dat de mieren binnen één soort genetisch aan elkaar verwant waren. Van elk mierennest zijn met een zg. *exhauster* minimaal vijf werksters verzameld en in plastic buisjes levend vervoerd naar het chemisch ecologisch lab van de UvA voor verdere analyse. Per gebied zijn 10-30 mierennesten bemonsterd.

Per locatie is gestreefd naar 20-30 individuen per waardmiersoort. Dit aantal werd niet in alle gebieden gehaald. Op een aantal van de bezochte locaties bleek het zeer lastig om nesten van

steekmiersoorten te vinden en op deze plekken konden daarom minder dan 10 nesten bemonsterd worden. Dit gaat om de locaties Havelterberg, Kruishaarsche Heide, Papschot en Regte Heide. Dit waren - misschien niet geheel toevallig - ook de locaties waar op het moment van bemonsteren geen levensvatbare populaties van het gentiaanblauwtje meer aanwezig waren.

Voor alle soorten is één werkster per bemonsterd waardmieren nest of buisval meegenomen in de genetische analyse. Hierdoor werd de kans verkleind op onderlinge verwantschap die kan ontstaan doordat werksters uit hetzelfde buisje mogelijk vanuit hetzelfde nest kwamen.

Rupsen - Op elke locatie zijn 3-5 bloeistengels van klokjesgentiaan met daarop eitjes van het gentiaanblauwtje bemonsterd. De bloeistengels vertoonden nog geen uitsluiting en hadden idealiter tussen de drie en vijf bloemknoppen. Het aantal bloeistengels en eitjes hing af van de grootte (en daarmee kwetsbaarheid) van de populatie gentiaanblauwtjes. Op de locaties waar op het moment van bemonsteren geen levensvatbare populatie meer aanwezig was is besloten om geen eitjes te verzamelen. Dit was het geval voor Buurserzand, Kruishaarsche Heide en Papschot. De bloeistengels zijn in aparte insectenkooien geplaatst. Nadat de rupsen van het gentiaanblauwtje in hun vierde vervellingsstadium zijn gekomen, kruipen ze uit de bloemen om vervolgens te worden meegenomen en geadopteerd in een mieren nest. Dit was het moment waarop de rupsen zijn bemonsterd voor de chemische analyse. Het van de waardplant vallen van de rupsen vond voornamelijk aan het begin van de avond plaats. Dit tijdstip is afgestemd op het foerageergedrag van de waardmieren (Schönrogge e.a. 2004).

2.2.3 Analyse genetische diversiteit

Uit de *wing clips* van de vlinders en de verzamelde mierenwerksters is DNA geëxtraheerd en is de genetische variatie bepaald op basis van microsatellietmerkers (stukken repetitief DNA die zich gedragen als genen waarop geen selectie plaatsvindt). De genetische screening van de vlinderpopulaties is gedaan op basis van 12 microsatelliet-loci die eerder zijn gebruikt voor genetisch onderzoek naar het gentiaanblauwtje in België en Nederland (Vanden Broeck e.a. 2017).

Voor de steekmiersoorten is de genetische diversiteit bepaald op basis van 5 microsatelliet merkers, die zijn ontwikkeld voor moerassteekmier in Duitsland (Henrich e.a. 2003) en de Strabrechtse Heide in Nederland (Zeisset e.a. 2005).

Op basis van de frequenties van de varianten (allelen) voor beide soorten is voor elke populatie een statistische analyse uitgevoerd van de volgende variabelen:

- A : de fractie variabele genen (fractie genen met meerdere allelen in een populatie, een maat voor diversiteit);
- A_e : het effectieve aantal allelen per locus (maat voor diversiteit);
- H_s : de volgens genetisch (Hardy-Weinberg) evenwicht verwachte heterozygositeit of genendiversiteit (maat voor diversiteit);
- H_o : de waargenomen heterozygositeit (maat voor diversiteit en inteelt);
- G_{is} : de inteeltcoëfficiënt (de verhouding tussen waargenomen en verwachte heterozygositeit);
- G_{st} : de genetische differentiatie t.o.v. elke paar van populaties populatie (een maat voor de hoeveelheid genetische uitwisseling).

De ruimtelijke genetische structuur van de vlinder- en steekmierpopulaties in de bemonsterde gebieden is geanalyseerd met behulp van de software-pakketten Genodive (Meirmans 2020), STRUCTURE (Pritchard e.a. 2000) en R dat voor dit doel de beste en meest toegepaste methode is.

2.2.4 Analyse koolwaterstofprofielen

De mieren en rupsen zijn binnen 24 uur na bemonstering geëxtraheerd volgens de procedure van Schönrogge e.a. (2004), met enkele kleine aanpassingen. De extracties zijn gedaan in 50µl-100µl hexaan met een interne standaard (pentadecaan, C₁₅ alkaan, 4 ng/µl) gedurende 10 min. Per mierennest zijn 3-5 replica's genomen door meerdere werksters individueel te extraheren. Het aantal rupsen per bloeistengel was maximaal vijf. De extracties zijn geconcentreerd tot 2µl en gerund op een 7890A gaschromatograaf (GC-FID, Agilent Technologie) met automatische insertie. Ter referentie en kwalitatieve controle is na elke 20 samples een alkaanreeks (C₁₄-C₃₀) geïnjecteerd.

Op basis van het koolwaterstofprofiel van het gentiaanblauwtje zijn 12 pieken uitgekozen die consistent aanwezig waren over alle runs in zowel het gentiaanblauwtje als minimaal een van de *Myrmica*-soorten, en daardoor informatief waren voor verdere analyse. De pieken vertegenwoordigden zowel de even als oneven *n*-alkanen binnen het bereik van C₂₁ tot C₃₁. De gelijkenis in koolwaterstofprofiel is berekend op basis van zowel de aan-/afwezigheid als de relatieve hoeveelheden van de verschillende componenten (Bray-Curtis index). De gelijkenissen zijn vervolgens ruimtelijk weergegeven met de ordinatietechniek NMDS (non-parametrische multidimensionale schaling) en getoetst door middel van ANOSIM (analyse van similariteit). Het effect van ruimtelijke structurering op de gevonden variatie is getest met een PERMANOVA (gepermuteerde multivariate variantieanalyse) met provincie, locatie, populatie en nesten (of bloeistengel in het geval van het gentiaanblauwtje) als hiërarchische niveaus. Alle berekeningen en statistische analyses zijn uitgevoerd in het softwarepakket R.

2.3. Communicatie

Op verschillende manieren zijn de nieuwe inzichten gedeeld. Ze zijn gepresenteerd in een speciale veldwerkplaats voor terreinbeheerders en op een Europees symposium voor vlinderonderzoek in de UK (2023). Tijdens veldstudiedagen zijn de resultaten en de mogelijkheden voor bescherming en beheer besproken met beheerders en vrijwilligers ((2021 en 2023). De Vlinderstichting vervult een helpdeskfunctie voor alle beheerders en betrokken vrijwilligers tijdens dit project. Uiteraard blijft De Vlinderstichting haar vrijwilligers ondersteunen bij de monitoring van populaties in het kader van het meetnet vlinders. Over de bevindingen en activiteiten is gecommuniceerd via NatureToday (2023), de Biodiversiteitsdag van de provincie Noord-Brabant (2023), in het tijdschrift Vlinders (2023), meerdere keren bij Roeg! Natuurnieuws in Drenthe (2020, 2021, 2023), Dagblad Trouw (2020) en komen er nog artikelen in vakbladen en in een internationaal wetenschappelijk tijdschrift.

3. Habitatkwaliteit

3.1. Bepalende factoren

Onder habitatkwaliteit wordt hier verstaan het samenspel van de abiotische en biotische condities inclusief de ruimtelijke aspecten van oppervlakte en isolatie. De abiotische en biotische condities zijn bepaald op 64 locaties voor heel Nederland (met twee locaties in aangrenzend Vlaanderen). Op 4 locaties betrof het natuurontwikkelingsgebieden op voormalige landbouwgrond (Binnenveld, Noordenveld, Plateaux en Wisselse Veen). De Gelderse terreinen zijn in de huidige analyse wel meegenomen, maar worden hier niet in detail besproken.

Op locatieniveau zijn condities en bestaansbronnen voor het gentiaanblauwtje onderscheiden. De condities zijn bepaald op basis van bodemchemie (pH-H₂O, pH-KCl, calcium, kalium, ammonium en nitraat), bodemvocht, organische stofgehalte, dikte van de donkere minerale bodem, vegetatiestructuur en bepalende plantensoorten die voorkwamen in de vegetatieopnamen. Hierbij zijn alleen de 10 soorten beschouwd die in minimaal 20% van de opnamen voorkwamen. Van de kenmerkende soorten voor nat schraalland is ook het aantal kensoorten van het Junco-Molinion (29 soorten in de opnamen) opgenomen.

De 27 variabelen voor habitatcondities van bodem en vegetatie zijn (waar zinvol na log-transformatie) via een principale componentenanalyse (PCA) gecondenseerd tot 4 onafhankelijke componenten die samen 46,6 % van de variantie in de dataset verklaren (Tabel 3.1.). Deze componenten zijn als volgt te typeren:

1. Buffering van de bodem (15,6% verklaarde variantie): positief gecorreleerd met de pH, calcium, kalium en het aantal kensoorten van nat schraalland en van tormentil, een soort van heischrale milieus, en negatief gecorreleerd met de bedekking van dophei en pijpenstrootje als exponenten van natte heide en de strooiselbedekking als indicatie van verzuring; ook magnesium, dat door ontbrekende waarden niet in deze PCA was opgenomen, correleerde positief met deze component ($r = +0,72$ voor log-getransformeerde magnesiumgehalten)
2. Bodemvocht (11,7% verklaarde variantie): positief gecorreleerd met de percentages bodemvocht en organische stof, de dikte van de donkere minerale laag en in mindere mate ook de bedekking van veenbies
3. Vegetatiesuccessie (10,5% verklaarde variantie): vooral negatief gecorreleerd met de bedekking van de pioniersoorten kleine zonnedaauw en bruine snavelbied en de bedekking van kale grond en positief gecorreleerd met de bedekking van pijpenstrootje, pilzegge en de concentratie van ammonium
4. Lage vegetatie (8,8% verklaarde variantie): positief gecorreleerd met de bedekking van de lage kruidlaag en negatief met die van hogere vegetatie.

De scores van deze componenten zijn opgenomen als verklarende factoren vanuit de habitatcondities voor het voorkomen van de bestaansbronnen voor het gentiaanblauwtje en uiteindelijk voor de aanwezigheid van het gentiaanblauwtje zelf.

Tabel 3-1. De vier belangrijkste factoren voor de habitatcondities op basis van 27 variabelen voor bodem en vegetatie. De sterkte van correlaties tussen de variabelen en de componenten zijn met verschillende kleuren benadrukt: heldergroen $> +0,60$, lichtgroen $+0,40-0,60$, lichtrood $-0,40-0,60$, helderrood $< -0,60$.

	1	2	3	4
	Buffering bodem	Bodem-vocht	Successie vegetatie	Lage vegetatie
% Verklaarde variantie (cumulatief)	15,6	27,3	37,8	46,6
Calcium (ppm)	0,88			
Kalium (ppm)	0,67			
pH-H2O	0,67	-0,46		
pH-KCL	0,68	-0,44	-0,17	0,10
Aantal Nat schraallandsoorten	0,66			0,26
Dophei	-0,71			0,33
% Bodemvocht	0,17	0,83		
% Organische stof		0,90	0,22	
Dikte donkere minerale laag (cm)		0,81		-0,19
Kleine zonnedaauw			-0,73	
Bruine snavelbies	-0,16	-0,11	-0,66	0,17
% Kale grond		-0,14	-0,61	-0,24
Pijpenstrootje	-0,41	0,18	0,57	-0,17
% Lage kruidlaag (<25 cm)				0,78
% Middelhoge kruidlaag (25-50 cm)	0,13		0,21	-0,55
% Hoge kruidlaag		0,19		-0,76
% Mos	0,15		-0,25	0,39
% Strooisel	-0,58	-0,11	0,24	0,31
% Jonge opslag				-0,13
Blauwe zegge	0,19		0,34	0,38
Grove den	-0,32	-0,17	-0,27	0,11
Pilzegge		-0,26	0,44	
Struikhei	-0,33		0,37	0,15
Tormentil	0,45		0,31	0,25
Veenbies	-0,16	0,46		
Ammonium (ppm)	-0,15	0,39	0,46	
Nitraat (ppm)			0,25	-0,11

3.2. Bestaansbronnen voor het gentiaanblauwtje

Als bestaansbronnen voor het gentiaanblauwtje zijn beschouwd de talrijkheid en kwaliteit van klokjesgentianen en het voorkomen van drie soorten potentiële waardmieren: bossteekmier, moerassteekmier en gewone steekmier (in volgorde van verwachte afnemende geschiktheid naar Vanreusel e.a. 2000; Wallis de Vries 2003). Via stapsgewijze lineaire modellen (GLM) is getoetst in hoeverre deze op locatie-niveau te verklaren zijn door de habitatcondities en de uitvoering van klein- en/of grootschalig beheer door plaggen of chopperen. Het voorkomen van wegmier en humusmier, predatoren en potentiële concurrenten van de waardmieren voor het gentiaanblauwtje is daarbij meegenomen als aanvullende biotische factor die de bestaansbronnen zou kunnen beïnvloeden.

De verklarende relaties tussen de bestaansbronnen voor het gentiaanblauwtje en de habitatcondities kunnen als volgt worden getypeerd (Fig. 3-1):

- Het beheer, vooral groot- maar ook kleinschalig heeft een sterke invloed op de vegetatiesuccessie door het bevorderen van pioniervegetatie met kleine zonnedaauw en bruine snavelbies (resp. $p < 0,0001$ en $p = 0,0396$).
- De mate van verjonging van klokjesgentianen wordt eveneens vooral door de uitvoering van beheermaatregelen bepaald (grootschalig $p = 0,0066$, kleinschalig $p = 0,0035$).

- De bossteekmier, de op basis van dit rapport belangrijkste waardmier voor het gentiaanblauwtje, is gemiddeld in 8,2 % van de mierenbuisjes aangetroffen en komt vaker voor bij een vochtiger bodem ($p=0,0221$), minder in ruige vegetatie ($<20\%$ bedekking met vegetatie hoger dan 50 cm; $p=0,0398$) en bij uitvoering van kleinschalig beheer ($p=0,0149$).
- De tweede mogelijke waardmier, de moerassteekmier, was meer dan twee keer zo algemeen als de bossteekmier (18,8% van de buisjes) en wordt maar matig door de omgevingscondities beïnvloed, met zwak positieve invloeden van buffering van de bodem en bodemvocht (resp. $p=0,0539$ en $p=0,0724$).
- De derde mogelijke waardmier, de gewone steekmier, was relatief zeldzaam (5,7% van de buisjes) en wordt net als de bossteekmier meer in lagere vegetatie aangetroffen ($p=0,0496$), maar juist op zuurdere bodem ($p=0,0009$).
- De mogelijk concurrerende weg- en humusmieren waren algemeen (33,6% van de buisjes) en komen vaker voor na uitvoering van grootschalig beheer ($p=0,0149$) en bij zuurdere condities ($p=0,012$). Voor de wegmier (13,8% van de buisjes) is vooral de verstoring door plaggen en chopperen positief, voor de humusmier (22,8% van de buisjes) vooral de zuurdere condities van meer humeuze boden.

3.3. Overleving van het gentiaanblauwtje

De overleving van het gentiaanblauwtje in relatie tot de habitatcondities is niet op de schaal van locaties, maar op de schaal van populaties beschouwd. In grotere terreinen vielen er namelijk meerdere locaties binnen de omgrenzing van een gentiaanblauwtjespopulatie. Voor het typeren van de habitatcondities op populatieniveau zijn de waarden van de variabelen voor de betreffende locaties gemiddeld (op log-getransformeerde waarden voor variabelen met een scheve verdeling). De analyse omvatte 31 populaties (21 Nederlandse en 1 Vlaamse die bezet waren in 2017 en 9 populaties die verdwenen na 2000 maar vóór 2017).

Als basisjaar is de aanwezigheid in 2017 genomen. Nadien volgden er vier jaar van extreme zomerdroogte (2018, 2019, 2020 en 2022) en zijn er maar liefst 7 populaties verdwenen. Daarom is ervoor gekozen om behalve de aanwezigheid in 2017 in relatie tot de actuele habitatcondities te analyseren, ook de aanwezigheid in 2022 te onderzoeken van de in 2017 nog aanwezige populaties.

Allereerst is echter nog verder in de tijd teruggekeken aan de hand van het onderzoek dat in 1998 heeft plaatsgevonden (Wallis de Vries, 2004). Voor 62 van de toen aanwezige populaties is getoetst in hoeverre de aan- of afwezigheid in 2017 verklaard kon worden op basis van de in 1998 heersende condities voor de volgende factoren: gebiedsgrootte, connectiviteit met andere populaties, oppervlakte van de groeiplaats met klokjesgentianen, dichtheid van bloeiende klokjesgentianen in proefvlakken van 10x10 m en het aandeel bezette proefvlakken voor elk van de drie mogelijke soorten waardmieren.

3.3.1 Overleving gentiaanblauwtje tot 2017 op basis van vroegere condities

De aanwezigheid van gentiaanblauwtjes in 2017 op basis van de condities van 1998 werd verklaard door twee factoren: de overleving was beter in grotere heideterreinen ($p=0,022$) en op grotere groeiplaatsen van klokjesgentianen ($p=0,012$). De connectiviteit was weliswaar ook groter in de overlevende populaties ($p=0,0485$), maar de invloed van de terreingrootte deed dit verschil in de gecombineerde analyse teniet.

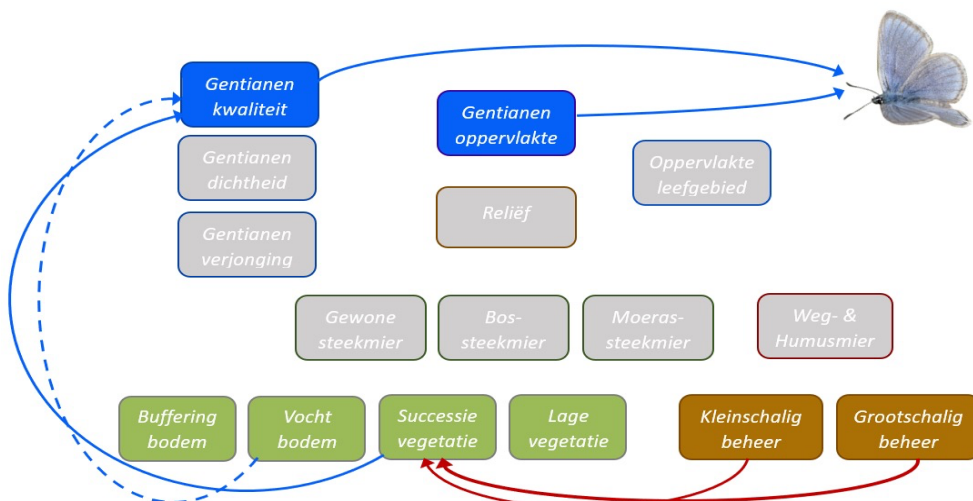
Opmerkelijk genoeg was er geen significante invloed van de lokale bestaansbronnen, de dichtheid van waardplanten en het voorkomen van de verschillende soorten waardmieren. De bossteekmier was zelfs vaker aanwezig in verdwenen populaties ($p=0,0128$), maar in de gecombineerde analyse was dit niet significant ($p>0,05$).

Deze uitkomsten geven ten eerste aan dat de ruimtelijke condities van oppervlakte heide en oppervlakte leefgebied in de heide bepalend zijn geweest voor de overleving tussen 1998 en 2017. Ten tweede laten ze zien dat de lokale bestaansbronnen zoals die in 1998 werden bepaald *geen* significante invloed hadden op de overleving in de volgende 20 jaar. Dit hoeft echter niet te betekenen dat de rol van waardmieren en klokjesgentianen irrelevant was. Eerder lijkt het erop te wijzen dan de dichtheid aan waardmieren en waardplanten sterker in de tijd fluctueert dan de ruimtelijke condities en dat de rol van habitatkwaliteit wellicht beter inzichtelijk wordt op basis van de actuele condities van de bestaansbronnen. Dit is in de volgende analyse gedaan.

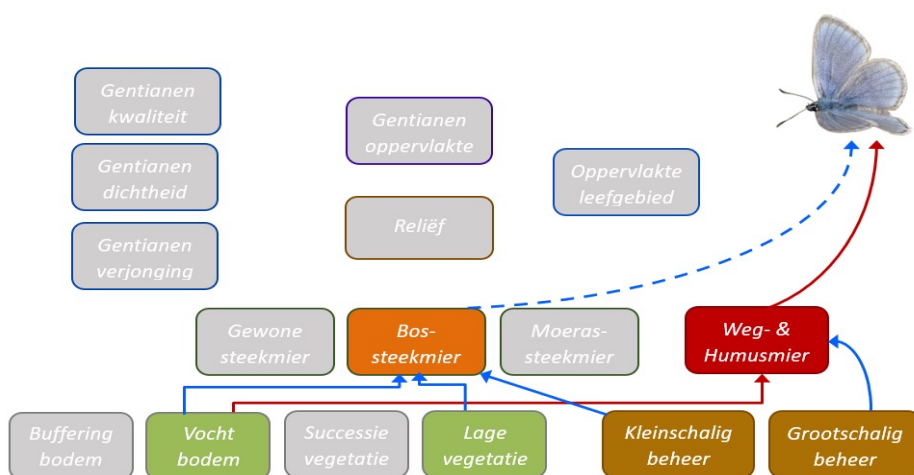
3.3.2 Overleving gentiaanblauwtje tot 2017 op basis van actuele condities

De aanwezigheid van gentiaanblauwtjes in 2017 op basis van de actuele condities werd uitsluitend bepaald door de kwaliteit van de klokjesgentianen ($p=0,0117$) en de oppervlakte van de groeiplaats van de klokjesgentianen ($p=0,0247$) (Fig. 3-2a). De overleving was dus beter op grotere groeiplaatsen waardplanten met een hogere kwaliteit van de waardplanten. Indirect hebben maatregelen als plaggen en chopperen daar op korte en middellange termijn een negatieve invloed op omdat ze weliswaar de verjonging van klokjesgentianen bevorderen (par. 3.2) maar de kwaliteit ervan verlagen. De intensiteit van het beheer mag dus niet te groot zijn. Daarnaast is voldoende bodemvocht van belang voor de kwaliteit van de waardplanten. Dit is ook gebleken uit de veldstudie van Wallis de Vries & Limpens (2020). De actuele dichtheid aan nesten van waardmieren droeg niet significant bij aan het verklaren van de overleving van 2000 tot 2017.

a) overleving van 2000 t/m 2017



b) overleving van 2017 t/m 2022



Figuur 3-2. Verklarende relaties tussen de overleving van het gentiaanblauwtje a) tussen 2000 en 2017 en b) tussen 2017 en 2022 en bestaansbronnen (waardplanten in blauwe vakjes, waardmieren in oranje vakjes, oppervlakte leefgebied in lichtblauw) en condities (bodem en vegetatie in groene vakjes, beheer en reliëf in bruine vakjes) en mogelijke concurrentie van weg- en humusmier (rood vakje) op basis van GLM's. Blauwe pijlen geven positieve relaties weer, rode pijlen negatieve; doorgetrokken lijnen betekenen een significantie van $p < 0,05$ en gestreepte een zwakke significantie van $0,05 < p < 0,10$. Grijs gekleurde vakjes hebben geen directe of indirecte invloed op de overleving van het gentiaanblauwtje.

3.3.3 Overleving gentiaanblauwtje tussen 2017 en 2022

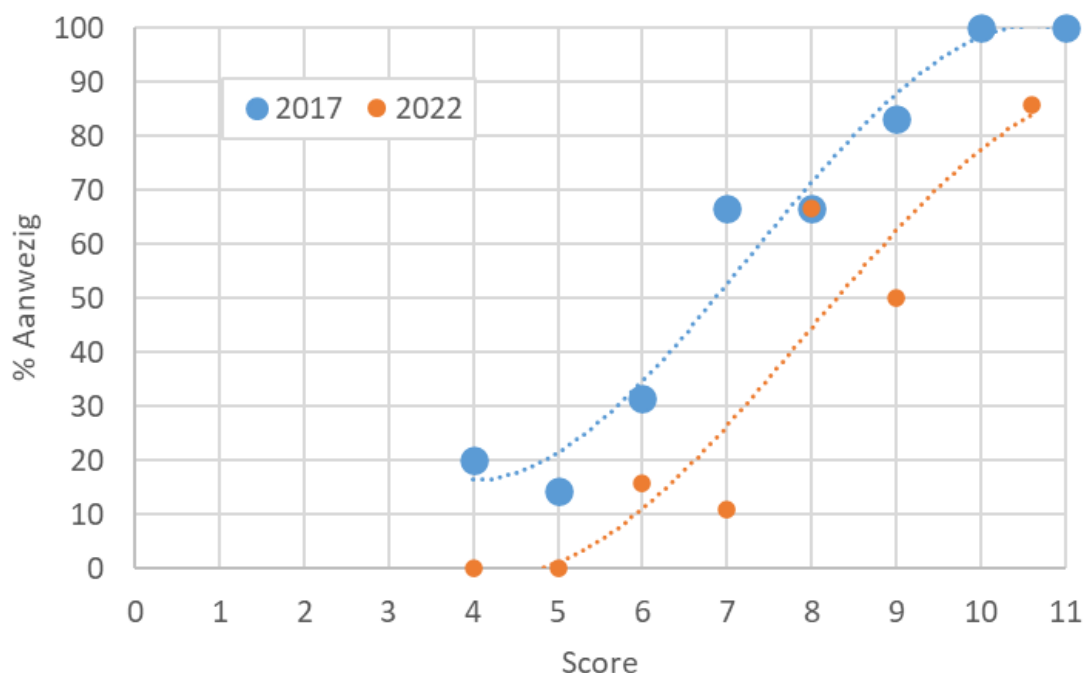
De overleving van het gentiaanblauwtje na 2017 is geanalyseerd voor de 22 populaties die nog in 2017 bestonden en waarvan er sindsdien 7 zijn verdwenen. Ondanks de kleine dataset kwam er toch een significant verschil tussen de resterende en verdwenen populaties naar voren (Fig. 3-2b). In tegenstelling tot de overleving t/m 2017, waarin de waardplanten verklarend waren, kwamen nu de mieren als bepalend tevoorschijn. Vooral weg- en humusmier hadden een negatieve invloed op de overleving ($p=0,045$). De aanwezigheid van de primaire waardmier, de bossteekmier, droeg zwak significant ($p=0,079$) bij aan de actuele overleving van het gentiaanblauwtje.

Indirect zijn daarmee – in jaren van extreme droogte – kleinschalig beheer, een vochtige bodem en een niet al te ruige vegetatie (vegetatie (<20% bedekking met vegetatie hoger dan 50 cm) gunstig voor de overleving en vormen een drogere bodem en grootschalig beheer een risico voor het gentiaanblauwtje.

3.4. Beoordeling per populatie

Voor elke populatie zijn de status van het gentiaanblauwtje en de habitatcondities in alle onderzoekslocaties op een rij gezet. Daarbij is ook een indicatie gegeven van hoe gunstig of ongunstig de bepalende habitatcondities en bestaansbronnen voor het gentiaanblauwtje zijn. Deze indicatie is gegeven op basis van de verdeling van de waarden van de belangrijke variabelen voor de resterende populaties in 2022. Voor variabelen met een gunstige invloed is het 25%-percentiel als minimale waarde aangehouden en voor ongunstige variabelen is het 75%-percentiel als maximum genomen. Hieruit kan een totale habitatscore worden afgeleid als het aantal variabelen dat een gunstige waarde vertoont.

Deze habitatscore biedt een goede indicatie voor de aanwezigheid voor zowel de aanwezigheid van gentiaanblauwtjes in de situatie van 2017 als in 2022 (Fig. 3-3; 2017: $R^2=0,238$, $p<0,0001$; 2022: $R^2=0,292$, $p<0,0001$). Een score van 8 of hoger geeft een goede indicatie van een aanwezige populatie.



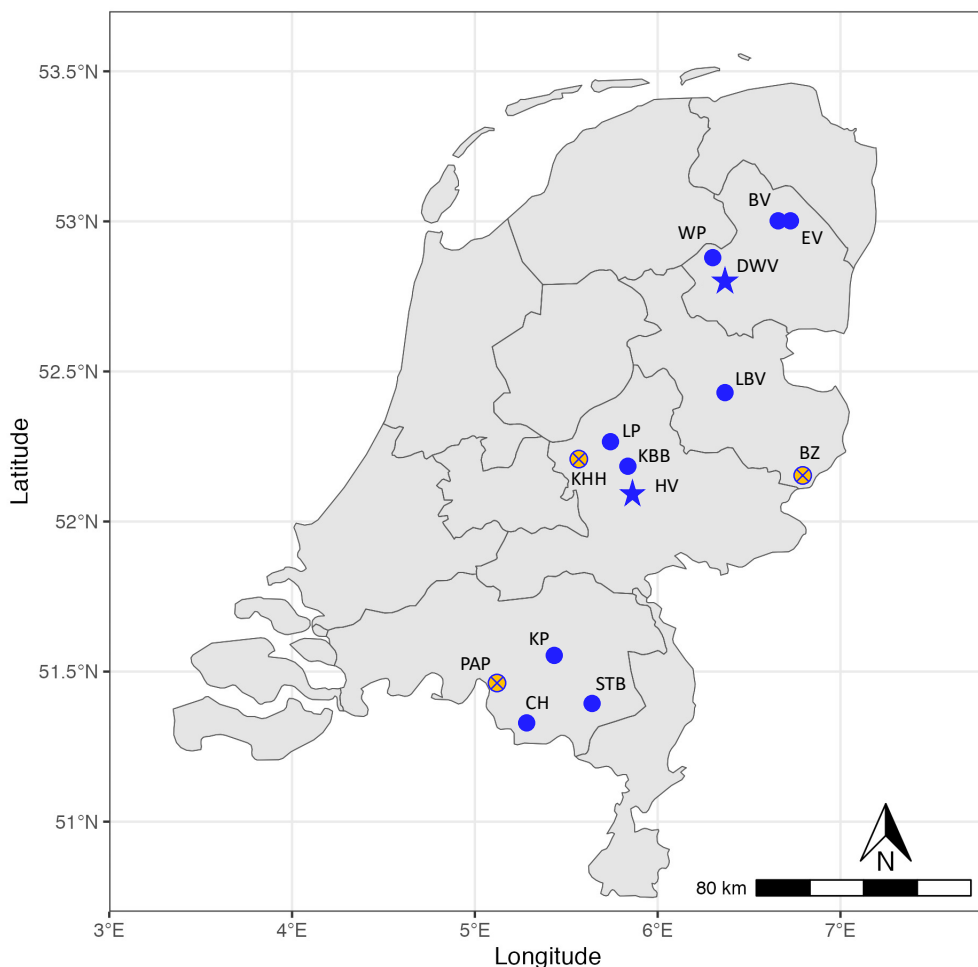
Figuur 3-3. Relatie tussen de kans op aanwezigheid van gentiaanblauwtjes als functie van de habitatscore voor de onderzochte locaties voor de situatie in 2017 en in 2022.

In Hoofdstuk 10 worden de gebieden en de locaties daarbinnen stuk voor stuk besproken en beoordeeld op habitatkwaliteit en kansen voor de toekomst.

4. Genetische populatiestructuur gentiaanblauwtje

In de vorige hoofdstukken zijn de factoren geanalyseerd die invloed kunnen hebben op de overleving van het gentiaanblauwtje. In dit hoofdstuk wordt ingezoomd op het gentiaanblauwtje zelf aan de hand van resultaten die inzicht geven in de genetische populatiestructuur. Deze informatie is belangrijk om te bepalen of genetische versterking nodig is en dus of genetische diversiteit een sleutelfactor speelt voor het gentiaanblauwtje in Nederland.

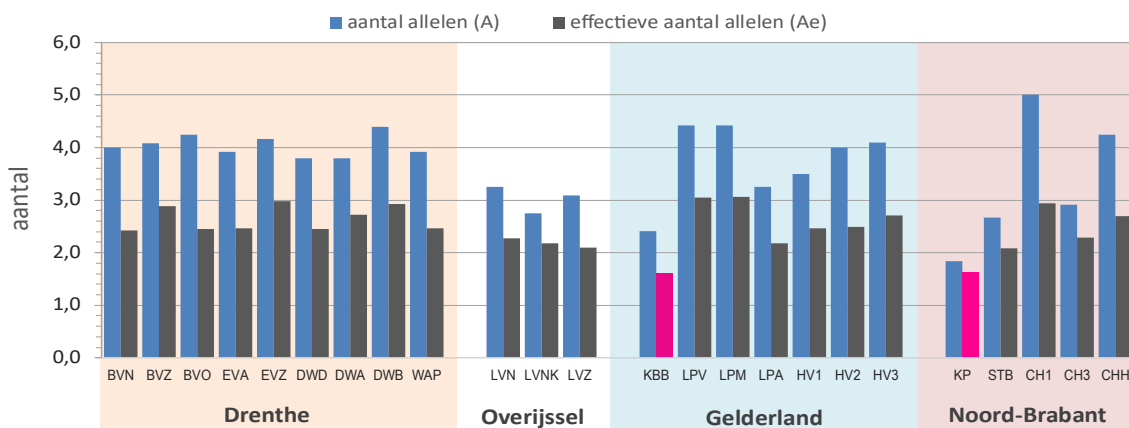
De genetische analyse betreft negen gebieden die nog niet eerder in Nederland onderzocht zijn (Fig. 4-1: blauwe stippen). Het aantal plekken met gentiaanblauwtjes varieerde van één tot drie per gebied. In drie gebieden was het niet mogelijk data te verzamelen, omdat tijdens de diverse veldbezoeken in 2021 geen vlinders waargenomen werden (Fig. 4-1: stippen met kruis). Dit zijn Kruishaarsche Heide, Buurserzand en Papschot. In Papschot en Kruishaarsche Heide werden zo'n 100 eitjes geteld en op het Buurserzand werden slechts twee ingedeukte en dus mogelijk onbevuchte eitjes gevonden. Dit duidt op de aanwezigheid van hoogstens één of twee vlinders. In 2022 zijn in Papschot en Buurserzand geen vlinders meer waargenomen. Of er nog vlinders zijn waargenomen in 2022 in Kruishaarsche Heide was ons onbekend. Voor een landelijke analyse zijn ook de genetische data van het Dwingelderveld en Hoge Veluwe (Vanden Broeck e.a. 2017) toegevoegd aan de analyse Fig. 4-1: blauwe ster).



Figuur 4-1. De ligging van de bemonsterde gebieden (blauwe stippen), de gebieden die niet bemonsterd konden worden vanwege een veel te klein aantal vlinders (rondje met kruis) en de eerder bemonsterde gebieden (sterretje, Vanden Broeck 2017). De gebiedscodes komen overeen met tabel 2-1.

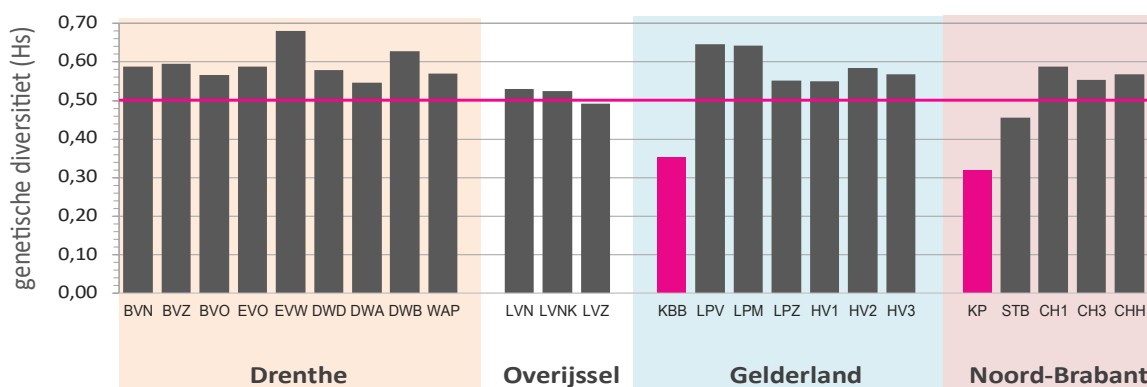
4.1. Genetische diversiteit en populatiestructuur

De genetische diversiteit op basis van het gemiddelde aantal allelen (A) verschilt tussen gebieden en locaties met het hoogste aantal in Cartierheide en het laagste in Kampina (Fig. 4-2, blauwe balken). De onderlinge verschillen tussen de locaties zijn het grootst in de provincies Gelderland en Noord-Brabant en het kleinst in Drenthe en Overijssel (Luttenbergerven). Op gebiedsniveau is het aantal allelen in Kootwijkerbovenbosch, Kampina en Strabrecht het laagst. Opvallend is dat gebieden met meerdere deelpopulaties gemiddeld meer allelen hebben. Het effectieve aantal allelen (A_e) is een maat voor het aantal allelen dat in de populatie het meest frequent aanwezig is. Deze waarde is lager en ligt voor de meeste gebieden en locaties tussen de 2 en de 3. De hoogste waarden worden gemeten in de Leemputten (V&M) bij Staverden (3,1), de laagste in Kootwijkerbovenbosch (1,61) en Kampina (1,64). Dit duidt op verlies van genetische diversiteit.



Figuur 4-2. Genetische variatie op basis van het aantal allelen en het gecorrigeerde aantal allelen van 24 locaties in elf gebieden in vier provincies van het gentiaanblauwtje in Nederland. De paarsrode kleur staat voor een zeer gering aantal allelen. De gebiedscode staat in bijlage 3.

De genetische diversiteit op basis van de verwachte heterozygositeit varieert van 0,5 tot 0,6 in gebieden met meerdere vliegplaatsen en is redelijk hoog te noemen (Fig. 4-3, zwarte balken).



Figuur 4-3. Genetische diversiteit op basis van de verwachte heterozygositeit van 24 locaties in elf gebieden in vier provincies van het gentiaanblauwtje in Nederland. De paarsrode kleur staat voor een zeer lage genetische diversiteit. De gebiedscode staat in bijlage 3.

De hoogste waarden worden gemeten in Eexterveld West, Dwingelderveld Benderse Plassen en op twee deellocaties in de Leemputten bij Staverden. De genetische diversiteit bij het

Luttenbergerven en Strabrecht zijn iets verlaagd. De geïsoleerde ligging van het Luttenbergerven maakt deze populatie gevoelig voor verlies van genetische diversiteit. Ondanks dat Strabrecht deel uitmaakte van een complex met meerdere vlieglocaties tot 2015-2017 is ook hier de genetische diversiteit relatief laag. Dit suggereert verlies van genetische diversiteit. Ook het Wapserveld maakte tot 2015 nog deel uit van een complex van vlieglocaties op het Doldersummerveld, maar hier blijkt de genetische diversiteit nog vergelijkbaar met die van gebieden met meerdere deellocaties.

De genetische diversiteit is het laagst in de populaties van het Kootwijkerbovenbosch (KBB) en de Kampina (KP). Van Kampina is bekend dat de populatie een enorme reductie in het aantal eitjes heeft ondergaan in 2016/2017 als gevolg van een zeer natte periode tijdens het uitkomen van de vlinders. De populatie is toen door een ernstige flessenhals gegaan waardoor genetische diversiteit verloren gegaan is. Positief is dat het aantal eitjes dat afgezet wordt weer toeneemt, maar een lagere genetische diversiteit maakt de populatie minder weerbaar tegen veranderingen in de leefomgeving.

De lage genetische diversiteit van de populatie in het Kootwijkerbovenbosch kan een effect zijn van de steekproefgrootte ($n = 8$ vlinders), die veel lager is dan die van Kampina ($n = 50$ vlinders). De geringere steekproefgrootte wordt echter veroorzaakt doordat de populatie erg klein was, dus meer diversiteit kon ook nauwelijks gevonden worden. Het is waarschijnlijk dat in deze geïsoleerde populatie genetische erosie heeft plaatsgevonden als gevolg van een gebrek aan genenuitwisseling doordat naburige populaties reeds verdwenen waren. Wanneer de populatie dan ook nog klein wordt gaat de afname van diversiteit nog sneller.

4.2. Variatie in verwantschap

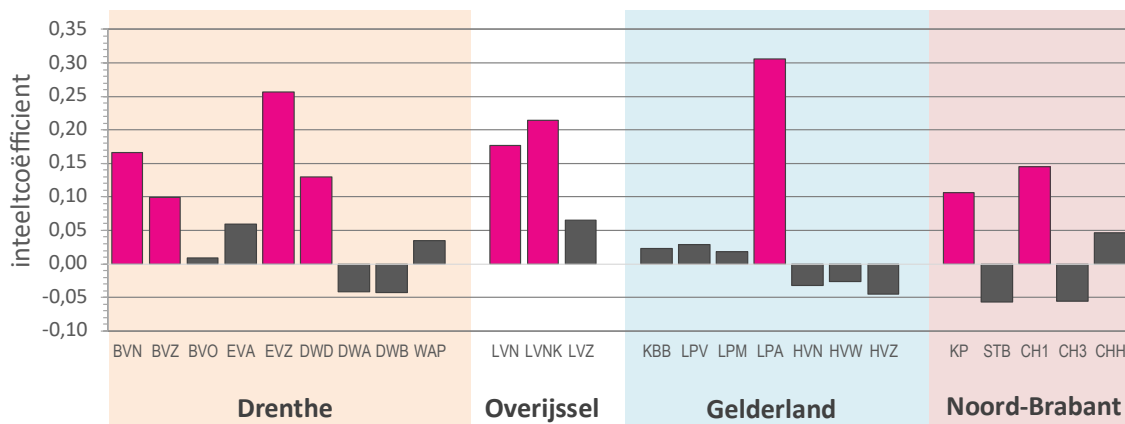
Uit de verhouding tussen de verwachte en waargenomen heterozygositeit wordt de inteeltcoëfficiënt (G_{is}) berekend (Bijlage 3). Een waarde rond nul betekent dat de populatie genetisch in evenwicht is. Dat ontstaat wanneer elk individu met elk willekeurig ander individu in de populatie paart. Een positieve waarde betekent een overschot aan homozygote individuen en suggereert dat individuen vaker met verwanten paren, en dat resulteert in inteelt. Een negatieve waarde betekent een relatief hoog aandeel heterozygote vlinders en dat wijst op paring met juist niet-verwante individuen, bijvoorbeeld door uitkruising met andere populaties (Fig. 4-4). De waarden voor het gentiaanblauwtje lopen uiteen van niet of nauwelijks inteelt (-0.057) tot een hoge mate van inteelt (0.36).

Op basis van de huidige analyse geldt dat de inteeltcoëfficiënt in 15 (deel)populaties niet afwijkt van nul (Fig. 4-4: zwarte balken). De enige locaties waar geen significante inteelt is gevonden, zijn het Wapserveld, Kootwijkerbovenbosch en de drie locaties op de Hoge Veluwe Deelse Veld Noord (HVN) en Zuid (HVZ) en Wolfskuilen (HVW).

Uit de analyse blijkt dat inteelt zich niet per se manifesteert in geïsoleerde populaties, maar kan ook aanwezig zijn in grote gebieden met meerdere locaties. Significante inteelt wordt dus ook gevonden in grote gebieden met meerdere locaties (Fig. 4-4: roodpaarse balken). De waarde verschilt zeer sterk tussen gebieden. Waarden tot 10% worden gevonden in Ballooërveld Noord (BVN) en Zuid (BVZ), Eexterveld West (EVW), maar zijn hoger dan 10% bij de Davidsplassen op het Dwingelderveld (DWD), in Kampina (KP) en Cartierheide 1 (CH1). Meer dan 15% is gemeten in Eexterveld West (EVW) en Luttenbergerven Noord (LVN). De inteeltcoëfficiënt van vlinders gevangen in de oude kern van het Luttenbergerven (LVNK) was zelfs 21%. Extreem hoog was de waarde van de vlinders in Leemputten Achter (of Zuid) met 36%.

De hoge waarde van de (deel)populatie Leemputten Achter is afkomstig van vlinders die op dezelfde dag zijn gevangen. Deze blijken op basis van de zeer hoge inteeltcoëfficiënt dus zeer sterk aan elkaar verwant te zijn. Hetzelfde verschijnsel doet zich voor in Eexterveld West waar het

overgrote deel van de steekproef ook afkomstig is van hetzelfde vangmoment. Dit laat dus zien dat er binnen de gehele populatie (vliegperiode) een onderliggende structuur van verwantschap aanwezig kan zijn. Dit heeft consequenties voor *genetic rescue* acties.



Figuur 4-4. Inteltcoëfficiënt van 24 locaties in elf gebieden in vier provincies van het gentiaanblauwtje in Nederland. Een positieve waarde houdt in dat er meer paring tussen verwante individuen plaatsvindt, een negatieve dat dit juist minder is gebeurd. De roodpaarse balken zijn waarden die significant afwijken van nul. De gebiedscodes staan in bijlage 3.

4.3. Genetische verschillen tussen locaties en gebieden

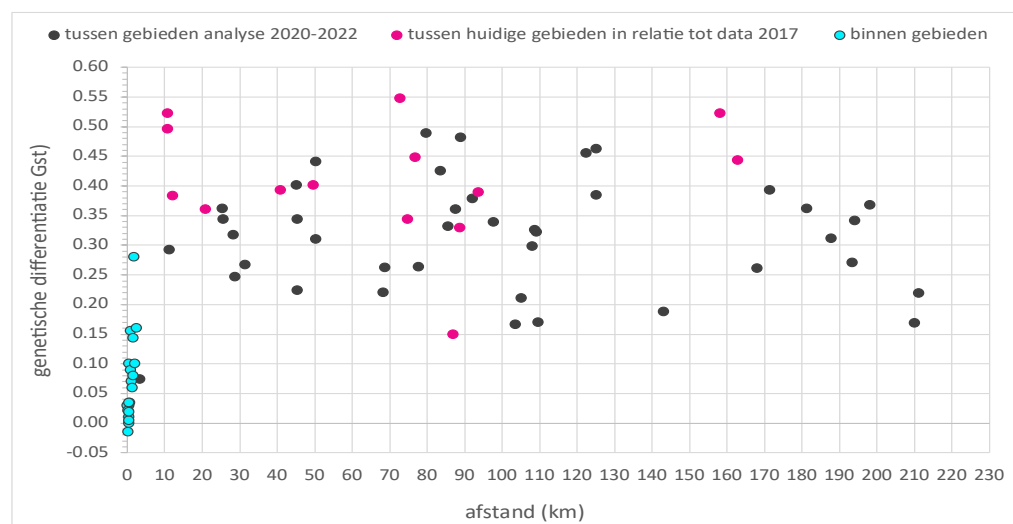
Een variantie-analyse voor moleculaire merkers (AMOVA) laat zien dat 61,6 % van de variatie aanwezig is binnen de individuen oftewel de vlinders zelf. De verschillen in genetische diversiteit zijn ook groot tussen gebieden (27,4%; $p < 0,001$). De verschillen tussen vlinders binnen locaties zijn het laagst (4,0%) maar nog wel sterk significant ($P < 0,001$) net als de relatief kleine, maar significante verschillen tussen locaties binnen een gebied (7,0%; $p < 0,001$). Door de seksuele voortplanting is er nog steeds relatief veel genetische diversiteit in de individuele vlinders, maar door toenemende verwantschap zijn de verschillen binnen populaties al laag. Door de toenemende isolatie nemen de verschillen daarna toe met toenemende afstand.

Wanneer de genetische differentiatie tussen paren van locaties onderzocht wordt, dan zijn alle vergelijkingen significant verschillend van nul. Dat betekent dat ze duidelijk tot verschillende populaties behoren. De waarden variëren echter tussen 0,07 en 0,55, zodat er wel degelijk een patroon is van populaties die meer genen hebben uitgewisseld met andere populatie (de lage waarden $< 0,10$) en populaties die sterk van elkaar geïsoleerd zijn (hogere waarden $> 0,15$, Tab. 4-1). De laagste waarde is gevonden tussen de gebieden Eexterveld en Ballooërveld (0,07). De genetische differentiatie is tussen de meeste gebieden groot (meer dan 0,15). De waarden binnen de provincies variëren ook sterk. Voor Drenthe is dit 0,07—0,38, voor Gelderland van 0,29-0,52 en voor Noord-Brabant van 0,34-0,45. Op basis van deze resultaten zijn de gebieden dus het sterkst van elkaar gedifferentieerd in Noord-Brabant en het minst in Drenthe.

Tabel 4-1. Paarsgewijze genetische differentiatie (G_{st}) tussen populaties van het gentiaanblauwtje in de provincies Drenthe, Overijssel, Gelderland en Noord-Brabant. De gebiedscodes komen overeen met tabel 2-1.

provincie	gebied	BV	EV	DW	WAP	LV	HV	KBB	LP	KP	STB
DR	EV	0.07									
DR	DW	0.32	0.33								
DR	WAP	0.25	0.27	0.38							
OV	LV	0.22	0.26	0.39	0.31						
GLD	HV	0.33	0.36	0.15	0.39	0.40					
GLD	KBB	0.30	0.32	0.50	0.43	0.40	0.52				
GLD	LP	0.17	0.21	0.34	0.26	0.22	0.36	0.29			
NB	KP	0.31	0.37	0.52	0.44	0.46	0.55	0.49	0.34		
NB	STB	0.27	0.34	0.44	0.39	0.38	0.45	0.48	0.34	0.46	
NB	CH	0.17	0.22	0.36	0.26	0.19	0.38	0.33	0.17	0.34	0.36

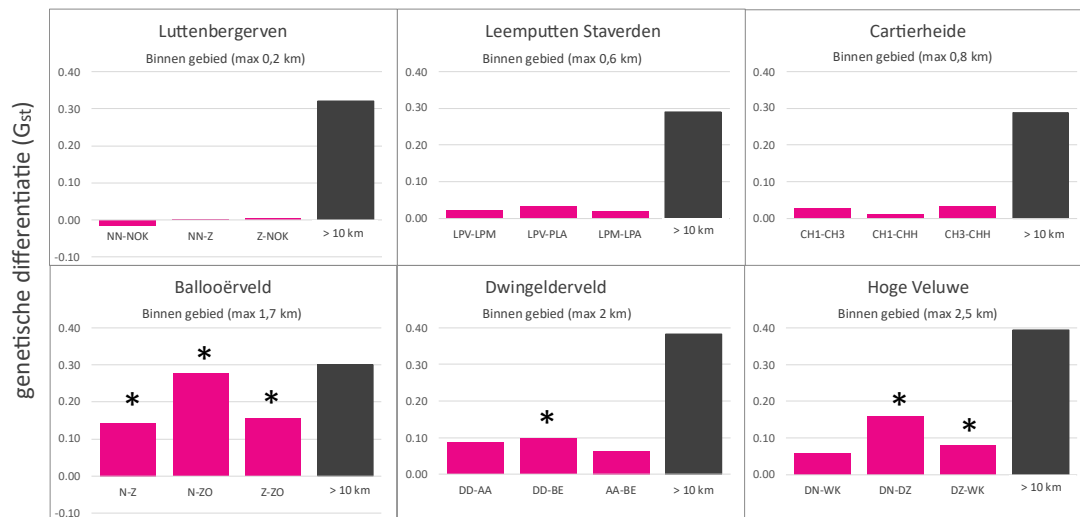
Aan deze analyse zijn ook de resultaten van de eerdere genetische analyse van het Dwingelderveld en De Hoge Veluwe toegevoegd (Fig. 4-5: roodpaarse stippen), maar in een directe vergelijking met de door ons geanalyseerde gebieden (Fig. 4-5: zwarte stippen) worden de onderlinge genetische verschillen uitvergroot (tot 0,55). De genetische profielen van verschillende datasets blijken dus lastig te combineren ondanks het gebruik van dezelfde merkers. Uiteindelijk blijft het patroon kwalitatief hetzelfde en wijst op grote verschillen tussen de gebieden. Door een gebrek aan uitwisseling als gevolg van habitatfragmentatie zijn gebieden genetisch steeds meer van elkaar af gaan wijken. De genetische verschillen zijn ook totaal niet gecorreleerd met de afstand tussen de gebieden (Spearman's $\rho=0,01$; $p=0,949$). Vanaf zo'n 2,5 km nemen de onderlinge verschillen sterk toe en laten een brede bandbreedte zien van waarden tussen 0,02 en 0,60.



Figuur 4-5. De waarde van de paarsgewijze genetische differentiatie uitgezet tegen de afstand (km) tussen paren van gebieden voor het gentiaanblauwtje van de hier onderzochte populaties (zwarte stippen), tussen locaties binnen gebieden (lichtblauwe stippen) en in relatie tot de data van Vandenbroeck 2017 (roodpaarse stippen).

Er wordt wél een positief verband gevonden tussen afstand en genetische differentiatie wanneer ook de genetische verschillen binnen gebieden worden meegenomen in de analyse (Spearman's $\rho=0.671$; $p<0.001$). Pas binnen een straal van 2,5 km wordt de genetische differentiatie lager dan 0,2 (lichtblauwe stippen in Fig. 4-5). Desondanks kunnen er op deze kortere afstanden nog

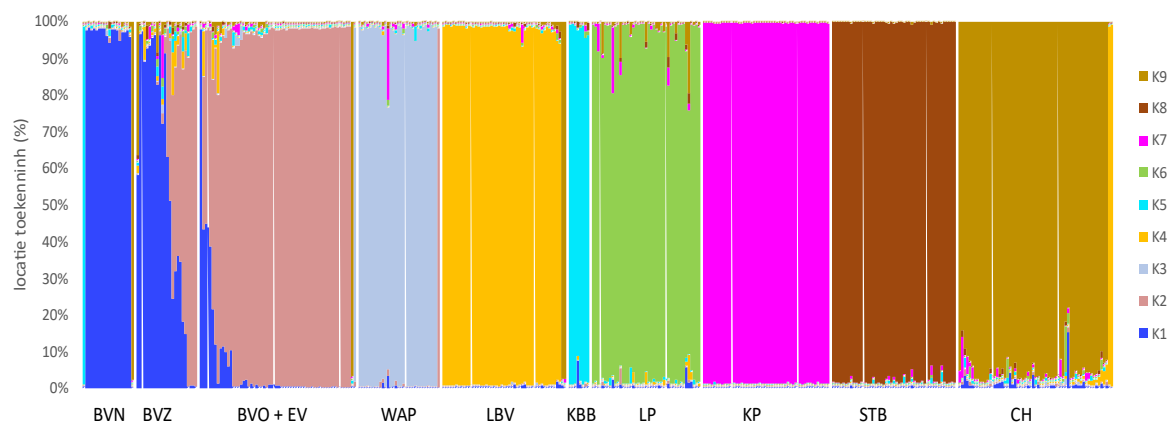
steeds aanzienlijke significante verschillen bestaan, dus tussen deellocaties binnen een gebied. Alleen in gebieden waar op afstanden van hoogstens één kilometer deelpopulaties zijn bemonsterd zien we dat er voldoende genetische uitwisseling plaatsvindt. Deze deelpopulaties functioneren kennelijk als netwerk, oftewel als deel van een metapopulatie. Dit zien we in de gebieden Luttenbergerven, Leemputten bij Staverden en Cartierheide. De genetische differentiatie tussen de hier bemonsterde deelpopulaties wijkt niet af van nul, terwijl de differentiatie met andere gebieden hoger is dan 0,30 (Fig. 4-6).



Figuur 4-7. Weergave van de genetische differentiatie tussen locaties binnen gebieden en t.o.v. gebieden verder dan 10 kilometer.

Wanneer de onderlinge afstand groter wordt dan 2,5 kilometer worden de genetische verschillen binnen gebieden wel significant groter. Dit geldt voor alle locaties binnen het Ballooërveld, waar met name het verschil tussen de noordelijke (N) en de zuidelijke locatie (ZO) zeer groot is. We zien het ook terug op de Hoge Veluwe. Ook hier is het verschil het grootst tussen het Deelense veld Noord (DN) en Zuid (DZ). De tussenliggende locatie Wolfskuilen (WK) wijkt niet af van de bemonsterde deelpopulatie in het noorden, maar wel van de zuidelijke deelpopulatie. Hetzelfde patroon wordt gevonden in Het Dwingelderveld. Hier is de genetische differentiatie significant tussen de Davids- en Benderse Plassen. Wanneer er dus weinig niet-natuurlijke barrières zijn lijkt de verspreidingsafstand van 2,5km die we hier vinden dus op de gerapporteerde maximale vliegafstand van 3 km.

Dat de gebieden onderling sterk genetisch gedifferentieerd zijn blijkt ook duidelijk uit een clusteranalyse met STRUCTURE (Fig. 4-7). Op basis van een waarschijnlijkheidstest die de genetische profielen onderling opdeelt, is het aantal clusters $k=8$. Dit is één cluster minder dan het aantal onderzochte gebieden ($n=9$). Ieder cluster wordt weergegeven met grotendeels zijn eigen kleur. De gebieden Dwingelderveld en Hoge Veluwe zijn niet in deze analyse meegenomen. Uit een aparte analyse daarvan blijkt een optimale clustering van $k=2$ zodat ieder gebied een eigen genetisch cluster vormt. Op basis van de herkomst van de vlinders komen de clusters nagenoeg overeen met de bemonsteringslocaties en vormen zij dus ieder een afzonderlijke genetische groep. Dit geldt ook voor gebieden waarin meerdere deelpopulaties zijn bemonsterd zoals Luttenbergerven, Leemputten bij Staverden, Cartierheide, Dwingelderveld, en Hoge Veluwe.



Figuur 4-7. Clustering op basis van alle genetische profielen van de vlinders (individue) met het programma STRUCTURE. Clusters worden met een eigen kleur aangegeven. Elk individu wordt weergegeven als een smal balkje en kan uit één of meerdere kleuren zijn ingekleurd. De gebiedscode komen overeen met tabel 2-1.

Dit geldt echter niet voor het Ballooër- en Eexterveld. Hier vinden we aanwijzingen voor genetische vermenging tussen beide gebieden. Ballooërveld Noord wordt nog wel als een apart cluster weergegeven, maar Ballooërveld Z en ZO laten zien dat er genetische vermenging met Eexterveld heeft plaatsgevonden. Ondanks deze vermenging is er nog steeds significante genetische differentiatie tussen de locaties binnen het Ballooërveld waarbij deellocatie Noord het sterkst afwijkt (Fig. 4-7). De genetische vlinderprofielen van Ballooërveld ZO lijken het sterkst op die van het Eexterveld. Beide gebieden liggen hemelsbreed zo'n drie kilometer uit elkaar en worden gescheiden door het Gasterse Diep, waar al enige tijd gewerkt wordt aan natuurherstel (Fig. 4-8). Deze ontwikkeling lijkt dus een positief effect gehad te hebben op de genenuitwisseling. Tussen 2010 en 2014 (zie Hfdst. 6) zijn op locatie Ballooërveld ZO namelijk voor het eerst eitjes waargenomen op de klokjesgentiaan. Sindsdien bevindt zich hier een populatie gentiaanblauwtjes waarvan de genetische profielen een mengsel vormen van het Ballooër- met het Eexterveld.



Figuur 4-8. Ligging van de bemonsterde locaties in het landschap van het Ballooërveld (links) en Eexterveld (rechts).

5. Genetische populatiestructuur waardmieren

5.1. Mierennesten per gebied

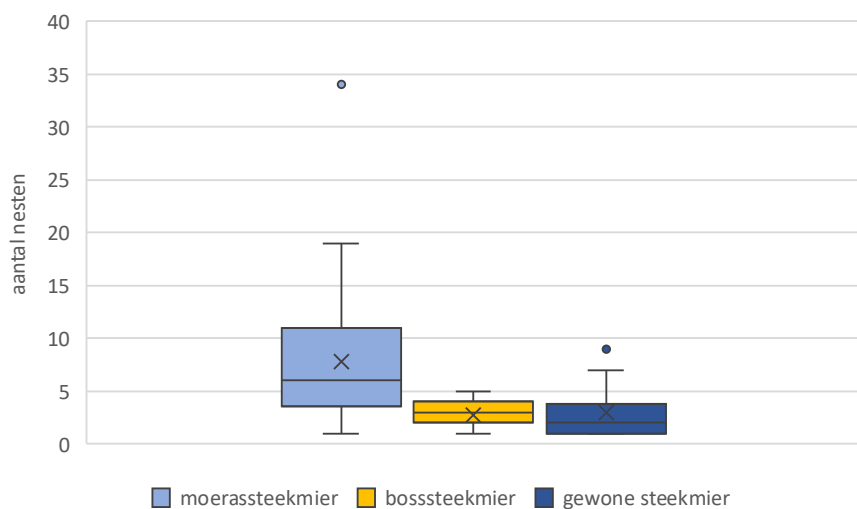
Op 36 locaties in 18 gebieden verdeeld over de vier provincies is actief gezocht naar waardmieren voor het gentiaanblauwtje. In 17 van de 18 onderzochte natuurgebieden werd de moerassteekmier gevonden, de bossteekmier in slechts 5 gebieden en de gewone steekmier in maar 2 gebieden. In totaal zijn 285 mierennesten bemonsterd, 36 nesten van de gewone steekmier, 30 van de bossteekmier en 174 van de moerassteekmier (Tab. 5-1). Binnen het zoekgebied van de klokjesgentiaan, al dan niet met nog aanwezige populaties van het gentiaanblauwtje, waren nesten van de bos- en gewone steekmier niet algemeen aanwezig.

Het makkelijkst werden nesten gevonden in horsten van pijpenstrootje al dan niet gemengd met dophei. In gebieden met minder ruige vegetatie, waar recent geplagd was of met lage vegetatie (maaïen en/of begrazen) waren nesten moeilijker of zelfs helemaal niet te vinden.

Tabel 5-1. Overzicht van het aantal en percentage bemonsterde mierennesten per steekmiersoort per gebied en/of locatie.

jaar	gebied	locatie	afk	aantal rupsen	totaal mieren	gewone steekmier	bossteekmier	kokersteekmier	moerassteekmier	zandsteekmier	zeggesteekmier	gewone steekmier	bossteekmier	kokersteekmier	moerassteekmier	zandsteekmier	zeggesteekmier
2020	Ballooërveld	Noord	BVN	1	7		5		1	1			63%		13%	13%	
2020	Ballooërveld	Zuid	BVZ	13	4				4						100%		
2020	Ballooërveld	Zuidoost	BVO	7	9		4		5				80%		20%		
2020/21	Dwingelderveld	Aardrijksveen	DWA	4	9		4		1	4			44%		11%	44%	
2020/21	Dwingelderveld	Benderse Plassen	DWB		21		2		4		15		10%		19%		71%
2020	Dwingelderveld	Davidsplassen	DWD	13	6				6						100%		
2021	Dwingelderveld	Holtveen (Kraloo)	DWH		5						5						100%
2020	Eexterveld	2 locaties	EV	16	15			1	13	1				7%	87%	7%	
2022	Havelterberg	2 locaties	HVB		8	1	4		3			13%	50%		38%		
2020/21	Wapserveld		WV	10	14	6	3		5			43%	21%		36%		
2021	Buurserzand	3 locaties	BZD		18	1	3		11	3		6%	17%		61%	17%	
2021	Lankheet	2 locaties	LK														
2020	Luttenbergerven		LBV	4	13			1	10	2				8%	77%	15%	
2020	Kootwijkerbovenbos		KBB	5	21	2			19			10%		0%	90%		
2022	Uddeler Buurtveld		UB		16	3	1		11	1		19%	6%		69%	6%	
2020	Hoge Veluwe	Deelense veld N & Z	DVN&Z	34	9	1	1		7			11%	11%		78%		
2020	Hoge Veluwe	Wolfskuilen	WS		9	1	3		5			11%	33%		56%		
2021	Kruishaarheide		KHH		8			1	6	1				13%	75%	13%	
2020	Leemputten	3 locaties	LP	14	19	7			12			37%			63%		
2021	Kampina	2 locaties	KP	11	47	9		1	34	3		19%		2%	72%	6%	
2021	Papschot		Pap		9	2	1		6			22%	11%		67%		
2021	Regte heide	2 locaties	RH		2			1	1					50%	50%		
2021	Strabrecht		STB	5	13	2			11			15%			85%		
2020	Cartierheide	2 locaties	CH1&3	5	7	1	2		2	2		14%	29%		29%	29%	
2020	Cartierheide	Hapertse Heide	CHH	3	6		2		2	2			33%		33%	33%	
17 gebieden				145	285	36	30	5	174	20	20						

Er is een groot verschil in het aantal gevonden nesten per waardmiersoort per gebied. (Fig. 5-1). Het aantal nesten per waardmiersoort per gebied of locatie varieerde tussen 1 en 9 voor de gewone steekmier, 1 en 5 voor de bossteekmier en 1 en 34 voor de moerassteekmier. Het hoge aantal nesten in de Kampina is het resultaat van het zoeken naar nesten van de bossteekmier die volgens eerdere gegevens van de Vlinderstichting zeer talrijk zou zijn, maar uiteindelijk niet werden gevonden. In plaats daarvan werden talrijke nesten van de moerassteekmier gevonden, zie de blauwe punt (*outlier*) in Fig. 5-1. Binnen het zoekgebied naar waardmiernesten is dus een zeer scheve verdeling in het voorkomen van de potentiële waardmiersoorten. De bossteekmier, de volgens het huidige onderzoek belangrijkste waardmier voor het gentiaanblauwtje, werd niet op alle locaties gevonden. Behalve de drie genetisch onderzochte soorten zijn ook nog andere steekmiersoorten gevonden, waaronder ook de kokersteekmier, waardmier van het berggentiaanblauwtje.

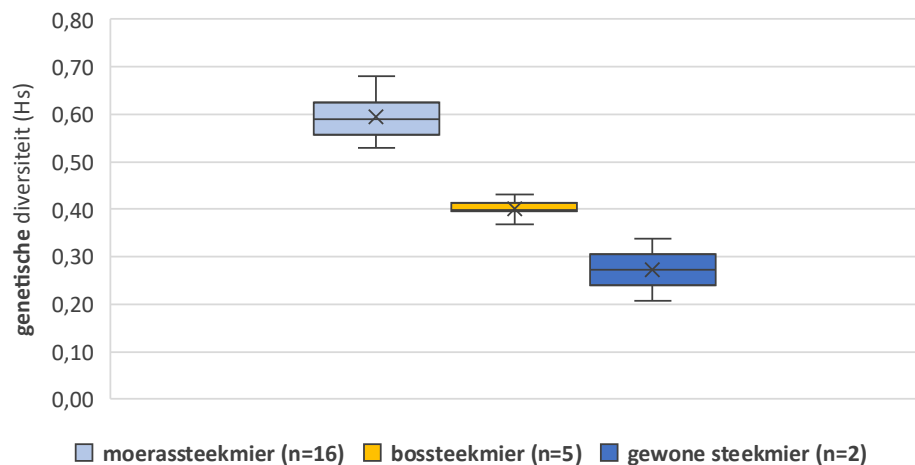


Figuur 5-1. Aantal bemonsterde nesten per waardmier van het gentiaanblauwtje. De boxplots laten een groot verschil zien tussen de drie soorten.

Voor locaties waar geen nesten van bos- en gewone steekmier werden gevonden zijn indien mogelijk mieren toegevoegd uit de mierenvangbuizen van de Vlinderstichting. Voor de Hoge Veluwe waren slechts twee bossteekmieren beschikbaar en dat is voor de analyse te laag. De ondergrens is gesteld op minimaal vijf mieren die bovendien uit verschillende nesten moesten komen. Hierdoor vervielen enkele locaties voor de genetische analyse. Uiteindelijk waren voor genetische analyse voor de moerassteekmier 16 gebieden beschikbaar, voor de bossteekmier 5 gebieden (Ballooërveld, Dwingelderveld, Wapserveld, Buurserzand en Cartierheide) en voor de gewone steekmier slechts 2 gebieden (Kampina en Leemputten Staverden).

5.2. Genetische diversiteit en inteelt

Uit de genetische analyse van de waardmieren blijkt dat de genetische variatie per locatie (H_s) significant verschilt tussen de soorten (ANOVA $F_{[2,20]} = 72,946$; $p < 0,001$). De totale genetische diversiteit is het hoogst voor de moerassteekmier ($H_t = 0,59$), dan voor de bossteekmier ($H_t = 0,41$) en het laagst voor de gewone steekmier ($H_t = 0,30$), zie Fig. 5-2 en Tab. 5-2. In tegenstelling tot de grote verschillen tussen soorten, verschilt de genetische variatie (H_s) binnen alle drie de soorten niet sterk tussen locaties (bijlage 4).

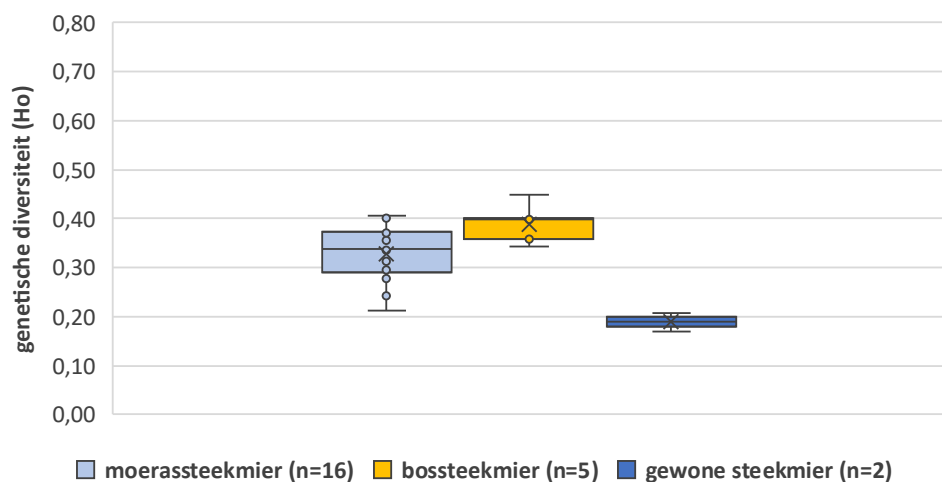


Figuur 5-2. De gemiddelde genetische diversiteit (H_s) per locatie voor de verschillende waardmiersoorten.

Tabel 5-2. Totale genetische diversiteit per soort uitgedrukt in het gemiddeld aantal allelen per locus (A), aantal effectieve allelen per locus (A_e), waargenomen heterozygositeit (H_o), verwachte heterozygositeit (H_s) en inteeltcoëfficiënt (G_{is}). Significante waarden voor G_{is} op basis van 9999 permutaties zijn aangegeven met een asterisk.

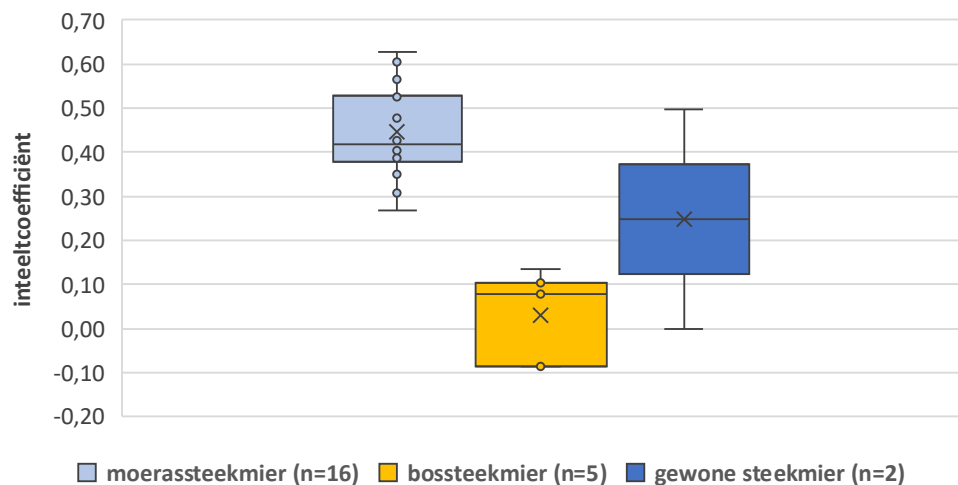
waardmiersoort	aantal nesten	aantal gebieden	A	A_e	H_o	H_s	G_{is}
moerassteekmier	283	16	8,20	2,923	0,326	0,599	0,449***
bossteekmier	42	5	3,75	1,922	0,390	0,403	0,033
gewone steekmier	16	2	2,20	1,321	0,168	0,300	0,438**

Wanneer de genetische diversiteit op basis van de waargenomen heterozygositeit (H_o) op dezelfde wijze weergegeven wordt voor de drie waardmiersoorten, dan zijn de verschillen tussen de gebieden per soort klein. Op basis van de waargenomen heterozygositeit (H_o) is er tussen de bos- en moerassteekmier geen verschil in genetische diversiteit (ANOVA $F_{[2,20]} = 9,573$; $p=0,001$) en is die van de gewone steekmier nog steeds het laagst (Fig. 5-3). De spreiding tussen gebieden is voor de moerassteekmier groter dan voor de andere twee soorten.



Figuur 5-3. De gemiddelde genetische diversiteit (H_o) per locatie voor de verschillende waardmiersoorten.

Op basis van de verhouding tussen de verwachte en de waargenomen heterozygositeit wordt de inteeltcoëfficiënt (G_{is}) berekend (Fig. 5-4). Deze geeft inzicht in de mate van verwantschap tussen individuen, en wanneer we aannemen dat alle werkers in één nest genetisch identiek zijn ook de verwantschap tussen kolonies/nesten in een populatie. De inteeltcoëfficiënt voor de bossteekmier wijkt niet significant af van nul ($G_{is} = 0,03$; $p > 0,05$). De waarden voor de moerassteekmier ($G_{is} = 0,449$; $p < 0,001$) en van de gewone steekmier ($G_{is} = 0,438$; $p = 0,02$) wijken wel significant af van nul. Dit suggereert dat er in deze soorten een verwantschap bestaat tussen de mieren nesten. De mate van inteelt per locatie is significant lager in de bossteekmier dan de andere twee waardmiersoorten (ANOVA $F_{[2,20]} = 19,363$; $p < 0,001$).



Figuur 5-4. De gemiddelde inteeltcoëfficiënt (G_{is}) per locatie voor de verschillende waardmiersoorten.

De moerassteekmier vertoont een groot overschot aan homozygoten in alle gebieden (en ook deellocaties). Dit geldt ook voor de gewone steekmier in populatie Kampina ($G_{is} = 0,497$; $p < 0,001$). Voor de andere locatie van de gewone steekmier kon dit niet op betrouwbare wijze getoetst worden, omdat er te weinig genotypen gevonden zijn. Een overschot aan homozygoten voor de moerassteekmier en gewone steekmier wijst erop dat de populaties inteelt vertonen als gevolg van weinig genetische uitwisseling met andere nesten of gebieden. Dit heeft ongetwijfeld te maken met de vaak gecompliceerde sociale koloniestructuur en overlevingsstrategieën van mierensoorten. Mieren nesten kunnen zich uitbreiden door middel van afsplitsing of door nieuwe vestiging van bevruchte vrouwtjes na bruidsvluchten, die lokaal kunnen zijn of hoog in de lucht een vermenging van allerlei andere kolonies. In het geval van de gewone steekmier kan de significante inteelt coëfficiënt het gevolg zijn van de vorming van superkolonies die zich lokaal afsplitsen. Mogelijk zijn de nesten die verzameld zijn in de Leemputten afkomstig van dezelfde kolonie.

5.3. Genetische populatiestructuur

De genetische variatie van de bossteekmier wordt vooral verklaard door variatie binnen individuen (89,2%) en veel minder door verschillen tussen nesten binnen een gebied (9,5%) of tussen de natuurgebieden (0,5%), zie Tab. 5-3. De verschillen tussen de nesten, de locaties en tussen de gebieden zijn op basis van de huidige gegevens niet significant. De bemonsterde gebieden bestrijken grotendeels de provincie Drenthe (Ballooërveld, Dwingelderveld en Wapserveld). De andere twee gebieden bevinden zich in Overijssel (Buurserzand) en Noord-Brabant (Cartierheide).

Tabel 5-3. Analyse van Moleculaire Variantie (AMOVA) per waardmiersoort. De tabel toont de waarden voor de verklaarde variantie (in %) per hiërarchisch niveau van binnen individuen, tussen individuen (nesten) binnen een locatie in een natuurgebied, tussen locaties binnen een natuurgebied en tussen de natuurgebieden. Significante waarden voor F op basis van 9999 permutaties zijn aangegeven met een asterisk. * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$ en *** = $P < 0,001$

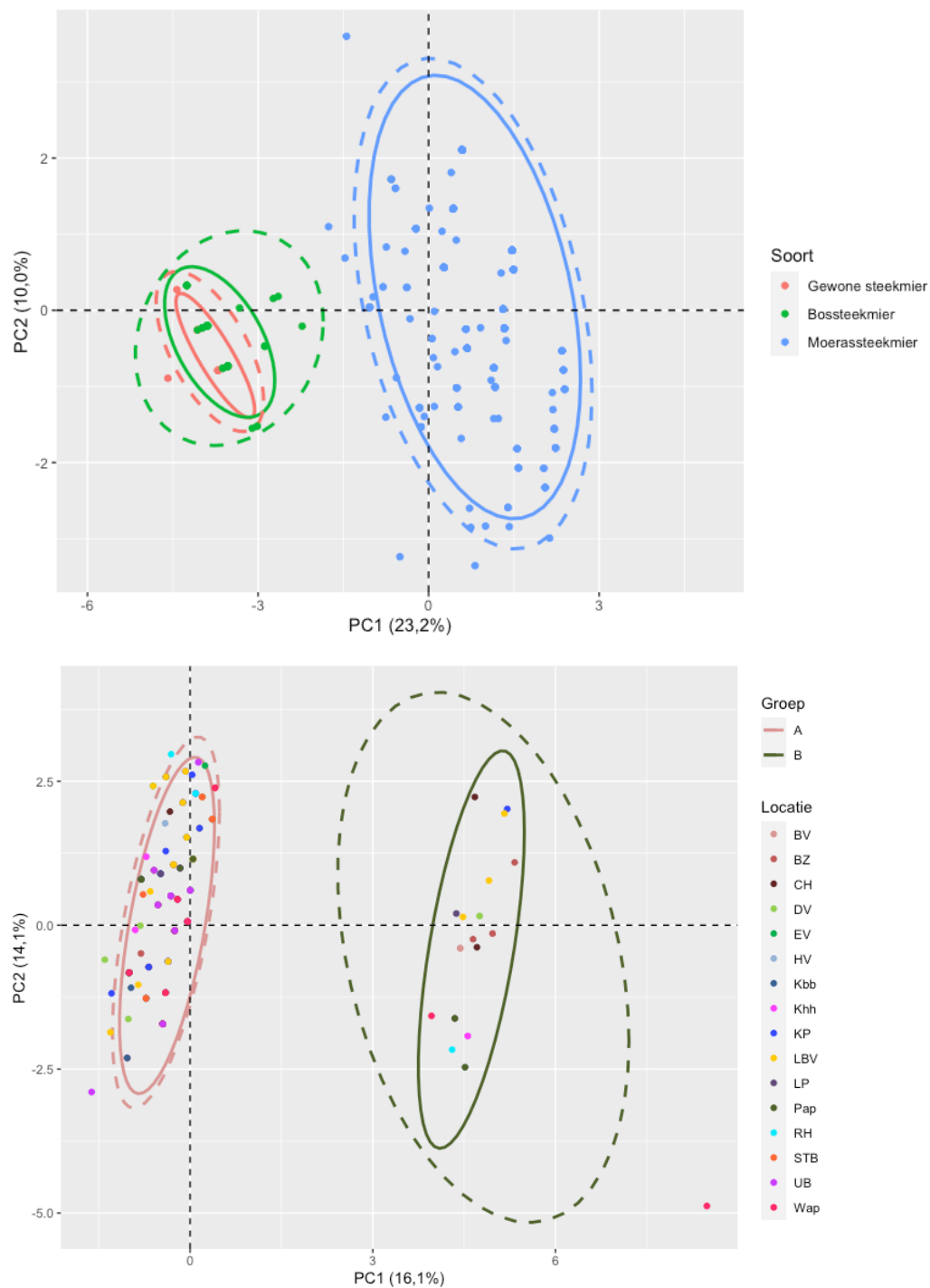
AMOVA		bossteekmier		moerassteekmier		gewone steekmier	
niveau	binnen	% variantie	F-waarde	% variantie	F-waarde	% variantie	F-waarde
binnen individuen		89,2%		54,9%	0,451	33,6%	0,664
tussen individuen	locatie	9,5%	0,104	38,9%	0,414***	25,8%	0,434*
tussen locaties	gebied	0,8%	0,367	3,4%	0,035**	-	-
tussen natuurgebieden	-	0,5%	0,559	2,8%	0,028	40,6%	0,406***

De genetische variatie van de moerassteekmier vertoont een totaal ander beeld. Hier wordt de genetische variatie ook deels verklaard door de variatie binnen individuen (54,7%), maar ook door sterke verschillen tussen nesten op een locatie (38,95%; $p < 0,001$) zie Tab. 5-3. De verschillen tussen locaties binnen een gebied zijn kleiner, (3,4%) maar wel significant ($p = 0,019$). Tussen gebieden is er nog weinig variatie en is ook niet significant (2,8%). Voor deze analyse zijn alleen gebieden met meerdere vlieglocaties per natuurgebied meegenomen in de analyse.

Bij de gewone steekmier bevindt zich juist de grootste variatie tussen gebieden (40,6%; $p < 0,001$) zie Tab. 5.3. Dit suggereert een sterk locatie-effect. Hierdoor verschilt deze soort sterk van de moerassteekmier en bossteekmier (Tab. 5-3). Op gebiedsniveau is er zeer sterke significante genetische differentiatie tussen Leemputten Staverden en Kampina ($G_t = 0,418$; $p < 0,001$). Er zijn geen onderlinge genetische verschillen tussen gebieden bij de moerassteekmier ($G_{st} = 0,012$; $p = 0,065$) en de bossteekmier ($G_{st} = -0,006$; $p \geq 0,53$). Onze bevindingen komen echter overeen met eerdere genetische studies naar de populatiestructuur van de bos- en gewone steekmier, waar de bossteekmier ook zeer lage waarden voor G_{st} liet zien en de genetische differentiatie tussen populaties van de gewone steekmier hoger was (Seppä & Pamilo 1995, Nash e.a. 2008, Leppänen e.a. 2012). Het verschil in genetische differentiatie suggereert dat de bos- en moerassteekmier betere verspreiders zijn dan de gewone steekmier.

Wanneer alle mieren op basis van hun onderlinge genetische verschillen worden geordend langs twee assen (variabelen), blijkt dat de clustering geheel samenvalt met de taxonomische indeling in twee soortgroepen (Fig. 5-5, boven). De eerste as (PC1) scheidt de *rubra*-groep duidelijk van de *scabrinodis*-groep. De zustersoorten, bossteekmier en gewone steekmier, beiden van de *rubra*-groep, overlappen grotendeels. Verdere structurering op populatieniveau is voor alle drie de mierensoorten niet gevonden. Op individueel niveau is er in de moerassteekmier wel een duidelijke scheiding in twee groepen te zien (Fig. 5-5, onder). In beide groepen bevinden zich mieren afkomstig uit verschillende populaties. Waarschijnlijk gaat het hier om twee verschillende verborgen soorten (cryptische soorten) die eerder zijn beschreven voor de moerassteekmier en waarvan het gezamenlijk op dezelfde locaties voorkomen ook in Nederland is aangetoond (Ebsen e.a. 2019). Mogelijk speelt de aanwezigheid van deze cryptische soorten bij de moerassteekmier een rol bij de genetische verschillen tussen nesten, maar dat zou dan specifiek onderzocht moeten worden.

Deze samen voorkomende verborgen soorten of ecotypen zijn elk aangepast aan drogere en nattere omstandigheden, wat zou kunnen verklaren waarom de moerassteekmier het in veel gebieden beter doet dan de bos- en gewone steekmier.



Figuur 5-5. Principale ComponentenAnalyse (PCA) op basis van drie van de vijf loci voor alle soorten (boven) en *M. scabrinodis* (onder). Beide assen (dimensies) representeren een combinatie van allelen die de verschillen in multilocus genotypen het best verklaren en waarlangs de individuen ruimtelijk worden weergegeven. De ellipsen geven het 95% betrouwbaarheidsinterval weer op basis van een t-verdeling (doorgetrokken lijn) en een normale verdeling (onderbroken lijn). BV = Balloërveld, BZ = Buurserzand, CH = Cartierheide, DV = Dwingelderveld, EV = Eexterveld, HV = Hoge Veluwe, Kbb = Kootwijkerbovenbos, Khh = Kruishaarheide, KP = De Kampina, LB = Luttenbergerven, LP = Leemputten, Pap = Papschot, RH = Regte Heide, SH = Strabrechtse Heide, UB = Uddeler Buurtveld, Wap = Wapserveld

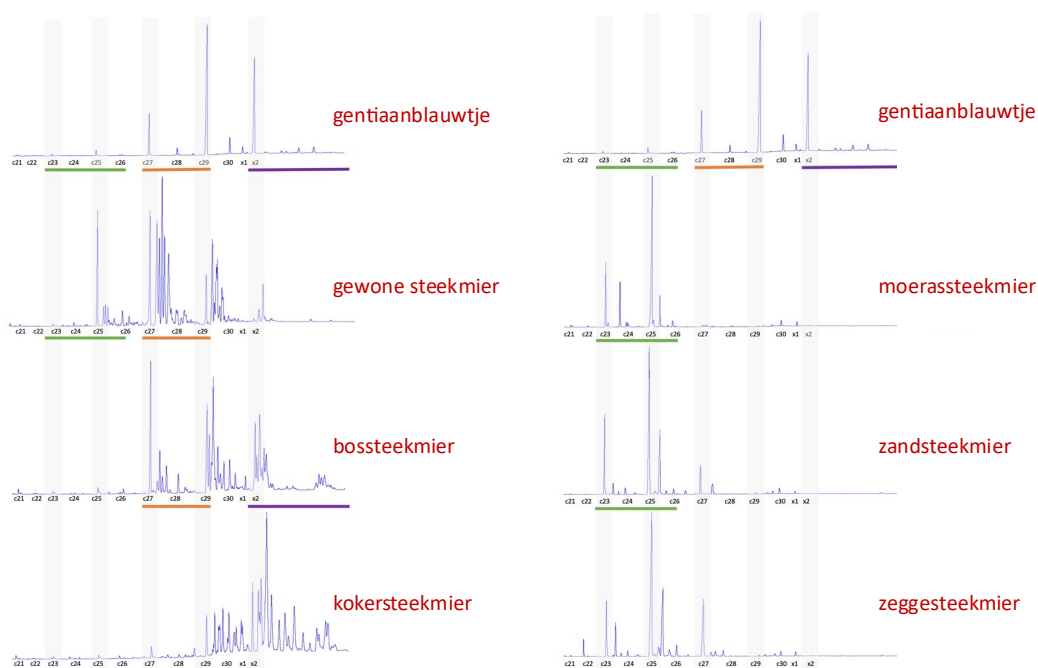
6. Chemisch-ecologische analyse mieren en rupsen

In de winter van 2020-2021 zijn de rupsen en mieren onderzocht op koolwaterstofprofielen m.b.v. een gaschromatograaf in het chemisch ecologisch lab van de afdeling Evolutie en Populatiebiologie (EPB) van het Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem Dynamica (IBED-UvA). In totaal zijn 587 analyses uitgevoerd, waarvan 111 van rupsen van het gentiaanblauwtje. De metingen van de waardmieren zijn voor de meeste locaties gebaseerd op 3 werksters per nest. Een overzicht van het aantal monsters per soort en locatie is te vinden in Tab. 5-1.

6.1. Chemische communicatie rups en waardmieren

De chemische samenstelling van de koolwaterstofprofielen is gekwantificeerd voor alle bemonsterde mierennesten. Doordat de koolwaterstofprofielen zeer soortspecifiek waren, bleken ze ook een goed determinatiekenmerk om de verschillende mierensoorten op naam te kunnen brengen. Naast de waardmiersoorten moerassteekmier, bossteekmier en gewone steekmier zijn ook de andere in gentiaanblauwtjespopulaties voorkomende soorten knooppieren meegenomen om ook hun chemisch profiel te duiden. Dit waren de zandsteekmier (*M. sabuleti*), zeggesteekmier (*M. gallienii*) en kokersteekmier (*M. schencki*).

De koolwaterstofprofielen van alle onderzochte steekmiersoorten bestonden voornamelijk uit enkele oneven koolwaterstofketens (alkanen C_{23} - C_{31}). Tussen de soorten bestond een duidelijk verschil in de lengte van deze ketens (Fig. 6-1). De profielen van de bossteekmier, gewone steekmier en kokersteekmier bevatten zeggesteekmier vooral uit korte ketens bestaan (C_{23} - C_{27} , Fig. 6-1 rechts). De koolwaterstofprofielen van de bossteekmier, gewone steekmier, en kokersteekmier zijn uit meer (complexe) componenten opgebouwd dan de profielen van de moerassteekmier, zandsteekmier en zeggesteekmier.



Figuur 5-1. Koolwaterstofprofielen van het gentiaanblauwtje (boven) en de verschillende steekmiersoorten. De onderzochte componenten (C_{23} tot en met C_{31}) zijn aangegeven met grijze balken.

De koolwaterstofprofielen op basis van de aan- en afwezigheid van de verschillende componenten (kwalitatief) waren karakteristiek voor de waardmiersoorten en verschilden niet tussen regio's. Binnen alle soorten verschilden wél de relatieve hoeveelheden van elke piek, met

zowel significante variatie tussen provincies, tussen gebieden, tussen mieren nesten binnen dezelfde locatie en tussen werksters binnen hetzelfde nest. De variatie was groter binnen de bos- en de gewone steekmier dan binnen de moerassteekmier. In tegenstelling tot de koolwaterstofprofielen van de waardmiersoorten, is het koolwaterstofprofiel van het gentiaanblauwtje betrekkelijk eenvoudig (Fig. 6-1). Ook voor het gentiaanblauwtje geldt dat de profielen steeds hetzelfde piekenpatroon vertonen, en dat er alleen verschillen zijn in de hoogtes van die pieken tussen individuen per locatie en per bloeistengel.

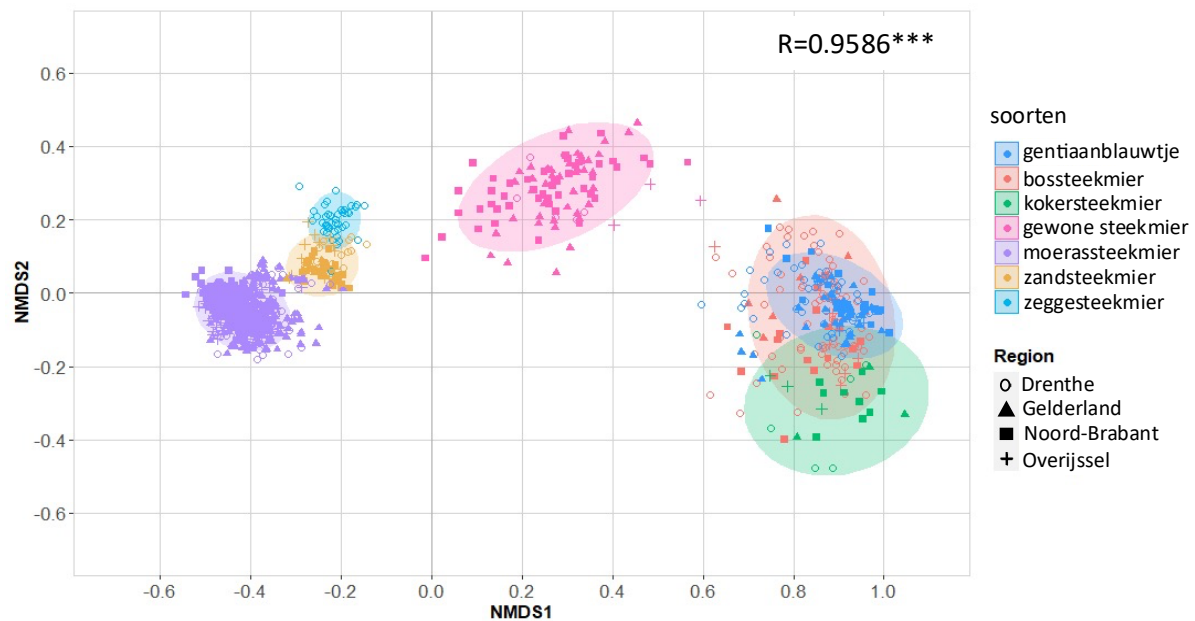
Uit een onderlinge vergelijking van de koolwaterstofprofielen van het gentiaanblauwtje en de drie waardmiersoorten blijkt dat het gentiaanblauwtje het meest overeenkomt met de bossteekmier, gevolgd door de koker- en de gewone steekmier (Tab. 6-1). Dit geldt zowel op landelijk niveau als voor alle provincies. Opvallend is dat het koolwaterstofprofiel van het gentiaanblauwtje geen enkele gelijkenis vertoont met het profiel van de moerassteekmier (Tab. 6-1). Verder valt op dat de overeenkomst tussen het gentiaanblauwtje en de bossteekmier groter is in de noordelijke provincies (Drenthe en Overijssel) dan in de zuidelijke (Gelderland en Noord-Brabant).

Tabel 6-1. Vergelijking (similariteit) tussen de koolwaterstofprofielen van het gentiaanblauwtje en de verschillende steekmiersoorten op nationaal niveau en per provincie (ANOSIM). De tabel toont de waarden voor de similariteitsindex $S (= 1 - R)$. Significante waarden voor S op basis van 999 permutaties zijn aangegeven met sterretjes.

niveau	bossteekmier (n=111)	kokersteekmier (n=21)	gewone steekmier (n=100)	moerassteekmier (n=516)
Landelijk	0,3465 ***	0,1230 ***	0,0014 ***	0 ***
Drenthe	0,4187 ***	0,0514 ***	0 ***	0 ***
Overijssel	0,3742 *	-	-	0 ***
Gelderland	0,1617 ***	0,1899 ***	0,0003 ***	0 ***
Noord-Brabant	0,2365 ***	0,1043 ***	0,0009 ***	0 ***

* = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$ en *** = $P < 0,001$

Omdat de koolwaterstofprofielen bestaan uit een groot aantal pieken (variabelen) analyseren we die niet piek voor piek, maar tegelijk met één multivariate test (Non-metric MultiDimensional Scaling, NMDS). Uit die analyse blijkt dat elke mierensoort een duidelijk gescheiden cluster vormt (Fig. 6-2). Er is een duidelijke overlap tussen de profielen van de rupsen van het gentiaanblauwtje met de bossteekmier (Fig. 6-2). De profielen van het gentiaanblauwtje overlappen echter met geen van de andere steekmiersoorten. Dit patroon is voor alle provincies gelijk en daarom worden aparte NMDS-plots voor de verschillende regio's in deze resultatensectie niet getoond.



Figuur 6-2. Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) op basis van de gelijkenis in koolwaterstofprofiel (Bray-Curtis afstanden, STRESS = 0,034). De correlatiecoëfficiënt $R=0.959$ is zeer significant ($P<0,001$) op basis van 999 permutaties.

6.2. Verschillen in chemische profielen binnen soorten

Veruit de meeste variatie in de koolwaterstofprofielen zit tussen de verschillende soorten (92,21%). Binnen de verschillende soorten zijn er echter ook nog significante verschillen tussen gebieden, gevolgd door verschillen tussen nesten, provincies en locaties binnen gebieden (Tab. 6-2). De verschillen tussen nesten zijn zeer waarschijnlijk veroorzaakt door de grote rol die koolwaterstofprofielen spelen in de nestherkenning door de mieren. Het gentiaanblauwtje vertoont de geringste ruimtelijke structurering, maar deze is nog steeds significant op alle niveaus. Een groot deel van de gevonden variatie (46%) kon niet worden verklaard, maar dat kan ook komen doordat we van deze soort veel minder monster (rupsen) konden analyseren (Tab. 6-2).

Tabel 6-2. Resultaten uit een PERMANOVA per soort en geeft de waarden voor de verklaarde variantie in % per niveau. Significante waarden voor de bijbehorende F op basis van 999 permutaties zijn aangegeven met sterretjes.

niveau	gentiaanblauwtje (n=111)	bossteekmier (n=111)	kokersteekmier (n=21)	gewone steekmier (n=100)	moerassteekmier (n=516)
tussen provincies	10,9***	8,2***	33,7**	13,5***	7,9***
tussen gebieden	17,5***	27,6***	24,2*	34,3***	27,0***
tussen locaties	12,8**	5,8*	-	5,6**	12,0***
onverklaard	58,8	58,4	42,1	46,6	53,1

* = $P<0,05$; ** = $P<0,01$ en *** = $P<0,001$

7. Conclusies

De sterke achteruitgang van het gentiaanblauwtje in Nederland van de afgelopen 25 jaar was aanleiding om naar nieuwe sleutelfactoren te zoeken die het tij moeten keren om de vlinder met haar bijzondere en complexe levenswijze te behouden. Eén van de factoren met een mogelijke sleutelrol is de afname van genetische diversiteit en toename van inteelt als gevolg van habitatfragmentatie en het verdwijnen van naburige populaties. Inteelt lijkt een kleinere rol te spelen, waarschijnlijk vanwege een voortplantingssysteem dat inteelt vermijdt, maar wanneer populaties van elkaar geïsoleerd raken, dan raken de vlinders uiteindelijk steeds meer aan elkaar verwant. Dit wordt mogelijk versterkt doordat vlinders kort leven en daardoor een beperkte partnerkeuze hebben waardoor ze maar met één mannetje paren. Een tweede en mogelijk nóg belangrijkere sleutelfactor voor de overleving is de aanwezigheid van de juiste waardmier en adaptatie van de rupsen in het nest. Het gentiaanblauwtje heeft een koekoeksstrategie en rupsen zijn dus 100% afhankelijk van de verzorging door de juiste gastheer. Hiervoor is volledige integratie in het waardmiernest zeer waarschijnlijk van groot belang. Deze zeer belangrijke fase in de levenscyclus heeft in Nederland nog weinig aandacht gehad. Uiteraard is de aanwezigheid van de klokjesgentiaan net zo belangrijk, maar hier is al veel onderzoek aan gedaan (Oostermeijer e.a. 1994, 1996, 2003; Oostermeijer 2000). Methoden voor het versterken en herintroduceren van deze waardplant zijn al in de jaren '90 goed onderzocht en zijn sindsdien met succes door terreinbeheerders met hulp van de Blauwe Brigade toegepast.

7.1. Habitatkwaliteit

Eerder onderzoek naar de overleving van de populaties van het gentiaanblauwtje tussen 1990 en 1998-1999 (Wallis de Vries, 2004) liet zien dat de overleving significant hoger was in grotere heidegebieden, met grote groeiplaatsen van de waardplant klokjesgentiaan, een behoorlijke dichtheid aan gentianen en een hoge presentie van waardmieren. Bovendien overleefden populaties beter in een verbonden metapopulatie dan in isolatie. De achteruitgang van het aantal populaties is onverminderd doorgegaan. De overgebleven populaties zijn op één na allemaal verbonden in een grotere metapopulatie of een restant daarvan. Alleen de populatie van het Luttenbergerven is al meer dan 50 jaar geïsoleerd geweest, maar hier is gelukkig hard gewerkt aan habitattherstel en uitbreiding. Het is ook het enige gebied waar het gentiaanblauwtje nog samen voorkomt met de natte schraallandsoorten aardbeivlinder en zilveren maan.

Dit onderzoek heeft een drietal nieuwe inzichten opgeleverd over de geschiktheid van habitats voor het gentiaanblauwtje. Allereerst is de kwaliteit van de waardplant belangrijk gebleken. De overleving tussen 2000 en 2017 was hoger bij een groter aandeel klokjesgentianen met meer bloemknoppen, grote en vitale planten dus. Dit betekent dat groeiplaatsen met veel gentianen niet zonder meer geschikt zijn. Jonge gentianen en gentianen op diep geplagde en langdurig inunderende dan wel droogtegevoelige standplaatsen zijn dus minder geschikt als waardplant dan oudere gentianen op goed ontwikkelde bodem met gevestigde vegetatie, waarbij de kwaliteit zowel door overstroming in het groeiseizoen als door langdurige droogte te lijden heeft.

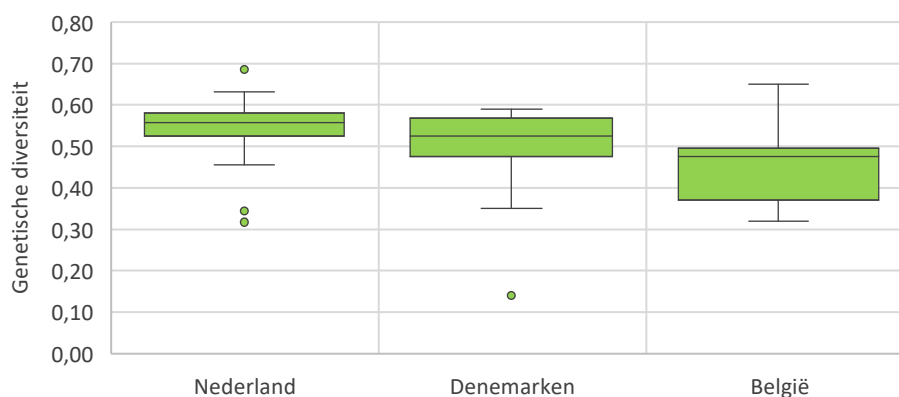
Een tweede nieuw inzicht is dat de bepalende factoren voor habitatkwaliteit kunnen veranderen in de tijd. De overleving van de gentiaanblauwtjes populaties tussen 2000 en 2017 werd vooral bepaald door de oppervlakte en kwaliteit van de waardplantpopulatie, terwijl de overleving ná 2017 juist samenhang met het voorkomen van de primaire waardmier, de bossteekmier, en daarmee concurrerende mieren, met name weg- en humusmier. Het lijkt erop dat in de periode 2018-2022, met extreme zomerdroogte in vier van de vijf jaren, de concurrentie en mogelijk ook directe predatie op de rupsen door weg- en humusmier belangrijker is geworden. Ook is met name de bossteekmier waarschijnlijk gevoelig voor hitte en droogte-extremen. Het zo goed mogelijk opvangen hiervan vormt dus een steeds belangrijker uitdaging.

Een derde inzicht uit dit onderzoek is dat de bossteekmier als belangrijke waardmier naar voren komt, terwijl de vaak algemenere moerassteekmier niet significant bijdroeg aan de overleving van de populaties van het gentiaanblauwtje. Dit is goed te begrijpen vanuit de veel grotere chemische overeenkomsten tussen de rupsen van het gentiaanblauwtje en de bossteekmier dan met de moerassteekmier (par. 7.3). Dit wil overigens niet zeggen dat de moerassteekmier als waardmier geheel onbelangrijk is, maar wel minder betrouwbaar. Mogelijk lijdt dat vooral in tijden van hoge stress door concurrerende mieren en klimaatextremen tot het uitsterven van populaties waarin de bossteekmier (vrijwel) ontbreekt en de moerassteekmier geen goed alternatief biedt.

Tenslotte bevestigt dit onderzoek de bevindingen van eerder onderzoek dat behoud van habitatkwaliteit voor het gentiaanblauwtje een zaak is van herstel van leefgebied op landschapsschaal en maatwerk in beheer op microschaal. Op landschapsschaal moet het gentiaanblauwtje een metapopulatie kunnen vormen en moet daartoe de waterhuishouding op orde zijn. Op microschaal moet het vegetatiebeheer enerzijds intensief genoeg zijn om vergrassing en boomopslag te voorkomen en te zorgen voor periodieke verjonging van klokjesgentianen en anderzijds moet het extensief zijn voor een goede ontwikkeling van gevestigde gentianen en een goed microhabitat voor de bossteekmier.

7.2. Genetische populatiestructuur

De genetische populatiestructuur is in 2017 onderzocht in het Dwingelderveld en de Hoge Veluwe (VandenBroeck e.a. 2017), maar de overige 12 gebieden konden destijds niet worden onderzocht. Door de momenteel sterke afname en hoge kans op uitsterven konden drie van de resterende gebieden (Buurserzand (OV), Kruishaarheide (GLD) en Papschot (NB)) niet meer onderzocht worden. Op deze locaties werden geen vlinders waargenomen, alleen nog zeer lage aantallen eitjes. Ondanks deze continue achteruitgang van het aantal vlieglocaties en het uiteenvallen van metapopulaties is het hoopgevend dat de genetische diversiteit op de meeste locaties van het gentiaanblauwtje nog steeds vrij hoog is. In vergelijking met de buurlanden Denemarken (Boe e.a. 2022) en België (VandenBroeck e.a. 2017) is de genetische diversiteit (H_s) van de Nederlandse populaties gemiddeld genomen gelijk aan de Deense maar hoger dan de Belgische (Kruskal Wallis, $p=0,039$). Er is geen verschil tussen Denemarken en België (Fig. 7-1).



Figuur 7-1. Weergave van de genetische diversiteit (H_s) van het gentiaanblauwtje van Nederland, Denemarken en België.

Binnen Nederland zijn er echter twee locaties waar wél duidelijk een verlies van genetische diversiteit heeft plaatsgevonden en dat zijn Kootwijkerbovenbosch en Kampina (Fig. 7-1), maar ook de diversiteit van de populatie op Strabrechtse Heide en Luttenbergerven is relatief laag. De sterke reductie van de populatiegrootte in de Kampina heeft duidelijk geleid tot genetische erosie maar ook tot een hogere verwantschap tussen de vlinders. Dit werd niet gevonden bij Kootwijkerbovenbosch.

Een hogere verwantschap kan ontstaan doordat één of enkele vlinders in een beperkt deel van hun leefgebied eitjes afzetten waardoor het overgebleven cohort vlinders afkomstig is van een beperkt aantal ouders. De volgende generatie is dan geen willekeurige steekproef uit de hele populatie meer. De hoge verwantschap tussen vlinders die op dezelfde dag gevangen zijn, zoals in Eexterveld West en Leemputten Zuid, suggereert dat binnen de hele vliegperiode van het gentiaanblauwtje periodiek hoge verwantschap kan voorkomen. Het is niet bekend of paring tussen nauwverwante individuen van het gentiaanblauwtje ook leidt tot inteeltdepressie, die zich kan uiten als kleinere vlinders, een lagere eiproductie, minder goed uitkomen van eitjes of slechtere groei en hogere sterfte van de rupsen (Nieminen e.a. 2001). Het kan ook een tijdelijke situatie zijn als binnen de korte adulte fase van de vlinders uitwisseling plaatsvindt tussen meerdere deelpopulaties binnen hetzelfde leefgebied. Dit is mogelijk in de gebieden Eexterveld en Leemputten. Uitwisseling tussen verschillende natuurgebieden is zeer onwaarschijnlijk gezien de hier waargenomen hoge genetische differentiatie.

Dat de situatie zeer ernstig is, blijkt uit het feit dat tijdens dit driejarig onderzoek drie populaties zijn uitgestorven (Kootwijkerbovenbosch, Buurserzand en Papschot). Elke populatie die verdwijnt betekent een aderlating voor de genetische diversiteit van de soort. Gelukkig zijn er soms ook positieve gebeurtenissen omtrent het gentiaanblauwtje die aantonen dat er potentieel bestaat om zich in andere gebieden te vestigen. Uit het genetisch onderzoek blijkt dat de tussen 2010 en 2014 nieuw ontdekte populatie op het Ballooërveld genetisch is samengesteld uit Ballooërveld Zuid en Eexterveld. Beide natuurgebieden liggen zo'n 3 kilometer uit elkaar. Mogelijk hebben de recente natuurontwikkeling in beekdal van Gasterse Diep bijgedragen aan de uitwisselingskansen, doordat er in dit gebied nectarplanten van het gentiaanblauwtje voorkomen, zoals dophei. Binnen het gebied komt ook klokjesgentiaan voor, maar daarop zijn nog geen eitjes waargenomen (pers. comm. Harry Offringa, SBB). Het is niet bekend of de waardmieren in het gebied voorkomen. Binnen de onderzoeksperiode is ook melding gemaakt van eitjes ten zuiden van de N33 onder het Ballooërveld Zuid en Eexterveld (pers. comm. Bert Versluys, SBB). Dit toont aan dat er nog veerkracht aanwezig is, en dat vlinders zich elders kunnen vestigen als daar kansen aanwezig zijn. Uiteraard moeten zowel de juiste waardmier (bossteekmier) als de waardplant aanwezig zijn.

7.3. Chemische communicatie rups en waardmieren

Uit het chemisch onderzoek blijkt dat de koolwaterstofprofielen van het gentiaanblauwtje en alle onderzochte steekmiersoorten zeer soortspecifiek zijn en kwalitatief geen regionale verschillen vertonen. Deze resultaten komen overeen met eerder onderzoek en laten zien dat de koolwaterstofprofielen van de steekmiersoorten binnen zelfs op grotere geografische afstanden in Europa en ondanks de verschillende milieuomstandigheden stabiel blijven (Elmes e.a. 2002; Guillem e.a. 2016). De koolwaterstofprofielen verschillen echter wél kwantitatief, d.w.z. in relatieve hoeveelheden van de verschillende componenten. Het is bekend dat deze intraspecifieke verschillen worden gebruikt voor nestherkenning (Elmes e.a. 2002; Guillem e.a. 2016) en ze zijn dan ook duidelijk aanwezig in de steekmiersoorten dan in het gentiaanblauwtje.

In Nederland overlapt het koolwaterstofprofiel van het gentiaanblauwtje voor bijna 100% met die van de bossteekmier en voor een klein deel ook met die van de kokersteekmier (de waardmier van het berggentiaanblauwtje). Het koolwaterstofprofiel overlapt niet met de zeer nauwverwante gewone steekmier en al helemaal niet met die van de moerassteekmier. Op basis van het koolwaterstofprofiel is de bossteekmier dus zeer duidelijk de beste waardmier van het gentiaanblauwtje. Dit resultaat wordt ondersteund door resultaten uit eerder onderzoek met huiven over mierennesten, uitgevoerd op een beperkt aantal locaties in Nederland, waarbij het overgrote deel van de vlinders uit nesten van de bossteekmier kwam en nauwelijks uit die van de moerassteekmier (Hofland en Broekhans 1992, Fehse en Borst 1994, Feenstra en van der Hidde

1998). Ook uit studies waarin door uitgraven van mierennesten gezocht is naar de aanwezigheid van rupsen en/of poppen van het gentiaanblauwtje, bleek dat in Nederland de bossteekmier de voornaamste gastheer was (Tartally e.a. 2019). Er werden geen poppen of rupsen in nesten van moerassteekmier aangetroffen maar soms wel in die van de gewone steekmier. Zowel het veld- als het chemisch-ecologische onderzoek wijzen er dus op dat de bossteekmier de primaire waardmier is van het gentiaanblauwtje. Dit is zeer belangrijke informatie en mogelijk de belangrijkste sleutelfactor om te sturen in het beheer voor de overleving van deze soort.

Zoals hierboven al blijkt is het adoptieproces niet zo eenduidig, want rupsen van het gentiaanblauwtje kunnen nog steeds door verschillende steekmiersoorten meegenomen worden. In een klein adoptie-experiment met 7 rupsen in het Kootwijkerbovenbosch werden de rupsen even snel door zowel de gewone als de moerassteekmier meegenomen. De bossteekmier was hier niet aanwezig. Indien de rups ook goed zou kunnen integreren en verzorgd zou worden in nesten van de moerassteekmier, die bijna overal in grotere aantallen wordt aangetroffen, zou dit de landelijke afname van het gentiaanblauwtje niet verklaren. De sterke overlap in koolwaterstoffen met de bossteekmier in Nederland speelt zeer waarschijnlijk een belangrijke rol bij verdere integratie en hogere overleving en betere groei in het mierennest. Deze 'post-adoptie' chemische camouflage is eerder aangetoond bij het berggentiaanblauwtje (Akino e.a. 1999; Schlick-Steiner e.a. 2004).

Binnen de verspreiding van het gentiaanblauwtje in Europa zijn verschillende steekmiersoorten als gastheer gevonden (Elmes e.a. 1998; Als e.a. 2002; Nash e.a. 2008) met de moerassteekmier als voornaamste waardmier in het zuidoosten (Frankrijk en Spanje), bossteekmier in het noordwesten (Nederland, Denemarken, Zweden) en gewone steekmier alleen in het noorden (Denemarken en Zweden). In Nederland vonden wij maar één stabiel (pre-adoptie) koolwaterstofprofiel. Er zullen in Nederland incidenteel best rupsen in nesten van de moeras- en gewone steekmier kunnen overleven wanneer de lokale omstandigheden gunstig zijn voor de overleving van de mierenkolonie. Bij het berggentiaanblauwtje is aangetoond dat de overleving van rupsen bij stress (bijv. voedselgebrek) hoger is in nesten van de primaire waardmier dan in chemisch minder of niet overeenkomende steekmieren (Elmes e.a. 2004). Hoewel niet onderzocht, geldt dit mogelijk ook voor het gentiaanblauwtje.

Het koolwaterstofprofiel van de waardmieren verschilt aanzienlijk tussen deellocaties binnen gebieden, tussen gebieden en tussen provincies, maar die van het gentiaanblauwtje veel minder. Mogelijk is het gentiaanblauwtje minder gastheerspecifiek zodat de mogelijkheid openblijft om te kunnen overleven in nesten van een andere steekmiersoort. Dat zou de overlevingskansen in een terrein uiteraard vergroten, zeker wanneer de optimale waardmier ontbreekt maar de omstandigheden voor de andere steekmieren gunstig zijn.

7.4. Aanwezigheid waardmieren en ecologische kennis

Opvallend was het verschil in aanwezigheid van de drie potentiële waardmiersoorten op de verschillende onderzoekslocaties. De moerassteekmier werd nagenoeg overal gevonden, maar de bos- en gewone steekmier niet. Dit resultaat komt grotendeels overeen met de vangbuismethode die door de Vlinderstichting is gebruikt. Doordat er voor het koolwaterstofonderzoek levende mieren nodig waren, werd al snel duidelijk dat in korte, open heidevegetatie of oude plagstroken nauwelijks tot geen mierennesten gevonden werden. De nesten worden vooral gebouwd in vegetaties die onbeheerd lijken met horsten pijpenstrootje, al dan niet gecombineerd met struikhei, dophei en/of heideklauwtjesmos. Beheer dat gericht is op terugdringen van pijpenstrootje, zoals maaien en chopperen op grote schaal (>1m²) leidt tot ongunstige habitatomstandigheden voor de primaire waardmier en dat heeft direct gevolgen voor de overleving van het gentiaanblauwtje (zie ook paragraaf 3.3.3). Wanneer de vegetatie open en structuurarm is, ontstaat een droger microklimaat doordat de bodem door directe instraling van

de zon sneller opwarmt en uitdroogt. Uit de literatuur blijkt dat de bossteekmier juist koelere en vochtiger standplaatsen prefereert dan de moeras- en gewone steekmier, althans in Denemarken (Elmes e.a. 1998). Behalve de verandering van het microklimaat verdwijnen ook structuren voor het bouwen van nesten en wordt de habitat bij verstoring geschikter voor andere mierensoorten, zoals de zwarte wegmier (zie paragraaf 3.2).

De aanwezigheid van de waardmieren wordt niet bepaald door het gentiaanblauwtje en ze kunnen zich probleemloos elders in een gebied vestigen en dus ook op plekken waar geen klokjesgentiaan groeit. Belangrijke redenen voor verhuizen zijn een ongunstig microklimaat en/of voedselgebrek. Dit leidt tot een ruimtelijke mismatch tussen gentiaanblauwtje en waardmier. Van de hier onderzochte waardmiersoorten is de kans op een mismatch met de bossteekmier het grootst, omdat deze zich voornamelijk voortplant via bruidsvluchten en steeds nieuwe kolonies of nesten moet stichten. De genetische populatiestructuur die we vonden, toont dit ook aan, want er is geen genetische differentiatie tussen nesten in een gebied en ook niet tussen gebieden. Dit is eerder gevonden voor de bossteekmier in Denemarken door Nash e.a. (2008). Bovendien vertonen de nesten van de bossteekmier geen sterke onderlinge verwantschap op basis van de inteeltcoëfficiëntwaarden. Hiermee onderscheidt de bossteekmier zich van de andere twee steekmieren, de moeras- en gewone steekmier. Helaas zijn deze resultaten beschikbaar voor slechts vijf gebieden, waarvan er drie in Drenthe liggen.

Voor het behoud van het gentiaanblauwtje is het essentieel om de randvoorwaarden voor de nestecologie van waardmieren te onderzoeken in relatie tot de ecologische omstandigheden op landschapniveau en de beheermaatregelen. Indien er inderdaad een verschuiving optreedt van een vochtig en koel naar een warmer en droger habitat, dan verandert daardoor ook de beschikbaarheid van de meest geschikte waardmierensoort. Helemaal geen beheer is uiteraard geen optie, maar een lagere intensiteit of frequentie van beheer is niet direct een bedreiging. Klokjesgentiaan heeft voor verjonging open plekken nodig, maar deze hoeven niet jaarlijks gemaakt te worden (Oostermeijer 2000). Het beheer vergt vooral kleinschalig maatwerk waarbij zoveel mogelijk rekening gehouden wordt met de nestgelegenheid in de buurt van oudere, grotere klokjesgentiaanplanten. Beiden vinden we vooral in de ruigere vegetaties.

8. Populatieherstel of herintroductie is complex

Herstel of herintroductie van het gentiaanblauwtje is complex, want de samenhang tussen verschillende factoren moet kloppen. Deze samenhang betreft de kwaliteit van de leefomgeving op zowel abiotisch als biotisch niveau. Het gentiaanblauwtje stelt hoge eisen aan zijn leefomgeving, waarbij de kwaliteitseisen voor zowel de waardplant (klokjesgentiaan) als de gastheer (bossteekmier) op orde moeten zijn. Aan de klokjesgentiaan is al veel onderzoek gedaan de afgelopen 30 jaar en er is ook veel informatie aanwezig en ervaring opgedaan m.b.t. de herstelmaatregelen voor die soort, maar het beheer dat nodig is voor de waardmier is tot nu toe onderbelicht gebleven. Zo bevat de recent opgestelde beslisboom voor herintroductie nog enkele essentiële punten die op basis van dit onderzoek herzien moeten worden. Ten eerste kan de moerassteekmier niet als betrouwbare waardmier worden gezien. Terreinen waar alleen deze mierensoort voorkomt zijn niet geschikt voor herintroductie van het gentiaanblauwtje, want naar alle waarschijnlijkheid is de overleving in zo'n gebied te laag voor het opbouwen van een duurzaam levensvatbare populatie. Ten tweede moet er bij het beheer meer rekening gehouden worden met de nestecologie van de bossteekmier. Dat is een factor waar we nog te weinig kennis van hebben. Ten derde de aanbevelingen voor de keuze van bronpopulaties, die het beste mede gebaseerd kan worden op chemische overeenkomst tussen de rupsen en de bossteekmieren in het doelgebied, omdat die factor de overlevingskans sterk beïnvloedt.

In geïsoleerde gebieden moet vóórdat herintroductie overwogen kan worden, ingezet worden op verbinding met naburige gebieden. Uit het onderzoek is nu bekend dat genetische uitwisseling binnen een straal van drie kilometer tot de mogelijkheden behoort. Dit zal dan meer incidenteel zijn i.p.v. regelmatig. Deze verbindingen worden bij voorkeur zó ontwikkeld dat het tussenliggende habitat uiteindelijk lijkt op die in de brongebieden. Maar al in de eerste fase van ontwikkeling kunnen natuurontwikkelingsgebieden functioneren als *stepping stone* om uitwisseling tussen populaties te faciliteren. Tussenliggende terreinen hoeven niet per se optimaal habitat voor het gentiaanblauwtje te vormen; het gaat er vooral om dat het landschap geen barrières bevat en geleiding biedt, en liefst ook nectarbronnen om migrerende vlinders van voldoende energie te voorzien om langere afstanden af te kunnen leggen.

Een voor de hand liggende vereiste voor herintroductie van het gentiaanblauwtje is een levensvatbare populatie van de klokjesgentiaan, die alle zones in de hoogtetradiënt inneemt. Bij het zaaien van klokjesgentiaan dient wel rekening gehouden te worden dat het zaad afkomstig is van genetisch diverse populatie(s) en dat rekening gehouden wordt met de herkomst. Dus niet dat zaden afkomstig van heischraal grasland verplaatst worden naar het heidemilieu en andersom in verband met verschillende ecotypen. Men moet er rekening mee houden dat het tenminste vijf jaar duurt voordat de planten voldoende bloestengels kunnen maken. Voor het behoud van de klokjesgentiaan is het beheer duidelijk, dus kan deze belangrijke voorwaarde voor de overleving goed hersteld worden. Dit geldt voor bestaande populaties die genetisch versterkt moeten worden.

Uit de chemische analyse blijkt duidelijk dat de bossteekmier de primaire waardmier van het gentiaanblauwtje is, hoewel deze soort dus niet op alle bestaande locaties even talrijk aanwezig is of zelfs geheel afwezig lijkt. Zonder waardmieren is het niet zinvol om vlinders naar deze gebieden over te brengen. Over de nestecologie in relatie tot de beheermaatregelen is nog zeer weinig bekend. Het is bekend dat soorten die behoren tot het geslacht van de knooppmieren (*Myrmica*) een structuur (skelet) nodig hebben om hun nest in te bouwen, dat de verschillende waardmieren andere ecologische eisen stellen aan hun habitat. Door de huidige stikstofdepositie, verzuring, vergrassing en verdroging en de daarvoor voorgestelde maatregelen is er nog weinig aandacht geweest hoe de mierenfauna hierop reageert. Dit zal eerst opgehelderd moeten worden.

Voor de overleving van het gentiaanblauwtje op lange termijn is het essentieel dat de milieuomstandigheden dus koeler en vochtiger moeten worden, zodat de bossteekmier weer toeneemt, óf de vlinder moet haar koolwaterstofprofiel aanpassen aan de gewone of zelfs de moerassteekmier. De eerstgenoemde uitweg is mogelijk te bewerkstelligen door herstelbeheer, maar wordt door klimaatverandering wel ernstig bemoeilijkt. De tweede oplossing is o.m. afhankelijk van de in populaties aanwezige genetische diversiteit, en vraagt meerdere generaties natuurlijke selectie. De vraag is of die tijd er – gezien de afname van het aantal populaties en de populatiegroottes – nog wel is.

9. Aanbevelingen voor inrichting en beheer

De aanbevelingen voor behoud en herstel van leefgebied voor het gentiaanblauwtje verschillen per populatie. Gebiedspecifieke aanbevelingen zijn in Hoofdstuk 10 opgenomen. In zijn algemeenheid kunnen op basis van de met het huidige onderzoek uitgebreide kennis de volgende richtlijnen worden gegeven (Wallis de Vries & Limpens 2020; Wallis de Vries e.a. 2021).

Op **landschapsschaal** is het cruciaal om te werken aan een netwerk van samenhangende leefgebieden binnen overbrugbare afstanden van ca. 500 meter tot hooguit 2 kilometer. Geschikte leefgebieden bestaan vaak uit plekken van beperkte omvang, omdat ze liggen op gradiënten in hoogte en grondwaterinvloed. Systeemherstel is daarbij heel belangrijk: het bestrijden van verdroging, waardoor de grondwaterstanden in de schijnspegellaagten hoger en stabiel worden en ook de standplaatsen hoger op de gradiënt natter worden. Behalve het voorkomen van drainage door verlaagde waterpeilen rondom natuurgebieden is het ook zaak om interne drainage te beperken door het dempen van sloten en greppels, die het lokaal 'opbollen' van de grondwaterspiegel belemmeren. Deze interne drainage wordt vaak onderschat en het simpelweg blokkeren van de waterafvoer met een stuw is niet zonder meer afdoende: het verondiepen of dempen van greppels is essentieel. Zowel voor de klokjesgentiaan als voor de waardmieren, zeker de bossteekmier, is hydrologisch herstel cruciaal.

Als **leefgebied** voor het gentiaanblauwtje moet breed worden gekeken. Niet alleen de natte heide moet worden beschouwd, maar juist ook vochtig heischraal grasland (zoals de Staverdense Leemputten) of nat schraalland (zoals het Luttenbergerven, de laatste plek waar het gentiaanblauwtje nog samen voorkomt met de aardbeivlinder en de zilveren maan). Zeker in tijden van klimaatextremen is de spreiding over deze verschillende leefgebieden des te belangrijker. Rond het Drentse Balloërveld en Doldersummer en Wapserveld, de flanken van de Veluwe en de overgangen tussen de heiden en beekdalen in Noord-Brabant liggen daarvoor zeker kansen. En ook in Twente is die potentie aanwezig voor een herintroductie op termijn.

Bij het **vegetatiebeheer** moet onderscheid worden gemaakt tussen behoud en herstel. Onder invloed van stikstofdepositie zijn bestrijding van bodemverzuring en van vergrassing met pijpenstrootje extra moeilijk, omdat de maatregelen al snel te ingrijpend zijn en voor het gentiaanblauwtje en de waardmieren funest kunnen uitpakken. Kleinschalige uitvoering en gefaseerde uitvoering over een reeks van jaren zijn daarom essentieel.

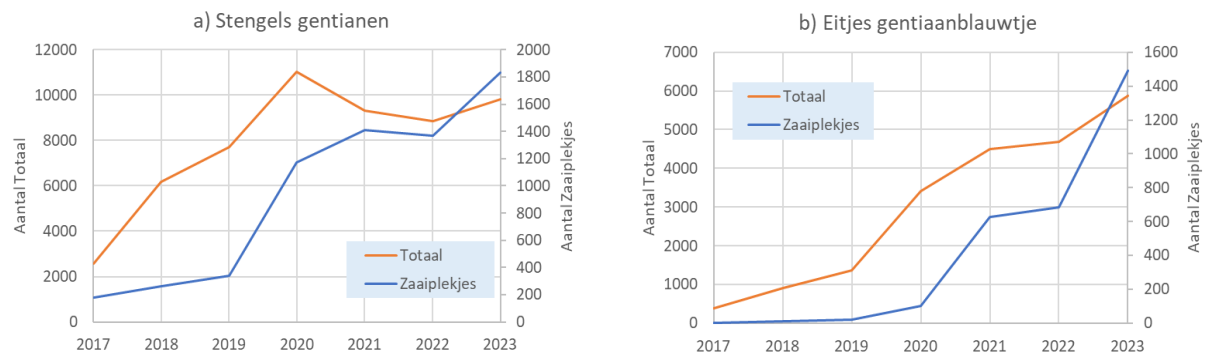
Kleinschalige herstelmaatregelen zijn vooral nodig wanneer klokjesgentianen ontbreken of pijpenstrootje zodanig dominant wordt dat ze overgroeid raken. Het abundant voorkomen van pijpenstrootje is op zich een natuurlijk gegeven. De waardmieren maken hun nesten vaak in pollen van pijpenstrootje, dus vergrassing is pas een probleem wanneer het extreme vormen aanneemt.

Kleinschalig herstel kan gerealiseerd door het uitvoeren van een gradiëntenbeheer, waarbij haaks op de gradiënt wordt gehopperd (eigenlijk: diep gemaaid) of handmatig (ondiep!) geplagd met behoud van de organische laag om te voorkomen dat een complete overgang in een keer wordt aangepakt. Ook met een bosmaaier kan dit worden bewerkstelligd. Bij de schaal van uitvoering moet eerder in vierkante decimeters of vierkante meters worden gedacht dan aan tientallen tot honderden vierkante meters! De ervaringen van de Blauwe Brigade op Kampina laten zien dat dit effectief is: na de start van hun kleinschalige aanpak in 2014 is het aandeel eitjes op de aangepakte plekken in 2023 gestegen tot 25% van alle getelde eitjes voor de hele populatie (Fig. 9-1).

Ondiep werken over de hoogtegradiënt is hierbij des te belangrijker om 'badkuipjes' te voorkomen waarin de gentianen of anders wel de daaruit kruipende rupsen kunnen verdrinken. Het machinale 'visgraat plagen' over de hoogtegradiënt is helaas weinig succesvol gebleken,

waarschijnlijk ook omdat de brede banen zorgen voor meer oppervlakkige afstroming en daarmee voor sterkere verdroging.

Gezien de bodemverzuring is voorts een lichte bekalking (dologran, ca. 200 g/m²) vaak aan te bevelen om de kieming en vestiging van gentianen te bevorderen. Ten slotte is het uitzaaien van klokjesgentianen (uit lokaal verzameld zaad) op de gemaakte open plekkjes effectief en vaak ook noodzakelijk gebleken.



Figuur 9-1. Ontwikkeling van a) het aantal bloeistengels van klokjesgentianen en b) aantal eitjes van het gentiaanblauwtje op Kampina op zaaiplekjes van de Blauwe Brigade (30 locaties sinds 2014) in vergelijking met de totale telling van de hele populatie door B. en R. van Rijswijk.

Bij het **reguliere beheer** is op natte heide extensieve begrazing gebruikelijk en binnen randvoorwaarden ook aan te bevelen vanwege de structuurvariatie die hierdoor wordt bewerkstelligd. De randen van vee- of wildpaadjes vormen goede plekken waar gentianen kunnen verjongen. Wroetplekken van wilde zwijnen bieden soms ook een natuurlijk equivalent van plagen, waar gentianen zich goed ontwikkelen.

Echter, bij begrazing moeten negatieve invloeden worden voorkomen, met daarvoor de volgende richtlijnen:

- extensieve begrazing alleen toepassen in grote heidegebieden en met lage veebezetting door runderen of paarden (laat de dichtheid bepalen niet door de totale oppervlakte, maar door de oppervlakte grasland, waarbij in gunstige jaren 1 GVE per 4,6 ha matig voedselrijk grasland aangehouden kan worden en in ongunstige jaren 1 GVE per 9 ha matig voedselrijk grasland; naar Wallis de Vries 1989);
- geen rasterbegrazing met schapen die in tegenstelling tot runderen selectief de bloeistengels afvreten;
- na een droog voorjaar en in droge zomers beter helemaal geen begrazing;
- kleinere groeiplaatsen met klokjesgentiaan in het leefgebied van gentiaanblauwtjes uitrasteren tussen eind mei en half augustus

In natte schraallanden vindt in de regel geen begrazing maar hooilandbeheer plaats. Een lichte nabeweidings kan echter worden overwogen voor een grotere structuurvariatie (en was in vroeger tijden ook niet ongebruikelijk). Gefaseerd maaien is cruciaal. Dit moet pas plaatsvinden wanneer de rupsen de klokjesgentianen hebben verlaten, dus in de regel begin september. Daarbij kan een groot deel van goed ontwikkeld leefgebied blijven overstaan. Bekijk jaarlijks in juli welke delen gemaaid moeten worden. Bij optredende verzuuring onder invloed van stikstofdepositie is

vroeger maaien (tweede helft juli) raadzaam, maar dan alleen buiten de plekken met eiafzet van gentiaanblauwtje.

10. Bespreking van leefgebieden

De gebieden en locaties worden steeds op basis van de volgende aspecten besproken:

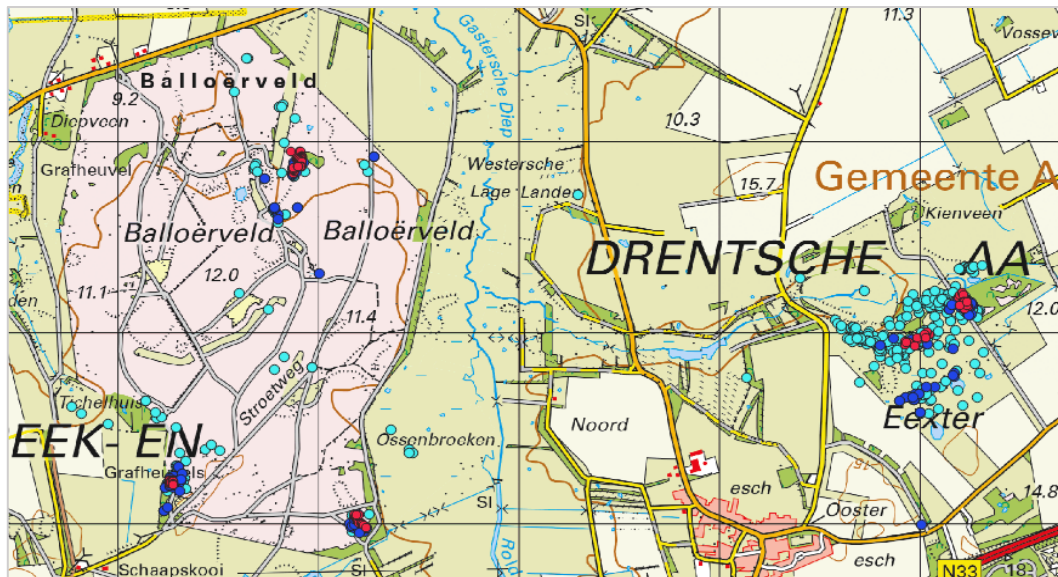
- Topografische kaart met de waarnemingen sinds 2010 van de klokjesgentianen (lichtblauwe stippen), het gentiaanblauwtje (donkerblauwe stippen) en de onderzochte bemonsteringspunten (rode stippen), zoals toegelicht in Fig. 2-2.
- Grafiek met het populatieverloop van de aantallen vlinders van het gentiaanblauwtje.
- Tabel met de habitatvariabelen en de daaruit volgende habitatscore, met gunstige waarden in groen aangegeven met de volgende drempelwaarden (zie par. 3.4):
 - Leefgebied gentiaanblauwtje: >25,3 ha
 - Oppervlakte met klokjesgentiaan: >1,89 ha
 - Kwaliteit gentianen: >65% van gentianen met minstens 3 knoppen/stengel
 - Dichtheid gentianen: 9 of meer per 5x5 m
 - Bossteekmier: >7% van de buisjes (groen), 3-77% (lichtgroen)
 - Moerassteekmier: >6% van de buisjes
 - Weg/humusmier: <30% van de buisjes
 - Pioniervegetatie: r of + op Braun-Blanquet schaal
 - Kleinschalig beheer: wel uitgevoerd
 - Grootschalig beheer: niet uitgevoerd
- Advies voor uitvoering van maatregelen voor behoud en herstel.

De leefgebieden van het gentiaanblauwtje in Gelderland zijn reeds besproken in een eerdere rapportage (Wallis de Vries e.a. 2019).

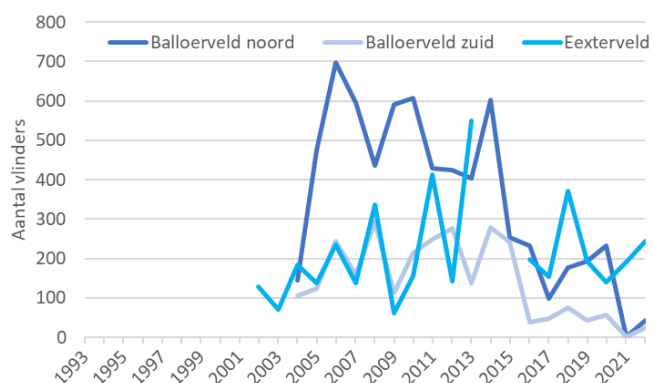
10.1. Drenthe

In Drenthe zijn 19 locaties met 8 populaties in 7 terreinen onderzocht: Ballooërveld, Eexterveld, Doldersummerveld, Wapserveld, Havelterberg, Dwingelderveld en Kraloërheide.

10.1.1 Ballooërveld en Eexterveld



Op het Ballooërveld zijn 3 populaties bekend die in 2022 alle drie nog bezet waren. De zuidoostelijke populatie is pas tussen 2010 en 2014 gekoloniseerd, vermoedelijk vanuit het Eexterveld, een afstand van zo'n 3 km (zie Hfst. 4)! Ook de populatie op het Eexterveld is nog steeds aanwezig. In het beekdal van het Gastersche Diep is in de Ossenbroeken een nieuwe groeiplaats van klokjesgentiaan in ontwikkeling op voormalige landbouwgrond. Deze biedt op termijn kansen op een robuustere verbinding tussen Ballooër- en Eexterveld.



De populaties gentiaanblauwtjes waren het grootst tussen 2006 en 2014 met aantallen van 200-600 vlinders per populatie. In 2021-22 waren de aantallen tot slechts enkele tientallen vlinders per populatie gedaald op het Ballooërveld maar lijken de aantallen op het Eexterveld beter op peil te zijn gebleven.

In het Eexterveld is de populatie nog sterk geconcentreerd op de oude vindplaatsen met natte heide. Op het natuurontwikkelingsgebied werden in 2022 geen eitjes gevonden en amper vlinders gezien.

De habitatkwaliteit voor het gentiaanblauwtje is op het Ballooërveld behoorlijk goed. Waarschijnlijk vindt incidenteel uitwisseling tussen de drie populaties plaats. Knelpunt is vooral dat de groeiplaatsen met klokjesgentiaan voor de zuidelijke en oostelijke populatie te klein zijn, maar ook de noordelijke is niet veel groter. Voor de oostelijke populatie is ook de vrij geringde presentie van bossteekmier in combinatie met een hoge presentie van *Lasius*-mieren (vooral humusmier) zorgwekkend. Mogelijk is dit een indicatie van verdroging. Bij de zuidelijke populatie

wordt voorts de waterhuishouding aangetast door de 1,5-2 m diepe voormalige tankgracht die direct aan het leefgebied grenst.

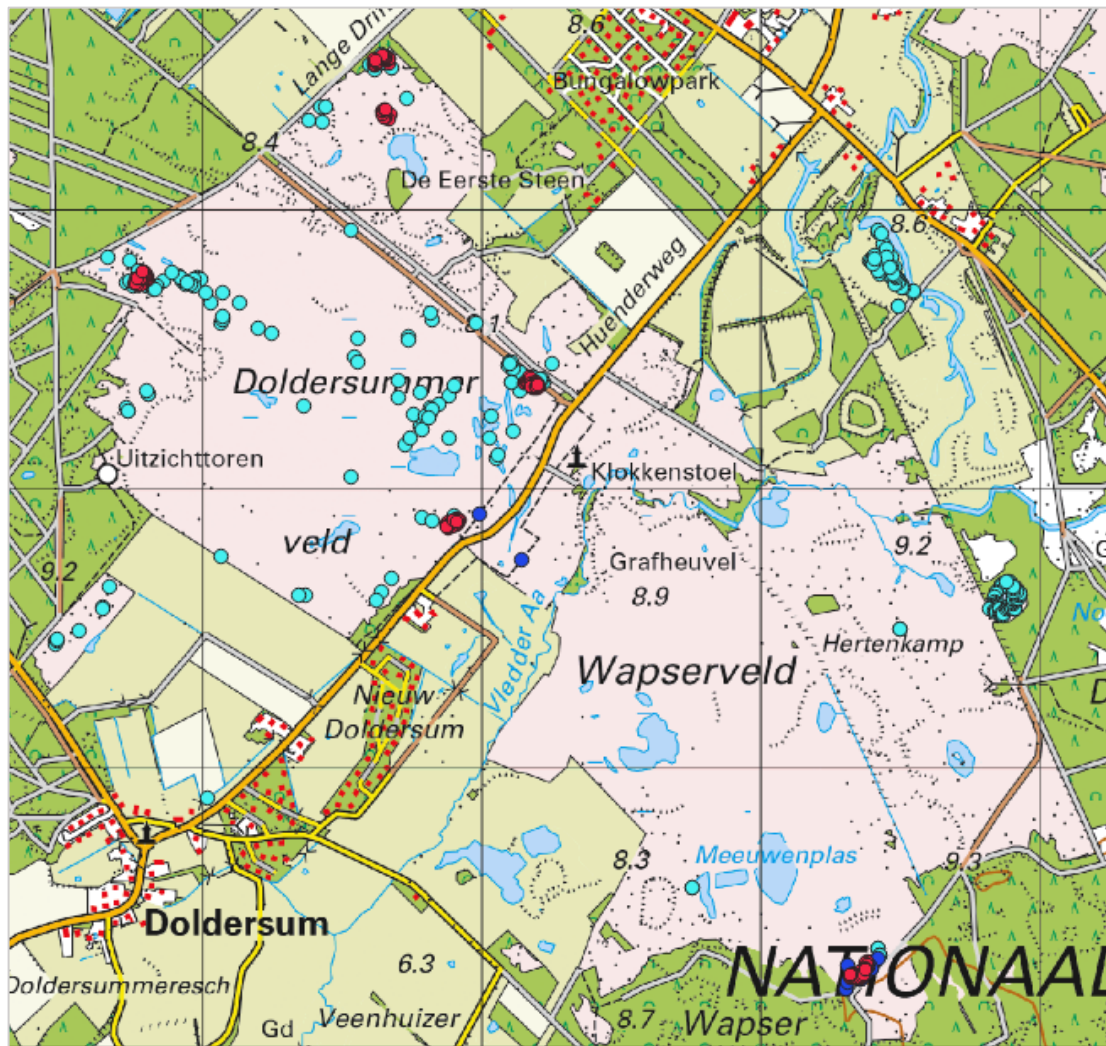
In het Eexterveld bestrijkt het leefgebied van het gentiaanblauwtje het hele gebied. De habitatkwaliteit in de populatiekern (Oost) is goed op orde, al moet de opslag wel worden beperkt. Dit is echter maar een klein deel van het hele gebied, een deel dat ook buiten de begrazing wordt gehouden, maar wel gericht wordt beheerd. Het grootste deel van de oppervlakte met klokjesgentiaan bevindt zich in het natuurontwikkelingsgebied. Bossteekmieren zijn hier nog afwezig en moerassteekmieren zijn wel aanwezig maar niet talrijk. Dit heeft mogelijk te maken met een vrij hoge begrazingsintensiteit.

Locatie	Ballooërveld Zuid	Ballooërveld Oost	Ballooërveld Noord	Eexterveld Oost	Eexterveld West
Laatste Jaar gentiaanblauwtje	2022	2022	2022	2022	2019
Bronpopulatie binnen 2 km (2017)?	Ja	Ja	Ja	Nee	Ja
Oppervlakte gentiaanblauwtje (ha)	25,6	0,4	72,7	52,2	52,2
Oppervlakte klokjesgentiaan populatie (ha)	1,9	0,4	2,3	34,1	34,1
Oppervlakte locatie klokjesgentiaan (ha)	1,9	0,4	2,3	34,1	34,1
Grootschalig plaggen na 2000?	Nee	Nee	Nee	Nee	Nee
Kleinschalig plaggen na 2000?	Ja	Ja	Ja	Nee	Nee
Klokjesgentiaan bloeiend (aantal per 5x5 m)	12	75	19	30	13
% Klokjesgentiaan met >2 knoppen/stengel	80	94	90	80	90
% Gewone steekmier (<i>Myrmica rubra</i>)	0	0	3	7	7
% Bossteekmier (<i>Myrmica ruginodis</i>)	27	7	10	20	0
% Moerassteekmier (<i>Myrmica scabrinodis</i>)	87	13	21	0	7
% Weg/humusmier (<i>Lasius niger/platythorax</i>)	0	80	10	0	7
Kleine zonnedaauw (<i>Drosera intermedia</i>)	0	0	0	0	0
Habitatscore (max. 11)	10	8	11	8	9

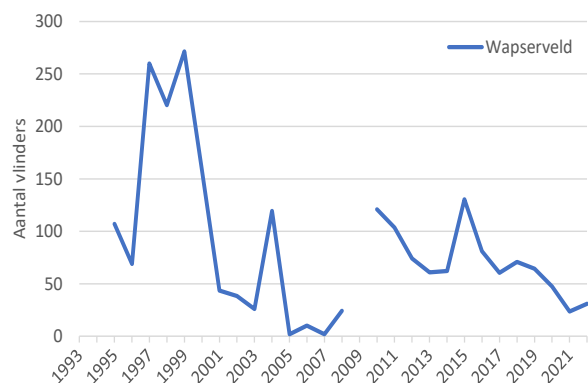
Belangrijke aanbevelingen voor het beheer zijn om de thans erg kleine populaties van het gentiaanblauwtje te versterken door:

- Ballooërveld:
 - Uitbreiding van de groeiplaatsen met klokjesgentiaan door kleinschalige maatregelen;
 - Verondiepen van de tankgracht rond de zuidelijke populatie;
 - Onderzoeken of en hoe de waterhuishouding van de oostelijke populatie kan worden verbeterd.
- Eexterveld:
 - Verlaag de begrazingsintensiteit in de periode eind mei-half augustus
 - Verbinding Ballooërveld – Eexterveld versterken door op verschillende plekken maaisel met klokjesgentiaan in de natte schraallanden van het beekdal te verspreiden, zodat 'stapstenen' ontstaan voor een betere uitwisseling.

10.1.2 Doldersummerveld en Wapserveld



Op het Doldersummerveld is het gentiaanblauwtje sinds 2015 verdwenen. Het leefgebied bestreek verschillende groeiplaatsen met klokjesgentiaan. Er is nooit voldoende monitoring van de populatie geweest om de grootte te kunnen schatten. De uiteindelijke aanleiding tot het verdwijnen ligt vermoedelijk in de kwetsbare ligging van de groeiplaatsen met klokjesgentiaan in natte laagten die in extreem natte jaren, zoals 2015/16 onder langdurig onder water stonden (Wallis de Vries e.a. 2021).



De populatie op het Wapserveld was vroeger onderdeel van een groter populatienetwerk in het Drents-Friese Wold, maar vormt nu de enig overgebleven kern. De dichtstbijzijnde verdwenen populatie is die van de Martenswal (laatste waarneming in 1990). In het dal van de Vledder Aa is sinds ca. 2008 een nieuwe groeiplaats met klokjesgentiaan ontstaan na het uitrijden van maaisel op een voormalig agrarisch ontgrond perceel.

De populatie gentiaanblauwtjes op het Wapserveld bedroeg eind jaren '90 naar schatting circa 250 vlinders. Na 2000 daalden de aantallen gentiaanblauwtjes sterk. De laatste jaren gaat het om slechts enkele tientallen vlinders.

Locatie	Doldersum N	Doldersum W	Doldersum O	Doldersum Z	Wapserveld
Laatste Jaar gentiaanblauwtje	2015	2010	2010	2015	2022
Bronpopulatie binnen 2 km (2017)?	Nee	Nee	Nee	Nee	Nee
Oppervlakte gentiaanblauwtje (ha)	192,3	192,3	192,3	192,3	4,3
Oppervlakte klokjesgentiaan populatie (ha)	14,4	14,4	14,4	14,4	0,9
Oppervlakte locatie klokjesgentiaan (ha)	0,3	6,1	6,0	0,2	0,9
Grootschalig plaggen na 2000?	Nee	Nee	Nee	Nee	Nee
Kleinschalig plaggen na 2000?	Ja	Ja	Ja	Ja	Ja
Klokjesgentiaan bloeiend (aantal per 5x5 m)	15	18	14	19	5
% Klokjesgentiaan met > 2 knoppen/stengel	33	70	73	37	77
% Gewone steekmier (<i>Myrmica rubra</i>)	0	0	0	13	7
% Bossteekmier (<i>Myrmica ruginodis</i>)	13	3	13	7	39
% Moerassteekmier (<i>Myrmica scabrinodis</i>)	3	3	3	0	11
% Weg/humusmier (<i>Lasius niger/platythorax</i>)	33	67	73	50	46
Kleine zonnedaauw (<i>Drosera intermedia</i>)	0	0	0	0	0
Habitatscore (max. 11)	6	8	8	6	6

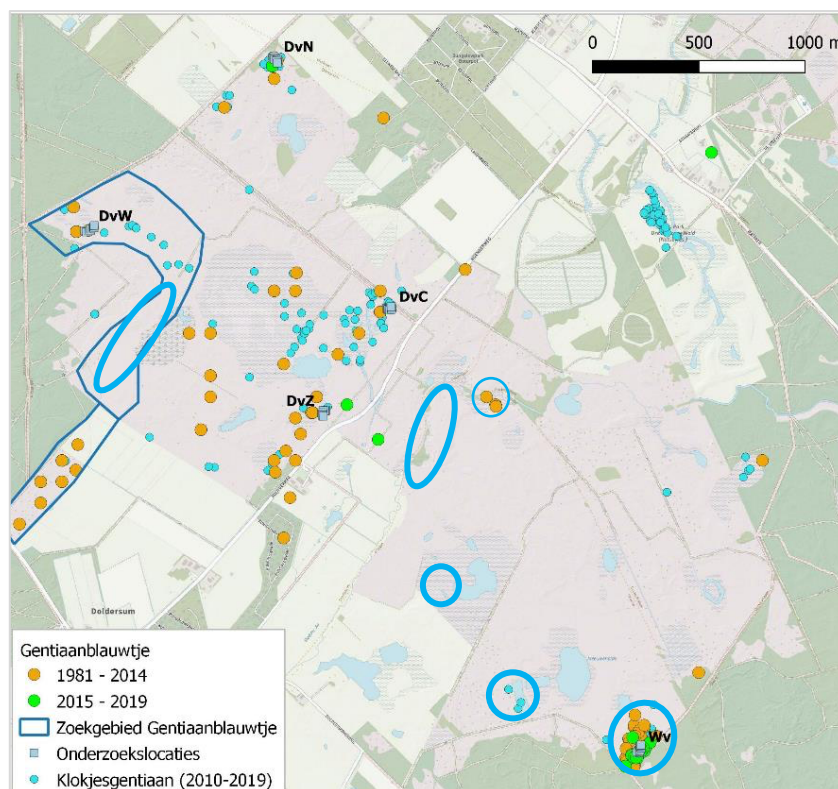
Het leefgebied van het gentiaanblauwtje op het Doldersummerveld was groot, maar de oppervlakte met klokjesgentianen is niet uitzonderlijk. Opmerkelijk is dat klokjesgentianen ontbreken op de plekken met stabiele kwelinvloed (Wallis de Vries e.a. 2021). De westelijke en oostelijke groeiplaatsen zijn relatief omvangrijk met goed ontwikkelde gentianen. Op de noordelijke en zuidelijke groeiplaatsen zijn de gentianen juist van slechte kwaliteit. Bossteekmier is goed vertegenwoordigd, maar de hoge dichtheid *Lasius*-mieren, weg- en humusmier, wijst op instabiele omstandigheden.

Op het Wapserveld is de habitatkwaliteit goed wat betreft de kwaliteit van de gentianen en de talrijkheid van de bossteekmier, maar de groeiplaats van de klokjesgentiaan is erg klein en de geïsoleerde ligging van het gebied maakt de populatie erg kwetsbaar.

Potentieel biedt de combinatie van Doldersummer- en Wapserveld een voldoende uitgebreid leefgebied voor een gezonde populatie gentiaanblauwtjes. Door Wallis de Vries e.a. (2021) zijn de volgende aanbevelingen gedaan voor het beheer:

- Antiverdrogingsmaatregelen: deze zijn allereerst van lokale aard en zetten in op herstel van de schijnspiegellaagte zelf en de directe omgeving. Maatregelen die genomen kunnen worden zijn het dempen van sloten en greppels in de schijnspiegellaagte, waaronder de diepe sloot dwars door de centrale laagte. Hierbij moeten de slootbodems gedicht worden met een vergelijkbaar stagnerend materiaal als in het gebied. Aldus wordt het oorspronkelijke bodemprofiel, inclusief de slecht doorlatende laag gereconstrueerd. Maar ook sloten die door de rand van de laagte zijn gegraven naar het omliggende beekdal van de Vledder Aa dienen gedempt te worden, zodat de laagte weer afvoerloos wordt en de grondwaterstanden er stijgen en stabiel worden. Bij de vernatting is een gefaseerde uitvoering wenselijk om een te plotselinge stijging van het waterpeil te voorkomen.
- Om de grondwaterinvloed in de schijnspiegellaagten en de vochtige heiden op de rand daarvan te vergroten, zijn ook maatregelen nodig in het omliggende dek- en stuifzandlandschap. Het gaat bijvoorbeeld om het dempen van sloten in dekzandruggen, verwijderen of omvormen van (naald)bos op het inziggebied en herstellen van reliëf van dekzandruggen (aantasting door vergravingen bijvoorbeeld door wegen).

- Door kleinschalige maatregelen kan een belangrijke uitbreiding van potentieel leefgebied voor het Gentiaanblauwtje plaatsvinden. In Fig. 7-1 zijn daarvoor de belangrijkste locaties aangegeven:
 - Op het Doldersummerveld kan binnen het kansrijke zoekgebied op de groeiplaats van beenbreek klokjesgentiaan worden ingebracht; de vegetatie is hier al behoorlijk open van structuur, dus uitzaaien zou al voldoende kunnen zijn zonder verder vegetatiebeheer.
 - Verdere uitbreiding is het meest zinvol vanuit het Wapserveld: a) rond de bronpopulatie, b) groeiplaats van klokjesgentiaan aan de westkant van de Meeuwenplas, c) voormalige groeiplaats van Klokjesgentiaan (laatste waarneming 2009) bij nieuw ontstaan ven na herstelmaatregelen, d) omgeving bovenloop Vledder Aa, twee zones zijn omcirkeld waaronder één met waarnemingen van gentiaanblauwtjes uit 1996. De drie omcirkelde zones aan de westkant van het Wapserveld liggen op de overgang van veldpodzol naar beekbedgrond. Dit kunnen erg kansrijke locaties zijn voor het gentiaanblauwtje omdat ze minder droogtegevoelig zijn en de bodem er beter gebufferd is.
 - Vaststellen van de mate waarin de waardmieren voorkomen is op al deze locaties van belang.



Figuur 7.1: De blauwe cirkels geven kansrijke locaties aan voor uitbreiding van leefgebied voor het gentiaanblauwtje.

10.1.3 Havelterberg



Op de Holterberg en het Holtingerveld bevond zich rond 1990 nog een metapopulatie van het gentiaanblauwtje. De ene na de andere populatie verdween: Uffelterzand (1992), Uffelter binnenveld (1995), Uffelterveen (1998), Havelterberg Hunehuis (1999), Havelte Kleine startbaan (2013) en ten slotte ook Havelterberg Zuid met de laatste waarneming in het extreem droge jaar 2019.

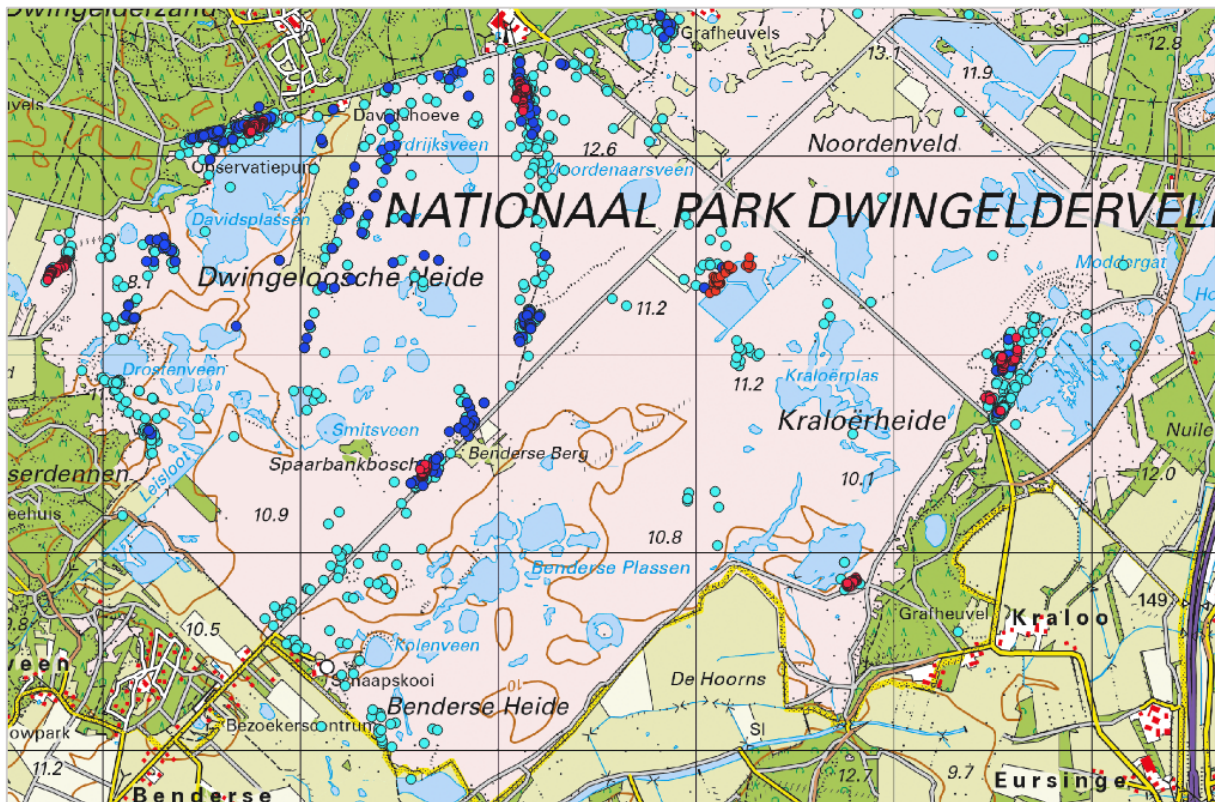
De oppervlakte klokjesgentianen zou voldoende moeten zijn voor

een lokale populatie, maar voor een duurzame populatie zouden meerdere van zulke populaties nodig zijn. Op de twee onderzochte locaties waren bovendien erg weinig waardmieren aanwezig en de kwaliteit van de gentianen was niet optimaal. Vermoedelijk speelt verdroging daarbij een rol.

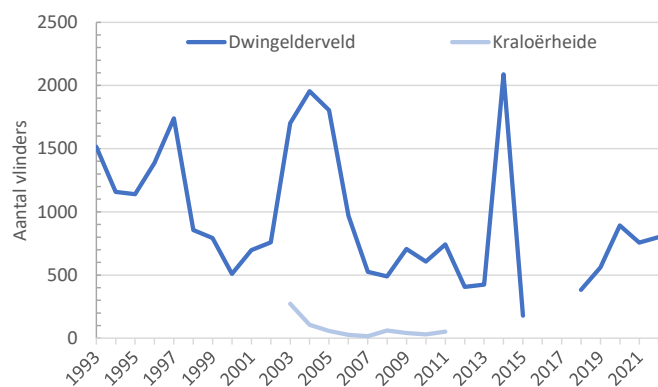
Al met al is het perspectief voor een herintroductie van het gentiaanblauwtje rond de Havelterberg op dit moment zeer ongunstig.

Locatie	Havelterberg Zuid	Havelterberg Kleine startbaan
Laatste Jaar gentiaanblauwtje	2019	2013
Bronpopulatie binnen 2 km (2017)?	Nee	Ja
Oppervlakte gentiaanblauwtje (ha)	7,3	6,2
Oppervlakte klokjesgentiaan populatie (ha)	2,8	4,6
Oppervlakte locatie klokjesgentiaan (ha)	2,8	4,6
Grootschalig plaggen na 2000?	Nee	Nee
Kleinschalig plaggen na 2000?	Ja	Nee
Klokjesgentiaan bloeiend (aantal per 5x5 m)	47	63
% Klokjesgentiaan met >2 knoppen/stengel	47	40
% Gewone steekmier (<i>Myrmica rubra</i>)	3	13
% Bossteekmier (<i>Myrmica ruginodis</i>)	0	4
% Moerassteekmier (<i>Myrmica scabrinodis</i>)	0	0
% Weg/humusmier (<i>Lasius niger/platythorax</i>)	21	33
Kleine zonnedaauw (<i>Drosera intermedia</i>)	0	0
Habitatscore (max. 11)	6	6

10.1.3.1 Dwingelderveld en Kraloërheide



Het Dwingelderveld herbergt naast de Hoge Veluwe en de Leemputten bij Staverden één van de drie laatste grotere populaties van het gentiaanblauwtje in Nederland. De populatiegrootte heeft de afgelopen 20 jaar behoorlijk gefluctueerd, met schattingen tussen 200 en 2100. Na het piekjaar 2014 volgde een crash in het extreem natte jaar 2015. Nadien zijn de aantallen weer gestegen tot circa 800 over de jaren 2020-2022.



Op de Kraloërheide daalde de bescheiden populatie gentiaanblauwtjes na 2005 tot tussen 20 en 60 vlinders. Na 2011 is niet meer geteld over de hele groeiplaats, maar lijkt de populatie wel verder te zijn afgenomen. De situatie is dus kritiek.

Het leefgebied van het gentiaanblauwtje omvat ruim 500 ha op het Dwingelderveld met een 60 ha aan groeiplaatsen met klokjesgentianen. De kwaliteit van de gentianen wisselt tussen plekken, met een lage kwaliteit bij de Benderse Berg en het Drostenvveen, locaties waar ook amper bossteekmieren zijn gevonden. Bij de Benderse Berg lijkt de begrazing te intensief te zijn. Rond de Davidsplassen en Aardrijksveen is het met zowel de kwaliteit van de gentianen als het voorkomen van de bossteekmier veel beter gesteld. Positief is dat overal weinig *Lasius*-mieren voorkomen.

Op de Kraloërheide is de kwaliteit van de gentianen goed, maar komt de bossteekmier maar (zeer) weinig voor. Dit geldt ook voor de natuurontwikkelingslocatie op het Noorderdijk. Daar is het wel positief dat de eerste waardmieren zich wel hebben gevestigd, zij het in nog lage dichtheden.

Locatie	Aardrijks- veen	Benderse Berg	Drosten- veen	Davids- plassen	Kraloër Heide Holtveen	Kraloër Heide	Noorden- veld
Laatste Jaar gentiaanblauwtje	2022	2022	2022	2022	2021	2008	n.v.t.
Bronpopulatie binnen 2 km (2017)?	Ja	Ja	Ja	Ja	Nee	Ja	Ja
Oppervlakte gentiaanblauwtje (ha)	514,1	514,1	514,1	514,1	10,7	10,7	
Oppervlakte klokjesgentiaan populatie (ha)	60,3	60,3	60,3	60,3	10,7	10,7	1,0
Oppervlakte locatie klokjesgentiaan (ha)	19,8	4,4	1,4	8,4	10,7	0,7	1,7
Grootschalig plaggen na 2000?	Nee	Nee	Nee	Nee	Nee	Ja	Ja
Kleinschalig plaggen na 2000?	Ja	Ja	Ja	Ja	Nee	Nee	Nee
Klokjesgentiaan bloeiend (aantal per 5x5 m)	7	23	25	36	53	100	57
% Klokjesgentiaan met >2 knoppen/stengel	80	42	30	90	70	70	0
% Gewone steekmier (<i>Myrmica rubra</i>)	0	5	0	7	0	20	10
% Bossteekmier (<i>Myrmica ruginodis</i>)	16	0	0	13	0	7	3
% Moerassteekmier (<i>Myrmica scabrinodis</i>)	6	5	0	13	0	10	3
% Weg/humusmier (<i>Lasius niger/platythorax</i>)	19	10	13	7	8	67	10
Kleine zonnedauw (<i>Drosera intermedia</i>)	0	0	0	0	0	0	0
Habitatscore (max. 11)	9	8	7	11	6	6	5

Op het Dwingelderveld is mede door de grote omvang in combinatie met de uitvoering van kleinschalig beheer de situatie voor het gentiaanblauwtje vrij gunstig. De uitgevoerde vernattingsmaatregelen lijken voor het gentiaanblauwtje vooral positief uit te pakken. Niettemin is het wenselijk dat de populatie gentiaanblauwtjes verder doorgroeit tot ca. 1500 vlinders om klimaatextremen beter te kunnen opvangen.

Aanbevolen wordt om op het Dwingelderveld:

- De groeiplaatsen met klokjesgentianen waar het gentiaanblauwtje niet meer voorkomt nader op habitatkwaliteit inclusief de mieren te onderzoeken om te bekijken wat de knelpunten zijn
- Het begrazingsbeheer bij de Benderse Berg te evalueren en hetzij te extensiveren, hetzij de groeiplaatsen uit te rasteren tussen eind mei en half augustus.

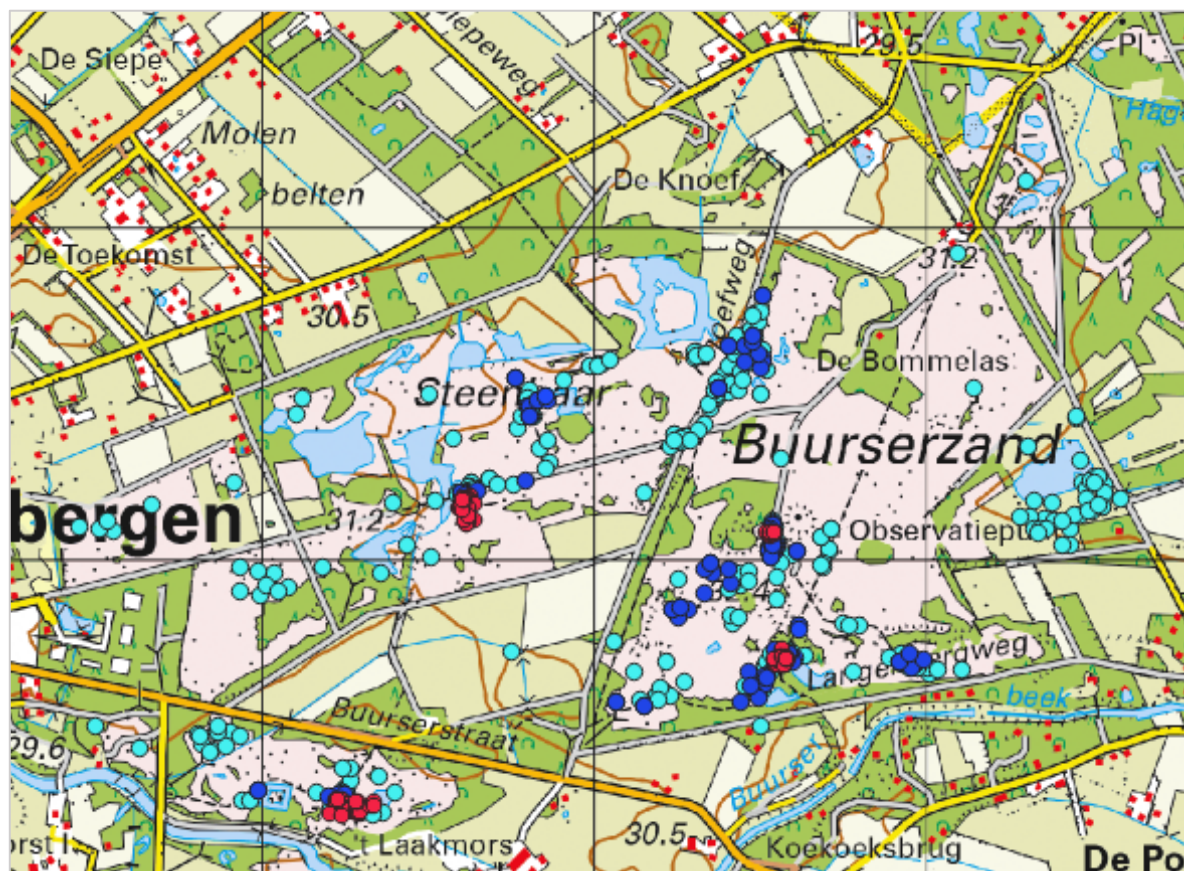
Op de Kraloërheide heeft op beide locaties het beheer ongunstig uitgepakt voor het gentiaanblauwtje. Bij het Holtveen is de begrazing door runderen en schapen te intensief en op de zuidelijke locatie is recent nog grootschalig geplagd of stevig gehopperd.

Aanbevolen wordt om op de Kraloërheide:

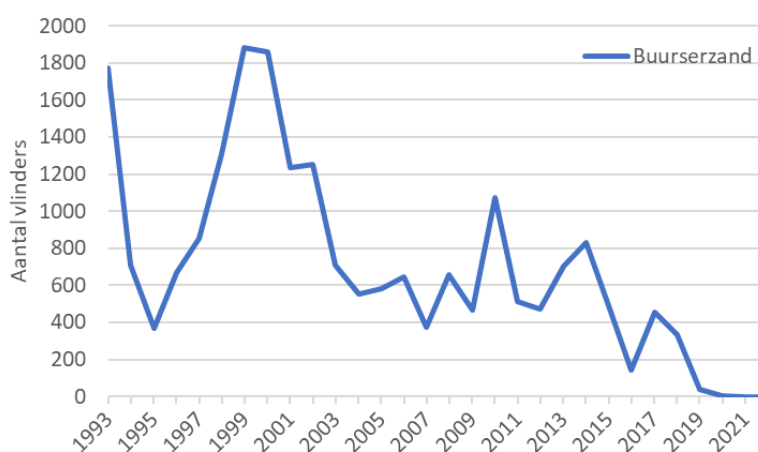
- De groeiplaatsen met klokjesgentianen uit te sluiten van begrazing tussen eind mei en half augustus
- Het vegetatiebeheer alleen nog kleinschalig uit te voeren

10.2. Overijssel

10.2.1 Buurserzand



Het gentiaanblauwtje is in korte tijd van verschillende locaties op het Buurserzand verdwenen met een laatste waarneming in 2021. De aantallen waren in de extreem warme zomer van 2003 al sterk gedaald en na 2017 zijn de aantallen in de droge zomers rap verder gedaald tot het uiteindelijke verdwijnen. Het lijkt er dus op dat de droogtegevoeligheid van het Buurserzand de doorslag heeft gegeven in het verdwijnen van het gentiaanblauwtje.



Het verdwijnen van het gentiaanblauwtje uit zo'n groot leefgebied met zoveel gentianen kwam wel onverwacht, maar het voorkomen van de vlinder was gedurende de laatste 10 jaar wel beperkt tot een klein aantal plekken van beperkte omvang. In 2006 verdween de vlinder al van het westelijke Waarveld. Op de vindplaats bij het Buursermeertje was de habitatkwaliteit nog wel hoog, met ook redelijk veel bossteekmieren, maar bij de Steenhaarplas en de Harrevelderschans werden geen bossteekmieren gevonden en wel veel *Lasius*-mieren, terwijl de kwaliteit van de gentianen er laag was.

Op termijn zou het Buurserzand weer geschikt kunnen worden voor het gentiaanblauwtje, maar de uitdaging ligt er allereerst in om de dichtheid aan bossteekmieren te vergroten. Daarvoor lijkt het vooral van belang om de waterhuishouding verder te stabiliseren en kleinschalig te beheren, met een lage begrazingsintensiteit. Het is aan te raden om vast te stellen of de lossing door de landbouwenclave ten zuiden van de Knippertweg drainerend werkt en of eventuele drainage kan worden tegengegaan. Onderzocht zou moeten worden of er ook kansen zijn voor toekomstig leefgebied op de groeiplaats rond de observatiepost.

Wanneer het herstelbeheer voortvarend wordt aangepakt is het raadzaam om over ca. 5 jaar te evalueren of het Buurserzand weer kansrijk is voor een herintroductie.

Locatie	Steenhaar- plas	Harrevelder- schans	Buurser- zand
Laatste Jaar gentiaanblauwtje	2021	2019	2020
Bronpopulatie binnen 2 km (2017)?	Ja	Ja	Ja
Oppervlakte gentiaanblauwtje (ha)	303,3	303,3	303,3
Oppervlakte klokjesgentiaan populatie (ha)	40,6	40,6	40,6
Oppervlakte locatie klokjesgentiaan (ha)	3,6	3,0	17,0
Grootschalig plaggen na 2000?	Nee	Nee	Nee
Kleinschalig plaggen na 2000?	Nee	Nee	Ja
Klokjesgentiaan bloeiend (aantal per 5x5 m)	13	9	20
% Klokjesgentiaan met >2 knoppen/stengel	20	60	70
% Gewone steekmier (<i>Myrmica rubra</i>)	0	0	0
% Bossteekmier (<i>Myrmica ruginodis</i>)	0	0	10
% Moerassteekmier (<i>Myrmica scabrinodis</i>)	7	7	23
% Weg/humusmier (<i>Lasius niger/platythorax</i>)	80	80	0
Kleine zonnedauw (<i>Drosera intermedia</i>)	0	0	0
Habitatscore (max. 11)	7	6	11

10.2.2 Haaksbergen



Van het Haaksbergerveen dateert de laatste waarneming van het gentiaanblauwtje al van 2002, maar bij de Brandtoren zijn in 2007 nog eitjes gevonden, vermoedelijk van vlinders die afkomstig waren van de naburige Harrevelderschans.

De habitatkwaliteit was op beide locaties matig, met veel *Lasius*-mieren. Op het Haaksbergerveen zijn de dichtheden aan gentianen erg laag, net als de dichtheden van de waardmieren, terwijl bij de Brandtoren de kwaliteit van de gentianen laag is, maar er wel wat bossteekmieren werden aangetroffen.

Het perspectief voor het gentiaanblauwtje in en rond het Haaksbergerveen is vooralsnog ongunstig en met het verdwijnen van de populaties op het Buurserzand en het

Lankheet is spontane herkolonisatie uitgesloten.

Locatie	Haaksbergerveen	Brandtoren
Laatste Jaar gentiaanblauwtje	2002	2007
Bronpopulatie binnen 2 km (2017)?	Ja	Ja
Oppervlakte locatie klokjesgentiaan (ha)	0,5	1,7
Grootschalig plaggen na 2000?	Nee	Nee
Kleinschalig plaggen na 2000?	Nee	Ja
Klokjesgentiaan bloeiend (aantal per 5x5 m)	3	58
% Klokjesgentiaan met >2 knoppen/stengel	100	3
% Gewone steekmier (<i>Myrmica rubra</i>)	3	0
% Bossteekmier (<i>Myrmica ruginodis</i>)	0	6
% Moerassteekmier (<i>Myrmica scabrinodis</i>)	10	3
% Weg/humusmier (<i>Lasius niger/platythorax</i>)	35	42
Kleine zonnedauw (<i>Drosera intermedia</i>)	0	r
Habitatscore (max. 11)	5	6

10.2.3 Witte Veen



De populatie gentiaanblauwtjes op landgoed Het Lankheet is sinds 2018 verdwenen. Er bevindt zich een kern op 't Zand, waar de aantallen in de loop van de jaren sterk fluctueerden, met een laatste uitschieter in 2015. Buiten de populatiekern werden incidenteel wel eitjes in de omgeving gevonden, maar nooit langdurige vestiging. Ooit maakte de populatie uit van een keten kleine populaties tussen De afstand tot de Snakenborgerheide (laatste waarneming 2008), het Markvelderveld (2019) en het Needse Achterveld (1999) aan de westkant en Haaksbergerveen (2007) en Buurserzand (2021) aan de oostkant, maar in beide richtingen was de afstand tot de dichtstbijzijnde

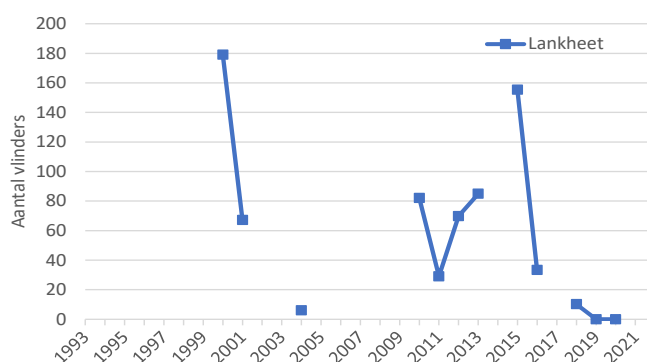
populatie wel 6 km, wat uitwisseling onwaarschijnlijk maakt.

De habitatkwaliteit van het voormalige leefgebied is redelijk. Maar de oppervlakte hiervan is bij lange na niet voldoende voor een lokale populatie. Op de percelen in het natuurontwikkelingsgebied rond de Bramerveldweg is de vegetatie vaak nog ruig, maar deze biedt wel potentie voor ontwikkeling van vochtig schraalland met klokjesgentiaan, zoals de groeiplaats in het zuiden van het gebied laat zien. Voor uitbreiding van dergelijke groeiplaatsen is echter wel verdere verschralling nodig en aanvoer van gentianenzaad door uitzaaien of uitrijden van maaisel. Op de omringende heide worden verspreid ook wel gentianen gevonden op plekken waar geplagd is, maar het gaat voorsnag om kleine plekken met slechts enkele planten. Voor de vestiging van waardmieren verkeren deze plekken vaak nog in een te jong stadium.

Al met al is terugkeer van het gentiaanblauwtje in het Witte Veen een zaak van lange adem. Uitbreiding van potentieel leefgebied is een eerste vereiste. De kansen op het Witte Veen zijn minder gunstig dan die op het Buurserzand. Herintroductie in het Witte Veen lijkt het meest kansrijk wanneer eerst een succesvolle terugkeer in het Buurserzand kan worden gerealiseerd. Vanuit die situatie zou dan aan een terugkeer in het Witte Veen kunnen worden toegewerkt.

Locatie	Witte Veen
Laatste Jaar gentiaanblauwtje	2010
Bronpopulatie binnen 2 km (2017)?	Nee
Oppervlakte gentiaanblauwtje (ha)	0,4
Oppervlakte locatie klokjesgentiaan (ha)	0,4
Grootschalig plaggen na 2000?	Nee
Kleinschalig plaggen na 2000?	Nee
Klokjesgentiaan bloeiend (aantal per 5x5 m)	35
% Klokjesgentiaan met > 2 knoppen/stengel	58
% Gewone steekmier (<i>Myrmica rubra</i>)	17
% Bossteekmier (<i>Myrmica ruginodis</i>)	10
% Moerassteekmier (<i>Myrmica i</i>)	0
% Weg/humusmier (<i>Lasius niger/platythorax</i>)	30
Kleine zonnedaauw (<i>Drosera intermedia</i>)	0

10.2.4 Het Lankheet



De populatie gentiaanblauwtjes op landgoed Het Lankheet is sinds 2018 verdwenen. Er bevindt zich een kern op 't Zand, waar de aantallen in de loop van de jaren sterk fluctueerden, met een laatste uitschieter in 2015. Buiten de populatiekern werden incidenteel wel eitjes in de omgeving gevonden, maar nooit langdurige vestiging. Ooit maakte de populatie uit van een keten kleine populaties tussen De afstand tot de Snakenborgerheide (laatste waarneming 2008), het Markvelderveld (2019) en het Needse Achterveld (1999) aan de westkant en Haaksbergerveen (2007) en Buurserzand (2021) aan de oostkant, maar in beide richtingen was de afstand tot de dichtstbijzijnde populatie wel 6 km, wat uitwisseling onwaarschijnlijk maakt.

De habitatkwaliteit op 't Zand is matig met een goede aanwezigheid van bossteekmier en goede kwaliteit van de gentianen, maar wel een hoge dichtheid aan concurrerende mieren en een lage dichtheid aan gentianen. Ten tijde van het onderzoek (2020) was de vindplaats erg droog. Het gebied wordt af en toe gedeeltelijk begrast met paarden, wat goed uitpakt, maar de populatiekern is altijd erg klein en dus kwetsbaar geweest.

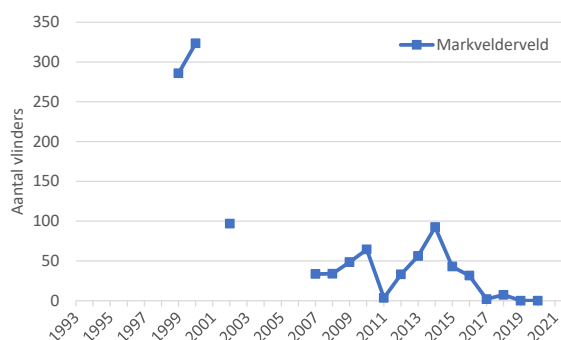
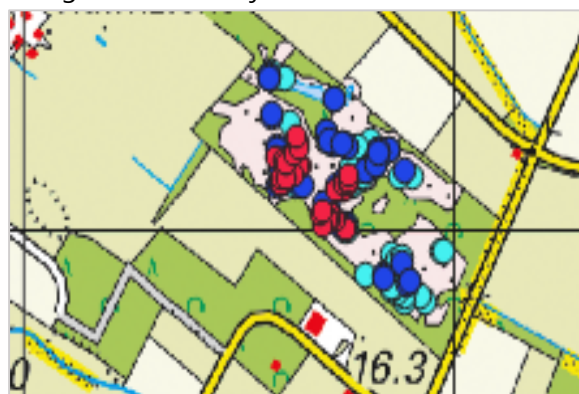
Oostelijk is een locatie onderzocht waar door drukbegrazing met paarden de vergrassing is doorbroken. Dit heeft echter nog niet tot een succesvolle uitbreiding van het aantal gentianen geleid. Bij de nog steeds aanwezige drukbegrazing is dit ook niet mogelijk. Waardmieren werden hier in het geheel niet aangetroffen, maar concurrerende mieren des te meer.

Al met al zijn er binnen afzienbare tijd geen reële kansen op een duurzame terugkeer van het gentiaanblauwtje op Het Lankheet.

Locatie	Lankheet 't Zand	Lankheet Oost
Laatste Jaar gentiaanblauwtje	2018	2006
Bronpopulatie binnen 2 km (2017)?	Nee	Ja
Oppervlakte gentiaanblauwtje (ha)	12,3	12,3
Oppervlakte klokjesgentiaan populatie (ha)	3,7	3,7
Oppervlakte locatie klokjesgentiaan (ha)	2,4	0,2
Grootschalig plaggen na 2000?	Nee	Nee
Kleinschalig plaggen na 2000?	Nee	Nee
Klokjesgentiaan bloeiend (aantal per 5x5 m)	5	1
% Klokjesgentiaan met > 2 knoppen/stengel	90	
% Gewone steekmier (<i>Myrmica rubra</i>)	32	27
% Bossteekmier (<i>Myrmica ruginodis</i>)	26	0
% Moerassteekmier (<i>Myrmica scabrinodis</i>)	26	0
% Weg/humusmier (<i>Lasius niger</i> / <i>platythorax</i>)	100	93
Kleine zonnedaauw (<i>Drosera intermedia</i>)	0	r

10.2.5 Markvelderveld

Het gentiaanblauwtje is sinds 2019 uit het



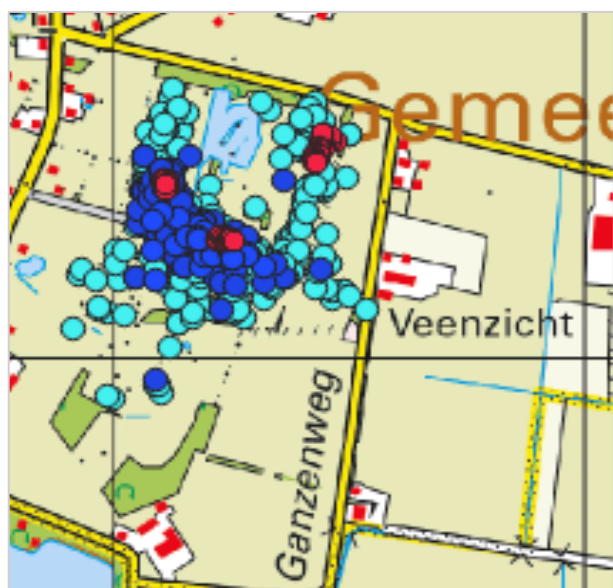
Markvelderveld verdwenen. Rond 2000, toen ook de Snakenborgerheide en het Needse Achterveld nog bezet waren, werden hoge aantallen eitjes geteld, wat een populatieschatting van circa 300 vlinders opleverde. In 2014 bereikte de populatie voor het laatst bijna 100 vlinders. Vanaf 2017 ging het nog slechts om enkele exemplaren.

Hoewel de oppervlakte van de groeiplaats met klokjesgentiaan behoorlijk groot is en het aantal gentianen lokaal erg hoog is, is de kwaliteit van de gentianen matig maar zijn vooral de waardmieren zo goed als afwezig en zijn er erg veel concurrerende mieren. Het terrein ligt geïsoleerd in het agrarische gebied en wordt omringd door diepe greppels, waardoor het leefgebied erg droogtegevoelig is. Dit is vermoedelijk de hoofdreden voor het verdwijnen van het gentiaanblauwtje.

Een succesvolle terugkeer van het gentiaanblauwtje is alleen mogelijk wanneer er op landschapsschaal een samenhangend leefgebied hersteld zou kunnen worden tussen de Snakenborgerheide en het Needse Achterveld.

Locatie	Markvelder-veld oost	Markvelder-veld west
Laatste Jaar gentiaanblauwtje	2017	2019
Bronpopulatie binnen 2 km (2017)?	Nee	Nee
Oppervlakte gentiaanblauwtje (ha)	15,6	15,6
Oppervlakte klokjesgentiaan populatie (ha)	8,4	8,4
Oppervlakte locatie klokjesgentiaan (ha)	8,4	8,4
Grootschalig plaggen na 2000?	Nee	Ja
Kleinschalig plaggen na 2000?	Ja	Nee
Klokjesgentiaan bloeiend (aantal per 5x5 m)	36	33
% Klokjesgentiaan met >2 knoppen/stengel	64	50
% Gewone steekmier (<i>Myrmica rubra</i>)	0	7
% Bossteekmier (<i>Myrmica ruginodis</i>)	0	0
% Moerassteekmier (<i>Myrmica scabrinodis</i>)	0	13
% Weg/humusmier (<i>Lasius niger/platythorax</i>)	93	100
Kleine zonnedaauw (<i>Drosera intermedia</i>)	0	0
Habitatscore (max. 11)	5	4

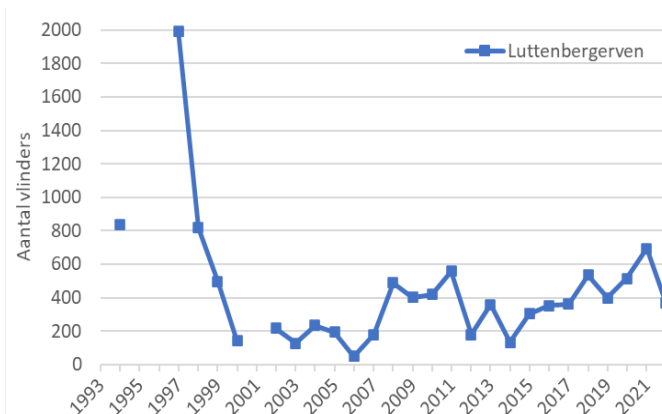
10.2.6 Luttenbergerven



De populatie gentiaanblauwtjes van het Luttenbergerven is niet alleen de laatste populatie op nat schraalland in Nederland, maar ook de laatste populatie in Overijssel sinds het verdwijnen van de populatie op het Buurserzand. Deze populatie is al sinds 1978 sterk geïsoleerd; toen verdween het gentiaanblauwtje van het Boetelerveld, op 7 km afstand.

In het Luttenbergerven is sinds 2000 met succes gewerkt aan herstel en uitbreiding van het leefgebied. Het grootste knelpunt vormt de beperkte grootte van het gebied en de niet overal optimale habitatkwaliteit. Het gentiaanblauwtje komt slechts voor op een deel van de groeiplaatsen met klokjesgentiaan.

Dit heeft te maken met de soms geringe dichtheid aan gentianen, maar ook met het schaarse voorkomen van de bossteekmier. In de huidige kernpopulatie is de dichtheid van bossteekmieren erg hoog. Rond de oude eitelplot was deze nog steeds redelijk aanwezig, maar wel minder en in het noordoosten werd de optimale waardmier slechts incidenteel gevonden. Mogelijk is de droogtegevoeligheid of de uniformiteit in vegetatiestructuur daar groter.



Locatie	Luttenbergerven		
Laatste Jaar gentiaanblauwtje	2022		
	kernpopulatie	NW	NO
Bronpopulatie binnen 2 km (2017)?	Nee		
Oppervlakte gentiaanblauwtje (ha)	23,6		
Oppervlakte klokjesgentiaan populatie (ha)	30,6		
Oppervlakte locatie klokjesgentiaan (ha)	30,6		
Grootschalig plaggen na 2000?	Nee		
Kleinschalig plaggen na 2000?	Nee		
Klokjesgentiaan bloeiend (aantal per 5x5 m)	12		
% Klokjesgentiaan met >2 knoppen/stengel	98		
% Gewone steekmier (<i>Myrmica rubra</i>)	0	0	5
% Bossteekmier (<i>Myrmica ruginodis</i>)	40	10	5
% Moerassteekmier (<i>Myrmica scabrinodis</i>)	100	100	84
% Weg/humusmier (<i>Lasius niger/platythorax</i>)	10	0	26
Kleine zonnedaauw (<i>Drosera intermedia</i>)	0		
Habitatscore (max. 11)	8		

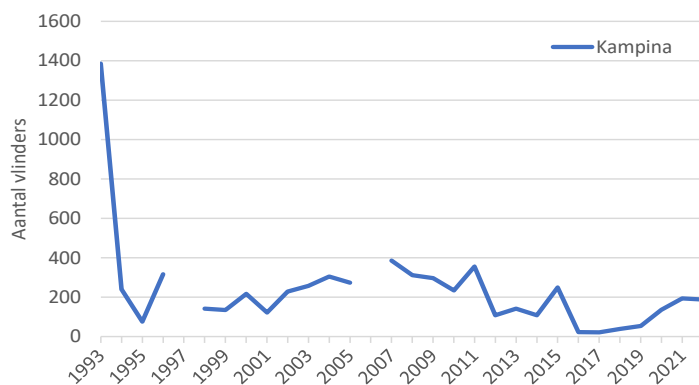
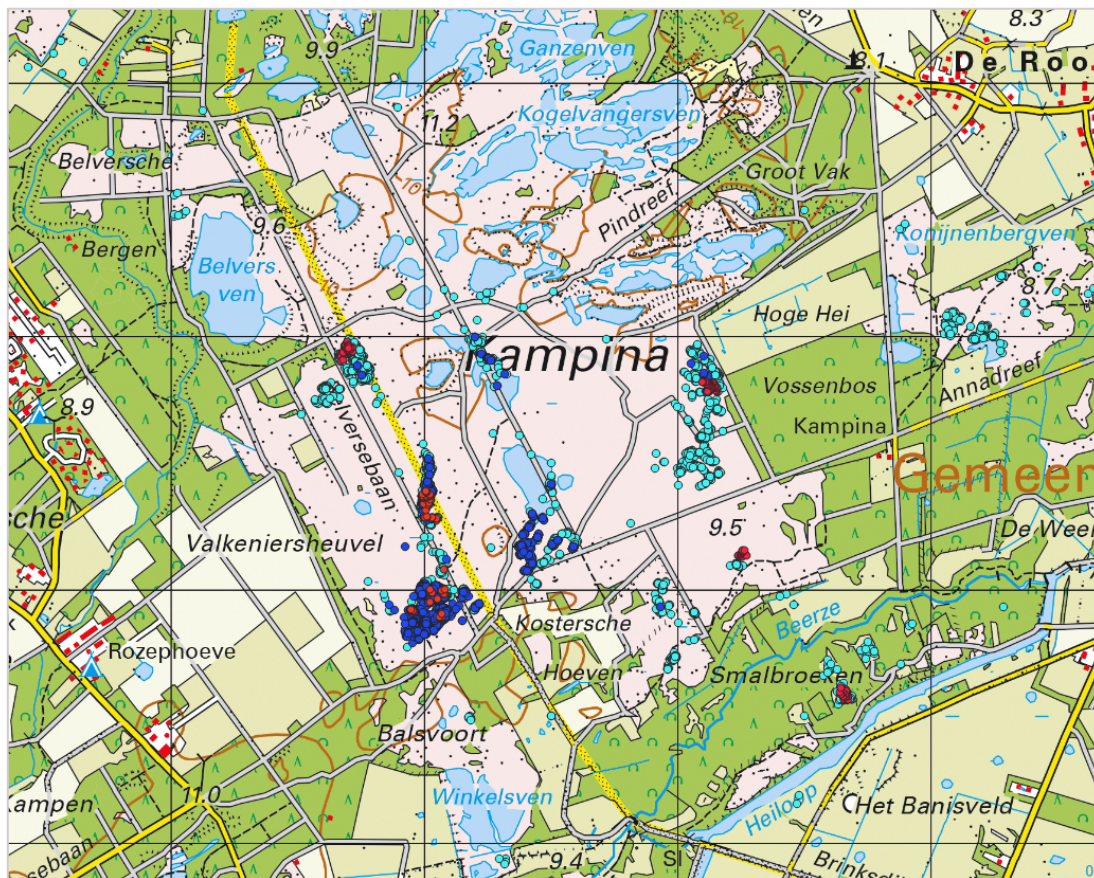
Aanbevolen wordt om het leefgebied binnen het gebied uit te breiden door te experimenteren met kleinschalig herstelbeheer, dat zowel de bossteekmier als de vestiging van gentianen ten

goede kan komen. Ook blijft het stabiliseren van d waterhuishouding in droogteperioden een aandachtspunt.

Buiten het gebied liggen er mogelijk kansen in het natte schraalland aan de noordkant van het Overijssels kanaal, 2 km in noordoostelijke richting van het Luttenbergerven. Klokjesgentianen zijn aanwezig, maar verder zou de habitatkwaliteit nader moeten worden onderzocht.

10.3. Noord-Brabant

10.3.1 Kampina



De populatie gentiaanblauwtjes op Kampina wordt al meerdere decennia in detail gevolgd. Rond 2000 kwam het gentiaanblauwtje nog wijd verbreid voor op Kampina. De populatie bij het Glasven hield stand tot 2005 en daarna verdwenen andere deelpopulaties één voor één. Sinds 2012 is alleen de kernpopulatie nog over. Incidenteel wordt wel eiafzet gevonden in de periferie.

De aantallen zijn nooit meer op het niveau van 1993 geweest. Tussen 2007 en 2017 daalden de aantallen gestaag met een crash in het extreem natte jaar 2016, gevolgd door een nog iets lager dieptepunt van circa 20 vlinders in 2017. Daarna stegen de aantallen weer tot boven de 200 vlinders in 2023, mede door het actieve kleinschalige beheer (zie par. 3.5).

De kernpopulatie ligt op de flanken van en in een laagte met een stabiele grondwaterinvloed. Droogte is in de kernpopulatie en langs de Belverse Baan een kleiner probleem dan extreem natte condities gedurende de zomer. De habitatkwaliteit is verreweg het hoogste in de kernpopulaties, met een hoge aanwezigheid van bossteekmieren, terwijl er geen moerassteekmieren werden aangetroffen. Overigens is de mierenfauna hier in 2018 onderzocht en is het de vraag of deze de

daaropvolgende reeks droge jaren goed heeft doorstaan, al lijkt de populatieontwikkeling van het gentiaanblauwtje daar wel op te wijzen.

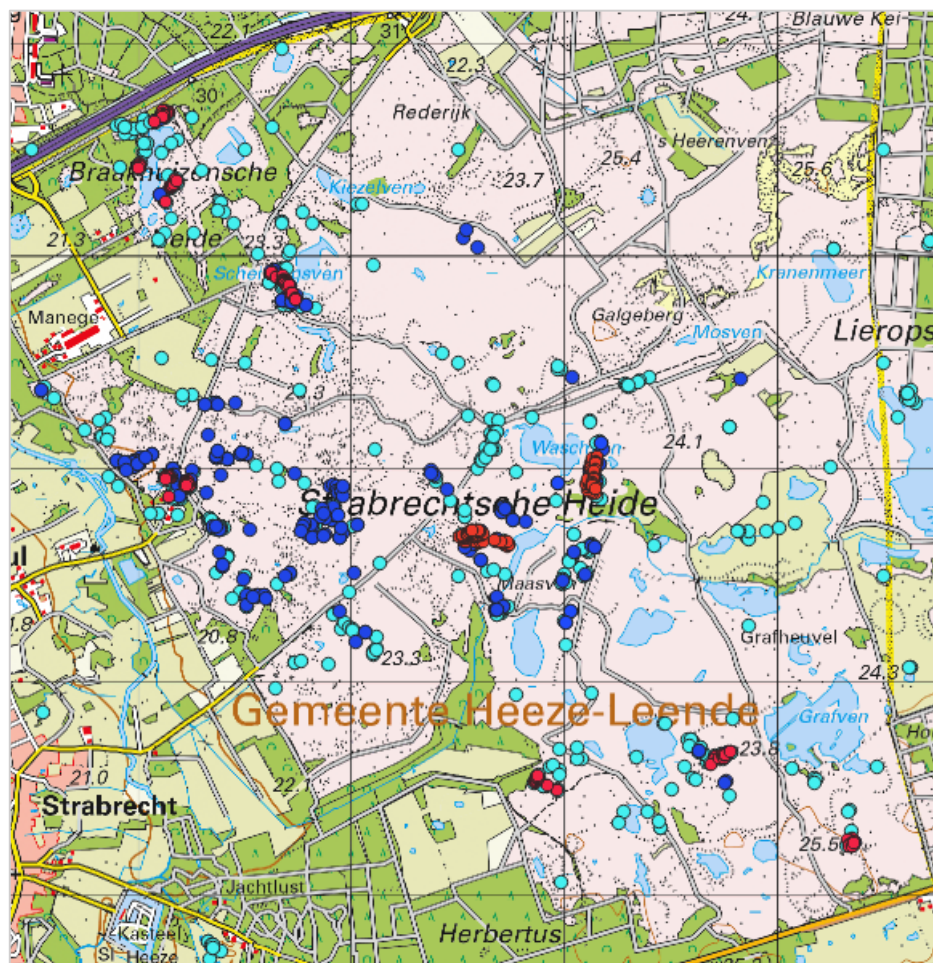
In de andere voormalige leefgebieden is de waterhuishouding erg instabiel omdat de groeiplaatsen hier in geïsoleerde laagten hoger in het landschap bevinden: deze zijn enerzijds droogtegevoeliger maar anderzijds kunnen ze bij hevige regenval ook snel onderlopen. Op de overige onderzochte locaties waren waardmieren zo goed als afwezig. Dit vormt dus een belangrijk knelpunt voor herkolonisatie. Op de Hoge hei en de locatie ten oosten van de Kostersche Hoeven zijn bovendien ook de gentianen schaars en van lage kwaliteit zijn. Gelukkig zijn de concurrerende mieren op de meeste plekken ook wel schaars. De locatie Smalbroeken is onderzocht op mogelijke kansen in de schraallanden van het beekdal, maar ook daar zijn de waardmieren schaars. In 2023 is ook de groeiplaats dicht bij de Kostersche Hoeven onderzocht en daar lijken de kansen beduidend beter, al moet nog worden vastgesteld welk deel van de gevonden waardmieren ook bossteekmier betreft.

Locatie	Kern- populatie	Belverse baan	Smal- broeken	Hoge hei	Kostersche hoeven O
Laatste Jaar gentiaanblauwtje	2022	2016	n.v.t.	2012	2012
Bronpopulatie binnen 2 km (2017)?	Nee	Ja	Ja	Ja	Ja
Oppervlakte gentiaanblauwtje (ha)	218,1	218,1		218,1	218,1
Oppervlakte klokjesgentiaan populatie (ha)	53,9	53,9	1,0	53,9	53,9
Oppervlakte locatie klokjesgentiaan (ha)	20,3	5,1	1,0	12,3	0,2
Grootschalig plaggen na 2000?	Nee	Ja	Nee	Nee	Nee
Kleinschalig plaggen na 2000?	Ja	Nee	Nee	Nee	Nee
Klokjesgentiaan bloeiend (aantal per 5x5 m)	25	12	8	8	0
% Klokjesgentiaan met >2 knoppen/stengel	77	34	99	20	
% Gewone steekmier (<i>Myrmica rubra</i>)	36	0	0	0	0
% Bossteekmier (<i>Myrmica ruginodis</i>)	41	0	3	0	0
% Moerassteekmier (<i>Myrmica scabrinodis</i>)	0	0	3	0	7
% Weg/humusmier (<i>Lasius niger/platythorax</i>)	0	0	0	7	40
Kleine zonnedauw (<i>Drosera intermedia</i>)	+	0	0	0	0
Habitatscore (max. 11)	9	6	6	6	6

Al met al lijkt de ingeslagen koers van kleinschalig herstelbeheer in en rond de kernpopulatie door de Blauwe Brigade op Kampina bijzonder succesvol. De voortzetting richt zich geleidelijk meer op uitbreiding, enerzijds in oostelijke richting en vervolgens naar de groeiplaats bij de Kostersche Hoeven en anderzijds noordwaarts langs de Belverse Baan. Spreiding van het leefgebied over de hoogtegradiënt is daarbij gezien de soms sterk wisselende waterpeilen van groot belang.

Een speciaal knelpunt vormt de begrazing door runderen (en tot op heden ook paarden, maar deze worden uit het gebied verwijderd). Vooral in droge zomers is er een groot risico op overbegrazing in de vochtige laagten en daarmee op overmatige vraat aan de gentianen. De oplossing daarvoor wordt nu gevonden in het uitrasteren van een groot deel van de kernpopulatie in de zomermaanden. Dit verdient te worden voortgezet, maar het zou beter zijn om de begrazingsintensiteit in de zomermaanden in zijn geheel te verminderen. Drukbegrazing met schapen moet op de groeiplaatsen met klokjesgentiaan worden vermeden.

10.3.2 Strabrechtse Heide



Op de Strabrechtse Heide had het gentiaanblauwtje tot 2015 een metapopulatie met verschillende kernen tussen de Braakhuizense Heide in het noorden en de heide ten oosten van de Herbertusbossen in het zuiden. In de droge zomer van 2015 daalden de aantallen en in de extreem natte zomer van 2016 (met hevige neerslag rond half juni) decimeerden of verdwenen diverse subpopulaties. Na 2017 bleef alleen de populatie rond het Waschven over.

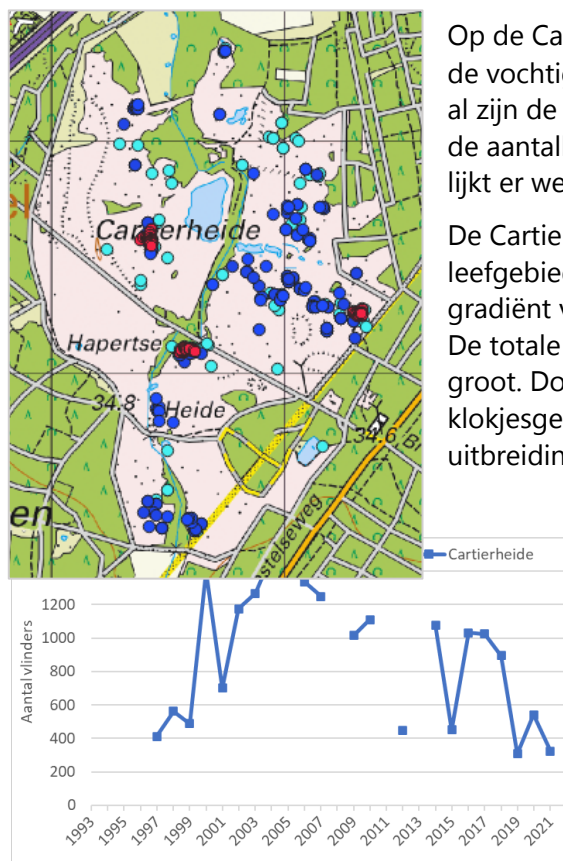


Potentieel heeft het gentiaanblauwtje hier een groot leefgebied en zijn er daarbinnen diverse grotere groeiplaatsen met klokjesgentianen. De kwaliteit daarvan is in de overgebleven populatie goed, maar elders, op de Braakhuizense Heide, bij het Scheidingsven en ten oosten van de Herbertusbossen, waar de gentianen vaak op oude, grotere plagplekken groeien, is de kwaliteit van de waardplanten veelal laag. Op de Braakhuizense Heide en bij het Scheidingsven werden ook nauwelijks waardmieren aangetroffen, maar wel grote dichtheden van de concurrerende *Lasius*-mieren. Bossteekmier kwam alleen bij de visgraatplagplek veelvuldig voor, maar de gegevens daarover stammen uit 2018, dus het kan zijn dat de dichtheid nu lager ligt, na de serie

droogtejaren. Bij het Waschven en het bezoekerscentrum werd de bossteemier slechts sporadisch gevonden. Al met al scoort de habitatkwaliteit inderdaad het hoogst bij de overgebleven populatie van het Waschven, gevolgd door de nabijgelegen visgraatplagplek en de voormalige vindplaats bij het bezoekerscentrum.

Locatie	Bezoekers- centrum	Waschven	Braakhuizensche heide	Scheidings- ven	Visgraat	Herbertus- bossen
Laatste Jaar gentiaanblauwtje	2018	2022	2017	2016	2017	2015
Bronpopulatie binnen 2 km (2017)?	Ja	Ja	Ja	Ja	Ja	Ja
Oppervlakte gentiaanblauwtje (ha)	463,4	463,4	463,4	463,4	463,4	2,4
Oppervlakte klokjesgentiaan populatie (ha)	70,4	70,4	70,4	70,4	70,4	2,4
Oppervlakte locatie klokjesgentiaan (ha)	15,0	3,7	6,3	3,7	12,9	2,4
Grootschalig plaggen na 2000?	Nee	Nee	Nee	Ja	Nee	Nee
Kleinschalig plaggen na 2000?	Ja	Ja	Ja	Nee	Ja	Nee
Klokjesgentiaan bloeiend (aantal per 5x5 m)	57	20	45	55	40	23
% Klokjesgentiaan met >2 knoppen/stengel	63	77	30	23	60	5
% Gewone steekmier (<i>Myrmica rubra</i>)	0	6	3	0	23	0
% Bossteekmier (<i>Myrmica ruginodis</i>)	3	3	0	0	41	0
% Moerassteekmier (<i>Myrmica scabrinodis</i>)	7	6	0	3	32	7
% Weg/humusmier (<i>Lasius niger/platythorax</i>)	97	0	34	80	0	7
Kleine zonnedaauw (<i>Drosera intermedia</i>)	0	0	0	1	1	0
Habitatscore (max. 11)	9	10	7	4	9	7

10.3.3 Cartierheide



Op de Cartierheide is het gentiaanblauwtje nog verspreid in de vochtiger laagten van het hele heidegebied aan te treffen, al zijn de aantallen in het westelijk deel wel laag. Na 2018 zijn de aantallen sterk gedaald tot circa 400 vlinders, maar in 2023 lijkt er weer een behoorlijk herstel te zijn opgetreden.

De Cartierheide biedt in potentie een robuuste oppervlakte leefgebied voor het gentiaanblauwtje, met een mooie gradiënt van het Dalemstroompje naar de drogere gronden. De totale oppervlakte met klokjesgentianen is echter niet al te groot. Door smalle banen te chopperen en in te zaaien met klokjesgentianen wordt over een reeks van jaren gestaag aan uitbreiding van leefgebied gewerkt.

De habitatkwaliteit is op alle drie onderzochte locaties behoorlijk goed, maar de kwaliteit van de gentianen is op de Hapertse Heide en in het westelijk deel nogal laag, waarschijnlijk mede doordat veel gentianen daar nog jong zijn. Bossteekmier werd vooral in het westelijk deel aangetroffen, maar weinig tot niet op de Hapertse Heide en het oostelijk deel.

Staatsbosbeheer zet zich actief in om het leefgebied voor de gentiaanblauwtjes verder te

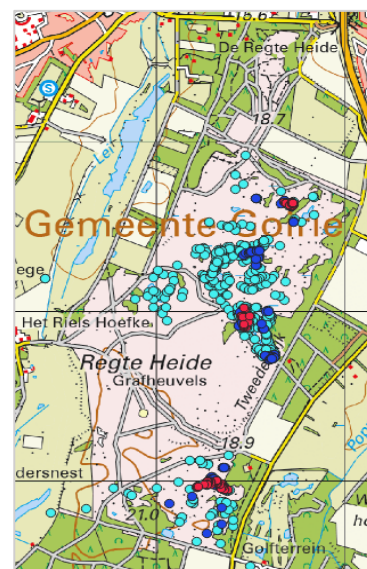
versterken. Ten westen van de Cartierheide liggen mogelijkheden voor toekomstig leefgebied rond de Goorloop, waar zich na herstelmaatregelen een groeiplaats met gentianen ontwikkelt. Nader onderzoek naar de habitatkwaliteit voor het gentiaanblauwtje, in het bijzonder ook naar de waardmieren, is hier wenselijk. Ook leeft de wens om op termijn de populatie te benutten als bron voor herintroductie op de heide bij Leende, wanneer het herstelbeheer daar tot voldoende geschikt leefgebied heeft geleid.

Locatie	Hapertse heide	Cartierheide Oost	Cartierheide West
Laatste Jaar gentiaanblauwtje	2022	2022	2022
Bronpopulatie binnen 2 km (2017)?	Ja	Ja	Ja
Oppervlakte gentiaanblauwtje (ha)	133,9	133,9	133,9
Oppervlakte klokjesgentiaan populatie (ha)	12,6	12,6	12,6
Oppervlakte locatie klokjesgentiaan (ha)	1,9	6,1	0,9
Grootschalig plaggen na 2000?	Nee	Nee	Nee
Kleinschalig plaggen na 2000?	Ja	Ja	Ja
Klokjesgentiaan bloeiend (aantal per 5x5 m)	20	200	17
% Klokjesgentiaan met >2 knoppen/stengel	35	80	5
% Gewone steekmier (<i>Myrmica rubra</i>)	0	0	3
% Bossteekmier (<i>Myrmica ruginodis</i>)	3	0	13
% Moerassteekmier (<i>Myrmica scabrinodis</i>)	7	27	10
% Weg/humusmier (<i>Lasius niger/platythorax</i>)	7	7	10
Kleine zonnedaauw (<i>Drosera intermedia</i>)	+	0	1
Habitatscore (max. 11)	10	10	8

10.3.4 Regte Heide

Op de Regte Heide is het gentiaanblauwtje in 2020 voor het laatst gezien op ene kleine vindplaats in het uiterste noorden van het gebied. Tussen 2000 en 2005 groeide de populatie gestaag, maar na de hete zomer van 2006 daalden de aantallen sterk. In 2014 was er nog een kleine opleving, maar in 2015 werden de laatste eitjes geteld in de zuidelijke deelpopulatie en werden deze ook rond het Rietven niet meer aangetroffen. Het verdwijnen lijkt te wijten aan de combinatie van de droogtegevoeligheid van de grindhoudende bodem en de moeilijkheid om in het spanningsveld van stikstofbelasting, bodemverzuring en verdroging maatwerk te kunnen realiseren in het herstelbeheer met begrazing, plaggen en maaien, ondanks de pogingen daartoe.

De habitatkwaliteit voor het gentiaanblauwtje laat vooral te wensen over ten aanzien van het hooguit incidentele voorkomen van de bossteekmier en een hoge dichtheid aan concurrerende *Lasius*-mieren. Op voormalige plagplekken was de kwaliteit van de gentianen veelal nog laag. Voor toekomstig herstel lijkt het noodzakelijk om ook leefgebied te realiseren op de flanken van het beekdal van de Leij, zodat perioden met droogte beter opgevangen kunnen worden. Opmerkelijk is dat de populatie wel voortleeft in het Zwartwater bij Turnhout, waar in 1998 een illegale herintroductie plaatsvond na het verdwijnen van het gentiaanblauwtje aldaar in het droge jaar 1995. Hiervoor werden vier vrouwtjes overgebracht vanaf de destijds nog redelijk grote populatie van de Regte Heide. De populatie heeft zich vanuit deze smalle basis succesvol ontwikkeld, maar is onder druk van de recente droogtejaren gedecimeerd.



Locatie	Regte Heide Noord	Regte Heide Zuid
Laatste Jaar gentiaanblauwtje	2020	2015
Bronpopulatie binnen 2 km (2017)?	Nee	Ja
Oppervlakte gentiaanblauwtje (ha)	147,5	147,5
Oppervlakte klokjesgentiaan populatie (ha)	40,8	40,8
Oppervlakte locatie klokjesgentiaan (ha)	24,6	9,6
Grootschalig plaggen na 2000?	Nee	Nee
Kleinschalig plaggen na 2000?	Nee	Ja
Klokjesgentiaan bloeiend (aantal per 5x5 m)	4	130
% Klokjesgentiaan met > 2 knoppen/stengel	80	50
% Gewone steekmier (<i>Myrmica rubra</i>)	0	7
% Bossteekmier (<i>Myrmica ruginodis</i>)	3	0
% Moerassteekmier (<i>Myrmica scabrinodis</i>)	21	10
% Weg/humusmier (<i>Lasius niger/platythorax</i>)	69	73
Kleine zonnedauw (<i>Drosera intermedia</i>)	0	r
Habitatscore (max. 11)	7	8

10.3.5 Papschot

De populatie gentiaanblauwtjes op Papschot is altijd al klein geweest zeer recent verdwenen in 2021. De dichtstbijzijnde populatie was die van de Regte Heide, op een afstand van 5 kilometer. In 2012 en 2015 werd de populatie geschat op respectievelijk 39 en 34 vlinders, maar in 2017 was dit gestegen naar 101 vlinders. Na twee droge zomers waren er in 2019 naar schatting slechts zo'n 4 vlinders over en in 2020 even weinig. In 2021 werd nog één vrouwtje gezien, waarschijnlijk het laatste.



Het leefgebied was klein en alleen al daardoor was de populatie kwetsbaar. In 2021 werden er slechts weinig waardmieren gevonden, maar het is goed mogelijk dat de dichtheid daarvan voor de droogtejaren wel hoger is geweest. Het leefgebied leek door de hoge pollen pijpenstrootje te midden van veenmossen en beenbreek minder gevoelig voor neerslagextremen van zowel droogte als inundatie. Maar de recente droogte was waarschijnlijk toch te extreem. Er is in 2018 geadviseerd over uitbreiding van leefgebied binnen het terrein en daarbuiten op de naastgelegen Roversche Heide, een pas in de jaren '80 van bos vrijgesteld terrein dat zich goed ontwikkelt, maar waar klokjesgentianen nog ontbreken (Wallis de Vries e.a. 2019). Met het verdwijnen van het gentiaanblauwtje van Papschot en van de Regte Heide lijken deze initiatieven in elk geval voor het gentiaanblauwtje geen prioriteit meer te hebben.

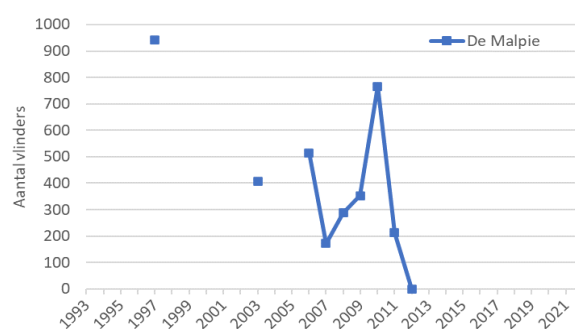
Locatie	Papschot
Laatste Jaar gentiaanblauwtje	2021
Bronpopulatie binnen 2 km (2017)?	Nee
Oppervlakte gentiaanblauwtje (ha)	4,1
Oppervlakte klokjesgentiaan populatie (ha)	2,4
Oppervlakte locatie klokjesgentiaan (ha)	2,4
Grootschalig plaggen na 2000?	Nee
Kleinschalig plaggen na 2000?	Nee
Klokjesgentiaan bloeiend (aantal per 5x5 m)	16
% Klokjesgentiaan met >2 knoppen/stengel	100
% Gewone steekmier (<i>Myrmica rubra</i>)	0
% Bossteekmier (<i>Myrmica ruginodis</i>)	3
% Moerassteekmier (<i>Myrmica scabrinodis</i>)	3
% Weg/humusmier (<i>Lasius niger/platythorax</i>)	17
Kleine zonnedauw (<i>Drosera intermedia</i>)	0
Habitatscore (max. 11)	7

10.3.6 De Malpie

Op de Malpie bevond zich in 2010 nog een aanzienlijke populatie gentiaanblauwtjes. Daarna verdween de vlinder in enkele jaren. In 2012 werden er geen meer geteld, hoewel er nadien werden incidenteel nog wel enkele malen kleine aantallen eitjes zijn gevonden, voor het laatst in 2016.

De oppervlakte leefgebied en de groeiplaats met klokjesgentianen zijn van behoorlijke omvang, ondanks de matige omvang van het heide- en vennengebied als geheel. De dichtheid aan klokjesgentianen was echter op veel plaatsen, waaronder de onderzochte oude populatiekern, erg laag door de sterke vergrassing met pijpenstrootje. Op oude grote plagplekken zijn de dichtheden soms groter, maar is de kwaliteit van de gentianen vaak laag en bovendien kunnen deze plekken langdurig geïnundeerd zijn, ook in de zomer na sterke regenval. In tegenstelling tot de toestand van de waardplanten is die bij de waardmieren op de oude populatiekern een stuk beter, met hoge dichtheden van de moerassteekmier en gewone steekmier en ook een behoorlijke aanwezigheid van bossteekmier.

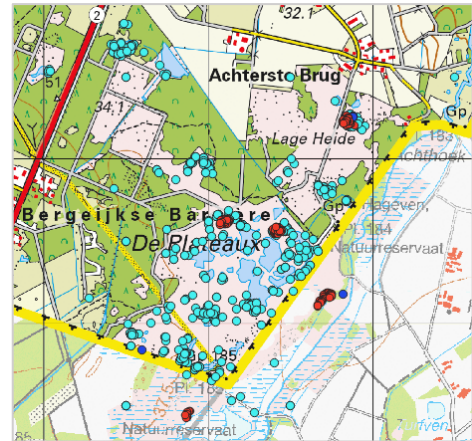
Al met al lijkt de Malpie wel potentie te hebben als geschikt leefgebied voor een populatie gentiaanblauwtjes van enige omvang. Maar daarvoor zou het ingezette maatwerk voor habitatherstel over de hoogtegradiënt (Wallis de Vries e.a. 2019) over een reeks van jaren moeten worden voortgezet. Pas dan, en wanneer ook de bossteekmier daar voldoende van geproefteerd heeft, zou er weer over herintroductie van het gentiaanblauwtje kunnen worden nagedacht.



Locatie	De Malpie
Laatste Jaar gentiaanblauwtje	2016
Bronpopulatie binnen 2 km (2017)?	Nee
Oppervlakte gentiaanblauwtje (ha)	47,0
Oppervlakte klokjesgentiaan populatie (ha)	15,5
Oppervlakte locatie klokjesgentiaan (ha)	15,5
Grootschalig plaggen na 2000?	Nee
Kleinschalig plaggen na 2000?	Ja
Klokjesgentiaan bloeiend (aantal per 5x5 m)	5
% Klokjesgentiaan met > 2 knoppen/stengel	5
% Gewone steekmier (<i>Myrmica rubra</i>)	23
% Bossteekmier (<i>Myrmica ruginodis</i>)	10
% Moerassteekmier (<i>Myrmica scabrinodis</i>)	60
% Weg/humusmier (<i>Lasius niger/platythorax</i>)	23
Kleine zonnedaauw (<i>Drosera intermedia</i>)	0
Habitatscore (max. 11)	8

10.3.7 Plateaux

De Plateaux maakt onderdeel uit van het grensoverschrijdende natuurgebied Plateaux-Hageven. In het Nederlandse deel heeft het gentiaanblauwtje sinds de eeuwwisseling alleen kortlevende lokale populaties gekend. Tussen 1999 en 2012 kwam er een populatie voor bij het Klotven, met een maximaal geschat aantal van 25 vlinders in 2002; de populatie verdween na een lange inundatie tijdens de zomer. De laatste 10 jaar waren er alleen incidentele waarnemingen in 2013 (Oud Kraaienvan) en in 2015 dicht bij de grens. Geschikt leefgebied is in het Nederlandse deel alleen op kleine plekken aanwezig. Op de voormalige landbouw-enclave is het leefgebied nog in wording.



Op het Vlaamse Hageven ontwikkelde de populatie zich van enkele tientallen vlinders in 1995 tot een populatie van naar schatting bijna 650 vlinders in 2003. De periode met hoge aantallen duurde van 2002 t/m 2014 (Palms & Pardon 2016). Daarna daalden de aantallen sterk en zijn veel van de vindplaatsen verlaten. Het gaat het nu om nog slechts enkele tientallen vlinders. Klimaatextremen zijn een belangrijke sturende factor achter deze achteruitgang. Maar de verdroging werkt extra sterk door omdat een laag peil in de Dommel het gebied verder draineert.

In het Nederlandse deel zijn de groeiplaatsen met klokjesgentiaan sterk beïnvloed door vrij grootschalig plaggen, waardoor de habitatkwaliteit gering is. De kwaliteit van de gentianen is vrij laag, waardmieren zijn schaars (al is de bossteekmier wel aanwezig) en concurrerende *Lasius*-mieren zijn talrijk. Wel is het hoopvol dat op de in 2006 ontgronde, voormalige landbouw-enclave in 2022 zowel bos- als moerassteekmier en gewone steekmier werden aangetroffen. Op één van de overgebleven populatiekernen in het Hageven werden in 2022 wel veel moerassteekmieren en weinig *Lasius*-mieren gevonden, maar helaas geen bossteekmier. Deze kwam wel incidenteel voor op de andere onderzochte locatie op het Hageven.

Locatie	Oud Kraaienvan	Oude Landbouw-enclave	Plateaux Heide	Hageven 8	Hageven 1
Laatste Jaar gentiaanblauwtje	2006	n.v.t.	2006	2022	2020
Bronpopulatie binnen 2 km (2017)?	Ja	Ja	Ja	Ja	Ja
Oppervlakte gentiaanblauwtje (ha)	1,3			68,6	68,6
Oppervlakte klokjesgentiaan populatie (ha)	1,3	1,0	1,0	29,2	29,2
Oppervlakte locatie klokjesgentiaan (ha)	0,7	27,4	2,0	27,4	4,1
Grootschalig plaggen na 2000?	Ja	Ja	Ja	Nee	Ja
Kleinschalig plaggen na 2000?	Nee	Nee	Nee	Nee	Nee
Klokjesgentiaan bloeiend (aantal per 5x5 m)	24	27	32	30	29
% Klokjesgentiaan met >2 knoppen/stengel	27	37	33	60	33
% Gewone steekmier (<i>Myrmica rubra</i>)	0	3	7	23	10
% Bossteekmier (<i>Myrmica ruginodis</i>)	3	3	0	0	3
% Moerassteekmier (<i>Myrmica scabrinodis</i>)	10	7	7	40	23
% Weg/humusmier (<i>Lasius niger/platythorax</i>)	60	70	37	0	33
Kleine zonnedaauw (<i>Drosera intermedia</i>)	1	2m	+	0	+
Habitatscore (max. 11)	4	5	5	8	7

11. Literatuur

- Akino T., J.J. Knapp, J.A. Thomas & G.W. Elmes (1999) Chemical mimicry and host specificity in the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *Proceedings of the Royal society of London B*. 266: 1419_1426.
- Als T.D., Nash D.R. & J.J. Boomsma (2002) Geographical Variation in Host-Ant Specificity of the Parasitic Butterfly *Maculinea alcon* in Denmark. *Ecological Entomology* 27: 403-414.
- Boe A.M.B., T.J. Simonsen, C.T. Colding-Jørgensen, P.H. Folman, T.T. Jensen, K.J. Spencer, P.F. Thomsen & D.R. Nash (2022) Spatial and Temporal Patterns of Genetic Diversity and Structure in Danish Populations of the Alcon Blue Butterfly *Phengaris alcon* (Denis & Schiffermüller). *Diversity* 2022, 14, 1098.
- Ebsen J.R., J.J. Boomsma & D.R. Nash (2019) Phylogeography and cryptic speciation in the *Myrmica scabrinodis* Nylander, 1846 species complex (Hymenoptera: Formicidae), and their conservation implications. *Insect Conservation and Diversity* 12: 467–480.
- Elmes G.W., J.A. Thomas, J.C. Wardlaw, M.E. Hochberg, R.T. Clarke & D.J. Simcox (1998) The ecology of *Myrmica* ants in relation to the conservation of *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation* 2: 67–78
- Elmes G.W., T. Akino, J.A. Clarke & J.J. Knapp (2002) Interspecific differences in cuticular hydrocarbon profiles of *Myrmica* ants are sufficiently consistent to explain host specificity by *Maculinea* (large blue) butterflies. *Oecologia* 130: 525-535.
- Elmes G.W., Wardlaw J.C., Schönrogge K., Thomas J.A. & R.T. Clarke (2004) Food Stress Causes Differential Survival of Socially Parasitic Caterpillars of *Maculinea rebeli* Integrated in Colonies of Host and Non-host *Myrmica* Ant Species. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 110: 53-63.
- Feenstra V. & A. van der Hidde (1998). Het ovipositiegedrag van het Gentiaanblauwtje *Maculinea alcon*. Stageverslag, o.b.v. Gerard Oostermeijer, Hugo de Vries-laboratorium (nu Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteemdynamica), Universiteit van Amsterdam.
- Fehse J. & S. Borst (1994) Oecologie van het Gentiaanblauwtje, *Maculinea alcon* Schiff. in relatie tot de Klokjesgentiaan (*Gentiana pneumonanthe*) en de knooppieren, *Myrmica ruginodis* en *Myrmica scabrinodis* Nylander én: experimenten m.b.t. zaadproductie van de klokjesgentiaan, *Gentiana pneumonanthe*. Stageverslag o.b.v. Gerard Oostermeijer, intern rapport 301 Hugo de Vries-laboratorium (nu Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteemdynamica), Universiteit van Amsterdam.
- Gadeberg R.E. & J.J. Boomsma (1997) Genetic population structure of the large blue butterfly *Maculinea alcon* in Denmark. *Journal of Insect Conservation* 1: 99-11.
- Guillem R.M., F.P. Drijfhout & S.J. Martin (2016) Species-Specific Cuticular Hydrocarbon Stability Within European *Myrmica* Ants. *Journal of Chemical Ecology* 42: 1052–1062
- Henrich K.O., Sander A.C., Wolters V. & J. Dauber (2003) Isolation and Characterization of Microsatellite Loci in the Ant *Myrmica scabrinodis*. *Molecular Ecology Notes* 3(2): 304-306.
- Hofland P. & B. Broekmans (1992) Ekologie van *Maculinea alcon*. voorkomen en verspreiding van *Myrmica* (knooppieren) in de habitat van *Maculinea alcon* (heidegentiaanblauwtje) en de overleving van het rupsstadium op de waardplant *Gentiana pneumonanthe* (klokjesgentiaan). Verslag Vakgroep Natuurbeheer nr. 3043
- Jansen A.J.M., R.M. Bekker, R. Bobbink, J.H. Bouwman, R. Loeb, H. van Dobben, G.A. van Duinen & M.F. Wallis de Vries (2010b). De effectiviteit van de regeling Effectgerichte Maatregelen (EGM) voor Rode-lijstsoorten: de tweede Rode Lijst met Groene Stip voor vaatplanten en enkele diergroepen in Nederland. Rapport DKI nr. 2010/dk137-O, Directie Kennis en Innovatie, Ministerie van LNV, Ede.

- Leppänen J., K. Vepsäläinen, H. Anthoni & R. Savolainen (2012) Comparative phylogeography of the ants *Myrmica ruginodis* and *Myrmica rubra*. *Journal of Biogeography* 40: 479-491.
- Meirmans P.G. (2020) GENODIVE Version 3.0: Easy-to-use Software for the Analysis of Genetic Data of Diploids and Polyploids. *Molecular Ecology Resources* 20: 1126-1131.
- Meyer-Hozak C. (2000) Population biology of *Maculinea rebeli* (Lepidoptera: Lycaenidae) on the chalk grasslands of Eastern Westphalia (Germany) and implications for conservation. *Journal of Insect Conservation* 4 (2): 63-72.
- Nash D.R., T.D. Als, R. Maile G.R. Jones & J.J. Boomsma (2008) A mosaic of chemical coevolution in a large blue butterfly. *Science* 319: 88-90.
- Nieminen M., M.C. Singer, W. Fortelius, K. Schops & I. Hanski (2001) Experimental confirmation that inbreeding depression increases extinction risk in butterfly populations. *American Naturalist* 157: 237-244.
- Oostermeijer J.G.B., R. van 't Veer & J.C.M. den Nijs (1994) Population structure of the rare, long-lived perennial *Gentiana pneumonanthe* in relation to vegetation and the management in The Netherlands. *Journal of Applied Ecology* 31: 428-438.
- Oostermeijer J.G.B., M.L. Brugman, E.R. de Boer & J.C.M. den Nijs (1996) Temporal and spatial variation in the demography of *Gentiana pneumonanthe*, a rare perennial herb. *Journal of Ecology*, 84: 153-166.
- Oostermeijer J.G.B. (2000) Population viability analysis of the rare *Gentiana pneumonanthe*: importance of genetics, demography, and reproductive biology. In *Genetics, demography and viability of fragmented populations*. (eds A.G. Young & G.M. Clarke), Vol. 4, pp. 313-334. Cambridge University Press, Cambridge.
- Oostermeijer J.G.B., S.H. Luijten & J.C.M. den Nijs (2003) Integrating demographic and genetic approaches in plants. *Biological Conservation* 113: 389-398.
- Palmans G. & W. Pardon (2016) Hageven-Plateaux Neerpelt-Lommel-Valkenswaard-Bergeijk: Inventarisatie van de habitats en de aanwezigheid van: Gentiaanblauwtje, Heideblauwtje, Heivlinder en Groentje. Rapport Natuurpunt vzw Afdeling Neerpelt.
- Pritchard J.K., Stephens M. & P. Donnelly (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- Roitman M., M.G. Gardner, T.R. New, T.T.T. Nguyen, E.J. Roycroft, P. Sunnucks, A.L. Yen & K.A. Harrison (2017) Assessing the scope for genetic rescue of an endangered butterfly: the case of the Eltham copper. *Journal of Insect Conservation and Diversity* 10: 399-414.
- Schönrogge K., Wardlaw J.C., Peters A.J., Everett S., J.A. Thomas & G.W. Elmes (2004) Changes in chemical signature and host specificity from larval retrieval to full social integration in the myrmecophilous butterfly *Maculinea rebeli*. *Journal of Chemical Ecology* 30: 91-107.
- Schlick-Steiner B. C., F.M. Steiner, H. Höttinger, A. Nikiforov, R. Mistrik, C. Schafellner, P. Baier & E. Christian (2004) A butterfly's chemical key to various ant forts: intersection-odour or aggregate-odour multi-host mimicry? *Naturwissenschaften* (2004) 91:209-214.
- Seppä P. & P. Pamilo (1995) Gene flow and population viscosity in *Myrmica* ants. *Heredity* 74: 200-209.
- Tartally A., J.A. Thomas, C. Anton, E. Balletto, F. Barbero, S. Bonelli, M. Braü, L.P. Casacci, S. Csósz, Z. Czekes, M. Dolek, I. Dziekańska, G. Elmes, M.A. Fürst, U. Glinka, M.E. Hochberg, H. Höttinger, V.I. Hula, D. Maes, M.L. Munguira, M. Musche, P.S. Nielsen, P. Nowicki, P.S. Oliveira, L. Peregovits, S. Ritter, B.C. Schlick-Steiner, J. Settele, M. Sielezniew, D.J. Simcox, A.M. Stankiewicz, F.M. Steiner, G. Svitra, L.V. Ugelvig, H. van Dyck, Z. Varga, M. Witek M. Woyciechowski, I. Wynhoff & D.R. Nash (2019) Patterns of host use by brood parasitic *Maculinea* butterflies across Europe. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 374: 0180202. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2018.0202>
- Talloon W. (1998) Habitatgebruik en mobiliteit van het gentiaanblauwtje (*Maculinea alcon*). Proefschrift Katholieke Universiteit te Leuven, Leuven.

- Vanden Broeck A., D. Maes, A. Kelager, I. Wynhoff, M.F. Wallis de Vries, D.R. Nash, J.G.B. Oostermeijer, H. van Dyck, & J. Mergeay (2017) Gene flow and effective population sizes of the butterfly *Maculinea alcon* in a highly fragmented, anthropogenic landscape. *Biological Conservation* 209: 89-97.
- Vanreusel W., D. Maes & H. van Dyck (2000) Soortbeschermingsplan Gentiaanblauwtje. UIA – UA Antwerpen i.o. van Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap, afd. Natuur, Wilrijk.
- Wallis de Vries M.F. (1989) Beperkende factoren in het voedselaanbod voor runderen en paarden op schrale graslanden en droge heide. Mededeling no. 252. Vakgroep Natuurbeheer, Landbouwniversiteit Wageningen.
- Wallis de Vries M.F. (2003) Beschermingsplan gentiaanblauwtje 2003-2007. Rapport EC-LNV nr. 2003/230, Expertisecentrum LNV, Ede.
- Wallis de Vries M.F. (2004) A quantitative conservation approach for the endangered butterfly *Maculinea alcon*. *Conservation Biology* 18(2): 489-499.
- Wallis de Vries M.F. (2008) Evaluatie beschermingsplan gentiaanblauwtje 2003-2007: van soort naar leefgebied. Rapport VS2008.032, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Wallis de Vries M.F. (2017) Code Rood voor het gentiaanblauwtje. *Vlinders* 32(4): 4-8.
- Wallis de Vries M.F., J. Bokelaar, J.H. Bouwman, J.G.B. Oostermeijer & I. Wynhoff (2019) Beschermingsplan Gentiaanblauwtje Gelderland: advies voor actuele leefgebieden. Rapport VS2019.031, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Wallis de Vries M.F., J. Bokelaar, J.T. Smit, R. Versluijs & A.J.M. Jansen (2021) Knelpunten voor terugkeer van bedreigde insecten in het natte zandlandschap: zijn de grote gebieden hersteld? Rapportnummer 2021/OBN246-NZ, Kennisnetwerk OBN, Driebergen.
- 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.
- Wallis de Vries M.F. & B. Oteman (2019) Klimaatstresstest voor Dagvlinders in Gelderland. Rapport VS2019.022, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Van der Zee F.F., Bobbink, R., Wallis de Vries, M.F., Oostermeijer, J.G.B., Luijten, S.H. & M. de Graaf (2017) Naar een Actieplan Heischrale Graslanden: hoe behouden en herstellen we heischrale graslanden in Nederland? Rapport 2812, Wageningen Environmental Research, Wageningen.
- Zeisset I., Ebsen J.R. & J. J. Boomsma (2004) Dinucleotide Microsatellite DNA Loci from the Ant *Myrmica scabrinodis*. *Molecular Ecology Notes* 5(1): 163-164.

12. Dankwoord

Wij danken Staatsbosbeheer, Natuurmonumenten, Brabants Landschap, Drents Landschap, Gelders Landschap en Kastelen, Gemeente Ermelo, Gemeente Valkenswaard, Het Nationale Park De Hoge Veluwe, Natuurpunt, Rijksvastgoedbedrijf en de particulieren eigenaren van de landgoederen Hell en Gerven, Het Lankheet, Gorp en Rovert voor toestemming voor het betreden van terreinen, aanvullende informatie en medewerking om dit uitgebreide onderzoek mogelijk te maken.

Voorts zijn wij zeer dankbaar voor de tomeloze inzet van de vele vrijwilligers die hebben meegeholpen bij de monitoring van het gentiaanblauwtje door de jaren heen. De Blauwe Brigade van Kampina stelde hun unieke gegevens over kleinschalig herstelbeheer voor figuur 9-1 beschikbaar. Het veldwerk en het determineren van de mieren werd voor een groot deel uitgevoerd door Arno van Stipdonk en Jens Bokelaar en ondersteund door de hulp van de volgende collega's en studenten: Alfred Kok, Roel van Marrewijk, Isabel Negri, Jinze Noordijk (EIS-NL), Robin Satter, Quiniver Tuinder, Inês Vicente en Cassandra Vogel. Jan van Walsum en Hennie Halm van Wageningen Universiteit verzorgden de bodemchemische analyses.

13. Bijlagen

Bijlage 1. Vegetatieopnamen 2020-2022

Provincie	Locatie	Afkorting	Provincie	Locatie	Afkorting	Provincie	Locatie	Afkorting
DR	Balloërveld zuid	Bv-Z	NBr	Kampina-Smalbroeken	Ka-Sm	OV	Lankheet 't Zand	LhZ
DR	Balloërveld oost	Bv-O	NBr	Kampina-Hoge hei / Kustersche hoeve I	Ka-HH	OV	Lankheet Oost	LhO
DR	Balloërveld noord	Bv-N	NBr	Kampina-Kustersche hoeven II	Ka-KH	OV	Markvelderveld oost	Mv-O
DR	Eexterveld Oost	Ev-O	NBr	De Malpie	Mpie	OV	Markvelderveld west	Mv-W
DR	Eexterveld West	Ev-W	NBr	Papschot	Ps	OV	Witte Veen	WiVn
DR	Doldersum_1N	DoIN	NBr	Regte Heide Noord	RH-N			
DR	Doldersum_2W	DoIW	NBr	Regte Heide Zuid	RH-Z			
DR	Doldersum_3O	DoIO	NBr	Plateaux Oud Kraaienvan	Pla-OK			
DR	Doldersum_4Z	DoIZ	NBr	Plateaux Landbouwenclave	Pla-Le			
DR	Wapserveld	Wv	NBr	Plateaux Heide	Pla-Hei			
DR	Havelterberg Zuid	HaB-Z	B	Hageven 8	Hav-8			
DR	Havelterberg Kleine startbaan	HaB-KS	B	Hageven 1	Hav-1			
DR	Dwingelderveld Aardrijksveen	DwAv	NBr	Strabrechtse heide - Bezoekerscentrum	SH-Bc			
DR	Dwingelderveld Benderse Berg	DwBB	NBr	Strabrechtse heide - Waschven	SH-Wv			
DR	Dwingelderveld Drosterveen	DwDr	NBr	Braakhuizensche heide	BH			
DR	Dwingelderveld Davidsplassen	DwDa	NBr	Strabrechtse heide - Scheidingsven	SH-Sv			
DR	Kraloër Heide Holtveen	KraH-Hv	NBr	Strabrechtse heide - visgraat	SH-vg			
DR	Kraloër Heide	KraH	NBr	Strabrechtse heide - Herbertusbossen	SH-Hb			
DR	Dwingeloo Noordenveld	Dw-Nv	OV	Buurserzand Steenhaarplas	Bz-St			
NBr	Cartierheide - Hapertse heide	Ch-Hh	OV	Buurserzand Harrevelderschan	Bz-Hs			
NBr	Cartierheide I-O	Ch-I	OV	Buurserzand	Bz			
NBr	Cartierheide III-W	Ch-III	OV	Haaksbergerveen	Hbv			
NBr	Kampina Groot Goor	Ka-GG	OV	Haaksbergerveen Brandtoren	Hbv-Bt			
NBr	Kampina - Belseve baan	Ka-Bb	OV	Luttenbergerven	Lbv			

Groen gekleurde soorten komen het meest voor en zijn in de analyse van omgevingscomponenten meegenomen.

Met * gemarkeerde soorten zijn kenmerkend voor nat schraallanden van het Junco-Molinie. (): soort komt wel in omgeving van proefvlak voor

Soort \ Afkorting	Bv-Z	Bv-O	Bv-N	Ev-O	Ev-W	Dol1	Dol2	Dol3	Dol4	Wv	HaB-Z
Datum opname	17-8-21	17-8-21	17-8-21	10-8-21	12-8-21	11-8-	11-8-	11-8-	11-8-	11-8-	29-8-22
% kaal mineraal	3	1	3	0	0	0,5	0,5	0	0,5	0	5
% (korst)mos	3	1	2	2	3	54,5	15	15	10	0	1
% strooisel	1	3	2	10	3	5	5	30	30	30	10
% opslag boom/struik	1	0	1	15	1	0	0	0	0	0	1
% Kruidlaag 0-25 cm	67	30	40	50	51	40	44	20	39,5	49,5	85
% Kruidlaag 25-50 cm	15	10	10	20	40	0	35	35	20	20	10
% Kruidlaag > 50 cm	10	55	42	3	2	0	0,5	0	0	0,5	1
Klokjesgentiaan bloeiend (N per 5x5 m)	12	75	19	30	13	15	18	14	19	5	47
% Klokjesgentiaan met > 2 knoppen/stengel	80	94	90	80	90	33	70	73	37	77	47
Verjonging klokjesgentiaan (0 - 4)	0	1	1	3	0	3	3	2	3	3	1
Aantal nat schraalland soorten	1	1	2	2	7	1	1	1	1	2	1
<i>Agrostis canina</i>							+		+		
<i>Agrostis capillaris</i>										+	
<i>Agrostis vinealis</i>	+			2a	2b						
<i>Anthoxantum odoratum</i>					+						
<i>Avenella flexuosa</i>				r							
<i>Betula pendula</i>											1
<i>Betula pubescens</i>	+		+	3							+
<i>Calluna vulgaris</i>	2a	+	4	3	3	2a	2a		+	2a	2b
<i>Carex echinata*</i>			+								
<i>Carex oederj*</i>										r	
<i>Carex panicea*</i>	1	1	2a		1	2a	2a	1	2m	2b	
<i>Carex pilulifera</i>					1	+	+			+	r
<i>Cerastium fontanum vulgare</i>					+						
<i>Cynosurus cristatus</i>					r						
<i>Dactylorhiza maculata*</i>				+							
<i>Eleocharis multicaulis</i>								+			
<i>Erica tetralix</i>	4	2b	2b	2a	4	3	2b	3	2b	2b	5
<i>Euphrasia stricta</i>					+						
<i>Festuca filiformis</i>				r							
<i>Festuca ovina</i>						+					
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	+	2a	1	2m	1	+	1	+	1	+	1
<i>Holcus lanatus</i>					r					+	

Soort \ Afkorting	Bv-Z	Bv-O	Bv-N	Ev-O	Ev-W	Dol1	Dol2	Dol3	Dol4	Wv	HaB-Z
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>							r				
<i>Juncus acutiflorus*</i>					2a						
<i>Juncus squarrosus</i>				+	2a		+		+		
<i>Lotus pedunculata</i>					r						
<i>Luzula multiflora*</i>				r	+						
<i>Lysimachia vulgaris*</i>					+						
<i>Lythrum salicaria*</i>					+						
<i>Mehta aquatica</i>											
<i>Molinia caerulea</i>	3	5	5	4	2b	3	4	4	4	4	2b
<i>Pedicularis sylvatica*</i>					r						
<i>Phragmites australis*</i>											
<i>Pinus sylvestris</i>									+		
<i>Populus x canadensis</i>				+							
<i>Potentilla erecta</i>	+			2b	2b	r	+			r	r
<i>Quercus robur</i>	r			r							
<i>Rhamnus frangula</i>								+		+	1
<i>Rhynchospora fusca</i>	+							1	1		
<i>Rumex acetosella</i>						+					
<i>Salix aurita</i>				2a							
<i>Salix repens</i>								r			
<i>Succisa pratensis*</i>					r						r
<i>Trichophorum cespitosum</i>	2a		r							r	+
<i>Trifolium pratense</i>					+						
<i>Trifolium repens</i>					+						

Soort \ Afkorting	HaB-KS	DwAv	DwBB	DwDr	DwDa	KraH-Hv	KraH	Dw-Nv	HoV-DV	Lp	Lp-Z
Datum opname	29-8-22	24-8-	24-8-	24-8-	24-8-	10-8-21	20-8-21	31-8-22	27-8-	6-8-	6-8-
% kaal mineraal	5	5	15	10	0	2	1	80	0	2	30
% (korst)mos	1	0	0	0	0	3	1	49	0	1	5
% strooisel	20	0	0	0	0	30	30	5	20	2	20
% opslag boom/struik	10	5	2	0	2	0	0	1	0	1	0
% Kruidlaag 0-25 cm	70	27,5	20	20	48	60	20	15	30	79	40
% Kruidlaag 25-50 cm	30	27,5	48	45	10	5	40	1	49,5	15	5
% Kruidlaag > 50 cm	2	35	15	25	40	0	8	4	0,5	0	0

Soort \ Afkorting	HaB-KS	DwAv	DwBB	DwDr	DwDa	KraH-Hv	KraH	Dw-Nv	HoV-DV	Lp	Lp-Z
Klokjesgentiaan bloeiend (N per 5x5 m)	63	7	23	25	36	53	100	57	2	6	1
% Klokjesgentiaan met >2 knoppen/stengel	40	80	42	30	90	70	70	0	98	75	100
Verjonging klokjesgentiaan (0 - 4)	1	4	1	1	0	1	3	3	0	3	0
Aantal nat schraalland soorten	5	1	0	1	0	1	1	4	1	7	0
<i>Agrostis canina</i>										2m	
<i>Agrostis vinealis</i>						2b	r				
<i>Betula pendula</i>	+						+				
<i>Betula pubescens</i>	r										
<i>Calamagrostis epigejos</i>								2a			
<i>Calluna vulgaris</i>	2a	+		1		+	2b		2a	+	+
<i>Carex echinata*</i>										2a	
<i>Carex hostiana*</i>										+	
<i>Carex oederi*</i>										+	
<i>Carex panicea*</i>	1	2a		+		2b	2a	1	(+)	+	
<i>Carex pilulifera</i>	+					1	1				
<i>Cirsium dissectum*</i>										(+)	
<i>Dactylorhiza maculata*</i>	r										
<i>Danthonia decumbens*</i>	+									1	
<i>Drosera intermedia</i>										1	+
<i>Drosera rotundifolia</i>										(+)	
<i>Eleocharis multicaulis</i>								+			
<i>Empetrum nigrum</i>							+				
<i>Erica tetralix</i>	+	1	2b	2a	3	3	2b		3	3	2m
<i>Festuca rubra</i>								1			
<i>Filipendula ulmaria*</i>											
<i>Galium palustre*</i>								r			
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	1	+	+	1	1	1	1	1	r	+	r
<i>Gnaphalium luteo-album</i>								+			
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>						+		1			
<i>Hypericum pulchrum</i>										+	
<i>Hypochaeris radicata</i>	r										
<i>Illecebrum verticillatum</i>								1			
<i>Juncus bulbosus</i>								+			
<i>Juncus effusus*</i>								+			
<i>Junucus squarrosus</i>	+									(+)	

Soort \ Afkorting	HaB-KS	DwAv	DwBB	DwDr	DwDa	KraH-Hv	KraH	Dw-Nv	HoV-DV	Lp	Lp-Z
<i>Leontodon saxatilis</i>	r										
<i>Lotus corniculatus</i>	1										
<i>Lotus pedunculata</i>										(+)	
<i>Lycopus europeus*</i>								2m			
<i>Molinia caerulea</i>	5	3	3	3	3	5	5	2a	4	3	2a
<i>Narthecium ossifragum</i>										2b	3
<i>Parnassia palustris*</i>										r	
<i>Pedicularis sylvatica*</i>	+										
<i>Pinus sylvestris</i>	r	+								+	
<i>Plantago lanceolata</i>	+										
<i>Potentilla erecta</i>	1					+			+	2m	
<i>Prunella vulgaris</i>										+	
<i>Rhamnus frangula</i>	+					r				+	
<i>Rhynchospora alba</i>											2a
<i>Rhynchospora fusca</i>			+				2m	+	(+)	2m	1
<i>Salix aurita</i>	+							r			
<i>Salix cinerea</i>								r	+	+	
<i>Salix repens</i>	2b								(r)	(+)	
<i>Scorzoneroïdes autumnalis</i>								2m			
<i>Succisa pratensis*</i>	1									2b	
<i>Trichophorum cespitosum</i>			2		3				r	+	2b
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>									1		

Soort \ Afkorting	KBB	Kwv	HH1	HH2	KruHR	Ak	BkM	GG	Bruuk	TH	Wk
Datum opname	19-8-	19-8-	19-8-	19-8-	6-8-	7-7-	7-7-	13-8-21	4-8-	25-8-	19-8-
% kaal mineraal	1	0	5	0,5	5	0,5	0,5	0,5	0	0	5
% (korst)mos	10	7	0,5	2	5	0,5	0	20	5	10	5
% strooisel	20	10	15	15	5	0,5	0,5	0,5	0,5	13	30
% opslag boom/struik	0,5	3	0	0,5	5	0,5	0	2	0,5	2	0
% Kruidlaag 0-25 cm	25	30	69,5	39,5	60	15	20	60	25	10	55
% Kruidlaag 25-50 cm	38,5	35	10	39,5	20	48	78,5	15	68	50	5
% Kruidlaag > 50 cm	5	15	0	3	0	35	0,5	2	1	15	0
Klokjesgentiaan bloeiend (N per 5x5 m)	26	29	18	11	19	23	9	48	2	23	37
% Klokjesgentiaan met > 2 knoppen/stengel	98	80	60	53	90	87	65	23	70	30	43
Verjonging klokjesgentiaan (0 - 4)	1	1	3	2	3	0	0	3	0	0	3

Soort \ Afkorting	KBB	Kwv	HH1	HH2	KruHR	Ak	BkM	GG	Bruuk	TH	Wk
Aantal nat schraalland soorten	3	0	1	1	2	8	13	12	9	0	0
<i>Achillea ptarmica</i> *								+			
<i>Agrostis canina</i>			+								
<i>Agrostis stolonifera</i>						2m	2a				
<i>Alnus glutinosa</i>						+		+			
<i>Amelanchier lamarckii</i>				r							
<i>Anthoxantum odoratum</i>						2b	3				
<i>Betula pendula</i>					r						r
<i>Betula pubescens</i>	r	+	r		+						
<i>Calluna vulgaris</i>	+	2b	2a	2a	+				r	+	2a
<i>Carex hostiana</i> *							2b	2a			
<i>Carex oederi</i> *	r										
<i>Carex pallescens</i> *									+		
<i>Carex panicea</i> *	1		+	+	+	2b		3	2m		
<i>Carex pilulifera</i>			r		+						
<i>Centaurea jacea</i>									+		
<i>Cirsium dissectum</i> *							2m				
<i>Cirsium palustre</i> *							r				
<i>Dactylorhiza maculata</i> *						+		r	1		
<i>Danthonia decumbens</i> *									1		
<i>Drosera intermedia</i>	r		r		+						
<i>Drosera rotundifolia</i>				r							
<i>Epipactis palustre</i> *								+			
<i>Equisetum palustre</i> *							+	+			
<i>Eriophorum angustifolium</i>	r										
<i>Erica tetralix</i>	3	3	3	3	4					4	4
<i>Festuca rubra</i>							2a				
<i>Filipendula ulmaria</i> *						+	+				
<i>Galium palustre</i> *						+	1	+			
<i>Galium uliginosum</i> *									r		
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	1	1	1	+	1	1	+	1	r	1	1
<i>Holcus lanatus</i>						+	+	r			
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>								+			
<i>Hypericum pulchrum</i>								+			
<i>Hypericum tetrapterum</i>								+			

Soort \ Afkorting	KBB	Kwv	HH1	HH2	KruHR	Ak	BkM	GG	Bruuk	TH	Wk
<i>Juncus acutiflorus*</i>					r	2a	+	+	+		
<i>Juncus effusus*</i>	r							2a			
<i>Junucus squarrosus</i>		+	+								+
<i>Lotus pedunculata</i>						1	1	+			
<i>Luzula multiflora*</i>						+	1				
<i>Lysimachia vulgaris*</i>						1	r				
<i>Lythrum salicaria*</i>							r	1	r		
<i>Mehta aquatica</i>								+			
<i>Molinia caerulea</i>	4	3	3	4	3	3	3	+	4	3	3
<i>Myrica gale</i>									3		
<i>Nardus stricta*</i>							1				
<i>Narthecium ossifragum</i>		r		r							
<i>Oenanthe fistulosa</i>									r		
<i>Pedicularis palustris*</i>								r			
<i>Phragmites australis*</i>							r	2m	1		
<i>Pinus sylvestris</i>	r	+	r	r	2a					+	+
<i>Potentilla erecta</i>		+	+				2m		2b		
<i>Prunella vulgaris</i>							+				
<i>Ranunculus repens</i>								+			
<i>Rhamnus frangula</i>	r							1			r
<i>Rhynchospora fusca</i>	+		1	+				+			1
<i>Rumex acetosella</i>			+								
<i>Salix cinerea</i>					r			+			
<i>Salix repens</i>							+				
<i>Scutellaria galericulata</i>								r			
<i>Succisa pratensis*</i>						2b	2a		2a		
<i>Trichophorum cespitosum</i>	+		r	r	r					r	r
<i>Trifolium pratense</i>								2m			

Soort \ Afkorting	WV	Ch-Hh	Ch-I	Ch-III	Ka-GG	Ka-Bb	Ka-Sm	Ka-HH	Ka-KH	Mpie	Ps	RH-N
Datum opname	25-8-	7-9-21	9-9-21	9-9-21	13-8-21	27-8-21	27-8-21	7-9-21	7-9-21	29-8-22	17-8-21	9-8-21
% kaal mineraal	15	5	0	7	2	5	0	15	10	5	10	5
% (korst)mos	20	0	2	1	0,5	10	5	5	0	10	0	5
% strooisel	0,5	3	5	5	25	10	0	3	15	10	20	10
% opslag boom/struik	0	4	5	2	0,5	0	1	0	1	5	0	0

Soort \ Afkorting	WV	Ch-Hh	Ch-I	Ch-III	Ka-GG	Ka-Bb	Ka-Sm	Ka-HH	Ka-KH	Mpie	Ps	RH-N
% Kruidlaag 0-25 cm	44,5	10	18	11	47	60	70	27	67	60	40	50
% Kruidlaag 25-50 cm	20	58	40	35	25	10	10	20	2	10	20	15
% Kruidlaag > 50 cm	0	20	30	39	0	5	14	30	5	0	10	15
Klokjesgentiaan bloeiend (N per 5x5 m)	1	20	200	17	25	12	8	8	0	5	16	4
% Klokjesgentiaan met > 2 knoppen/stengel	100	35	80	5	77	34	99	20	100	5	100	80
Verjonging klokjesgentiaan (0 - 4)	0	3	0	1	4	0	0	1	0	1	0	0
Aantal nat schraalland soorten	5	0	1	1	1	1	5	1	0	0	0	0
<i>Achillea ptarmica</i> *							+					
<i>Agrostis canina</i>	2m											
<i>Betula pubescens</i>		+										
<i>Calluna vulgaris</i>	(r)	2b	+	2b					2m			+
<i>Carex oederi</i> *	(+)											
<i>Carex panicea</i> *	(+)		+	+	+	2a	2b	+				
<i>Carex pilulifera</i>		+							+			
<i>Cirsium dissectum</i> *							2b					
<i>Cirsium palustre</i> *	(+)											
<i>Drosera intermedia</i>	+	+		1	+							
<i>Eleocharis multicaulis</i>	(+)							1				
<i>Erica tetralix</i>	(+)	1	+	2b	3	3		+	3	2a	4	4
<i>Euphrasia stricta</i>	(r)											
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	r	+	2m	1	1	+	+	+		+	+	1
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	2a											
<i>Hypericum pulchrum</i>	2a											
<i>Lotus pedunculata</i>	(+)											
<i>Lysimachia vulgaris</i> *							1					
<i>Lycopodiella inundata</i>				+								
<i>Molinia caerulea</i>		3	4	3	4	3	2b	3	2b	4	3	4
<i>Narthecium ossifragum</i>											+	
<i>Pedicularis palustris</i> *	(+)											
<i>Pinus sylvestris</i>		+		+	+	r			+			+
<i>Potentilla erecta</i>	+	r					+			+		
<i>Ranunculus flammula</i> *							r					
<i>Rhynchospora alba</i>					2a							
<i>Rhynchospora fusca</i>				2m	1					r		
<i>Salix aurita</i>							r					

Soort \ Afkorting	WV	Ch-Hh	Ch-I	Ch-III	Ka-GG	Ka-Bb	Ka-Sm	Ka-HH	Ka-KH	Mpie	Ps	RH-N
<i>Salix cinerea</i>							+					
<i>Succisa pratensis*</i>	(+)											
<i>Trichophorum cespitosum</i>					+			1	+	r		
<i>Viola palustris</i>	(+)											

Soort \ Afkorting	RH-Z	Pla-OK	Pla-Le	Pla-Hv	Hav-8	Hav-1	SH-Bc	SH-Wv	BH	SH-Sv	SH-vg	SH-Hb
Datum opname	9-8-21	24-8-22	24-8-22	24-8-22	24-8-22	24-8-22	20-8-21	20-8-21	16-8-21	20-8-21	20-8-21	16-8-21
% kaal mineraal	10	20	77	32	0	0	0,5	0,5	10	10	5	5
% (korst)mos	5	10	2	0	0	10	5	0	5	0,5	10	0
% strooisel	2	2	0,5	5	15	10	15	20	5	30	10	10
% opslag boom/struik	0	23	0,5	3	5	5	0	1	10	0	0	0
% Kruidlaag 0-25 cm	33	15	20	30	50	50	30	48	40	39	35	20
% Kruidlaag 25-50 cm	20	20	5	20	30	15	47,5	30	15	20	25	50
% Kruidlaag > 50 cm	30	10	0	10	0	5	2	0,5	15	0,5	15	15
Klokjesgentiaan bloeiend (N per 5x5 m)	130	24	27	32	30	29	57	20	45	55	40	23
% Klokjesgentiaan met > 2 knoppen/stengel	50	27	37	33	60	33	63	77	30	23	60	5
Verjonging klokjesgentiaan (0 - 4)	4	4	1	1	3	1	1	1	1	4	3	2
Aantal nat schraalland soorten	0	2	6	3	2	2	1	1	1	0	1	0
<i>Agrostis capillaris</i>				+								
<i>Betula pendula</i>			+	+					+			
<i>Betula pubescens</i>			r	r								
<i>Calluna vulgaris</i>	2a	+		2a	2b		+	+	2b			
<i>Carex oederi*</i>		+	1	+								
<i>Carex panicea*</i>		r		2b	+		r	2b	1		+	
<i>Carex pilulifera</i>												
<i>Cladium mariscus</i>						+						
<i>Dactylorhiza maculata*</i>						r						
<i>Drosera intermedia</i>	r	1	2m	+		+				1	1	
<i>Drosera rotundifolia</i>						1						
<i>Eleocharis multicaulis</i>		+	2a									
<i>Eriophorum angustifolium</i>					+							
<i>Erica tetralix</i>	2b	2a	+	2a	2a	2b	3	2b	2a	3	2a	
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	+											
<i>Juncus conglomeratus*</i>			r									

Soort \ Afkorting	RH-Z	Pla-OK	Pla-Le	Pla-Hv	Hav-8	Hav-1	SH-Bc	SH-Wv	BH	SH-Sv	SH-vg	SH-Hb
<i>Juncus effusus</i> *				+								
<i>Larix leptolepis</i>					r							
<i>Leontodon saxatilis</i>			+									
<i>Lysimachia vulgaris</i> *			+									
<i>Lycopodiella inundata</i>		r	+	r						+		
<i>Lycopus europeus</i> *			+									
<i>Lythrum salicaria</i> *			r									
<i>Mehta aquatica</i>			r									
<i>Molinia caerulea</i>	4	2b	2a	3	4	2b	4	4	4	2a	3	5
<i>Myrica gale</i>		3		2a	2a	2a						
<i>Narthecium ossifragum</i>						+						
<i>Phragmites australis</i> *					r	+						
<i>Pinus sylvestris</i>		+	r		r	+	+	+	+	r		
<i>Quercus robur</i>					+							
<i>Ranunculus flammula</i> *			+									
<i>Rhynchospora alba</i>		r				+						
<i>Rhynchospora fusca</i>	2a	2a		2m		3	2m			2b	3	
<i>Salix cinerea</i>			1	+		r						
<i>Trichophorum cespitosum</i>											+	

Soort \ Afkorting	Bz-St	Bz-Hs	Bz	Hbv	Hbv-Bt	Lbv	LhZ	LhO	Mv-O	Mv-W	WiVn
Datum opname	11-8-21	11-8-21	16-8-21	23-8-22	23-8-22	13-7-20	13-7-20	13-7-20	11-8-21	11-8-21	16-8-21
% kaal mineraal	0	0	3	0	15	0	0	5	2	0	0
% (korst)mos	3	1	0	0	0	5	5	1	1	0	0
% strooisel	10	10	2	20	1	5	38	13	10	5	10
% opslag boom/struik	1	1	1	1	2	5	2	1	0	1	1
% Kruidlaag 0-25 cm	80	82	83	5	20	75	40	35	80	52	85
% Kruidlaag 25-50 cm	5	5	1	20	65	10	15	45	5	40	3
% Kruidlaag >50 cm	1	1	10	70	1	0	0	0	2	2	1
Klokjesgentiaan bloeiend (N per 5x5 m)	13	9	20	3	58	12	5	1	36	33	35
% Klokjesgentiaan met >2 knoppen/stengel	20	60	70	100	3	98	90	100	64	50	58
Verjonging klokjesgentiaan (0 - 4)	1	1	3	0	3	2	0	1	1	1	1
Aantal nat schraalland soorten	0	0	1	0	1	4	1	1	0	0	1
<i>Anthoxantum odoratum</i>						+					
<i>Betula pendula</i>					+						r

Soort \ Afkorting	Bz-St	Bz-Hs	Bz	Hbv	Hbv-Bt	Lbv	LhZ	LhO	Mv-O	Mv-W	WiVn
<i>Betula pubescens</i>				r	1	+	r				r
<i>Calluna vulgaris</i>		2a	+	r	2a		2a	2b		r	2b
<i>Carex panicea</i> *			+		+		1	+			2b
<i>Carex pilulifera</i>					r		1	+			r
<i>Cirsium dissectum</i> *						1					
<i>Danthonia decumbens</i> *						1					
<i>Drosera intermedia</i>					r			r			
<i>Eriophorum angustifolium</i>						+					
<i>Erica tetralix</i>	5	4	3	2a	2b	+	2b	2b	3	5	3
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	+	1	1	+	1	+	r	r	1	1	1
<i>Juncus acutiflorus</i> *						+					
<i>Lycopodiella inundata</i>					r						
<i>Molinia caerulea</i>	2b	3	4	5	2a	4	4	3	5	2b	4
<i>Narthecium ossifragum</i>				2a							
<i>Pinus sylvestris</i>	+		+		r		1	+	+	r	
<i>Populus x canadensis</i>					+						
<i>Potentilla erecta</i>					+	2a	r	r			
<i>Quercus robur</i>		r		r							
<i>Rhamnus frangula</i>						+	r				
<i>Rhynchospora alba</i>					r						r
<i>Rhynchospora fusca</i>	2a	2a	1		2a	+	r	2a	2b		
<i>Salix aurita</i>					1						
<i>Succisa pratensis</i> *						+					
<i>Trichophorum cespitosum</i>		+		2a			+				3

Bijlage 2. Bodemchemische gegevens

Prov	Locatie	% Bodem- vocht	% Organische stof	Dikte Organische minerale bodem (cm)	Nitraat (ppm)	Ammonium (ppm)	pH-H2O	pH-KCL	Calcium (ppm)	Magnesium (ppm)	Kalium (ppm)
DR	Balloërveld zuid	56,3	47,4	19,3	0,00	0,30	4,30	3,28	24,2	3,0	10,2
DR	Balloërveld oost	29,2	27,2	18,5	0,30	4,47	4,04	3,07	19,0	2,2	10,3
DR	Balloërveld noord	48,8	33,2	18,0	0,30	1,57	3,92	3,34	20,7	3,2	9,0
DR	Eexterveld Oost	17,3	11,4	14,4	0,00	1,10	4,26	3,31	24,5	4,7	13,7
DR	Eexterveld West	13,1	5,4	2,6	0,00	0,50	4,73	3,63	21,9	2,8	10,1
DR	Doldersum_1	13,7	10,6	10,0	0,18	1,01	4,34	3,30	9,1	0,8	5,9
DR	Doldersum_2	15,1	4,7	6,9	0,93	0,00	4,65	3,91	2,8	1,1	8,5
DR	Doldersum_3	27,1	19,5	10,0	2,07	3,34	4,07	3,19	7,2	1,5	9,3
DR	Doldersum_4	26,4	16,2	10,0	0,59	0,00	4,02	3,31	6,4	2,1	10,1
DR	Wapserveld	28,8	17,8	10,0	0,49	8,50	4,37	3,56	3,9	1,3	10,2
DR	Havelterberg Zuid	10,8	10,1	6,6	0,10	1,29	4,56	3,48	21,9	3,8	14,4
DR	Haverterberg Kleine startbaan	8,2	7,3	3,8	0,10	0,30	5,05	3,84	20,7	3,1	11,9
DR	Dwingelderveld aardrijksveen	13,1	16,0	11,7	0,00	5,28	4,83	3,66	23,1	2,2	10,4
DR	Dwingelderveld Benderse plassen	11,7	11,4	7,9	0,10	4,46	4,67	3,52	21,0	2,5	8,2
DR	Dwingelderveld Drosterveen	16,5	11,3	18,0	0,10	0,79	4,36	3,26	22,3	2,8	7,6
DR	Dwingelderveld Davidsplassen	7,9	3,8	5,5	0,00	0,50	5,42	4,20	23,9	3,3	5,9
DR	Kraloër Heide Holtveen	4,8	3,5	3,0	0,20	2,18	5,32	4,11	20,6	3,8	11,2
DR	Kraloër Heide	6,5	6,4	2,5	0,20	3,07	4,58	3,51	17,7	2,2	9,0
DR	Dwingeloo Noordenveld	5,9	3,2	4,2	0,00	1,10	5,34	4,13	26,4	5,0	8,1
NBr	Cartierheide - Hapertse heide	12,9	4,7	7,2	0,10	0,20	4,85	3,89	14,0	8,5	20,6
NBr	Cartierheide I	28,6	20,0	14,0	0,50	1,29	4,43	3,57	17,5	19,4	49,2
NBr	Cartierheide III	17,6	5,7	8,2	0,20	0,10	4,47	3,80	12,2	6,2	17,2
NBr	Kampina Groot Goor	29,7	8,9	10	0,16	0,17	3,65	3,65	5,2		7,2
NBr	Kampina - Belverse baan	24,5	7,4	12,5	0,10	0,00	4,53	3,82	22,5	4,1	10,1
NBr	Kampina - Smalbroeken	13,8	10,1	1,8	0,40	0,10	5,00	3,94	22,7	3,2	5,9
NBr	Kampina - Hoge hei Kustersche hoeve I	16,5	9,4	10,8	0,20	0,00	4,38	3,57	20,9	3,5	17,9
NBr	Malpie	29,9	11,0	10,9	0,20	0,30	4,27	3,71	10,2	3,5	14,0
NBr	Papschot	21,9	6,6	7,3	4,57	1,89	5,19	4,10	14,9	10,4	28,0

Prov	Locatie	% Bodem- vocht	% Organische stof	Dikte Organische minerale bodem (cm)	Nitraat (ppm)	Ammonium (ppm)	pH-H2O	pH-KCL	Calcium (ppm)	Magnesium (ppm)	Kalium (ppm)
NBr	Regte Heide Noord	28,9	13,2	14,2	0,20	1,19	4,19	3,58	14,3	5,1	17,6
NBr	Regte Heide Zuid	33,6	12,0	12,7	0,20	0,89	4,05	3,51	12,5	5,2	17,5
NBr	Plateaux Oud Kraaienvan	25,7	6,0	7,2	0,00	0,00	4,80	4,05	27,5	7,5	22,9
NBr	Plateaux Landbouwenclave	11,6	1,1	1,1	0,00	0,00	5,51	4,71	28,0	12,4	43,8
NBr	Plateaux Hageven	17,5	5,9	12,2	0,00	0,00	5,12	4,10	30,9	5,0	13,3
B	Hageven 8	17,8	6,6	9,8	1,10	2,29	4,75	3,88	24,9	2,4	15,7
B	Hageven 1	37,7	9,8	12,0	0,10	0,00	5,21	4,29	29,2	6,0	23,8
NBr	Strabrechtse heide - Bezoekerscentrum	20,0	9,3	12,4	0,20	0,00	4,23	3,53	23,6	3,8	12,0
NBr	Strabrechtse heide - Waschven	28,7	9,2	12,9	0,20	0,10	4,19	3,57	22,9	6,6	16,8
NBr	Braakhuizensche heide	13,0	6,5	16,2	0,20	0,00	4,31	3,47	23,5	3,4	15,8
NBr	Strabrechtse heide - Scheidingsven	22,2	8,4	15,0	0,00	0,00	4,36	3,70	23,1	5,0	18,3
NBr	Strabrechtse heide - visgraat	22,8	9,0	8,0	0,07	0,23	3,47	3,52	3,8		7,5
NBr	Strabrechtse heide - Herbertusbos	21,4	9,1	18,0	0,20	2,49	4,38	3,63	22,3	3,9	14,1
OV	Buurserzand Steenhaarplas	9,5	4,0	12,2	0,10	0,00	5,98	4,94	54,4	5,2	7,1
OV	Buurserzand Harrevelderschan	5,8	3,5	3,1	0,10	0,10	4,63	3,85	21,5	3,0	7,2
OV	Buurserzand	6,8	8,4	14,1	0,30	4,26	4,50	3,64	22,2	2,6	10,6
OV	Haaksbergerveen	30,7	14,2	14,4	0,50	3,58	4,35	3,54	27,3	4,6	10,4
OV	Haaksbergerveen Brandtoren	12,5	9,4	8,4	0,20	0,10	4,41	3,49	22,0	4,3	9,8
OV	Luttenbergerven	35,5	22,6	17,7	0,50	1,89	4,22	3,23	34,8	5,6	16,5
OV	Lankheet 't Zand	44,0	19,9	13,0	0,30	9,70	4,29	3,34	5,0	0,9	15,6
OV	Markvelderveld west	24,7	8,8	12,1	0,20	0,00	4,21	3,35	23,0	4,4	14,0
OV	Witte Veen	52,1	42,5	19,0	0,29	8,04	4,19	3,48	19,7	2,7	26,9

Bijlage 3. Overzicht per gebied van het aantal wing-clips (n), het gemiddelde aantal allelen per locus (A), aantal effectieve allelen per locus (A_e), waargenomen heterozygositeit (H_o), verwachte heterozygositeit (H_s), inteeltcoëfficiënt (G_{is}) op basis van 12 microsatellietmarkers. *Genetische waarden Vandenbroeck e.a. 2017

provincie	gebied	locatie	afk	n	A	A _e	H _o	H _s	G _{is}
DR	Ballooërveld	Noord	BVN	20	4,00	2,43	0,49	0,59	0,17***
DR	Ballooërveld	Zuid	BVZ	24	4,08	2,88	0,54	0,60	0,10**
DR	Ballooërveld	Zuidoost	BVZO	22	4,25	2,45	0,56	0,57	0,01
DR	Eexterveld	Oost	EVO	27	3,92	2,47	0,55	0,59	0,06
DR	Eexterveld	West	EVW	13	4,17	2,98	0,51	0,68	0,26***
DR	Dwingelderveld*	Davidsplassen	DWD	12	3,80	2,45	0,50	0,58	0,13*
DR	Dwingelderveld*	Aardrijksveen	DWA	8	3,80	2,72	0,57	0,55	-0,04
DR	Dwingelderveld*	Benderse Plassen	DWB	18	4,40	2,93	0,66	0,63	-0,04
DR	Wapserveld	Wapserveld	WP	32	3,92	2,46	0,55	0,57	0,03
OV	Luttenbergerven	Noord	LVN	23	3,25	2,27	0,44	0,53	0,18**
OV	Luttenbergerven	Noord Oude kern	LVNK	14	2,75	2,18	0,41	0,52	0,21**
OV	Luttenbergerven	Zuid	LVZ	12	3,08	2,09	0,46	0,49	0,06
GLD	Kootwijkerbovenbosch	KBB	KBB	8	2,42	1,61	0,34	0,35	0,02
GLD	Leemputten Staverden	Voor	LPV	13	4,42	3,05	0,63	0,65	0,03
GLD	Leemputten Staverden	Midden	LPM	24	4,42	3,06	0,63	0,64	0,02
GLD	Leemputten Staverden	Zuid	LPA	6	3,25	2,17	0,38	0,55	0,31
GLD	Hoge Veluwe*	Deelense veld Noord	HVN	15	3,50	2,46	0,57	0,55	-0,03
GLD	Hoge Veluwe*	Wolfskuilen	HVW	9	4,00	2,49	0,60	0,58	-0,03
GLD	Hoge Veluwe*	Deelense veld Zuid	HVZ	15	4,10	2,70	0,59	0,57	-0,05
NB	Kampina	Kernpopulatie	KP	50	1,83	1,64	0,28	0,32	0,11*
NB	Strabrecht	Waschven	STB	49	2,67	2,08	0,48	0,46	-0,06
NB	Cartierheide	CH1	CH1	30	5,00	2,95	0,50	0,59	0,14***
NB	Cartierheide	CH3	CH3	6	2,92	2,28	0,58	0,55	-0,06
NB	Cartierheide	Hapertse Heide	CHH	25	4,25	2,70	0,54	0,57	0,05
Totaal				475	16	2,20	0,51	0,55	0,08***

Bijlage 4. Genetische diversiteit per populatie en soort uitgedrukt in het aantal effectieve allelen (A_e), aantal multilocus genotypen (MLG), waargenomen heterozygositeit (H_o), verwachte heterozygositeit (H_s) en inteeltcoëfficiënt (G_{is}). Significante waarden voor G_{is} op basis van 9999 permutaties zijn aangegeven met een asterisk. De populaties zijn gerangschikt per provincie.

parameters	n			MLG			A_e			H_o			H_s			G_{is}		
Populatie	<i>moerassteekmier</i>	<i>bossteekmier</i>	<i>gewone steekmier</i>	<i>moerassteekmier</i>	<i>bossteekmier</i>	<i>gewone steekmier</i>	<i>moerassteekmier</i>	<i>bossteekmier</i>	<i>gewone steekmier</i>	<i>moerassteekmier</i>	<i>bossteekmier</i>	<i>gewone steekmier</i>	<i>moerassteekmier</i>	<i>bossteekmier</i>	<i>gewone steekmier</i>	<i>moerassteekmier</i>	<i>bossteekmier</i>	<i>gewone steekmier</i>
Ballooërveld	20	12		20	12		2,36	1,99		0,34	0,31		0,53	0,40		0,35***	0,22	
Eexterveld	14			13			2,90			0,21			0,57			0,63***		
Dwingelderveld	19	14		19	13		2,83	1,88		0,38	0,40		0,55	0,43		0,31***	0,08	
Wapserveld	7	7		7	7		2,45	1,95		0,26	0,36		0,65	0,40		0,61***	0,10	
Luttenbergerveen	39			39			3,40			0,31			0,60			0,48***		
Buurserzand	21	5		20	5		3,42	1,85		0,37	0,40		0,63	0,37		0,41***	-0,08	
Leemputten	20		6	20		3	3,34		1,33	0,24		0,21	0,56		0,21	0,57***		0,00
Uddeler Buurtveld	11			11			3,70			0,37			0,63			0,41***		
Kruishaarheide	9			9			2,59			0,40			0,55			0,27*		
Kootwijkerbovenbos	18			18			3,66			0,35			0,58			0,39***		
Hoge Veluwe	33			32			2,69			0,38			0,54			0,31***		
De Kampina	32		10	32		9	3,61		1,53	0,28		0,17	0,60		0,34	0,54***		0,50**
Regte Heide	8			8			2,71			0,29			0,62			0,53***		
Papschot	7			6			3,64			0,41			0,68			0,40***		
Strabrechtse Heide	11			11			2,95			0,34			0,58			0,43***		
Cartierheide	14	8		13	7		3,07	2,02		0,30	0,36		0,62	0,41		0,53***	-0,01	
Totaal	283	46	16	278	44	12	2,92	1,92	1,32	0,33	0,38	0,17	0,59	0,40	0,30	0,45***	0,05	0,44**

* = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$ en *** = $P < 0,001$