

Schaalafhankelijkheid van soortenrijkdom en zeldzaamheid

Flip (J.-P.M.) Witte (KWR Watercycle Research Institute & Vrije Universiteit Amsterdam, groep Systeemecologie, Postbus 1072, 3430 BB Nieuwegein; e-mail: flip.witte@kwrwater.nl)

Schaalafhankelijkheid van soortenrijkdom en zeldzaamheid

Verspreidingskaarten van soorten op een rasterbasis kunnen worden gebruikt om te onderzoeken hoe zeldzaamheid en soortenrijkdom afhangen van ruimtelijke schaal. Ruimtelijk opschalen van een soort gebeurt door eenvoudigweg waarnemingen in hokken van het oorspronkelijke raster samen te voegen tot steeds grovere hokken. De aldus verkregen relaties tussen schaal en zeldzaamheid of soortenrijkdom kunnen vervolgens worden gebruikt om soorten naar beneden te schalen. Zo worden de soortenrijkdom en zeldzaamheid van soorten berekend op een fijnere schaal dan die van het oorspronkelijke waarnemingsraster. Dit artikel bespreekt verschillende schalingsmethoden. Beargumenteerd wordt dat hokken van één hectare beter aansluiten bij de doelstellingen van de natuurbescherming, dan de huidige kilometerhokken van FLORBASE.

Scale dependency of species richness and species rarity

Distribution maps of species based on a grid are useful for investigating relationships between scale on the one hand, and both species richness and species rarity on the other. A species is scaled up simply by merging occupied grid cells on the observation grid to successively coarser cells. Relationships obtained in this way can be used to extrapolate species down, in other words to compute species richness and species rarities at finer scales than the observation scale. In this paper, we discuss spatial scaling methods. We hypothesize that a resolution of one hectare fits conservation purposes better than the current one square kilometre resolution of the Dutch national grid.

Inleiding

Ongeveer twintig jaar geleden deed ik bij Rijkswaterstaat onderzoek voor de Derde Nota Waterhuishouding, een belangrijk beleidsrapport waarin moest worden beschreven hoe Nederland voortaan met het waterbeheer diende om te gaan.¹ In de vorige twee nota's was geen woord vuil gemaakt aan de effecten van het waterbeheer op de natuur, maar in deze nota zou dat anders worden. Ik nam deel aan een projectgroep die daarvoor zou zorgen.² Als eerste wilden wij weten waar in Nederland grondwaterafhankelijke ecosystemen voorkwamen. Dit was reden contact op te nemen met Ruud van der Meijden, want ik wist dat het Rijksherbarium informatie bezat over de verspreiding van plantensoorten in Nederland. Die informatie hadden Ruud en zijn voorgangers uit archiefkasten bijeengesprokkeld en vervolgens hadden ze met stippen van iedere soort de vindplaatsen op verspreidingskaartjes aangegeven, kaartjes die vervolgens werden gepubliceerd in de driedelige Atlas van de Nederlandse Flora.³⁻⁵

Het contact met Ruud was aanleiding voor zowel een vruchtbare samenwerking als een goede vriendschap, die tot aan zijn dood, april 2007, voortduurde. Ruud vervulde in het onderzoek vooral de rol van initiator, stimulator en 'ecologisch geweten'. Die laatste rol was hard nodig omdat ik onvoldoende verstand had van

planten en hun milieueisen, zodat het noodzakelijk was de resultaten van mijn berekeningen te laten controleren. Binnen iedere onderzoeksgroep waarin ik met hem samenwerkte zorgde Ruud bovendien voor een plezierige drukte en, met de door hem georganiseerde veldexcursies en etentjes, een hechte sociale binding. In 1998 ben ik bij hem gepromoveerd op onderzoek dat we voor een belangrijk deel samen hadden uitgevoerd.⁶

Schaal en soortenrijkdom

Terug naar de jaren tachtig van de vorige eeuw, toen ik het voorkomen van grondwaterafhankelijke ecosystemen in Nederland wilde afleiden uit de Atlas van de Nederlandse Flora. Die Atlas bevat de verspreidingsgegevens, in een raster, van wilde vaatplanten uit twee inventarisatieperioden. In de eerste periode, van 1902–1950, bestaat het raster uit hokken van 4,17 bij 5 km. In de tweede periode, van 1950–1987, meten de hokken 5×5 km. Hokken van deze grootte worden ‘uurhokken’ genoemd, naar de gemiddelde loopsnelheid van een mens.

De procedure voor het maken van kaarten van grondwaterafhankelijke ecosystemen bestond uit drie stappen.^{5 7 8} Eerst werd voor ieder ecosysteemtype een lijst opgesteld van soorten die indicatief zijn voor het ecosysteemtype.⁹ Vervolgens werd het aantal indicatorsoorten per uurhok geteld. Ten slotte stelde Ruud, volgens zijn deskundigenoordeel, drie drempelwaarden vast, waarmee ieder uurhok op grond van het aantal indicatorsoorten aan één van de volgende vier kwaliteitsklassen werd toebedeeld: ‘ecosysteemtype afwezig’, ‘matig ontwikkeld’, ‘goed ontwikkeld’ of ‘zeer goed ontwikkeld’. De drempelwaarden verschilden per ecosysteemtype. Voor een relatief soortenarm type als ‘korte vegetaties en graslanden van natte, voedselarme en zure bodem’ (vooral natte hei en hoogveen) waren bijvoorbeeld maar 3 indicatorsoorten in een uurhok van 1950–1987 nodig om in de klasse ‘matig ontwikkeld’ terecht te komen, en 12 indicatorsoorten voor de klasse ‘zeer goed ontwikkeld’. Bij een relatief soortenrijk type als ‘korte vegetaties van voedselarme en zwakzure bodem’ (vooral blauwgrasland en trilveen) bedroegen deze drempelwaarden 6 en 23 indicatorsoorten (Fig. 1).

Probleem bij het maken van de kaartjes voor de twee perioden, was het verschil in de grootte van de uurhokken. In de tweede inventarisatieperiode zijn de uurhokken 20% groter in oppervlak, en dus is de kans groter dat daarin meer indicatorsoorten voorkomen. We besloten de drempelwaarden die voor de periode 1950–1987 waren vastgesteld, met een correctiefactor naar beneden bij te stellen, zodat ze konden worden toegepast op de kleinere uurhokken van 1902–1950. Het afleiden van een goede correctiefactor was mijn eerste stap in het onderzoek naar schaalafhankelijkheid.

Ik schreef een computerprogramma dat gegevens uit de perioden 1902–1950 analyseerde. Dit programma voegde twee aangrenzende uurhokken samen en telde dan het aantal gemeenschappelijke soorten. Vervolgens werd nog een aangrenzend uurhok toegevoegd, en weer het aantal gemeenschappelijke soorten geteld, enzovoorts. Deze procedure werd voor alle uurhokken doorlopen en ten slotte werd in een grafiek het aantal geaggregeerde uurhokken uitgezet tegen het gemiddelde aantal soorten.

Figuur 2 toont de punten die we toen vonden na vele uren rekenen op een voor die tijd vrij snelle PC. Door de punten werd de volgende functie gefit voor het verband tussen het aantal soorten in x uurhokken (N_x) en het aantal soorten in één uurhok (N_1): $N_x = N_1\sqrt{x}$. In woorden: het aantal soorten in x uurhokken bedraagt het aantal in één uurhok maal de wortel van x . In een 20% groter uurhok ($x = 1,2$) worden dus $\sqrt{1,2} = 1,1$ zoveel soorten aangetroffen. Deze bevinding werd gebruikt om 10% af te trekken van de drempelwaarden die voor de grotere uurhokken (1950–1987) waren vastgesteld, waarna ze konden worden toegepast op de eerste inventarisatieperiode (1902–1950).^{5 7}

Met tegenzin geef ik nu toe dat er niet veel van deze correctiemethode deugde. Immers, als een uurhok veel soorten bevat, zal dit aantal niet of nauwelijks stijgen wanneer een hok wordt toegevoegd. En, omgekeerd, is de kans juist groot dat het aantal gemeenschappelijke soorten flink stijgt, wanneer wordt uitgegaan van een zeer soortenarm uurhok. De noodzakelijke correctie van drempelwaarden hangt dus van de hoogte van die waarden zelf. Toen Ruud en ik later FLORBASE¹⁰ (hokken van 1 km²) met FLORIVON^{11 12} ('kwartierhokken' van ca. 1,30 km²) gingen vergelijken, voerden we een correctie van drempelwaarden uit die wel juist is, en die varieerde per ecosysteemtype^{6 14} (Fig. 3). Voor de aardigheid heb ik toen eens drempelwaarden voor FLORBASE^{13 15} opgeschaald naar uurhokken. De opgeschaalde waarden (een factor 25 in oppervlakte!) bleken vrijwel exact overeen

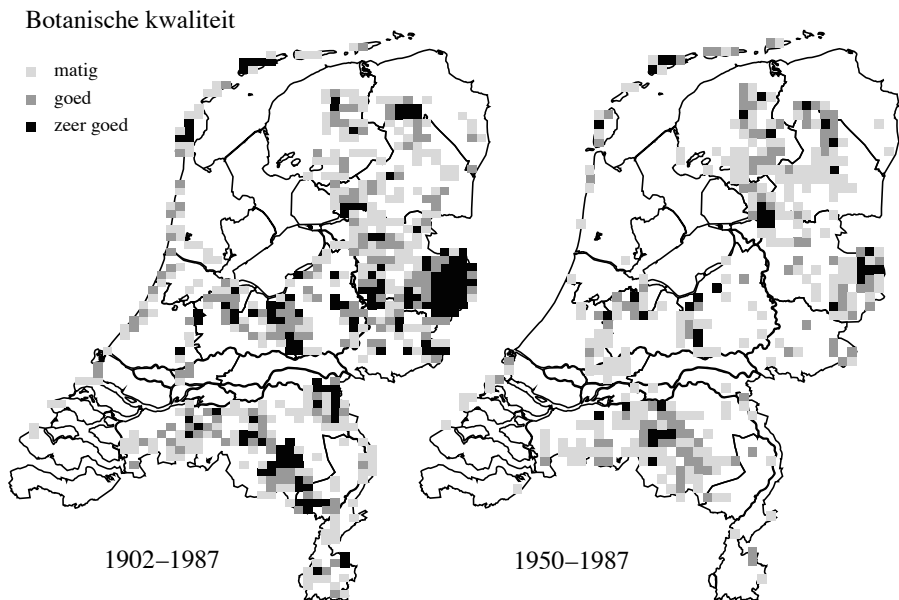


Fig. 1. Relatieve soortenrijkdom van ecosysteemtype 'korte vegetatie op natte, voedselarme, zwakzure bodem', in de eerste (links) en tweede (rechts) helft van de twintigste eeuw⁷. Afgeleid van de Atlas van de Nederlandse flora.³⁻⁵ De in de figuur zichtbare achteruitgang van dit type is vooral veroorzaakt door daling van de grondwaterstand en de afname van de invloed van basenrijke kwel in het wortelmilieu.

te komen met de waarden die Ruud eerder voor uurhokken had vastgesteld.^{6 14} Hieruit blijkt hoe onwaarschijnlijk systematisch hij in zijn oordeel was. Ruud was zelfs zo systematisch, dat ik op een gegeven moment zijn inschatting van drempelwaarden volledig kon nabootsen met een computerprogramma (“ik heb je niet meer nodig, Ruud”), ook voor nieuwe ecosysteemttypen.^{6 14-16} Zijn aldus geformaliseerde oordeel werd later zelfs toegepast op dagvlinders, reptielen, amfibieën en broedvogels.^{17 18}

Schaal en zeldzaamheid

De hiervoor besproken ecosysteemkaarten zijn gebruikt in een nationaal ecohydrologisch model, dat de effecten kan berekenen van het waterbeheer op de natuur.^{6 19 20} Die effecten kunnen op verschillende manieren worden uitgedrukt, zoals in de verandering van de oppervlakten aan ecosysteemttypen of in de kans op voorkomen van soorten. Beleidsmakers hebben doorgaans echter geen verstand van soorten en ecosystemen, die willen in eenvoudige kaartjes, en liefst nog in cijfers, de gevolgen van hun plannen voor de natuur kunnen zien. De enige manier om dit technisch mogelijk te maken is via een kwantitatieve natuurwaardering: geef soorten (of ecosysteemttypen) een cijfer, naar gelang hun waarde voor het natuurbehoud, tel die cijfers van een gebied op en, *voilà*, men heeft de natuurwaarde van dat gebied gekwantificeerd.

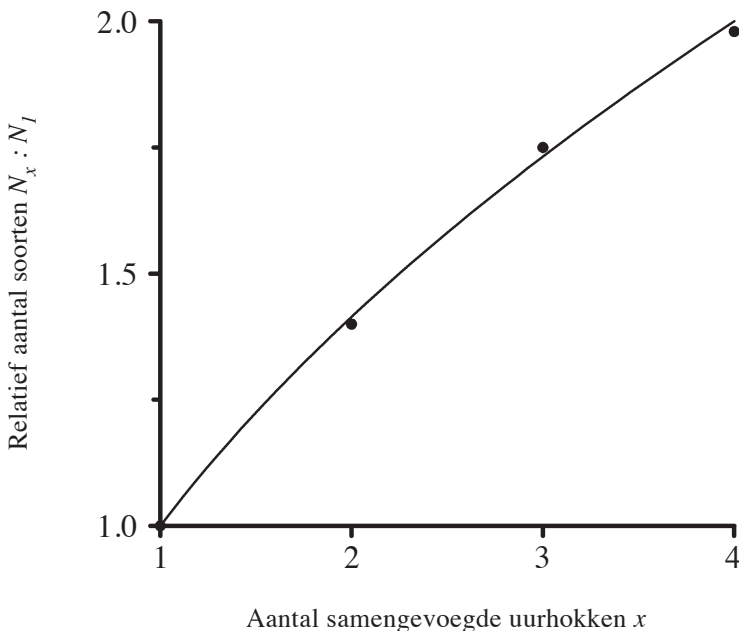


Fig. 2. Relatie tussen de soortenrijkdom in 1 uurhok en de soortenrijkdom in x uurhokken. Deze relatie werd gebruikt om de soortenrijkdom uit de twee verschillende inventarisatieperiodes van de Atlas van de Nederlandse Flora, te kunnen vergelijken.^{5 7}

Deze behoefte van beleidsmakers was voor mij reden me te verdiepen in waarderingsmethoden, en in het bijzonder in het begrip ‘zeldzaamheid’, want dit begrip blijkt van doorslaggevende betekenis te zijn bij het waarderen van natuur.^{6 21–29} Zeldzaamheid is ook van belang bij het vaststellen van soorten die op de zogenaamde Rode Lijst komen te staan.^{30–32}

De talrijkheid waarmee een soort voorkomt, wordt meestal afgeleid uit vondstgegevens op een rasterbestand. Tegenwoordig heeft Nederland een nationaal raster met hokken van 1×1 km (FLORBASE), maar vroeger waren, zoals vermeld, de hokken van het nationale raster grover (uurhokken en kwartierhokken). In Groot-Brittannië meten de hokken van het nationale raster 10×10 km, in Duitsland 11×11 km en in de Atlas Florae Europaeae zijn de hokken ongeveer 50 km breed. Om de gegevens van verschillende landen en uit verschillende perioden met elkaar te kunnen vergelijken, wordt er de laatste tijd veel onderzoek gedaan naar technieken om gegevens ruimtelijk te schalen, vooral naar te schalen. Zulke technieken zijn ook nodig wanneer men van mening is dat het nationale raster te grof is om de ‘werkelijke’ zeldzaamheid van soorten goed te kunnen vaststellen. Ik kom daar later op terug.

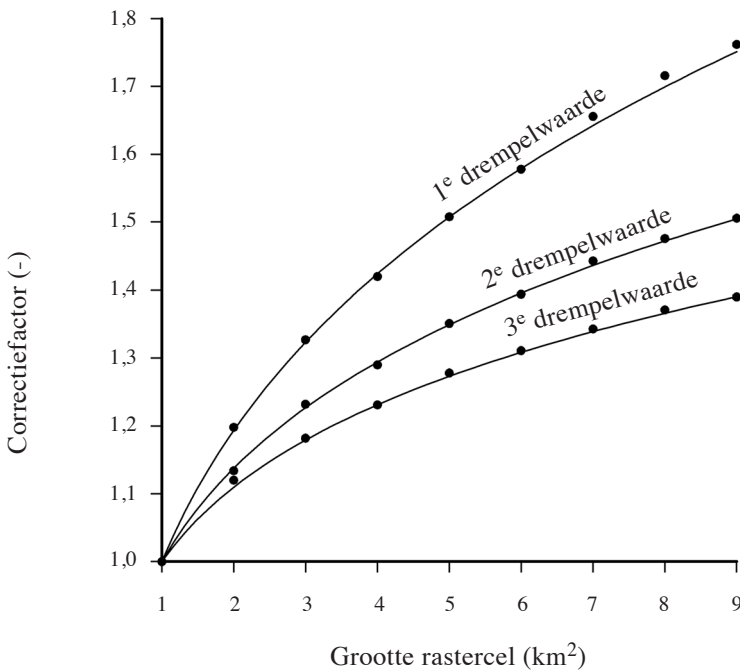


Fig. 3. Correctiefactor, als functie van het aantal kilometerhokken, voor de drie drempelwaarden van ecosysteemtype ‘korte vegetatie van natte en matig voedselrijke bodem’. De voor hokken van 1 km² vastgestelde drempelwaarden (bij dit type: 12, 15,5 en 19 soorten) dienen met deze factor te worden vermenigvuldigd om ze te kunnen toepassen op grotere hokken. Afgeleid van FLORBASE.^{6 14}

Schalingstechnieken zijn gebaseerd op berekende relaties tussen schaal en zeldzaamheid. Bij FLORBASE bijvoorbeeld, wordt eerst de oppervlakte geteld van het aantal kilometerhokken dat een soort in heel Nederland bezet. Vervolgens worden de waarnemingen geaggregeerd naar hokken van 2×2 km en wordt de dan ingenomen oppervlakte berekend. Vervolgens wordt FLORBASE geschaald naar 3×3 km, etc. Ten slotte wordt in een grafiek de door de soort bezette oppervlakte uitgezet tegen de grootte van het waarnemingshok. Ter illustratie toont Fig. 4 de aldus berekende relatie tussen schaal en zeldzaamheid voor twee soorten, Ondergedoken moeras-scherm (*Apium inundatum*) en Rapunzelklokje (*Campanula rapunculus*). De bezette oppervlakte is in de figuur uitgedrukt als percentage van de geïnventariseerde oppervlakte van Nederland (35.812 km²). Figuur 5 geeft de verspreidingspatronen van beide soorten, in hokken van 1, 5 en 25 km breed.

Natuurlijk neemt de bezette oppervlakte van een soort toe, naarmate men grovere hokken gebruikt. Figuur 4 laat echter ook zien, dat de volgorde in zeldzaamheid kan veranderen met de resolutie van het nationale raster. Tot een hokbreedte van 12 km is *Apium inundatum* de zeldzaamste soort, maar bij grotere hokken is dat *Campanula rapunculus*. Deze verandering in volgorde heeft te maken met een verschil

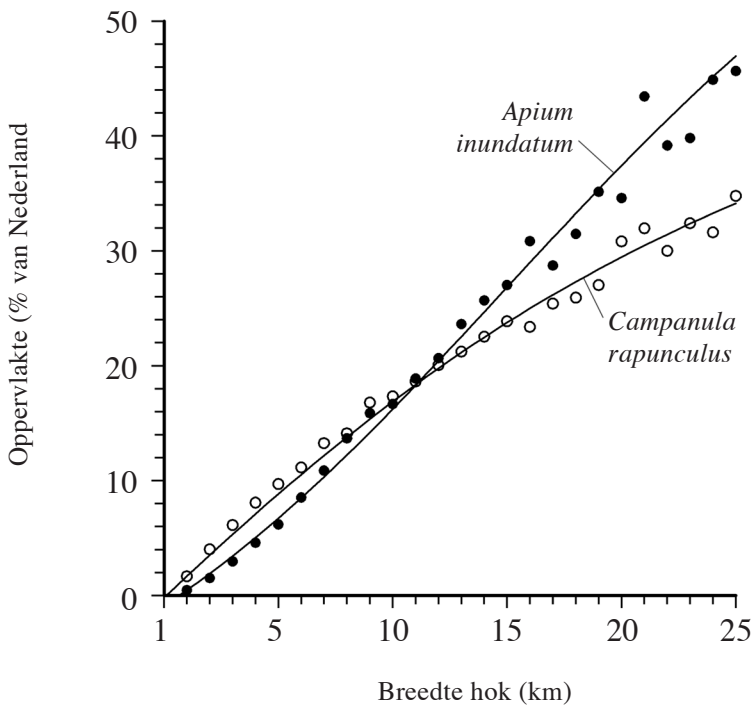


Fig. 4. Relatie, voor *Apium inundatum* (L.) Rchb.f. (Ondergedoken moeras-scherm) en *Campanula rapunculus* L. (Rapunzelklokje), tussen de breedte van de hokken van het nationale raster en de relatieve oppervlakte die de bezette hokken beslaan in Nederland. Door de via aggregatie van kilometerhokken verkregen punten zijn machtsfuncties gefit (doorgetrokken lijnen).

in verspreidingspatroon: *Apium inundatum* komt verspreid door Nederland voor, terwijl *Campanula rapunculus* geclusterd voorkomt, vooral langs de Maas (Fig. 5). De volgorde in de zeldzaamheid van soorten is dus schaalafhankelijk, en dat is heel onhandig, want hoe kan nu worden uitgemaakt welke soorten het zeldzaamst zijn en dus extra bescherming nodig hebben, bijvoorbeeld door ze op de Rode Lijst te plaatsen?

Verschillende onderzoekers hebben geprobeerd de relatie tussen schaal en zeldzaamheid zo goed mogelijk wiskundig te beschrijven. Vaak is gedacht dat een simpele machtsfunctie ($y = a_0 x^{a_1}$) volstaat, zoals weergegeven in Fig. 4 voor de twee voorbeeldsoorten.³³⁻³⁵ Heeft men een goede relatie gevonden, dan kan die vervolgens gebruikt worden om gegevens neer te schalen: om te voorspellen hoe zeldzaam soorten zijn in een fijner waarnemingsraster, bijvoorbeeld een met hokken van 100×100 meter. Gebleken is echter, dat een simpele machtsfunctie tot een systematische overschatting van neergeschaalde zeldzaamheden leidt.^{36 37} Onderzoekers proberen nu betere wiskundige modellen te ontwikkelen, zonder systematische fouten.³⁷⁻⁴² Dat is nog niet zo eenvoudig. Uit recent onderzoek⁴² aan FLORBASE blijkt dat de schaalrelatie niet alleen afhangt van de zeldzaamheid en de mate van ruimtelijke clustering van een soort, factoren die hier terloops zijn genoemd voor de twee voorbeeldsoorten. Op de eerste plaats blijkt de relatie ook nog af te hangen van de (arbitrair gekozen!) oorsprong van het raster, van waaruit men begint op te schalen. Er blijken voor één soort vele relaties tussen schaal en zeldzaamheid mogelijk te zijn, afhankelijk van de manier van opschalen. Ten tweede is de ligging van

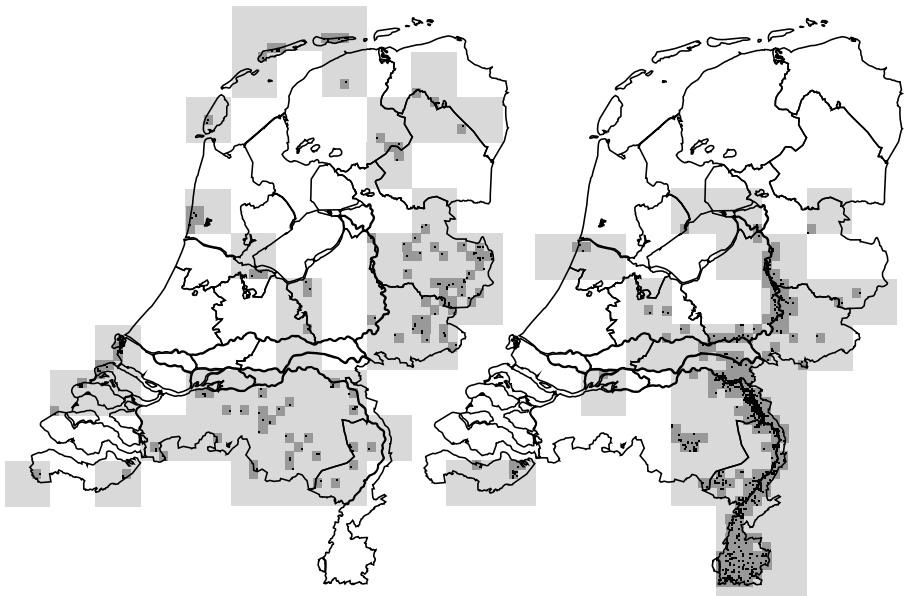


Fig. 5. Verspreiding van *Apium inundatum* (L.) Rchb.f. (Ondergedoken Moerasscherm; links) en *Campanula rapunculus* L. (Rapunzelklokje; rechts), weergegeven in hokken van 1 km (zwart), 5 km (donkergrijs) and 25 km (lichtgrijs).

het areaal van een soort ten opzichte van de grens van het geïnventariseerde gebied, van invloed. Deze twee factoren zijn moeilijk in een algemeen geldend wiskundig model te vatten. Vooral zeldzame soorten met een geclusterd verspreidingspatroon nabij de grens, zijn moeilijk op een betrouwbare wijze neer te schalen.

Van kilometer naar hectometer

Met hartstocht heeft Ruud van der Meijden zich altijd ingezet voor de diversiteit aan plantensoorten. Denk bijvoorbeeld aan zijn gevechten, vaak via de media, tegen dennenplantages en tegen de ondoordachte inzet van grote grazers die overal ‘zijn orchideeën’ wegvraten. Ik denk dat die liefde voor de flora ook zijn drijfveer is geweest om zich in te zetten voor de nationale florabestanden FLORBASE en FLORIVON. Een gedegen kennis over het voorkomen van soorten kan er immers toe bijdragen dat de juiste gebieden worden beschermd tegen verlies aan biodiversiteit. Met FLORBASE is Nederland waarschijnlijk het best geïnventariseerde land ter wereld. Maar het kan beter, en voor het behoud van onze flora moet het ook beter.

Zeldzame soorten, die onze bescherming nodig hebben, komen in Nederland vaak voor in kleine natuurterreinen, en binnen die terreinen beslaat de lokale populatie vaak niet meer dan een perceel. Kilometerhokken zijn dan ook te grof om de zeldzaamheid van deze soorten betrouwbaar te kunnen vaststellen. Een geschikte resolutie, passend bij het perceelsniveau, is eerder één hectare en ik denk daarom dat we er naar moeten streven Nederland in hokjes van 100×100 m te krijgen (hectometerhokken). Deze schaal is niet alleen nodig om de juiste soorten op de Rode Lijst te krijgen, maar ook om bij bijvoorbeeld MER-studies en gemeentelijke uitbreidingsplannen de juiste gebieden tegen een verlies aan biodiversiteit te behoeden. Natuurlijk is het onhaalbaar om op dit fijne schaalniveau, een factor 100 kleiner dan het kilometerhok, te inventariseren. Maar ik zie wel goede mogelijkheden gegevens van het kilometerhok neer te schalen naar het hectometerhok.^{42–44} Er zijn voldoende informatiebronnen in GIS beschikbaar die bij dat neerschalen van pas komen, zoals de digitale bodemkaart, de hoogtekaart en de vegetatiestructuurkaart van Nederland. Ook kunnen remote sensing technieken ingezet.^{45–46} Neergeschaalde geschaalde cijfers zullen zonder meer leiden tot een betere selectie van Rode Lijstsoorten, en betere natuurwaardencijfers. Neergeschaalde verspreidingskaarten, waar echt per hectometerhok staat aangegeven waar soorten (waarschijnlijk) voorkomen, zijn gebaseerd op een interpretatie van gegevens. Bij belangrijke projecten, zoals de planning van een Vinex-wijk, zal daarom aanvullend veldonderzoek nodig blijven.

1. Anoniem. 1989. Derde Nota Waterhuishouding; Water voor nu en later. SDU uitgeverij, 's Gravenhage.
2. F.A.M. Claessen. 1990. Natuur-terrestrisch. – Basisrapport derde Nota Waterhuishouding. Rijkswaterstaat, Dienst Binnenwateren/Riza, Lelystad.
3. J. Mennema, A.J. Quené-Boterenbrood & C.L. Plate. 1980. Atlas van de Nederlandse Flora 1: zeer zeldzame en uitgestorven soorten. Kosmos, Amsterdam.
4. J. Mennema, A.J. Quené-Boterenbrood & C.L. Plate. 1985. Atlas van de Nederlandse Flora 2: zeldzame en vrij zeldzame planten. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.

5. R. Van der Meijden, C.L. Plate & E.J. Weeda. 1989. Atlas van de Nederlandse Flora 3: Minder zeldzame en algemene soorten. Rijksherbarium, Leiden.
6. J.P.M. Witte. 1998. National Water Management and the Value of Nature. PhD-thesis, Agricultural University Wageningen, Wageningen.
7. J.P.M. Witte & R. van der Meijden. 1990. Natte en vochtige ecosystemen. KNNV-mededeeling 200. KNNV, Utrecht.
8. Later is deze methode ook, in een iets andere vorm (met weegwaarden), gebruikt om eco-systeemkaarten op basis van FLORBASE en FLORIVON te maken.⁶ 13–15
9. Indicatorsoorten volgens: J. Runhaar, C.L.G. Groen, R. van der Meijden & R.A.M. Stevers. 1987. Een nieuwe indeling in ecologische groepen binnen de Nederlandse flora. *Gorteria* 13: 276–359.
10. R. van der Meijden, C.L.G. Groen, J.J. Vermeulen, T. Peterbroers, M. van 't Zelfde & J.P.M. Witte. 1996. Eindrapport FLORBASE-1. Leiden.
11. F.H. Kloosterman & R. van der Meijden. 1994. Eindverslag digitalisering van het IVON-archief (historisch floristisch bestand) van het Rijksherbarium te Leiden. TNO-rapport nr. OS 94–42B. TNO, Delft.
12. C.L.G. Groen, A. de Bonte, R. van der Meijden & R.C.M.J. van Moorsel. 1999. Kwalitatieve verbetering van de historische floradatabank FLORIVON: indicatorsoorten van aquatische, natte en vochtige milieus. FLORON-rapport 17. FLORON, Leiden.
13. J.P.M. Witte & R. van der Meijden. 1995. Verspreidingskaartjes van de botanische kwaliteit in Nederland uit FLORBASE. *Gorteria* 21: 3–59.
14. J.P.M. Witte, R. van Ek & R. van der Meijden. 2000. Verspreidingskaarten van ecotoop-groepen uit het FLORIVON-bestand. Riza rapport, Lelystad.
15. J.P.M. Witte & R. van der Meijden. 2000. Mapping ecosystems by means of ecological species groups. *Ecol. Engin.* 16: 143–152.
16. J. Runhaar & M. van 't Zelfde. 1996. Vergelijking ecotooptypen – natuurdoeltypen. Rapport CML, Leiden.
17. B. Bleij, C.A.M. van Swaay & J.P.M. Witte. 1998. De vlinderstand in de 20^e eeuw. Veranderingen van vlinderbiotopen in tijd en ruimte. *Landschap* 15: 19–32.
18. B. Bleij, R. van Ek & J.P.M. Witte. 2002. Baten van water – Ecologische waardenkaart van 'natte' natuur in Nederland. Riza-rapport, Lelystad.
19. J.P.M. Witte, F. Klijn, F.A.M. Claessen, C.L.G. Groen & R. van der Meijden. 1992. A model to predict and assess the impacts of hydrologic changes on terrestrial ecosystems in The Netherlands, and its use in a climate scenario. *Wetlands Ecol. Managem.* 2: 69–83.
20. R. van Ek, J.P.M. Witte, J. Runhaar & F. Klijn. 2000. Ecological effects of water management in the Netherlands: the model DEMNAT. *Ecol. Engin.* 16: 127–141.
21. M.J. Adriani & E. van der Maarel. 1968. Voorne in de branding: een beschouwing over de natuurwetenschappelijke betekenis van het kustgebied van Voorne in verband met mogelijke werken in dit gebied. Stichting Wetenschappelijk Duinonderzoek, Oostvoorne.
22. E. van der Maarel. 1971. Florastatistiek als bijdrage tot de evaluatie van natuurgebieden. *Gorteria* 5: 176–188.
23. D.R. Helliwell. 1973. Priorities and values in nature conservation. *J. Environm. Managem.* 1: 85–127.
24. J. Mennema. 1973. Een vegetatiewaardering van het stroomdallandschap van het Merkske (N.-Br.), gebaseerd op een floristische inventarisatie. *Gorteria* 6: 75–127.
25. C. Margules & M.B. Usher. 1981. Criteria used in assessing wildlife conservation potential: a review. *Biol. Conservation* 21: 79–109.
26. J.G. Dony & I. Denholm. 1985. Some quantitative methods of assessing the conservation value of ecologically similar sites. *J. Appl. Ecol.* 22: 229–238.
27. B.D. Wheeler. 1988. Species richness, species rarity and conservation evaluation of rich-fen vegetation in lowland England and Wales. *J. Appl. Ecol.* 25: 331–353.
28. N.J.M. Gremmen, M.J.S.M. Reijnen, J. Wiertz & G. van Wirdum. 1990. A model to predict and assess the effects of groundwater withdrawal on the vegetation in the Pleistocene areas of the Netherlands. *J. Environmental Managem.* 31: 143–155.
29. J.P.M. Witte. 1996. De waarde van natuur. Zeldzaamheid en de botanische waardering van gebieden. *Landschap* 13: 79–95.

30. IUCN. 1994. IUCN Red List Categories. IUCN, Gland, Zwitserland.
31. R. van der Meijden, B. Odé, C.L.G. Groen & J.P.M. Witte. 2000. Bedreigde en kwetsbare vaatplanten in Nederland. *Gorteria* 26: 85–208.
32. W.L.M. Tamis, B. Odé & J.P.M. Witte. 2003. Possible consequences of the new IUCN regional guidelines for a Red List of vascular plant species in the Netherlands. In: De Jongh, H.H., O.S. Bánki, W. Bermands & M.J. van der Werff ten Bosch (red.), *The Harmonization of red lists for the threatened species in Europe*, pp. 181–194. Commission for International Nature Protection, Leiden.
33. H.M. Hastings & G. Sugihara. 1993. *Fractals; A User's Guide for the Natural Sciences*. Oxford University Press.
34. K.J. Gaston. 1994. *Rarity*. Chapman & Hall, London.
35. W.E. Kunin. 1998. Extrapolating species abundance across spatial scales. *Science* 281: 1513–1515.
36. F. He & R. Condit. 2007. The distribution of species: occupancy, scale, and rarity. In: D. Storch, P.L. Marquet & J.H. Brown (red.), *Scaling Biodiversity*, pp. 32–50. Cambridge University Press.
37. J.P.M. Witte & P.J.J.F. Torfs. 2003. Scale dependency and fractal dimension of rarity. *Eco-geography* 26: 60–68.
38. F. He & K.J. Gaston. 2000. Estimating species abundance from occurrence. *Amer. Naturalist* 156: 553–559.
39. W.E. Kunin, S. Hartley & J.J. Lennon. 2000. Scaling down: on the challenge of estimating abundance from occurrence patterns. *Amer. Naturalist* 156: 560–566.
40. W.F. Fagan, C. Aumann, C.M. Kennedy & P.J. Unmack. 2005. Rarity, fragmentation, and the scale dependence of extinction risk in desert fishes. *Ecology* 86: 34–41.
41. W.L.M. Tamis. 2005. Changes in the flora of the Netherlands in the 20th century. *Gorteria Supplement* 6: 1–233.
42. J.P.M. Witte, F. He & C.L.G. Groen. 2008. Grid origin affects scaling of species across spatial scales. *Global Ecol. Biogeogr.* 387: 448–456.
43. R.K. Heikkinen. 1998. Can richness patterns of rarities be predicted from mesoscale atlas data? A case study of vascular plants in the Kevo Reserve. *Biol. Conservation* 83: 133–143.
44. M.B. Araújo, W. Thuilfer, P.H.W. Williams & I. Reginster. 2005. Downscaling European species atlas distributions to a finer resolution: implications for conservation planning. *Global Ecol. Biogeogr.* 14: 17–30.
45. S. Schmidtlein. 2005. Imaging spectroscopy as a tool for mapping Ellenberg indicator values. *J. Appl. Ecol.* 42: 966–974.
46. J.P.M. Witte, R. Wójcik, P.J.J.F. Torfs, M.W.H. de Haan & S. Hennekens. 2007. Bayesian classification of vegetation types with Gaussian mixture density fitting to indicator values. *J. Veg. Sci.* 18: 605–612.