



Planbureau-werk in uitvoering

Ecologische netwerkanalyse

Een verkenning gericht op toepassingen
voor het Natuurplanbureau

H. Baveco

Werkdocument 2003/33

Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte

Wageningen, 2003

Ecologische netwerkanalyse

Een verkenning gericht op toepassingen
voor het Natuurplanbureau

H. Baveco

Werkdocument 2003/33

De reeks 'Planbureau - werk in uitvoering' bevat tussenresultaten van het onderzoek van de uitvoerende instellingen voor het Natuurplanbureau. De reeks is een intern communicatiemedium en wordt niet buiten de context van het Natuurplanbureau verspreid. De inhoud heeft een voorlopig karakter en is vooral bedoeld ter informatie van collega-onderzoekers die aan planbureauproducten werken. Citeren uit deze reeks is dan ook niet mogelijk. Zodra eindresultaten zijn bereikt, worden deze ook buiten deze reeks gepubliceerd. De reeks omvat zowel inhoudelijke documenten als beheersdocumenten.*

* Uitvoerende instellingen: Rijksinstituut voor Kust en Zee (RIKZ), Rijksinstituut voor Volksgezondheid en Milieu (RIVM), Rijksinstituut voor integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling (RIZA) en Wageningen Universiteit en Researchcentrum (WUR)

Werkdocument 2003/33 is gekwalificeerd als status C. Dit document is geaccepteerd door Hans Farjon, opdrachtgever namens het Milieu- en Natuurplanbureau. Hij plaatst daarbij als kanttekening dat het document enkele nuttige bouwstenen levert voor het beoogde doel van het onderzoek.

Betekenis Kwaliteitsstatus

Status A: inhoudelijke kwaliteit is beoordeeld door een adviseur uit een zogenoemde referentenpool. Deze pool bestaat uit onafhankelijke adviseurs die werkzaam zijn binnen het consortium RIKZ, RIVM, RIZA en WUR

Status B: inhoudelijke kwaliteit is beoordeeld door een collega die niet heeft meegewerkt in het desbetreffende projectteam

Status C: inhoudelijke kwaliteitsbeoordeling heeft (nog) niet plaatsgevonden

©2003 ALTERRA Research Instituut voor de Groene Ruimte
Postbus 47, 6700 AA Wageningen.
Tel.: (0317) 47 47 00; fax: (0317) 41 90 00; e-mail: info@alterra.nl

Project 394-11.604.06

[NPB Werkdocument 2003/33 – mei 2004]

Werkdocumenten in de Reeks 'Planbureau - werk in uitvoering' worden uitgegeven door het Natuurplanbureau, vestiging Wageningen. Informatie: (0317) 47 78 45; e-mail: info@npb-wageningen.nl

Website: www.natuurplanbureau.nl

Inhoud

1	Inleiding	7
2	Ecologische netwerkanalyse	8
2.1	Wat is ecologische netwerkanalyse?	8
2.2	LARCH	9
2.3	Evaluatie LARCH	10
3	Toepassingen Ecologische netwerkanalyse voor Natuurplanbureau	14
3.1	Verbindingszones	14
3.2	Habitat kwaliteit (recreatie, VER-thema's)	15
3.3	Infrastructuur (uitwisseling)	16
3.4	Mozaïeklandschappen	17
3.5	Dynamische landschappen	17
3.6	Planten	18
3.7	Klimaatsverandering	19
4	Alternatieven duurzaamheidsanalyse	20
4.1	Incidence-function modellen	20
4.2	Populatie-dynamische modellen	22
4.3	Demografische modellen	24
5	Alternatieven Connectiviteit	26
5.1	Definitie connectiviteit	26
5.2	SCAN	27
5.3	SCAN met Barrières	31
5.4	Cost-Distance	34
5.5	Bewegingsmodellen	35
5.6	Landschapsmaten	36
5.7	Landschapsmaten & bewegingsmodellen	37
6	Conclusies en aanbevelingen	39
6.1	Strategieën	39
6.2	Plan van aanpak	41
	Literatuur	43
	Bijlage 1 De LARCH Methode	51
	Bijlage 2 Een Incidence-Function Model	54
	Bijlage 3 SCAN of Bewegingsmodel	57
	Bijlage 4 SmallSteps	64

1 Inleiding

Toepassing van LARCH in Natuurplanbureauproducten (NB2000, Who's afraid en NVK2) hebben de sterke en zwakke punten van de modellering van ecologische netwerken duidelijk gemaakt. De modellering bleek vooral gevoelig voor de ruimtelijke verdeling van de Ecologische Hoofdstructuur (EHS) en het voorkomen van barrières door hoofdinfrastructuur. Effecten van verstedelijking (via verkeer, recreatie en landschappelijke weerstand), verbindingzones en faunapassages en recreatiedruk konden niet worden weergegeven. Het gaat daarbij niet uitsluitend om effecten via ruimtelijke rangschikking, maar bovendien om effecten via habitatkwaliteit (bijvoorbeeld verstoring door recreatie of wegverkeer).

Daarnaast zijn een aantal beslissingen in het verleden gemaakt op basis van vooral praktische overwegingen, in plaats van conceptuele. Bijvoorbeeld daar waar rekentijd, geheugenbeslag, software complexiteit of de beschikbaarheid van GIS bestanden, de praktische toepasbaarheid bepaalden. Waar deze praktische argumenten geen rol meer spelen, kan heroverweging nu tot andere keuzes leiden.

Door verder ontwikkelen van de huidige benadering en nieuwe ontwikkelingen, zoals SmallSteps, komen nieuwe toepassingen binnen bereik. Te denken valt aan evaluatie effecten infrastructuur, verbindingzones, medegebruik voor recreatiedoeleinden en verstedelijking. Om verschillende redenen is de huidige methode hiervoor niet toereikend of niet optimaal. De vraag is welke meerwaarde een aangepaste netwerkanalyse benadering biedt ten opzicht van de nu beschikbare methode. De inschatting van meerwaarde is vereist om het nut van grote investeringen in verdere modelontwikkeling te kunnen afwegen.

Een korte verkenning is daarom opgestart, gericht op

1. Inzicht in de vraag vanuit NPB producten naar ecologische netwerkmodellering
2. Vergelijking vraag en aanbod ecologische netwerkmodellen
3. Verkenning mogelijke bijdrage van nieuwe ontwikkelingen in de ecologische netwerkmodellering aan NPB boodschappen over de effecten van ruimtelijke ontwikkelingen (EHS, infrastructuur, verstedelijking en recreatie) op duurzaamheid van populaties van versnipperinggevoelige soorten.
4. Vergelijking van de verschillende opties op basis van bijdrage aan de kwaliteit van de uitspraken.

In dit project wordt de huidige netwerkanalyse benadering kort samengevat, inclusief een aantal in de loop der jaren uitgewerkte varianten, worden nieuwe eisen aan de methode afgeleid (gegeven gewenste toekomstige toepassingen), en worden alternatieven beschreven voor zover deze als bron van inspiratie voor vernieuwing kunnen dienen. De insteek bij dit alles zal zijn de vraag 'wat maakt het uit op netwerk(populatie) niveau' en 'wat kunnen we dan wat we nu nog niet kunnen'. Een vraag die waar mogelijk beantwoord en geïllustreerd zal worden met eenvoudige ruimtelijke voorbeelden die reeds beschikbaar zijn. In gesprekken met ontwikkelaars en gebruikers van LARCH worden de belangrijkste bevindingen getoetst.

2 Ecologische netwerkanalyse

In dit hoofdstuk wordt de achtergrond van de benadering in het algemeen en de specifieke opzet van LARCH beschreven. Impliciet gemaakte keuzes worden hier expliciet gemaakt, voor zover ze van invloed zijn op de bruikbaarheid van de methode in de NPB context. De eisen die aan de netwerkanalyse benadering gesteld worden uitgaande vanuit een aantal NPB thema's, komen in het volgende hoofdstuk aan de orde.

2.1 Wat is ecologische netwerkanalyse?

Een definitie: het onderscheiden en beoordelen op duurzaamheid, van netwerken van door dispersie met elkaar verbonden leefgebieden voor een soort of soortengroep.

De stappen in een ecologische netwerkanalyse: het voor een soort(engroep) identificeren van geschikt habitat, het samenvoegen van dit habitat in lokale leefgebieden, het clusteren van deze lokale leefgebieden in netwerken, en het schatten van de levensvatbaarheid van (potentiële) metapopulaties in de betreffende netwerken. Samenvoegen en clusteren vindt plaats op basis van de mate van uitwisseling: binnen een leefgebied is de uitwisseling hoog ("perfect mixing"), tussen leefgebieden in een netwerk lager maar desalniettemin substantieel, tussen netwerken vindt geen uitwisseling plaats.

In de presentatie van analyseresultaten is de focus meestal verschoven van metapopulatie naar landschap. Netwerken van leefgebieden met levensvatbare populaties worden duurzaam genoemd. De gehanteerde definitie van levensvatbaar is gebaseerd op de gangbare drempel van een metapopulatie uitsterfkans kleiner dan 0.05 over een periode van 100 jaar. Op de kaart wordt ieder leefgebied gekleurd naar al of niet duurzaam zijn van het netwerk waar het toe behoort. Voor meerdere soorten of soortengroepen worden de uitkomsten gesommeerd door bijvoorbeeld het aantal soorten waarvoor het leefgebied tot een duurzaam netwerk behoort af te beelden.

Ecologische netwerkanalyse		
Habitatanalyse	Habitat structuurdefinitie	Metapopulatie levensvatbaarheidsanalyse (MPVA)
Door soortexperts geschatte waarde van RE per type landschap	Afstandscriterium bepaling leefgebieden afstandscriterium bepaling netwerken	Regels (normen) voor duurzame populaties gebaseerd op omvang netwerk omvang grootste leefgebied
Alternatieven		
Modellen i.p.v. tabellen, bijv habitat geschiktheidsmodellen (HSI)	Uitwisseling als criterium diverse methoden voor berekenen landschapsconnectiviteit	Breed scala aan ruimtelijk expliciete modellen, zoals incidence functie modellen METAPHOR e.d.

Het doel van de analyse is het leggen van een relatie tussen het landschap op de kaart en de levensvatbaarheid van de ruimtelijk gestructureerde populatie die in dit landschap voor kan komen. De hele netwerkanalyse bestaat uit drie tot op zekere hoogte van elkaar onafhankelijke stappen (zie tabel, waarin de LARCH benadering tegen een grijze achtergrond is gezet): habitat analyse, definitie van de ruimtelijke structuur van habitat (en van de populatie), en de populatie-levensvatbaarheidsanalyse. De laatste stap, de MPVA (MetaPopulation Viability Analysis, de ruimtelijke variant van PVA, zie Burgman et al. 1993) kan gezet worden met ieder model waarmee de extinctiekans van een ruimtelijk gestructureerde populaties berekend wordt. De variatie aan potentieel bruikbare instrumenten is groot, aangezien er veel verschillende modelbenaderingen mogelijk zijn (Czárán 1998). Door in de tweede stap te kiezen voor een bepaalde definitie van de habitat structuur, passend bij het concept van de klassieke metapopulatie (habitat-eilandjes), worden de model keuzemogelijkheden beperkt tot de zogenaamde “patch-based” metapopulatie modellen, waarvan METAPHOR er een is.

Uitdagingen met betrekking tot de analyse van ecologisch netwerken zijn het integreren van de resultaten over meerdere soorten, waarmee biodiversiteitoverwegingen makkelijker een rol kunnen gaan spelen in het ruimtelijk planningsproces, en het operationeel maken van instrumenten waarmee habitatnetwerken ontworpen kunnen worden op basis van ecologische principes (Opdam et al. 2002). Uitgebreide achtergrond informatie over benaderingen m.b.t. analyse van ecologische netwerken is te vinden in Opdam (2002) en Opdam et al. (2003).

2.2 LARCH

In de periode van ontwikkeling van de netwerkanalyse methode, vanaf midden 90'er jaren, was directe toepassing van mechanistische modellen geen optie voor het berekenen van levensvatbaarheid van metapopulaties op landelijke schaal. De grote ruimtelijke schaal van toepassing (omvangrijke GIS bestanden) in combinatie met de ambitie om snel en voor meerdere soorten(groepen) te kunnen evalueren, bepaalden de keuze voor het uitvoeren van MPVA op basis van eenvoudige (vuist)regels in plaats van modelmatig: Landscape Analysis and Rules for the Configuration of Habitat. De regels die toegepast worden in de MPVA stap, en waarmee dus de vertaling van netwerkconfiguratie naar populatie levensvatbaarheid gemaakt wordt, kunnen niet afgeleid worden uit empirische studies (levensvatbaarheid is niet meetbaar) maar zijn afkomstig uit studies met dynamische ruimtelijk expliciete modellen, voornamelijk METAPHOR in dit geval.

De manier waarop in LARCH de MPVA op basis van regels wordt uitgevoerd, is wat uitgebreider beschreven in de bijlage “De LARCH methode” (zie ook Pouwels et al. 2002a). In het kort komt het erop neer dat eerst een *classificatie* uitgevoerd wordt naar het type metapopulatie in het betreffende netwerk: met of zonder MVP of sleutelpopulatie. MVP staat voor de zogenaamde Minimum Viable Population, en verwijst naar een leefgebied dat dusdanig groot is dat het zelfs in isolatie een levensvatbare populatie kan herbergen. Een sleutelpopulatie (Verboom et al. 2001) is een lokale populatie van dusdanige omvang dat zij, bij minimale immigratie, levensvatbaar is. Na deze classificatie volgt een *evaluatie* stap waarin de omvang (in reproductieve eenheden) van iedere geclassificeerde populatie vergeleken wordt met drempelwaardes voor levensvatbaarheid. De LARCH beoordeling is dus gebaseerd op de omvang van het netwerk en de omvang van de grootste leefgebieden in het netwerk. Met deze aanpak kunnen snel honderden netwerken geëvalueerd worden: classificatie en beoordeling vinden plaats op basis van simpele netwerk kenmerken (totale omvang, omvang van grootste leefgebied). Van de totale netwerkanalyse volgens de LARCH methode, is de habitat analyse stap als complexe voorbereiding het meest tijdrovend, de habitatstructuur bepaling het meest rekenintensief, en de eigenlijke MPVA zeer eenvoudig. De methode is door

een grote mate van ongevoeligheid voor (bepaalde) details, vooral geschikt voor een quick-scan analyse. LARCH als instrument is belangrijk voor het meenemen van duurzaamheids overwegingen in het ruimtelijke planproces (Opdam et al. 2002).

Ontwikkelingen

Al in de eerste stadia van ontwikkeling van LARCH werd duidelijk dat een simpel afstandscriterium in de stap van habitat structuur definitie niet toereikend is voor soorten waarbij dispersie sterk door het landschap gestuurd wordt. Voor verfijning van deze stap is voor dergelijke soorten ingezet op de ontwikkeling van bewegingsmodellen (SmallSteps), waarin *en detail* het dispersiegedrag van organismen in relatie tot het landschap weergegeven wordt. Toepassing van dergelijke bewegingsmodellen op de relevante grote ruimtelijke schaal was echter in die tijd nog geen reële optie.

Voor het effect van infrastructuur (barrières) op de uitwisseling tussen leefgebieden is LARCH uitgebreid met de modules “harde” en “zachte” barrières. In essentie komen de barrière aanpassingen erop neer dat de euclidische afstanden tussen leefgebieden omgezet worden in effectieve afstanden door barrière kosten in rekening te brengen (100 % voor absolute, harde barrières, en een vast lager percentage voor zachte barrières). Zie bijlage voor meer details. Implementatie van barrière effecten is dus vooral toegesneden op wegen, en op die soorten waarvoor het sterfte effect belangrijker is dan het gevolg van ontwijkgedrag.

Als alternatieve methode om de effecten van landschapsweerstand (inclusief barrières) in kaart te brengen wordt momenteel veelal SCAN gebruikt (zie hoofdstuk 5, SCAN met Barrières). Een voorbeeld van toepassing op grote ruimtelijke schaal van LARCH+SCAN is beschreven in Groot Bruinderink et al. (2003).

Recente ontwikkelingen in de LARCH methode betreffen bijvoorbeeld het gebruik van ecoprofielen (Pouwels et al. 2002b) en het geschikt maken van de methode voor specifieke groepen als vissen (Pouwels et al. 2002c).

2.3 Evaluatie LARCH

De bij de ontwikkeling van LARCH gemaakte keuzes, conceptueel zowel als praktisch, hebben consequenties voor de toepassing van het model. Hieronder worden de m.i. belangrijkste op een rijtje gezet.

- **Keuze 1.** Ruimtelijk verdeeld habitat wordt gestructureerd volgens het netwerk-van-leefgebieden concept. Uit een continuüm van mogelijke representaties wordt er één gekozen die past bij het klassieke metapopulatie concept.
Gevolg 1. Voor soorten met een niet al te beperkt dispersie vermogen kan dit er toe leiden dat al het habitat nationaal tot één netwerk behoort of zelfs tot één leefgebied (grote carnivoren).
- **Keuze 2.** MPVA op basis van eenvoudige regels, afkomstig uit mechanistische metapopulatie modellen.
Gevolg 2. Geen directe relatie met empirische gegevens aanwezig. Onderbouwing loopt via het model(len) waarmee de regelsets bepaald zijn. Zie sectie “Onderbouwing LARCH”.
- **Keuze 3.** De LARCH uitkomst van de MPVA is levensvatbaarheid van de metapopulatie cq duurzaamheid van het netwerk, een uitspraak dus op netwerk-niveau.

- **Gevolg 3.** Onmogelijk om uitspraken te doen die differentieren binnen het netwerk, zoals de bezettingskans van lokale leefgebieden (kans op voorkomen lokale populaties). Binnen het netwerk is niet aan te geven wat het relatieve belang is van (uitwisseling tussen) verschillende leefgebieden.
- **Keuze 4.** Alleen compositie kenmerken van het netwerk worden gebruikt in de MPVA, de configuratie speelt geen rol zolang leefgebieden tot hetzelfde netwerk behoren.
Gevolg 4. Onmogelijk om verschillen in de interne configuratie van een netwerk te waarderen. Zolang de leefgebieden tot het netwerk blijven behoren kan de uitwisseling tussen leefgebieden dramatisch dalen zonder dat dit in de evaluatie tot uitdrukking komt.
- **Keuze 5.** De uitkomstenruimte van de MPVA is sterk gediscrèteerd, zowel door de alles of niets uitkomst (duurzaamheid) als door het verschillend beoordelen van verschillend geclassificeerde netwerken.
Gevolg 5. Continue trends leiden tot sprongsgewijs veranderende uitkomsten; de resolutie van een risicoanalyse is laag.
- **Keuze 6.** Barrière effect in LARCH is geïmplementeerd als een sterfte term.
Gevolg 6. Het is niet mogelijk om het tweede mogelijke effect van barrières, namelijk het verleggen van dispersiestromen, weer te geven.

Onderbouwing

De verschillende onderdelen van de netwerkanalyse methode volgens LARCH hebben een verschillende relatie met de empirie.

- de habitat analyse kan en wordt direct onderbouwd door empirische gegevens. Toename in kennis over de habitat selectie van de soort leidt tot verbeterde classificatie van habitat. Kennis over de actuele verspreiding kan gebruikt worden voor calibratie of validatie van de vertaling van landschapstypen naar habitat(geschiktheid). De afleiding van deze vertaaltabellen heeft een nogal ad-hoc karakter, zeker wanneer er niet meer sprake is van soorten maar van ecoprofielen (fictieve soorten met een bepaalde set ruimtelijke en kwalitatieve habitateisen, zie Pouwels et al. 2002b). Toepassing van formelere “habitat-suitability index” modellen zou hier verbetering in kunnen brengen. HSI-modellen (USFWS 1980, Burgman et al. 2001) zijn meestal gebaseerd op regressie-analyses van voorkomen in relatie tot landschapsvariabelen (voor een on-line voorbeeld, zie <http://www.cares.missouri.edu/projects/completed/irms/habitatstudy.html>). De huidige LARCH methodiek kan stapsgewijs aangepast en uitgebreid worden in de richting van HSI-modellering.
- De habitat structuur definitie heeft eveneens een directe link met empirische gegevens. Weliswaar betreft dit een vaak schaars type gegevens (dispersie curves), maar toch kan nieuwe kennis van het dispersieproces gebruikt worden om de schattingen van uitwisseling te verbeteren. Empirische gegevens kunnen gebruikt worden om schattingen van uitwisseling te toetsen (CMR experimenten, genetische verwantschapsstudies, etc). De onderbouwing van het criterium voor samenvoegen van habitat fragmenten tot een leefgebied is beperkt, maar in principe mogelijk (zie Schotman 2002).
- De MPVA in LARCH heeft geen directe link met de empirie. De uitkomst (levensvatbaarheid) is per definitie niet te toetsen. Ook worden geen “intermediate variables” berekend zoals lokale bezettingskansen, die wel meetbaar zijn in patroonstudies. De relatie met data loopt geheel via het dynamisch model waarmee de regelsets (“normen”) bepaald zijn. Alleen soorten of ecoprofielen waarvoor deze afleiding ook daadwerkelijk heeft plaatsgevonden kunnen als “onderbouwd” beschouwd worden.

Tot op heden zijn dit er slechts enkele. Het LARCH MPVA deel kampt dus met een defacto onderbouwingsprobleem. De omweg via het mechanistisch model blijkt in de praktijk een struikelblok voor onderbouwing, en een effectieve rem op nieuwe ontwikkelingen. Zelfs wanneer bekend is hoe een proces (bijvoorbeeld landschapsdynamiek) de levensvatbaarheid van metapopulaties beïnvloedt, vereist verdisconteren van de effecten ervan in de regelsets een hernieuwde afleiding van de regelsets m.b.v. het mechanistisch model waarin landschapsdynamiek als proces is toegevoegd. De vraag is of, in het licht van recente ontwikkelingen, de remedie gezocht moet worden in afleiding van nieuwe regelsets, of dat deze omweg nu vermeden kan worden en de op regels gebaseerde MPVA vervangen kan worden door de rechttoe rechtaan modelmatige berekening van levensvatbaarheid, die in vroeger tijden geen optie was.

Consequenties

De vraag is wat de hiervoor expliciet gemaakte keuzes voor relevantie hebben voor NPB toepassingen. NPB toepassingen zullen meestal neerkomen op het vergelijken van duurzaamheid van netwerken onder verschillende ruimtelijke scenario's. De belangrijkste "fouten" die gemaakt kunnen worden in dergelijke studies zijn het voorspellen van effecten waar ze niet optreden en het voorspellen van het ontbreken van effecten waar ze wel optreden.

- de combinatie van keuzes 3, 4 en vooral 5 leidt er toe dat er binnen ieder netwerk veel kan veranderen zonder dat dit tot uitdrukking komt in de berekende netwerktoestand. Met andere woorden, het na analyse constateren van geen effect in termen van aantallen duurzame of niet-duurzame netwerken, van een of andere landelijke trend, betekent absoluut niet dat deze trend geen effect heeft op de werkelijke levensvatbaarheid van metapopulaties (als een continue variabele). De uitgangssituatie in combinatie met de parameter keuze kan zodanig zijn dat binnen het traject van verandering van de omgevingsfactor er weinig netwerken van toestand (duurzaam/niet duurzaam) veranderen. Dus "geen verandering in aantal duurzame netwerken" \neq "afwezigheid van effect van trend", en "mate van verandering in aantal duurzame netwerken" \neq "intensiteit van het effect van een trend". Er zit dus een zekere willekeur in de uitkomsten door keuze van parameters en begintoestanden. Hoe dit in de praktijk uitwerkt, is moeilijk te voorspellen en zou in een case-study onderzocht moeten worden (gevoeligheidsanalyses!). De oplossing ligt in het vervangen van de discrete uitkomstenruimte door een continue.
- keuze 3 in combinatie met keuze 1 betekent voor soorten met een grote dispersie capaciteit dat we met uitgestrekte (soms landsdekkende) netwerken te maken hebben, in extreme gevallen bestaand uit een enkel leefgebied. De LARCH analyse is hiervoor uiterst on-informatief door ontbreken van ruimtelijke differentiatie (m.n. de mate van uitwisseling tussen en/of de bezettingskansen van lokale leefgebieden zouden interessant zijn), en lijdt in extreme mate onder het eerstgenoemde probleem. De oplossing ligt in interne differentiatie door berekening van lokale bezettingskansen. Dit betekent in feite dat de regel-gebaseerde MPVA vervangen moet worden door een modelmatige (uit de lokale bezettingskansen kan de metapopulatie extinctiekans berekend worden).

Naast het vermijden van dergelijke "fouten" kunnen verbeterde precisie, grotere correctheid (wordt de essentie van een proces op de juiste manier weergegeven), meer perspectieven voor empirische onderbouwing, en groter toepassingsbereik (ruimtelijke schaal van toepassing) mogelijke argumenten zijn voor aanpassing van de huidige benadering. Of er wezenlijke verschillen in uitkomst resulteren na aanpassing, kan alleen d.m.v. vergelijkende studies vastgesteld worden.

De uitkomst van de analyse in de huidige benadering, de indeling in al dan niet duurzame netwerken, past bij een quick-scan aanpak. De methode lijkt voldoende resolutie te ontberen voor meer diepgaande scenario studies. Voor analyses waarbij het om een groot aantal netwerken gaat wordt het effect van de beperkte uitkomstenruimte gemaskeerd, doordat het aantal netwerken in iedere toestand gebruikt wordt als uitkomst variabele. Wanneer er sprake is van een enkel netwerk, is de beperktheid van de uitkomstenruimte direct voelbaar. De uitkomst is niet gevoelig voor een groot aantal veranderingen in de ruimtelijke configuratie van het netwerk. Of leefgebieden binnen een netwerk sterk geclusterd voorkomen of juist maximaal verspreid maakt niet uit, zolang de totale hoeveelheid RE hetzelfde blijft (en de grenzen voor sleutelpopulatie of MVP niet overschreden worden). Ook de frequentieverdeling van omvang van leefgebieden speelt geen rol, zolang de grootste leefgebieden kleiner blijven dan sleutelgebieden. Uit de praktijk blijkt dat ook leefgebieden (veel) kleiner dan sleutelgebieden toch hoge bezettingskansen kunnen hebben door hun gunstige ligging ten opzichte van andere leefgebieden (Schotman 2002).

De potentiële ongevoeligheid voor verandering binnen een bepaalde range, gaat samen met de kans op sprongsgewijze toestandsovergangen. Door strategisch toevoegen van enkele RE's aan bijna-sleutelpopulaties in plaats van (veel) meer RE's toe te voegen aan verschillende kleine populaties, kan een niet-duurzaam netwerk duurzaam worden. In een gevoeligheidsanalyse (Houweling et al. 1999) bleken de LARCH uitkomsten vooral gevoelig te zijn voor de gekozen waarde van RE per oppervlakte-eenheid leefgebied. Het is echter moeilijk te beoordelen in hoeverre dit een algemeen kenmerk is van de methode, of samenhangt met de specifieke habitat configuratie die gebruikt was in deze studie.

Knelpunten samengevat

De belangrijkste beperkingen in de huidige netwerkanalyse methode, met verwijzing naar de boven onderscheiden keuzes:

- het niet kunnen differentiëren binnen een netwerk, zowel aan de invoer (4) als uitvoer kant (3). "interne differentiatie"
- het omzetten van een continue metapopulatie kenmerk (extinctiekans) in een binaire, discrete uitkomst (5). "discretizatie"
- onderbouwing van MPVA uitkomst, en verdere ontwikkeling van de methode moeilijk door keuze voor een regel-gebaseerde aanpak (2). "onderbouwing"
- opgehangen aan een enkel concept voor wat betreft de ruimtelijke structuur van habitat (1). "habitat structuur"

Daarnaast is er een belangrijk aspect waarop verbetering gewenst is:

- euclidische afstand tussen leefgebieden is een te grof criterium voor functionele connectiviteit van het landschap. Eigenschappen van het tussenliggende landschap, zoals barrières door infrastructuur (6) of doorlaatbaarheid van de landschapsmatrix zijn hierin in beperkte mate te verdisconteren. "connectiviteit"

In het volgende hoofdstuk wordt verder uitgewerkt voor welke voor het NPB belangrijke onderwerpen deze knelpunten ook werkelijk belemmerend in de toepassing van ecologische netwerk analyse zijn.

3 Toepassingen Ecologische netwerkanalyse voor Natuurplanbureau

Per Natuurplanbureau-thema wordt in dit hoofdstuk nagelopen in hoeverre de huidige netwerkanalyse methode toereikend is en zo niet, van welk soort knelpunt hier sprake is, en in welk stadium van de methode dit naar voren komt (habitatanalyse, structuurdefinitie of MPVA). Aanpassingen aan de methodiek worden gesuggereerd, daarbij vooruitlopend op hoofdstuk 4 en 5 waarin respectievelijk alternatieven voor de huidige habitatstructuurdefinitie en voor regelgebaseerde MPVA aan de orde komen.

3.1 Verbindingszones

Voor verbindingzones is het nodig onderscheid te maken tussen verschillende schaalniveaus. Netwerkniveau is relevant wanneer een verbindingzone verschillende netwerken aan elkaar knoopt en we willen weten hoeveel effect dit heeft op de duurzaamheid van de netwerken. Het verbindingzoneniveau is relevant wanneer we inzoomen op de stromen individuen door de verbindingzone en verschillende inrichtingsmodellen voor de verbindingzone willen vergelijken.

Op netwerkniveau betreft het provinciale plannen voor ecologische verbindingen of landelijke plannen voor robuuste verbindingen. Op dit niveau speelt alleen de vraag of deze verbindingen voldoende ecologisch rendement hebben in termen van het verbeteren van de ruimtelijke samenhang van de EHS. Met de huidige LARCH kan het effect van het aan elkaar knopen van netwerken door middel van verbindingzones geëvalueerd worden (Reijnen & Koolstra 1998). De uitkomsten van verschillende scenario's kunnen worden vergeleken in bijvoorbeeld het totaal oppervlakte habitat in duurzame netwerken. Alleen wanneer een verdere detaillering van de uitspraken van belang is, gaat het probleem van de beperkte resolutie spelen: wanneer twee netwerken afzonderlijk al als duurzaam beoordeeld worden, heeft een verbindingzone volgens LARCH weinig of geen toegevoegde waarde. Dat een dergelijke verbindingzone (VBZ) desalniettemin uitwisseling verhoogt en daarmee de bezettingskansen van lokale leefgebieden wezenlijk kan vergroten (alsmede de metapopulatie levensvatbaarheid), zowel in netwerken die duurzaam als niet duurzaam zijn, is een effect dat alleen in een model geëvalueerd kan worden waarin lokale extinctie en kolonisatie expliciet weergegeven zijn (zie "incidence function modellen") of, beter nog, modellen waarin populatie-dynamiek in de te verbinden gebieden expliciet weergegeven wordt (zie Hudgens & Haddad 2003). Ook voor het vaststellen van optimale locatie voor het verbinden van twee netwerken is de huidige LARCH niet geschikt, aangezien dit per mogelijke locatie een kwantitatieve waardering vereist.

Evaluatie op VBZ niveau betreft de schatting van "effectiviteit" van een VBZ voor verschillende scenario's van inrichting. Een VBZ kan bestaan uit een netwerk van habitatplekken waar reproductie mogelijk is, een "metapopulatie VBZ" dus, of een zone zijn waarin de dispersie mogelijkheden verbeterd moeten worden door verwijderen barrières of aanleg van geleidende landschapselementen. Hoewel het in de eerste situatie een metapopulatie betreft heeft het weinig zin om de zone op de duurzaamheid van deze metapopulatie te beoordelen: het effect van de VBZ 'verdrinkt' in het effect van de twee netwerken die erdoor verbonden worden. Het beoordelen van de VBZ op de mate van uitwisseling, waarbij de maat bijvoorbeeld het totaal aan individuen is dat op dispersie gaat en in een ander leefgebied aankomt, is niet mogelijk

met de huidige LARCH: we hebben daarvoor een kwantificering nodig van de connectiviteit van het landschap (een matrix van aankomstkansen, zie incidence function model) en – in geval van metapopulatie VBZ – een schatting van de bezettingskans van ieder leefgebied en van het aantal emigranten dat ieder leefgebied produceert. Patch-connectiviteit is in LARCH een alles-of-niets verhaal, op basis van afstand tussen leefgebieden en aanwezigheid van barrières. Het effect van geleiding of sturing door het landschap kan in theorie met SCAN (zachte barrières) berekend worden. Uit de evaluatie van deze SCAN versie (zie SCAN) blijkt echter dat voor het berekenen van een ecologische betekenisvolle maat het model aangepast moet worden. Bewegingsmodellen of van bewegingsmodellen afgeleide landschapsmaten zijn een mogelijk alternatief (zie Bewegingsmodellen, Landschapsmaten).

Conclusie Verbindingszones

Cruciale problemen in het kader van analyse van nut & effectiviteit van verbindingzones zijn:

- resolutie, black-box karakter & discrete uitkomst maken nuancering en/of optimalisatie op netwerkniveau moeilijk
- het ontbreken van een op dispersie door een heterogeen landschap gebaseerde schatting van uitwisselingskansen maakt een evaluatie van effectiviteit op VBZ niveau onmogelijk

3.2 Habitat kwaliteit (recreatie, VER-thema's)

Verandering van de kwaliteit van leefgebieden, als gevolg van verstoring door recreanten of infrastructuur, verontreiniging met toxische stoffen, verdroging, etc., werkt door in het aantal reproductieve eenheden en/of heeft een effect op de populatie dynamische processen reproductie en sterfte. Alleen het eerste effect kan eenvoudig een plaats gegeven worden in LARCH: condities of omrekeningsfactoren zijn makkelijk toe te voegen aan de schatting van aantal RE uit de beschikbare oppervlaktes (natuurdoeltypen, begroeiingstypen, etc.). Bijvoorbeeld het verstoring effect kan in de habitat-analyse stap verrekend worden door in GIS paden of wegen te “bufferen” en het berekende oppervlak van door verstoring niet of minder geschikt habitat af te trekken van het totaal.

Effecten op reproductie of sterfte zijn in LARCH niet mee te nemen, om de eenvoudige reden dat deze processen niet gemodelleerd worden in LARCH, noch op individu-niveau, noch op het daarvan afgeleide patch-niveau. Alternatieve benaderingen worden uitgewerkt in “Incidence functie modellen” en “Ruimtelijk expliciete populatie-dynamische modellen”. Op patch-niveau kan namelijk een relatie gelegd worden tussen lokale uitsterfkans en individuele sterfte kans, en tussen lokale koloniseringskans en reproductie (in omringende leefgebieden).

Conclusies Habitatkwaliteit

- Effect van habitatkwaliteit via populatie dichtheid (aantal reproductieve eenheden) is makkelijk in standaard LARCH in te bouwen
- Effecten via verminderde reproductie of verhoogde sterfte kunnen niet geëvalueerd worden. Expliciete weergave lokale extinctie en kolonisatie is hiervoor minimaal nodig; optimaal is een expliciete weergave van lokale populatie dynamiek (geboorte- en sterfteprocessen).

3.3 Infrastructuur (uitwisseling)

Infrastructuur beïnvloedt metapopulaties op verschillende manieren. Het effect op de lokale kwaliteit van een leefgebied wat erdoor doorsneden wordt, valt onder het kopje Habitat kwaliteit. Blijft over de effecten op de uitwisseling tussen leefgebieden:

- door sterfte op wegen wordt de kans in een ander leefgebied aan te komen kleiner. Ook de totale kans om ergens levend aan te komen neemt natuurlijk af.
- Door het vermijden van wegen worden dispersie stromen verlegd, en worden bepaalde leefgebieden minder bereikbaar, waar andere leefgebieden mogelijk juist beter bereikbaar worden (bereikbaar in termen van aankomstkans).

In standaard LARCH worden deze effecten niet expliciet gescheiden. De mogelijke positieve kant van het tweede effect wordt in ieder geval niet meegenomen, zodat je zou kunnen zeggen dat het vooral het sterfte-effect is wat weergegeven wordt in de harde barrière versie. Wegen die als netwerk-barrières gedefinieerd zijn sluiten (alle) uitwisseling uit tussen leefgebieden. Wegen die als lokale barrières gedefinieerd zijn delen lokale populaties geheel op. In Griff et al. (submitted) wordt beschreven hoe met deze variant waarin barrières absoluut zijn, geanalyseerd kan worden waar de meest kritische barrières zich bevinden (de barrières die bij wegnemen van hun barrière werking tot het grootste oppervlak aan duurzame netwerken leiden).

Voor veel van de in LARCH analyses gebruikte soorten vormt infrastructuur geen absolute barrière. In de zachte barrière versie van standaard LARCH wordt de sterfte kans per over te steken weg op een consistente manier verrekend. Wel is het gebruikte algoritme relatief gevoelig voor het optreden van artefacten: het aantal wegsegmenten dat de (center-center) lijn tussen twee leefgebieden kruist is niet altijd representatief voor het aantal wegsegmenten dat een disperser (die zich niet volgens een rechte lijn verplaatst) kruist. Met behulp van onze kennis van bewegingspatronen zou dit algoritme verfijnd kunnen worden.

De onmogelijkheid om in standaard LARCH het effect van het verleggen van dispersie stromen mee te nemen, was een van de redenen om een zachte barrière versie van SCAN te ontwikkelen. De huidige versie is hiervoor echter niet bruikbaar, want deze is gebaseerd op een extreem bewegingspatroon (laagste-kosten pad), en ontbeert bovendien schaling naar een ecologisch betekenisvolle maat (aankomstkansen).

Eenvoudige bewegingsmodellen maken het daarentegen makkelijk een onderscheid te maken tussen sterfte- en verminderingseffecten van barrières, en leveren als resultaat de landschapsconnectiviteit in termen van de gewenste matrix van aankomstkansen. Daarbij is het net zo eenvoudig als in de huidige LARCH om rekening te houden met verschillen tussen wegen, bijvoorbeeld op basis van verkeersintensiteit.

Conclusies Infrastructuur

Voor analyses van de effecten van infrastructuur op ecologische netwerken geldt dat:

- uitsluitend het effect van sterfte op wegen afdoende weergegeven wordt in de standaard LARCH benadering
- voor het weergeven van het effect van verandering van dispersie stromen bewegingsmodellen noodzakelijk zijn. SCAN in de huidige vorm is daar niet voor geschikt.

3.4 Mozaïeklandschappen

De meeste landschappen kunnen beschouwd worden als een mozaïek van verschillende typen elementen. Afhankelijk van de combinatie van soort (de ruimtelijke schaal waarop het fungeert) en ruimtelijke en temporele schaal (dynamiek) van het landschap, is het al of niet mogelijk het landschap voor deze soort te vereenvoudigen tot een configuratie van ruimtelijk gescheiden leefgebieden. Alle LARCH varianten gaan van een dergelijke configuratie uit, alsmede alternatieve representaties als incidence functie modellen en, in het algemeen, patch-gebaseerde metapopulaties modellen (METAPHOR, etc.). Voor evaluatie van bijvoorbeeld groen-blauwe dooradering of agrarisch natuurbeheer in het agrarisch cultuurlandschap, of van beheers scenario's voor bos- en natuurgebieden waarbij *dynamiek* van het landschap een grote rol speelt, is LARCH in veel gevallen geen bruikbaar instrument. Onder "Ruimtelijk realistische populatie-dynamische modellen" worden een aantal alternatieven besproken.

Conclusies Mozaïeklandschappen

- voor analyse van ecologische netwerken anders dan gebaseerd op ruimtelijk gescheiden leefgebieden (patches), zijn ruimtelijk realistische populatie-dynamische modellen nodig, waarin reproductie, sterfte en dispersie expliciet gemodelleerd worden.
- Deze modellen zijn ruimtelijk realistisch, maar hoeven in de procesbeschrijvingen niet per definitie ultra-realistisch te zijn; generieke modellen blijven een optie.

3.5 Dynamische landschappen

In de meeste NPB toepassingen van ecologische modellen wordt ervan uitgegaan dat het landschap een statisch geheel is. Deze aanname komt bovenop de aanname, inherent aan de netwerkanalyse benadering, van een metapopulatie in (dynamisch) evenwicht met de habitatconfiguratie, een aanname die lang niet altijd opgaat gegeven de mogelijke time-lag tussen veranderingen in het landschap en de toestand van de metapopulatie (Nagelkerke et al. 2002).

Naast (landgebruiks)veranderingen opgelegd in een scenario, kan dynamiek in habitat toestand voor een specifieke soort, een intrinsieke eigenschap van het landschap zijn. Zowel voor natuur in de EHS als voor natuur in het agrarische landschap kan deze dynamiek een relevante factor zijn, waarvan de aard en omvang meegewogen zou moeten kunnen worden in onze analyse van ecologische netwerken. Voor soorten in het agrarisch landschap gaat het dan bijvoorbeeld om agrarisch gebruik van percelen en het effect ervan op randen of kleine landschapselementen; voor soorten in natuurgebieden betreft het beheersmaatregelen (of ontbreken daarvan) en 'natuurlijke' landschapsdynamiek door stormen, branden, overstromingen, etc. Theoretisch gezien is er altijd sprake van een verstoring (antropogeen of natuurlijk) in combinatie met een ontwikkelingsproces (met name vegetatie successie). In het agrarisch landschap ligt het accent meer op de verstoringkant. Voor dit samenspel van verstoring en ontwikkeling zijn vooral theoretische modellen ontwikkeld en enkele nogal situatiegebonden soortspecifieke modellen. Algemene toepassing is ook moeilijk, vooral doordat het effect van landschapsdynamiek sterk bepaald wordt door de ruimtelijke en temporele schalen van zowel landschaps- als metapopulatie-dynamiek.

Voor specifieke soorten of soortengroepen kan het effect echter wel relatief gemakkelijk meegenomen worden in netwerkanalyses. Uitgaande van een patch-gebaseerde benadering, als in LARCH, kan 'within-patch' landschapsdynamiek verrekend worden in de gemiddelde beschikbare hoeveelheid habitat. Hiervoor kunnen relatief triviale analytische modellen

gehanteerd worden (bijvoorbeeld twee- of drie-compartiment modellen), of empirische gegevens. Het verschil zit dan in de habitat-analyse stap, waarin nu niet alleen gekeken wordt naar potentieel habitat maar ook verrekend wordt welk deel daarvan gemiddeld (in de tijd) geschikt zal zijn.

Conclusies Dynamische landschappen

- 'Within patch' landschapsdynamiek kan eenvoudig toegevoegd worden aan standaard LARCH
- 'Patch' landschapsdynamiek vereist minstens expliciete representatie van lokale extinctie en kolonisatie kansen
- Toevoegen van landschapsdynamiek is het eenvoudigst te realiseren in modellen met een expliciet landschapsmozaiek

3.6 Planten

De huidige LARCH is niet bruikbaar voor het evalueren van ecologische netwerken van planten, om de eenvoudige reden dat het populatie-dynamisch model (METAPHOR) waaruit normen voor netwerkpopulaties afgeleid zijn, uitsluitend toepasbaar is voor gewervelde dieren. Op niveau van LARCH is uitbreiding met planten(normen) eigenlijk onmogelijk. Hiervoor zou dezelfde route van patch-gebaseerd populatie-dynamisch model naar normen voor duurzaamheid gevolgd kunnen worden, waarbij naar verwachting de normen zouden moeten differentiëren naar o.a. overlevingsstrategieën (zaadbank) van de verschillende te onderscheiden soortengroepen. Gezien de nadelen van de huidige netwerk analyse methode, ligt het niet voor de hand om dezelfde aanpak voor planten te ontwikkelen. De perspectieven liggen eerder in een aantal aangedragen alternatieven.

De (patch-gebaseerde) incidence functie modellen kunnen aangepast worden voor planten; het meest ingrijpende verschil ligt in de rol van de zaadbank. Afhankelijk van hoe een lokale populatie gedefinieerd wordt kan de zaadbank een bron zijn van kolonisaties of een buffer tegen extincties. Een ander alternatief zijn raster-gebaseerde populatie-dynamische modellen. Zeker wanneer ze voor wat betreft de weergegeven processen (reproductie, sterfte, dispersie) simpel gehouden worden, zijn deze eveneens toepasbaar op relevante ruimtelijke schalen. Onder "ruimtelijk-realistische populatie-dynamische modellen" wordt hier verder op in gegaan. Deze ruimtelijke representatie sluit naadloos aan op die van bestaande "punt" modellen NTM, SMART/SUMO; voor de weergave van dispersie bij wind-verspreiders kan bovendien het SCAN algoritme in beperkt aangepaste vorm gebruikt worden.

Conclusies Planten

- Ecologische netwerkanalyse voor planten is niet mogelijk met de huidige methodiek. Minimaal dienen zaadbank-effecten meegenomen te worden.
- Voor een patch-gebaseerde benadering zijn incidence-function modellen een aardig vertrekpunt, mits uitgebreid met zaadbank effecten.
- Voor w.b. aansluiting bij bestaande modellen, wordt een generieke methodiek voor planten bij voorkeur gebaseerd op een rasterbenadering met een eenvoudige weergave van lokale populatie dynamiek.

3.7 Klimaatsverandering

Bij verandering van klimaat verandert, naar verwachting, de ruimtelijke verdeling van habitat. Op twee manieren kan hier naar gekeken worden. In de eerste plaats kunnen scenario's onderzocht worden waarin de duurzaamheid van huidige en van toekomstige netwerken vergeleken wordt. LARCH is daarvoor in de huidige vorm bruikbaar. In de tweede plaats kan naar het dynamisch aspect gekeken worden: hoe snel veranderen de netwerken en hoe verhoudt deze snelheid zich tot potentiële kolonisatiekansen van de soort. Voor deze vraagstelling is LARCH niet bruikbaar. In feite gaat het om dynamische landschappen (zie boven), maar dan met een ontwikkeling naar een nieuwe evenwichtstoestand.

Conclusies Klimaatsverandering

- Met incidence-function modellen is (theoretisch) onderzoek mogelijk naar uitsterfkansen i.r.t. ruimtelijke verandering in habitatkwaliteit
- Voor praktische toepassingen, noodzakelijkerwijs op grote ruimtelijke schaal, zijn m.n. rastergebaseerde modellen bruikbaar, waarin de lokale dynamiek zoveel mogelijk vereenvoudigd is (gebaseerd bijvoorbeeld op Cellulaire automaten of reactie-diffusie vergelijkingen).

4 Alternatieven duurzaamheidsanalyse

In dit hoofdstuk worden een aantal alternatieven beschreven voor de levensvatbaarheidsanalyse van een ruimtelijk-gestructureerde populatie.

Voor vrijwel alle in het vorige hoofdstuk genoemde toepassingen geldt dat een expliciete relatie tussen ruimtelijke configuratie en de metapopulatie-processen (lokale) extinctie en kolonisatie gelegd moet worden. Met andere woorden, voor deze problematiek moeten extinctie en kolonisatie weer uit de “black-box” van de LARCH regelset gehaald worden. In de alternatieven in dit hoofdstuk, zijn een of beide van deze twee basisprocessen in een ruimtelijk gestructureerde populatie expliciet gemaakt.

Het eenvoudigste type model waarin extinctie en kolonisatie expliciete processen zijn, is een ‘incidence function’ model, met de versie van Hanski (1994) als meest bekende. Het is in deze context handig om zo’n model als referentie te nemen, en als een algemeen (maar compleet) framework te beschouwen, waarin onderdelen (procesbeschrijvingen) inwisselbaar zijn voor uitgebreidere of realistischere varianten. Deze benadering wordt hier dan ook gevolgd. Ik zal daartoe eerst de algemene kenmerken van incidence-function modellen beschrijven, en vervolgens ingaan op de procesbeschrijvingen waarvoor alternatieven overwogen kunnen worden (want voorhanden). Ieder alternatief probeer ik zo nauwkeurig mogelijk te omschrijven en vervolgens te evalueren op bruikbaarheid in een verfijndere netwerkanalyse methode en op perspectieven voor een solide empirische onderbouwing.

4.1 Incidence-function modellen

Incidence function modellen zijn relatief eenvoudige ruimtelijk realistische metapopulatie modellen. Ruimtelijk expliciet: rekening houdend met ruimtelijke ligging van leefgebieden; ruimtelijk realistisch: rekening houdend met ligging en omvang (eventueel vorm) van leefgebieden. Het proces wat gemodelleerd wordt is dat van het verschijnen en verdwijnen van lokale populaties, met discrete tijdstappen. Continue varianten zijn ook ontwikkeld, maar vooral voor theoretische analyses interessant. Locale populatiedynamiek wordt niet gemodelleerd: na kolonisatie worden lokale populaties verondersteld onmiddellijk op ‘draagkracht’ te zijn.

Een bekend voorbeeld is Hanski’s incidence function model, kortweg IFM genaamd, (Hanski 1994 en 1997, Hanski & Thomas 1994). Hanski’s IFM is toegepast voor een tiental verschillende soorten (relatief veel vlindersoorten). Toepassing betekent in dit geval schatting van de modelparameters door middel van (non)lineaire regressie, uit empirische data van bezetting en/of extincties en kolonisaties van plekken in een netwerk (ter Braak et al. 1998, etc.). De link met empirische gegevens is dus relatief sterk. Ook binnen Alterra (IBN) is het model of eigen varianten erop toegepast, voor Boomkikker (Vos), Noordse woelmuis (Bergers) en Boomklever (Verboom). Bij deze toepassingen is uitsluitend gebruik gemaakt van de resulterende schatting van lokale bezettingskansen. De mogelijkheid om uitgaande van de berekende bezettingskansen door simulatie de metapopulatie levensvatbaarheid te schatten, is niet gebruikt.

Centraal in de methode staat de schatting van lokale extinctie- en koloniatiekansen uit de eigenschappen van de patch (het leefgebied) en haar omgeving. Extinctie is enkel afhankelijk

van de patch. Kleine populaties hebben een grotere uitsterfkans als gevolg van demografische stochasticiteit. De oppervlakte habitat binnen de patch meestal genomen als een surrogaat voor populatiegrootte, en uitsterfkans afhankelijk gemaakt van patch omvang. Kolonisatiekans is afhankelijk van het verwachte aantal immigranten, welke weer bepaald wordt door wat er aan leefgebieden omheen ligt en door de kans dat een emigrant uit een van die andere leefgebieden in deze patch aankomt. Ruimtelijke configuratie van het netwerk werkt dus sterk door in de kolonisatiekans, en minder in de extinctiekans (alleen via omvang van de patch zelf).

Een MPVA met dit soort modellen vind plaats door middel van simulatie. Wanneer extinctie en kolonisatiekans bekend zijn kan door voldoende vaak herhalen van simulaties van het kolonisatie- en extinctieproces de uitsterfkans van de metapopulatie geschat worden.

Om de noodzaak tot het doen van simulaties te kunnen vermijden, zijn er momenteel methodes in ontwikkeling om deze direct te berekenen uit lokale kolonisatie- en extinctiekansen. Zowel Frank & Wissel (2002) als Ovaskainen (2002) baseren hun methode op een transformatie van een heterogeen systeem (verschillende patch-groottes) naar een equivalent homogeen systeem (alle patches identiek). Hoewel toepassing van deze benaderingen niet in alle gevallen een bevredigende schatting van extinctiekans lijkt op te leveren, is de benadering veelbelovend. Aan de andere kant laat het CorridorGame model (appendix II) – met simulatie en de Frank & Wissel methode naast elkaar – zien dat de kosten (rekentijd) van dergelijke relatief zeer eenvoudige simulaties tegenwoordig zo klein zijn dat het ontwikkelen van benaderingen waarmee simulatie vermeden wordt, nauwelijks loont.

Een andere benadering die simulatie overbodig maakt, is het kiezen van een ander kenmerk, ofwel een kenmerk dat correleert met de levensvatbaarheid van de metapopulatie maar makkelijker te berekenen is, ofwel een kenmerk dat een deelproces kwantificeert zoals de uitwisseling tussen plekken. Een voorbeeld van het eerste is de metapopulatie capaciteit (Ovaskainen & Hanski 2001) die niet absoluut maar wel relatief iets zegt over levensvatbaarheid (configuraties kunnen daarmee vergeleken worden); een voorbeeld van de tweede is de maat “dispersie-effectiviteit” in het CorridorGame model, als de fractie van maximaal mogelijke aantal emigranten die ook effectief in een andere plek arriveert.

In appendix II wordt een uitgebreidere beschrijving gegeven van het voor interactief gebruik ontwikkelde CorridorGame. Dit model maakt inzichtelijk welke mogelijkheden binnen bereik komen bij het expliciet modelleren van extinctie en kolonisatie, en wat de verschillen zijn bij toepassen van verschillende benaderingen voor berekenen van de functionele connectiviteit en de metapopulatie levensvatbaarheid.

Perspectieven

Het expliciet maken van extinctie en kolonisatie biedt aanknopingspunten voor bredere toepassing van de netwerkanalyse methode. De belangrijkste toepassing die direct binnen bereik komt betreft het meenemen van habitat kwaliteit, zoals noodzakelijk in onderzoek naar de interactie tussen recreatie en metapopulatie levensvatbaarheid. In appendix II wordt een voorbeeld beschreven waarbij een recreatie netwerk gecombineerd wordt met een metapopulatie netwerk.

Daarnaast is expliciete extinctie en kolonisatie een voorwaarde voor alle toepassingen waarbij we inzoomen op de interne configuratie van netwerken. Of het nu de effectiviteit van verbindingzones of de effecten van infrastructuur betreft, differentiatie is nodig tussen configuraties die in de standaard LARCH benadering op een hoop gegooid worden. Deze

differentiatie wordt het eenvoudigst bereikt door gebruik te maken van basale procesbeschrijvingen met de bijbehorende parameters extinctie- en kolonisatiekans.

Wat betreft de noodzakelijke ecologische informatie, blijkt uit de toepassing van een dergelijk (minimaal) model in het onderzoek naar de effectiviteit van verbindingzones (Reidsma 2002), dat minimaal twee extra parameters gedefinieerd moeten worden die niet al in de LARCH aanwezig zijn: een om het aantal dispersers te berekenen afhankelijk van de omvang van het leefgebied (door gebruik te maken van de al aanwezige parameter RE/ha wordt deze parameter dan het aantal dispersers per RE), en een om de relatie tussen omvang leefgebied en lokale extinctiekans vast te leggen. In de praktijk blijken de modeluitkomsten (bezettingskansen) erg gevoelig voor juist deze twee parameters. Het schatten ervan in empirische patroonstudies verdient daarom de voorkeur – gelukkig is dat voor dit type modellen relatief eenvoudig.

4.2 Populatie-dynamische modellen

Algemeen kenmerk van (ruimtelijke-expliciete) populatie-dynamische modellen is het expliciet modelleren van sterfte en geboorteprocessen. Hierdoor is het eenvoudig om kwaliteitseffecten in te voegen die via deze processen doorwerken. Bijvoorbeeld landschapsecologische risicoanalyse van toxische stoffen, maar ook de effecten van recreatie via verlaagd reproductief succes, of de effecten van barrières via verhoogde mortaliteit.

Zoals beschreven in Czárán (1998) zijn er vele verschillende benaderingen mogelijk. Een grove indeling wordt gegeven in de tabel hieronder. Individu-gebaseerde modellen volgen ieder individu apart, met sterfte en reproductie als stochastische gebeurtenissen; populatie-gebaseerde modellen beschrijven het lot van een (deel)populatie en zijn meestal deterministisch. Voor wat betreft de representatie van de ruimte (het landschap) is er een duidelijk onderscheid tussen modellen waarin patches (leefgebieden) de ruimtelijke eenheden zijn, en die waarin discrete locaties, hetzij cellen in een raster, hetzij de exacte coördinaten, de plaats van populaties of individuen aangeven.

	Individual-based	Population-based
Patch-based	METAPHOR	RAMAS-GIS, Meta-X
Rastercell/site-based	Beer (Wiegand 2003), Lynx (Schadt 2002), PATCH (Schumaker 1998), Strandplevier, Scholekster (Goss-Custard et al. 2000), etc.	Reactie-diffusie modellen (Hof & Bevers), cellulaire automaten, Integro-difference equations (Kot & Schaffer 1986, Powell), etc.

In patch-based modellen, bijvoorbeeld Metaphor, RAMAS-GIS (Akçakaya 1998), Meta-X (Frank et al. 2002), wordt er aangenomen dat binnen de patch de lokale populatie goed gemengd is c.q. er geen specifieke verdeling van individuen over de patch is. Uitwisseling is gedefinieerd op patch-nivo, net als bij incidence-functie modellen d.m.v. een matrix van 'aankomst'kansen vanuit ieder patch naar iedere andere patch. Deze kansen worden geschat op basis van afstanden en (soms) patch omvang, of zijn afkomstig uit bewegingsmodellen (zie volgende hoofdstuk). Het 'tussenliggende' landschap is in principe geen onderdeel van patch-gebaseerde modellen.

In rastercell-/site-based modellen daarentegen is meestal een compleet landschap de ondergrond voor de dynamiek. Hierdoor is het, zeker voor individu-gebaseerde modellen, gemakkelijk om dispersie expliciet als proces in te bouwen (ten koste van extra rekentijd, natuurlijk). Een voorbeeld van toepassing van een dergelijke model op grote ruimtelijke schaal is het gebruik van het PATCH model in combinatie met een allocatie algoritme voor het ontwerpen van netwerken van duurzame populaties carnivoren (Noss et al. 2002). Andere voorbeelden: modellen voor grote carnivoren Bruine beer (Wiegand et al. 2003) en Lynx (Schadt 2002). Voor diepgaandere bespreking van perspectieven van het gebruik van dergelijke modellen, zie Pettifor et al. (2000) en Goss-Custard et al. (2000).

De population-based benadering combineert makkelijk met een benadering waarin de pool van dispersers volgens een bepaalde kansverdeling (dispersal kernel) verdeeld wordt over de ruimte, zoals in de meeste integro-difference equations (Kot & Schaffer 1986). Met name voor planten met grote aantallen, windverspreide, zaden, is dit een handige benadering (Carey 1998). Hierbij is het vrijwel niet mogelijk om wat betreft het dispersieproces rekening te houden met de toestand van de landschapsmatrix. Alternatief is de weergave van dispersie als expliciet diffusieproces zoals in reactie-diffusie modellen, waarbij in de heterogene landschapsmatrix de lokale toestand de 'weerstand' bepaalt. Voorbeelden van toepassing van reactie-diffusie modellen op grote ruimtelijke schaal zijn te vinden in Hof & Bevers (1998, 2002).

Bij Alterra zijn verschillende raster-gebaseerde populatie-dynamische modellen waarmee (M)PVA uitgevoerd zou kunnen worden: een uitgebreid plantenmodel, ontwikkeld in het kader van EU en NOW-projecten (Knauer in prep.), een bosmieren model ontwikkeld in het kader van het DWK project Landschapsvormende Processen, verschillende cellulaire automaten modellen alsmede een site-based plantenmodel (Geertsema & Baveco 2002). Kenmerk van deze modellen is dat ze ontwikkeld en toegepast zijn in een onderzoekscontext, daarmee (nog) niet uitgegroeid zijn tot bruikbare beslissingsondersteunende instrumenten, en veelal (nog) niet toepasbaar op voldoende grote ruimtelijke schaal.

Noot: individu-gebaseerde modellen zijn de laatste jaren uitermate populair geworden, met tal van praktische toepassingen. De nadelen van de benadering liggen in het enkel 'oplosbaar' zijn d.m.v. simulatie. In het brandpunt van de belangstelling van theoretisch ecologen staan methoden om het gedrag van ruimtelijke, stochastische individu-gebaseerde modellen te benaderen in analytische modellen (zie Bolker & Pacala 1997, 1999, Filipe & Maule 2003, en Dieckmann et al. 2000 voor een overzicht). In hoeverre de analytische modellen zich lenen voor concrete toepassingen op nationale schaal is moeilijk te overzien.

Perspectieven

Voor de klassieke metapopulaties (patch-based) lijkt het met de huidige rekenkracht een optie te worden om dynamische simulatie modellen als Metaphor op landelijke schaal toe te passen, voor soorten waarvoor de totale metapopulatie uit een beperkt aantal individuen bestaat (maximaal enige duizenden). Dit geldt zeker voor population-based modellen waarin het niet nodig is te itereren over ieder individu. Levensvatbaarheid (uitsterftkans) en lokale bezettingskansen worden dan direct berekend. Relevant voor (middel-)grote zoogdieren of sommige vogelsoorten.

Voor dynamische en/of mozaïek landschappen is een rastercell-/site-based representatie van de ruimte noodzakelijk (dynamiek treedt niet per definitie patch-gewijs op; in het landschaps mozaïek zijn meestal geen patches af te grenzen). Gecombineerd met een individu-gebaseerde benadering geldt weer dat een MPVA door middel van expliciete simulatie tot de mogelijkheid behoort wanneer het totaal aantal individuen beperkt is. Alleen wanneer dispersie

expliciet gemodelleerd wordt is de individual-based benadering rekenintensiever dan de patch-based benadering.

Voor de 'grote-aantallen' systemen is een populatie-gebaseerde benadering de enige optie voor het landelijk doorrekenen, waarbij de limitering ligt in bijvoorbeeld de omvang en resolutie van het raster. Voor planten met windverspreide zaden is gebruik van een dispersalkernel handig; als alternatief kan de dispersie berekend worden m.b.v. simulatie of een SCAN-achtige benadering.

Extra speelruimte, qua rekenintensiteit, ontstaat door de processen van lokale dynamiek en de uitwisseling naar de omgeving te vereenvoudigen, zoals in cellulaire automaten of vergelijkbare benaderingen waarbij het aantal toestandsveranderingen beperkt wordt gehouden en vervat kan worden in een beperkt aantal regels. Dit opent tevens perspectieven voor toepassingen op Europese schaal (Carey 1996).

Voor alle bovengenoemde varianten en zeker de individu-gebaseerde modellen, geldt dat ze zeer realistisch, soort-specifiek en complex gemaakt kunnen worden. Dit is echter geen inherente eigenschap van de model formalismen: voor MNP toepassingen kunnen evengoed relatief simpele, generieke varianten gebruikt worden. Ook de bestaande METAPHOR modellen kunnen vereenvoudigd worden. Wel zijn ze, door het groter aantal processen wat geparametriseerd moet worden, per definitie parameter-rijker. De minimale parameter set omvat leeftijdsafhankelijke reproductie- en sterftegetallen en, afhankelijk van de wijze waarop dispersie wordt weergegeven, enkele dispersieparameters. Net als in de huidige LARCH benadering kan echter gekozen worden voor gebruik van eco-profielen.

4.3 Demografische modellen

Niet altijd is de mate van duurzaamheid, cq levensvatbaarheid, het meest interessante kenmerk van een ruimtelijk-gestructureerde populatie. Dit geldt voor aaneengesloten habitat in grootschalige landschapsmozaïeken, voor soorten die relatief talrijk voorkomen. In zo'n geval is populatie-omvang, en meer nog, de trend in populatieomvang een relevanter kenmerk.

De perspectieven van een populatie kunnen geëvalueerd worden door de net reproductive rate R_0 van de populatie te berekenen, oftewel de vermenigvuldigingssnelheid van de populatie. Voor $R_0 < 1$ neemt de populatie af, voor $R_0 > 1$ neemt de populatie toe. Zowel voor continu als voor discreet (leeftijd of stadium) gestructureerde populaties is het mogelijk om R_0 te berekenen ("life-table analysis" zie bijvoorbeeld Caswell 1989), gegeven de verbanden tussen reproductie, sterfte en leeftijd. Behalve R_0 kan een scale aan interessante populatie kenmerken afgeleid worden uit de life-table.

Berekening van R_0 kan echter ruimtelijk expliciet gemaakt worden, waarbij de elementen in de life-table gesommeerd worden over alle habitat locaties: koppeling van GIS bestanden met een demografisch model. With & King (2001) beschrijven een theoretische toepassing van dit idee, waarin een relatie gelegd wordt tussen de kenmerken van een (gefragmenteerd) landschap en de levensvatbaarheid van de populatie vervat in de waarde van R_0 . In King et al. (1998) wordt een concrete toepassing van dit model beschreven voor Henslow's Sparrow in Fort Knox, Kentucky, een gebied ter grootte van zo'n 44000 ha (het geschatte aantal gebruikte ha habitat bedroeg overigens slechts ongeveer 200!).

Perspectieven

De aanpak van With en King leent zich goed voor soorten in landschapsmozaïeken bestaande uit habitat van verschillende kwaliteiten (source/sink). Door enkel R_0 te berekenen en niet de dynamiek van de (meta)populatie te simuleren, is toepassing op grote ruimtelijke schaal mogelijk, voor soorten met een grote populatie omvang. De benadering lijkt uitermate geschikt om een landsdekkende uitspraak te doen over de status van diverse weidevogels, m.n. de grutto.

- het klassieke metapopulatie concept past niet bij deze soort, maar toch spelen er ruimtelijke factoren, die in deze benadering meegenomen kunnen worden: zowel lokale (agrarisch gebruik, abiotische toestand) als ruimtelijke relaties over grotere afstanden (fragmentatie effecten).
- de uitspraak is (net als uitsterfrisico, cq levensvatbaarheid) op populatieniveau, maar relevanter dan uitsterfrisico, zolang de totale populatieomvang in de (tien)duizenden loopt.

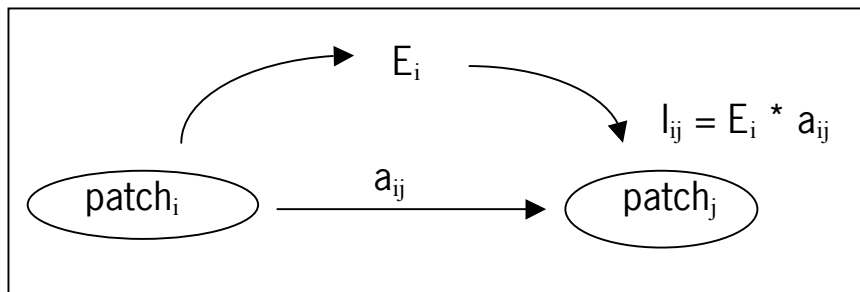
De benadering zoals beschreven in With & King (2001) start met een schatting van de omvang van de populatie, de ruimtelijke verdeling ervan, en eindigt met de berekening van de R_0 . De uitkomst geeft het vermogen aan van het landschap om een groeiende populatie te kunnen dragen. In geval van weidevogels kan een alternatieve benadering gevolgd worden waarin iteratief de populatieomvang bepaald wordt waarbij het resultaat $R_0=1$ is, en waarbij een uitspraak mogelijk is als “bij de huidige toestand van het Nederlandse landschap is een populatieomvang van x paar het maximaal haalbare”. Een cruciale stap daarbij is de verdeling van broedparen over het habitat van verschillende kwaliteit, zeker wanneer een discrepantie tussen de vestigingskans (voorkeur) en uiteindelijk reproductief succes mogelijk is.

5 Alternatieven Connectiviteit

In dit hoofdstuk worden een aantal alternatieven beschreven voor de schatting van de connectiviteit zoals vereist voor het afgrenzen van een netwerkpopulatie in de LARCH benadering, en noodzakelijk voor een analyse van de levensvatbaarheid van een metapopulatie in ieder ander (patch-based) metapopulatie model.

5.1 Definitie connectiviteit

In de eerste plaats iets meer over de definitie van connectiviteit. Omdat we een link willen leggen met populatieprocessen gaat het hier om de functionele connectiviteit: “*functional or behavioral connectivity* refers to how connected an area is for a process, such as an animal moving through different types of landscape elements ” (R. T. T. Forman 1997). Om connectiviteit berekend volgens verschillende methoden (landschapsmaten, bewegingsmodellen, empirische data) te kunnen vergelijken is het nodig een definitie te kiezen die bij alle methoden past. Immigratie is uiteindelijk de belangrijkste ecologische parameter gerelateerd aan connectiviteit (Tischendorf & Fahrig 2000ab). Zoals de figuur laat zien is de aankomstkans a_{ij} (de kans dat een uit patch i vertrekkend individu aankomt in patch j) beter geschikt als gemeenschappelijke, onderliggende connectiviteitsmaat. Door deze te vermenigvuldigen met het aantal vertrekkende individuen wordt de immigratie berekend; berekening van het aantal vertrekkende individuen vereist een model op zich, wat geen onderdeel is van bijvoorbeeld bewegingsmodellen.



Deze aankomst kans

- Wordt direct berekend in bewegingsmodellen
- Is noodzakelijk in metapopulatiemodellen in het algemeen, om de immigratie (uitwisselings) term I_{ij} en $\sum_i I_{ij}$ te berekenen die (bij incidence functie modellen) nodig is om de koloniatiekans te schatten of die (bij populatie-dynamische modellen) nodig is om de lokale populatieomvang te berekenen (NB ook de hoeveelheid emigranten E_i is daarvoor nodig)
- Kan berekend worden met een landschapsmaten benadering, maar vereist wel extra aandacht om ervoor te zorgen dat een kans berekend wordt (normalisatie kan nodig zijn)
- Kan afgeleid worden uit schattingen van uitwisseling tussen leefgebieden, bijvoorbeeld berekend uit empirische data m.b.t. genetische verwantschap of uit CMR data

In standaard LARCH is connectiviteit een alles of niets uitkomst: een leefgebied behoort al of niet tot een netwerk, dus a_{ij} is 0 of 1, afhankelijk van de afstand tussen de leefgebieden (in combinatie met harde of zachte barrières wordt de effectieve afstand tussen leefgebieden verhoogd). In de volgende secties worden een aantal alternatieven behandeld voor het berekenen van functionele connectiviteit, waarbij in meer of mindere mate grootte en vorm van leefgebieden, alsmede de aard van het tussenliggende landschap een rol spelen. Een eerste (absolute) criterium voor de bruikbaarheid van iedere methode is in hoeverre de methode in staat is om connectiviteit te berekenen volgens de hierboven gegeven definitie. Het gewenste resultaat is een matrix van aankomstkansen, waaruit door combinatie met een vector van aantallen emigranten, uiteindelijk een matrix met uitwisseling te berekenen valt. (NB beide matrices – hoewel duidelijk verschillend van betekenis – worden wel aangeduid als connectiviteits-matrix). Een tweede criterium is in hoeverre eigenschappen van het tussenliggende landschap meegenomen kunnen worden in de berekening van connectiviteit. Het betreft dan in de eerste plaats de mogelijke barrière werking van infrastructuur, en in de tweede plaats de mogelijke geleidende werking van ecologische verbindingzones.

Voor weinig versnipperde landschappen (gezien vanuit de ogen van de soort) is de hierboven beschreven plek (patch) gerichte benadering weer minder relevant. Voor dergelijke landschappen is het nog steeds mogelijk connectiviteit te verbinden met de hoeveelheid verwachte immigratie, maar is de uitkomst niet op patch-niveau maar op (raster)cel-niveau interessant.

5.2 SCAN

SCAN is ontwikkeld om een beter beeld te krijgen van de connectiviteit van het landschap. De methode, beschreven in Pouwels et al. (2002), werkt alleen voor een verrasterd habitatlandschap. Verondersteld wordt dat de 'ruimtelijke samenhang' tussen gridcel i in gridcel j , weergegeven wordt door een negatief-exponentieel curve:

$$H_{ij} = e^{-\alpha d_{ij}}$$

met d_{ij} de afstand en α de parameter die omgekeerd evenredig is met de dispersie-capaciteit. De totale samenhang wordt berekend door de samenhang tussen cel i en alle andere mogelijke cellen te sommeren, daarbij rekening houdend met het aantal RE per (donerende) gridcel:

$$RS_{ij} = \sum_j G_j H_{ij} = \sum_j G_j e^{-\alpha d_{ij}}$$

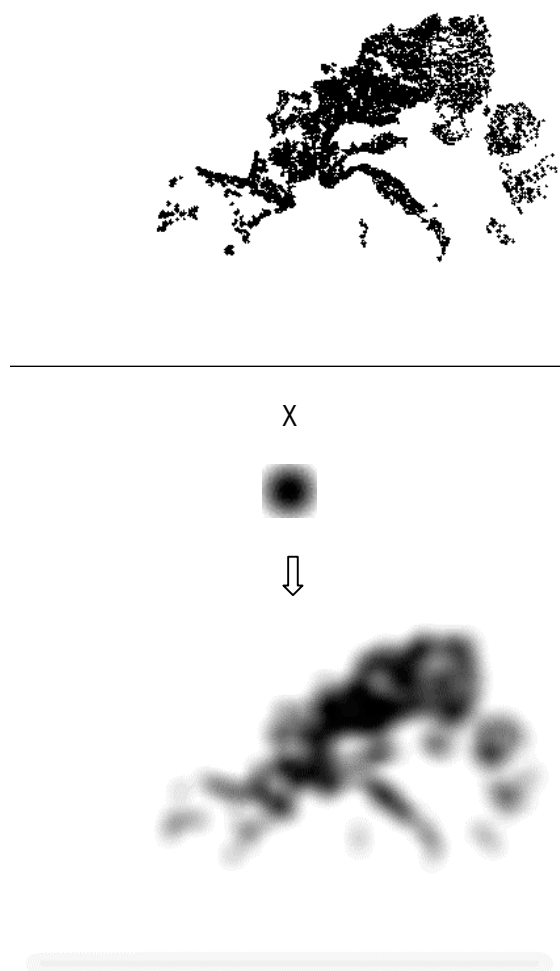
In plaats van RE per gridcel kan voor G_j ook een geschiktheidsindex gebruikt worden.

De waardering van de ruimtelijke samenhang op netwerkniveau is aangepast aan de LARCH benadering. De hoogste gevonden waarde van RS binnen een leefgebied wordt hiertoe vergeleken met een 'norm' waarde. Deze normen zijn bepaald door voor sleutelgebieden vast te stellen wat voor verschillende kwaliteitsklassen (bij cirkelvorm) de waarde van de RS is in het centrum van het leefgebied, en vervolgens deze RS waarden voor de (3) kwaliteitsklassen te middelen. De (maximale) RS waarde voor de centrumcel wordt gevonden door de bijdragen vanuit het hele sleutelgebied te sommeren, dus de integraal te berekenen over de straal R .

$$RS_{\max} = 2\pi \int_0^R d_{ij} e^{-\alpha d_{ij}} dd_{ij} = 2\pi \left[\frac{e^{-\alpha d_{ij}}}{\alpha^2} (-\alpha d_{ij} - 1) \right]_0^R$$

Door de maximale waarde van een willekeurig leefgebied te vergelijken met deze norm, wordt ervan uitgegaan dat de ruimtelijke samenhang van het meest compacte sleutelgebied maatgevend is voor de ruimtelijke samenhang die ieder leefgebied minimaal nodig heeft, en dat wat aan interne ruimtelijke samenhang ontbreekt gecompenseerd kan worden door de netwerk samenhang.

Er wordt een lineair verband verondersteld tussen de kans op voorkomen en de relatieve waarde van de ruimtelijke samenhang. Voor de norm-waarde (de gemiddelde RS_{max}) wordt aangenomen dat de kans op voorkomen 0.95 is.



Evaluatie

Wiskundig gezien is de SCAN benadering een convolutie van twee ruimtelijke functies. De ene geeft de verdeling van RE over de ruimte weer, en de andere geeft weer hoe iedere waarde van de eerste functie 'uitgesmeerd' wordt over de ruimte. De tweede is de 'herverdelings- of dispersal kernel' en kan een willekeurige vorm hebben; omdat deze een kansverdeling voorstelt moeten de waarden ervan sommeren tot 1. Veel gebruikt zijn een negatief-exponentieel (zoals in SCAN dus) of Gaussiaanse (normale verdeling). De laatste ontstaat bij diffusie-processen. In de figuur wordt een voorbeeld gegeven van de combinatie van een ruimtelijke verdeling ("habitat") en een Gaussiaanse curve ("dispersie").

Over de SCAN benadering kan het volgende opgemerkt worden:

- Convoluties zijn een standaard onderdeel in de beeldbewerking, en worden efficiënt uitgevoerd via Fast Fourier Transforms (FFT): de functies worden getransformeerd, in 'wave-space' met elkaar vermenigvuldigd, en het resultaat weer teruggetransformeerd. Voor ecologische modellen kan deze techniek ook een efficiënte oplossingmethode zijn (Haefner & Dugaw 2000). Toepassing ervan is relatief simpel en standaard, en zou SCAN vele malen sneller maken, maar is alleen mogelijk voor de situatie zonder barrières. Voor kleine dispersie-afstanden is een directe convolutie efficiënter.
- De uitkomst van een SCAN berekening is op celniveau goed te interpreteren (een maat voor immigratie-aantallen), zeker na normalisatie (zie verderop). Ingebed in een LARCH netwerkanalyse is de interpretatie problematisch. Voor ieder leefgebied wordt de hoogste celwaarde vergeleken met de norm-waarde voor ruimtelijke samenhang (= *RS*-waarde voor het centrum van een sleutelgebied). Maar wat voor betekenis heeft zo'n hoogste celwaarde nu op leefgebied niveau, en hoe beïnvloedt deze de uitkomst van extinctie en kolonisatieprocessen (het gaat tenslotte om een metapopulatie)? Mag de vorm van een patch de uitkomst bepalen door het grote effect dat het leefgebied zelf ('interne immigratie') heeft op de berekende waarde (cirkelvormige patches halen de hoogste waarde)? Mag je lokale-populatie en netwerk-populatie processen door elkaar halen, door immigratie vanuit het leefgebied zelf en vanuit de omringende leefgebieden op een hoop te gooien – terwijl juist het hele concept van de netwerkanalyse erop gebaseerd is deze twee te scheiden?
- De kans op voorkomen zoals die uit de ruimtelijke samenhang berekend wordt heeft geen relatie met de bezettingskansen van locale leefgebieden. Bezettingskansen in een metapopulatie worden bepaald door extinctie en kolonisatiekansen samen. SCAN berekeningen leveren enkel een inschatting van de immigratieaantallen op, wat vertaald kan worden in kolonisatiekansen.

Onderbouwing

Onderbouwing met empirische data hangt af van de mate waarin de onderdelen en de uitkomsten van het model een ecologische betekenis hebben en meetbaar zijn. Hoewel de invoer hard en toetsbaar is (verdeling van RE in de ruimte; een dispersal kernel afkomstig uit empirische data) wordt hier op een zodanige manier mee gewerkt dat het resultaat (*RS*) dit niet meer is. De belangrijkste oorzaak hiervan is het ontbreken van een normalisatie van de dispersal kernel, waardoor het proces niet meer geïnterpreteerd kan worden als het verdelen van een vast aantal propagulen over de ruimte. Wordt deze normalisatie wel toegepast, dan is er sprake van een gangbare voorstelling van een dispersie stap, op dezelfde manier geformuleerd als in integro-differentievergelijking (IDE) modellen, zie Allen et al. (2001).

De vorm van de dispersal kernel is geïnspireerd door Hanski (1994). De meeste empirische dispersie curven geven echter het verband tussen afstand en aantallen of frequentie van teruggevonden individuen *gesommeerd voor alle richtingen*. Dit betekent dat de per cel verwachte aantallen weergegeven worden door (bij een negatief-exponentiele curve, zie ook Van Dorp et al. 1997)

$$H_{ij} = \frac{1}{2\pi\beta^2} e^{-\left[\frac{r}{\beta}\right]} = \frac{\alpha^2}{2\pi} e^{-\alpha r}$$

of (bij een gaussiaanse curve) door

$$H_{ij} = \frac{1}{2\pi\beta^2} e^{-\left[\frac{r}{\beta}\right]^2} = \frac{1}{2\pi\sigma^2} e^{-\left[\frac{r}{\sigma}\right]^2}$$

(om de verwantschap tussen de twee verdelingen te laten zien gebruik ik de β als de parameter die de vorm van de verdeling bepaalt: voor de exponentiele verdeling geldt $\beta = \alpha^{-1}$, voor de normale verdeling $\beta = \sigma$; in beide formules $r = d_{ij}$). In SCAN sommeren de waarden in de kernel over de afstand d_{ij} (van 0 tot ∞) tot $2\pi/\alpha^2$. Voor een interpretatie van de waarden als 'aankomstkansen', zou een schaling van de voor iedere cel gevonden waarde uitgevoerd moeten worden (delen door $2\pi/\alpha^2$). Deze schaling is in de huidige aanpak niet nodig, omdat de celwaarde vergeleken wordt met een normwaarde die ook niet geschaald is. De ecologische interpreteerbaarheid en toetsbaarheid heeft daar wel onder te leiden. Een aangepaste, geschaalde, versie van SCAN is gebaseerd op

$$H_{ij} = \frac{\alpha^2}{2\pi} e^{-\alpha d_{ij}}$$

wat voor de op sleutelpopulatie-waarden gebaseerde norm leidt tot

$$RS_{\max} = 2\pi \int_0^R \frac{\alpha^2}{2\pi} d_{ij} e^{-\alpha d_{ij}} dd_{ij} = \left[e^{-\alpha d_{ij}} (-\alpha d_{ij} - 1) \right]_0^R$$

Perspectieven

Met twee aanpassingen kan een ecologische betekenisvolle maat berekend worden in SCAN. De eerste betreft een vertaling van RE per cel naar aantal emigranten per cel; de tweede aanpassing betreft de schaling van berekende waarden naar aankomstkansen. De uiteindelijk resulterende maat is het verwachte aantal kolonisten ('immigranten') per leefgebied. Dit is een maat op patch-niveau die direct bruikbaar is in ieder model met expliciete extinctie en kolonisatie.

De methode zou er als volgt uit kunnen zien. Het aantal RE per gridcel wordt verondersteld een directe relatie te hebben met het aantal emigranten dat per cel geproduceerd wordt. De habitat kaart met RE/cel wordt vertaald in een kaart met emigranten/cel, waarna door convolutie met de dispersal kernel de verwachte verspreiding van de dispersers (aan het einde van de dispersie periode) berekend wordt. In metapopulatie kontekst geldt dat het aantal emigranten uit een leefgebied niet alleen door oppervlakte en kwaliteit bepaald wordt, maar ook door de bezettingskans (incidence). We kunnen dit negeren en alle plekken standaard bezet veronderstellen; dit levert een overschatting op van de functionele connectiviteit van het landschap.

We kunnen er ook rekening mee houden en bezettingskans en aantal immigranten tegelijkertijd schatten. Hierbij hanteren we een simpel model waarbij een onbezette plek 0 emigranten produceert en een bezette plek het maximaal mogelijk aantal. Twee methoden zijn mogelijk:

- In de SCAN analyse worden de immigranten in een leefgebied opgesplitst naar gebied van herkomst. Het resultaat is dan een aankomstenmatrix waaruit voor iedere willekeurige configuratie van bezette en lege plekken de immigratie in iedere plek, en dus de koloniseerbaarheid, berekend kan worden. Met deze informatie kunnen (simulatie of numerieke oplossing) de bezettingskansen van ieder leefgebied berekend worden (zie incidence function model). Bij deze aanpak kan geen FFT toegepast worden, tenzij we de analyse opsplitsen en uitvoeren voor ieder (donor) leefgebied afzonderlijk.
- De SCAN analyse wordt iteratief uitgevoerd om de gemiddelde bezettingskansen op een numerieke manier te schatten (zie incidence function model). Voor iedere iteratie-stap wordt de analyse opnieuw uitgevoerd, op basis van steeds betere schattingen van het *gemiddeld* aantal emigranten per cel (=geschatte bezettingskans * maximaal aantal

emigranten/cel). Voor de huidige opzet van SCAN is dat geen optie, maar door gebruik van FFT zou het zeker haalbaar zijn.

De ecologische aannames die aan (aangepast) SCAN ten grondslag liggen passen het beste bij organismen waarvan de verspreiding *helemaal niet* door het landschap gestuurd wordt, zoals planten met door de wind verspreide zaden. De dispersal kernel is weliswaar de uitkomst van het dispersie-proces, maar de standaard functies (negatief exponentieel, gaussiaans) zijn te herleiden tot bewegingspatronen waarin verplaatsingen *niet* door het landschap gestuurd worden. Als alternatief kunnen we empirische dispersal kernels opstellen, gebaseerd op velddata, of afgeleid uit de resultaten van mechanistische bewegingsmodellen (zie SmallSteps). Deze leggen dan een directe link met realistische bewegingspatronen (Nathan & Muller-Landau 2000). Wel vereist de hele methode nog steeds dat ze landschapsgemiddeld zijn (één dispersal kernel voor het hele landschap).

Conclusies

Met kleine aanpassingen ontstaat een SCAN versie die een connectiviteits matrix voor leefgebieden kan opleveren (in termen van aankomstkansen). Deze matrix kan vergeleken worden met uitkomsten van bewegingsmodellen (zie SmallSteps) en modellen waarin aankomsten geschat worden op basis van afstanden, grootte en vorm van patches (zie "Landschapsmaten en Bewegingsmodellen"). In een bredere model context (waarin tegelijkertijd bezettingskansen voor leefgebieden geschat worden) kunnen deze aankomstkansen vertaald worden in aantallen immigranten en uiteindelijk kolonisatiekansen. Deze manier om tot een connectiviteits matrix te komen (vergeleken met alternatieven als bewegingsmodellen) past vooral bij organismen met grote aantallen propagulen waarvan de verspreiding niet door de structuur van het landschap beïnvloed wordt. De methode lijkt daarmee een aardige aanzet voor een planten dispersie module voor de vegetatie- (ontwikkelings)modellen zoals toegepast voor NPB.

5.3 SCAN met Barrières

Absolute Barrières

Net als in standaard LARCH worden in SCAN-met-Barrières leefgebieden en/of netwerken opgedeeld door barrières. De procedure wordt uitgevoerd met behulp van een extra rasterbestand met voor iedere (habitat)cel het id van een 'barrière vak' (een aaneengesloten, niet door barrières opgesplitst, deel van het landschap). Het onderscheiden van barrière vakken op zich is geen onderdeel van SCAN. Verder verloopt de procedure als beschreven onder SCAN.

Relatieve Barrières

Deze versie van SCAN, verder aangeduid als SCANRB, is wezenlijk anders, door toepassing van Dijkstra's kortste pad algoritme (Dijkstra 1959). Een extra rasterbestand is vereist met daarin de 'permeabiliteit' per cel gedefinieerd (een waarde tussen 0.0 en 1.0, waarbij 0.0 absolute barrière voorstelt, en 1.0 geen barrière werking). Permeabiliteit wordt omgezet in 'weerstand' door

$$r = -\frac{\ln perm}{\alpha}$$

Door deze omrekening betekent r zoveel als de *kosten* (in termen van afstand) voor het doorkruisen van deze cel (het opnemen van deze cel in het te volgen pad). Deze kosten (afstanden) worden opgeteld bij de werkelijke afstanden, bij het doorlopen van het algoritme.

De optelling zou je kunnen interpreteren als de 'ecologische afstand'. De werkelijke afstanden vanuit iedere habitatcel naar alle andere cellen in het landschap zijn een sommatie van 1 * resolutie (bijvoorbeeld 250 m voor cellen met dimensie 250x250m²). Om artefacten rond lijnvormige barrières te vermijden wordt gewerkt met 4 buurcellen in plaats van 8. Vanuit iedere habitatcel worden voor het hele landschap (althans zover de maximale dispersieafstand reikt) de kortste paden gebaseerd op ecologische afstand berekend. Vervolgens wordt het resultaat op dezelfde manier als in standaard SCAN omgezet in een H_{ij} waarde (samenhang tussen cel i en cel j), en wordt voor iedere cel de RS waarde berekend door sommatie van alle H_{ij} waarden.

De resultaten van de relatieve barrières procedure zijn voor een invoerkaart zonder barrières (d.w.z. alle cellen met permeabiliteit 1.0) vergeleken met de resultaten van standaard SCAN. De verschillen zijn te herleiden tot het verschil tussen directe (euclidische) afstand tussen twee cellen, en de afstand berekend uit een sommatie van de stappen via alle tussenliggende cellen.

Evaluatie

Over SCAN met absolute barrières valt hetzelfde op te merken als over de standaard SCAN (zie voorgaande hoofdstuk). De procedure van de absolute barrières is rechttoe rechtaan. Implementatie met gebruik van FFT is mogelijk door de berekeningen per barrière vak uit te voeren.

De procedure voor relatieve barrières is eveneens helder, maar mist ecologische onderbouwing. Een kortste weg algoritme is voor weergave van dispersie niet geschikt. Hoewel het bestaan van een kortste weg een gegeven is, zal de kortste weg meestal niet representatief zijn voor de gekozen weg (sterker nog, er is geen eenduidige relatie tussen kortste weg en gekozen weg). De interpretatie die we de resultaten van standaard SCAN zouden kunnen geven (kansen op uitwisseling tussen leefgebieden) is daarom niet mogelijk met SCANRB.

SCANRB is door toepassen van een kortste weg algoritme vergelijkbaar met zogenaamde Cost-Distance berekeningen (zie volgende hoofdstuk). Het belangrijkste verschil zit in de sommatie van de bijdragen van de verschillende bronnen. In de cost-distance methode wordt de weg met de laagste kosten naar een *willekeurige* broncel berekend, terwijl SCANRB de weg met de laagste kosten naar *iedere* broncel berekent, deze (laagste) kosten verrekent met de dispersiekans afhankelijk van afstand (verminderde baten), en deze 'baten' uiteindelijk sommeert voor alle bronnen die bijdragen. De cost-distance methode hangt daarmee nog sterker op dit kortste weg idee dan SCANRB, door maar *één* kortste weg te berekenen, waar SCANRB *alle* kortste paden nog beschouwt.

Waarin verschilt SCANRB van een raster-gebaseerd bewegingsmodel? Bewegingsmodellen of daarvan afgeleide geaggregeerde modellen (m.n. diffusie modellen) gebruiken een zelfde weergave van het landschap in een bestand dat definieert hoe gemakkelijk of graag een individu zich van de ene cel naar de andere zal verplaatsen (voorkeur en/of permeabiliteit). In een bewegingsmodel wordt een groot aantal paden gegenereerd, waarbij iedere stap in het pad stochastisch is (met kansen bepaald door cel- en buurcelkenmerken). In een diffusiemodel wordt een initiële hoeveelheid (deterministisch) verdeeld (uitgesmeerd) volgens dezelfde kansen. Het resultaat van beide modellen is een zich in de tijd ontwikkelde ruimtelijke verdeling van aantallen (of dichtheden), waaruit aankomstkansen in leefgebieden direct kunnen worden afgeleid. Waar een bewegingsmodel dus een groot aantal mogelijke paden en een diffusiemodel *alle* mogelijke paden beschouwt, beschouwt SCANRB slechts het kortste pad.

De belangrijkste reden dat SCANRB niet het proces van dispersie door een heterogeen landschap kan beschrijven ligt in de aanname van 'globale' kennis: ieder individu weet hoe de route met de laagste (totale) kosten loopt. In bewegingsmodellen daarentegen worden enkel lokaal bepaalde beslissingen genomen, gebaseerd op de toestand van de directe omgeving. Beslissingen op deze twee niveaus zijn vaak (meestal) strijdig: bij het volgen van het laagste kosten-pad worden strategisch gelegen cellen gekozen die best hoge kosten kunnen representeren – cellen die door uitsluitend op basis van lokale informatie beslissende individuen nooit gekozen zouden worden. In dit opzicht is het pad met de laagste kosten ook niet hetzelfde als de weg met de minste weerstand. SCANRB heeft door het niet-lokale karakter van de beslissingen niet dezelfde gevoeligheid als bewegingsmodellen voor de lokale situatie: verlaagde weerstand van een cel – door wegnemen van het 'barrière-effect' heeft in SCANRB geen enkel effect als het pad van de laagste kosten er niet door verandert; in een bewegingsmodel zal het er altijd toe leiden dat deze cel relatief vaker bezocht wordt. Aan de hand van een voorbeeld wordt in appendix III onderzocht wat het verschil in uitkomst is tussen SCANRB en bewegingsmodellen, dus tussen met globale en met lokale kennis opererende dispersers.

Naast het laagste kosten pad is ook de manier waarop de kosten in rekening gebracht worden discutabel (zie appendix III). Wanneer het om barrières gaat die sterfte veroorzaken is het wel denkbaar dat deze barrières de gemiddeld afgelegde weg verkorten. Een deel van de 'populatie' die onderweg is van cel a naar cel b bezwijkt immers. Voor permeabiliteit in het algemeen lijkt dat onwaarschijnlijk – waarom zou het kiezen van een weinig-permeabele cel de totale afgelegde weg aanzienlijk verminderen?

Zoals het voorbeeld laat zien verschilt het totaal aan bestanden, bewerkingen en berekeningen dat vereist is voor SCANRB weinig van wat er nodig is voor toepassing van een raster-gebaseerd bewegingsmodel. Een bewegingsmodel blijft dichterbij de ecologische werkelijkheid (bevat toetsbare en parameterizeerbare procesbeschrijvingen), kan daardoor gebaseerd worden op empirische data (geobserveerde bewegingspatronen), en levert indien gewenst eveneens uitkomsten op leefgebied niveau (matrix van aankomstkansen). Voor weergave van de invloed van het tussenliggende landschap op de totale landschaps-connectiviteit, verdient het gebruik van (simpele) bewegingsmodellen de voorkeur.

Perspectieven

Met dezelfde twee aanpassingen als beschreven onder SCAN levert de absolute barrière versie een ecologische betekenisvolle maat op (vertaling van RE per cel naar aantal emigranten per cel; schaling van berekende waarden naar aankomstkansen).

Voor SCANRB geldt dat weliswaar een maat voor ruimtelijke samenhang wordt gegenereerd die afhankelijk is van dispersie-eigenschappen van de soort, maar deze maat heeft geen directe ecologische betekenis en is niet toetsbaar. De uitwisseling tussen leefgebieden die met deze SCANRB berekend wordt is daarmee evenmin betekenisvol. SCANRB is geen geschikt instrument om de ruimtelijke samenhang van een complex heterogeen landschap in kaart te brengen, wanneer we willen extrapoleren naar consequenties voor populatie-levensvatbaarheid. Ook voor een homogene landschapsmatrix doorsneden door een aaneengesloten netwerk van wegen is SCANRB eigenlijk niet echt geschikt: het kiezen van de weg met de minste kosten blijft een conceptueel probleem – want veronderstelt dat individuen gericht (om)lopen.

5.4 Cost-Distance

In Chardon et al. (2002) wordt aangetoond dat 'ecologische' afstanden tot brongebieden, berekend met de ArcView cost-distance procedure, een betere voorspeling geven van de aanwezigheid van vlinders op dispersie dan de euclidische afstand. Voorbeelden zijn gepubliceerd van het gebruik van "cost-distance", "least-cost" of "cost-path" algoritmes voor het berekenen van de connectiviteit van landschap of habitatplekken, voor grote carnivoren in Washington (Singleton et al. 2002), Lynx in Duitsland (Schadt et al. 2002), en vlinders (Chardon et al. 2002, Sutcliffe et al. 2003). Daarnaast zijn er enkele meer methodologisch verhalen (Bunn et al. 2000, Loehle 1999, Walker & Craighead 1997).

Bij dit gebruik van het kortste pad algoritme wordt alleen gekeken naar de afstand tussen twee leefgebieden via het pad van de laagste kosten. Wanneer voor een rasterbestand ("source-grid") met een binair onderscheid - habitat ("bron") vs niet-habitat - cost-distance uitgerekend wordt, dan is het resultaat een nieuw rasterbestand waarin de celwaarden de kosten representeren die behoren bij het pad naar een broncel (waarden worden niet gesommeerd). De kosten voor iedere cel ("weerstand") worden aangeleverd in een tweede rasterbestand ("cost-grid").

Evaluatie

In de figuur is het resultaat afgebeeld van een cost-distance berekening uitgevoerd in ArcView. Het basis bestand geeft de hoeveelheid bos per cel van 10 * 10 km (uit CORINE). Daarvan afgeleid is een rasterbestand met de bronnen, cellen die voor meer dan de helft uit bos bestaan, en een bestand met de weerstand (kosten) die verondersteld wordt omgekeerd evenredig te zijn met de fractie bos (tussen 0.0 en 1.0). De berekeningen worden afgekapt bij kosten groter dan 100000 (10 cellen met maximale weerstand). Met de ingebouwde Cost-Distance functie is het vervolgens erg eenvoudig om een laagste-kosten pad kaart te genereren.

Zoals bij de evaluatie van SCANRB al besproken is, is het volgen van een laagste kosten pad strijdig met de aanname van het kiezen van een route op basis van lokale informatie. Deze aanname is voor dispersie (in tegenstelling tot migratie!) essentieel. De kans dat op basis van lokale keuzes het laagste kosten pad gerealiseerd wordt, zal in de meeste gevallen uitermate klein zijn. Alleen in landschappen met een specifieke structuur (hoge weerstand 'bergen' en goed verbonden weerstand 'dalen') is het voorstelbaar dat een laagste kosten pad ook werkelijk bewandeld wordt. Het tweede conceptuele bezwaar tegen de methode is dat in de toepassing de kosten geen meetbare werkelijke kosten zijn. Werkelijke kosten worden gemeten in tijd, energie of sterfte-risico. In de meeste toepassingen worden de kosten feitelijk gelijkgesteld aan empirisch vastgestelde (of geschatte) voorkeuren. Het laagste kostenpad is daarmee eigenlijk een "hoogste-voorkeur pad". Maar ook met deze interpretatie is het nog steeds moeilijk om de modelformuleringen te relateren aan het individuele dispersie-gedrag. Hoe dichter we bij dat gedrag proberen te blijven, hoe meer we in de richting van een grid-gebaseerd bewegingsmodel gaan (zie sectie *Bewegingsmodellen*).

Het is aannemelijk dat er voor een specifiek landschap wel een relatie zal zijn tussen de laagste kosten afstand, berekend met cost-distance, en de effectieve afstand. Het blijft daarom informatief om te weten op welke ecologische afstand het dichtsbijgelegen leefgebied te vinden is, maar zolang de relatie met effectieve afstand niet gedefinieerd is, is verdergaande interpretatie van de Cost-Distance waarde niet mogelijk. Voor een extrapolatie naar verwachte immigratie ontbreekt in Cost-Distance de noodzakelijke integratie over alle brongebieden (die in SCANRB wel zit).

Perspectieven

De laagste kosten pad methode is relatief gemakkelijk en standaard (ArcView Cost-Distance) toe te passen, en is daarmee een nuttige aanvulling op andere maten die toegepast worden om de uitwisselingskansen tussen leefgebieden te schatten. De aard van de methode maakt vooralsnog niet meer dan een relatieve toepassing van de maat verantwoord - de absolute waarden zijn even moeilijk te onderbouwen als die van SCANRB. Voor toepassingen waarin globale kennis van het gebied aanwezig mag worden en bepalend is voor de keuze voor verplaatsingen, ligt dit natuurlijk anders. Voor het bepalen van afstanden tot bijvoorbeeld de dichtst bijzijnde groenstructuur vanuit de bebouwing kan de 'Cost Distance' een heel geschikte maat zijn.

5.5 Bewegingsmodellen

Met bewegingsmodellen worden hier modellen aangeduid van individuen verplaatsingen in een landschap dat (meestal) complex en heterogeen is. Voor wat betreft de implementatie van deze modellen kunen we onderscheid maken naar landschaps-representatie (vector- of rastergebaseerd) en naar representatie van de bewegingen: als opeenvolgende vectoren of als stappen van cel naar cel. Modellen waarin de bewegingen vector-gebaseerd zijn, zijn bijvoorbeeld Vermeulen (1995), Tischendorf et al. (1998), Haddad (1999b), Polywalk (ongepubliceerd), Kindvall (1999), en SmallSteps (Baveco *in prep.*, zie ook Vos 1999 en Vos et al., *subm.*). Vector-gebaseerde modellen worden veelal gebruikt in combinatie met empirische data en experimenten m.b.t. bewegingen door het landschap.

Bewegingsmodellen met bewegingen en landschap op rasterbasis zijn makkelijker te implementeren en daarom talrijker; voorbeelden zijn Johnson et al. 1992ab, Gustafson & Gardner 1996, With et al. 1997, Brooker et al 1999, Schippers et al. (1996). Rastergebaseerde modellen zijn meestal gebruikt om een schatting te geven van landschaps connectiviteit, een enkele keer ook van de connectiviteit op patch niveau (Schippers et al. 1996). Vaak zijn ze onderdeel van complete ruimtelijke populatie-dynamische modellen.

In het kader van de ecologische netwerkanalyse zijn we vooral geïnteresseerd in een schatting van de connectiviteit van patches, zoals in Schippers et al. (1996), Kindvall (1999) en in de meeste toepassingen van SmallSteps. De hieronder volgende beschrijving gaat uit van een vector-gebaseerde benadering.

De in de literatuur beschreven modellen zijn alle varianten op eenzelfde thema. Uitgangspunt is een complex, heterogeen landschap: een mozaiek van elementen van verschillende aard. In een eerste vertaalslag wordt de veelheid aan typen geclusterd tot een aantal voor de soort relevante typen. In het extreme geval twee: habitat en niet-habitat. Meestal wordt niet-habitat onderverdeeld in minimaal drie typen: elementen met corridor-, barrière- of neutrale werking. Per type wordt een bewegingspatroon gedefinieerd en geparameteriseerd, vaak een random walk of correlated random walk, soms een complex, realistischer patroon. Daarnaast wordt de relatieve permeabiliteit van grenzen in het landschap gedefinieerd. Wanneer alle "overgangskansen" op 1 gesteld worden, zijn alle grenzen "transparant". Meestal wordt verondersteld dat een deel van overgangskansen kleiner dan 1 zijn. Wanneer er voor een soort n relevante typen landschapselementen onderscheiden worden, dan moeten er een $n \times n$ matrix van overgangskansen gedefinieerd worden (wat aangeeft dat dergelijke modellen in potentie parameter-rijk zijn).

Door simulatie van een groot aantal bewegingspaden, startend in iedere patch, worden de matrix van aankomstkansen A berekend. Een cruciale parameter is hierbij de duur van de dispersie periode, oftewel het maximale aantal stappen in ieder bewegingspad. In principe stopt een pad wanneer een andere dan de vertrekpatch bereikt wordt.

Evaluatie

Zoals beschreven in appendix IV, zijn toepassingen van bewegingsmodellen op grote ruimtelijke schaal met de huidige rekenkracht goed mogelijk. Door de expliciete weergave van het bewegingspatroon is het mogelijk om allerlei kenmerken van de landschapsmatrix mee te nemen, met name de aanwezigheid van barrières en corridors, zowel lijn- als vlakvormige. Vector-gebaseerde bewegingsmodellen kunnen direct gerelateerd worden aan empirische data (bewegingspatronen).

De valkuil van een te grote mate van complexiteit en realisme, die ook bij andere individu-gebaseerde modellen op de loer ligt, kan op verschillende manieren vermeden worden. In de eerste plaats door net als in LARCH niet met soorten te werken, maar met ecoprofielen. In de tweede plaats, door het landschap relatief simpel te houden en een zeer beperkt aantal typen landschapselementen te onderscheiden.

Perspectieven

Vector-gebaseerde bewegingsmodellen zijn uitermate geschikt als referentiepunt voor verschillende meer vereenvoudigende methodes voor het schatten van de landschaps connectiviteit (zie sectie *Landschapsmaten en Bewegingsmodellen*). Bij het ontwikkelen van deze eenvoudiger methodes dienen bewegingsmodellen vaker gebruikt te worden.

Voor schatting van effecten van infrastructuur en van uitwisselingsverhogende werking van (dispersie) verbindingzones, zijn deze bewegingsmodellen veruit het beste gereedschap. Voor infrastructuur effecten kan een variant gebruikt worden waarin een enkel bewegingspatroon voor het hele landschap gedefinieerd is en verder alleen de infrastructuur de verplaatsingen beïnvloedt (sterfte en vermijdingsgedrag afzonderlijk gedefinieerd). Qua landschapsbeschrijving is dit geheel vergelijkbaar met de huidige LARCH en SCANRB.

Voor schatten van corridor-effectiviteit kan een variant gebruikt worden waarin het landschap geclassificeerd wordt in elementen met neutrale, barrière of corridorwerking. In de HACOBERM toepassing (Eupen & Knaapen 2000) werden bijvoorbeeld een 4-tal typen onderscheiden.

5.6 Landschapsmaten

Onderdeel van de landschapsecologie is het beschrijven van patronen in het landschap met behulp van landschapsmaten. Onderscheid wordt gemaakt tussen maten die informatie geven over de structuur van het landschap en maten die gerelateerd zijn aan de processen in het landschap: de structurele versus de functionele invalshoek. Voor het leggen van een relatie met de levensvatbaarheid van een netwerkpopulatie zijn functionele maten nodig. Niet alle functionele maten zijn echter te relateren aan processen op (meta)populatie niveau.

Van Eupen et al. (2001) onderzochten drie verschillende maten in het kader van het definiëren van een graadmeter Ruimtelijke Samenhang: gemiddelde grootte, nabijheids-index (Mean Proximity Index) en aggregatie-index (Contagion). De eerste twee maten worden per patch bepaald, de laatste per cel. Alleen de nabijheids-index heeft een duidelijke relatie met een

metapopulatie proces, namelijk uitwisseling. *MPI* wordt berekend als (Gustafson & Parker 1992):

$$MPI = \frac{\sum_{j=1}^n \sum_{s=1}^n \frac{oppervlakte_{ijs}}{afstand_{ijs}^2}}{n_i}$$

dus de verhouding tussen ecotoopgrootte (*oppervlakte*) en de (rand-rand) *afstand* naar de naastgelegen ecotoop, gesommeerd voor alle ecotopen binnen een bepaalde zoekstraal. In het kader van ecologische netwerk analyse is niet zozeer de landschapsgemiddelde waarde, alswel de Proximity Index per patch interessant. Doordat er geen verschil gemaakt wordt in habitat op korte of langere afstand (binnen de “zoek-afstand”) is de maat vergelijkbaar met het LARCH criterium voor het tot een netwerk behoren. Toch is ook deze maat te weinig informatief: in de eerste plaats door het beperkte onderscheidend vermogen (op basis van afstand), in de tweede plaats doordat de maat op zich geen ecologische betekenis heeft in de zin van het weergeven van meetbare processen. Pakken we het onderscheidend vermogen aan, dan leidt dit al snel tot een soort SCAN benadering, waarin een negatief-exponentieel verband opgelegd wordt tussen de bijdrage van een cel en de afstand.

Uit de zoektocht naar betekenisvolle maten van functionele connectiviteit is de voorlopige conclusie dat de maten die het best voldoen en het meest gerelateerd lijken te zijn aan populatie processen, de verwachte immigratie kwantificeren (Tischendorf & Fahrig 2000ab). Immigratie kan (in raster-gebaseerde benaderingen als SCAN) zowel op celniveau als op patch niveau gedefinieerd worden; in vector-gebaseerde benaderingen is alleen een definitie op patch niveau mogelijk. Bender et al. (2003) identificeren in een simulatiestudie zowel de proximity index als de hoeveelheid habitat binnen een bepaalde bufferafstand als de maten die het meest gecorreleerd zijn met de hoeveelheid immigratie in een patch. In een gerelateerde studie vinden Tischendorf et al. (2003) dat dit vooral voor de proximity index geldt. De ecologische betekenis van immigratie per patch is natuurlijk afhankelijk van de grootte van de patch. Om die reden geven Goodwin & Fahrig (2002) de voorkeur aan een definitie op celniveau, voor het berekenen van een landschapsgemiddelde connectiviteit. Voor de ecologische netwerk-analyse, gebaseerd op patches, is immigratie op patch niveau gewenst, bij voorkeur te berekenen vanuit een aangeleverde matrix van aankomstkansen.

Perspectieven

Een landschaps-index benadering die toegesneden wordt op de relatie met (meta)populatie processen, met name het kunnen kwantificeren van uitwisseling, leidt tot een benadering die overeenkomt met een aangepaste versie van SCAN of tot de eenvoudige bewegingsmodellen die als een verbetering van SCANRB beschouwd kunnen worden (zie sectie *SCAN met Barrières*).

5.7 Landschapsmaten & bewegingsmodellen

Bewegingsmodellen en landschapsmaten zijn twee uitersten voor het schatten van de connectiviteit van het landschap. Bewegingsmodellen modelleren het proces van verplaatsingen in een gestructureerd landschap; landschapsmaten zijn een poging om de uitkomst van dit proces te schatten aan de hand van de structuur van het landschap.

De eenvoudigste schattingen van aankomstkansen op basis van de structuur van het landschap nemen alleen de afstand tussen leefgebieden (patches) in aanmerking. Een

voorbeeld is de zg. Hanski-maat (Hanski 1994; Hanski & Thomas 1994) waarbij emigranten verdeeld worden over omliggende gebieden naar de (relatieve) waarde van een negatief exponentiele functie $e^{-\alpha d_{ij}}$, met d als afstand tussen de twee gebieden. De immigratie aantallen worden berekend m.b.v. aankomstkansen en het geschatte totaal aan emigranten (dus met de omvang van het brongebied). Uit een evaluatie van Moilanen & Nieminen (2002) blijkt dat connectiviteit in empirische studies beter benaderd wordt wanneer naast de afstand ook rekening gehouden wordt met de omvang van het doelgebied. Met andere woorden, grotere gebieden vangen meer dispersers in dan kleine gebieden.

Door Baveco & Goedhart (subm.) is een methode ontwikkeld om aankomstkansen te schatten voor een organisme dat zich met een bepaald (landschapsgemiddeld) bewegingspatroon verplaatst door het landschap. Grootte en vorm van de gebieden wordt hierin meegenomen, alsmede het configuratie-afhankelijke "competitie-effect": gebieden vangen dispersers in die anders in andere gebieden terecht zouden komen. De benadering lijkt goed te werken voor bewegingspatronen met en zonder een persistente kompasoriëntatie (oriented-walk en correlated random-walk). Voorwaarde voor toepassing zijn een verdeling van habitat in de vorm van een verzameling relatief geïsoleerde gebieden (de klassieke metapopulatie dus), en de aanname van een landschapsgemiddeld bewegingspatroon (afwezigheid van grootschalige dispersie-beïnvloedende structuren). Momenteel wordt de methode toegepast in de Natuur Plan Generator, als relatief snelle en in principe empirisch onderbouwde manier om te komen tot een schatting van de landschapsconnectiviteit en veranderingen daarin bij aanleg van nieuwe natuur.

Perspectieven

De methode is bruikbaar voor het berekenen van de matrix van aankomstkansen in studies op grote ruimtelijke schaal. Het grote voordeel ligt in de directe link met een expliciet bewegingspatroon. Niet bruikbaar voor soorten die sterk door niet-random structuren in het landschap (bijv. verbindingzones) gestuurd worden.

6 Conclusies en aanbevelingen

Hieronder worden verschillende strategieën uitgewerkt om te komen tot een beter instrumentarium. Deze strategieën zijn geordend naar de mate waarin ze een verandering ten opzichte van de huidige methode inhouden. De instrumenten die bij het volgen van deze strategieën beschikbaar zouden komen, zijn voor een deel al eerder vanuit het ruimtelijke modellen team gesuggereerd als mogelijke verbeterde versies van LARCH. Bij het bespreken ervan wordt gerefereerd aan de in hoofdstuk 2 geconstateerde beperkingen in de huidige LARCH. De onderbouwing voor deze strategieën is afkomstig uit hoofdstuk 3, waarin voor een aantal belangrijke NPB thema's wordt aangegeven in hoeverre het huidige instrumentarium toereikend is, hoofdstuk 4 waarin ontwikkelingsrichtingen en alternatieven worden besproken voor de methode van schatten van levensvatbaarheid, en hoofdstuk 5, waarin alternatieven voor de bepaling van de connectiviteit aan de orde komen. Aansluitend wordt een persoonlijke waardering gegeven van deze strategieën. Tenslotte wordt het geheel samengevat in een mogelijk plan van aanpak.

6.1 Strategieën

A. Regel-gebaseerd MPVA onveranderd; verbeterde connectiviteitsmaat.

De gemeenschappelijke maat voor verschillende methoden voor berekeningen van (functionele) *connectiviteit* vormen de (matrix van) "aankomstkansen" (zie hoofdstuk 5). Hieruit wordt de immigratie voor ieder leefgebied afgeleid, wat een extra parameter voor LARCH vereist, namelijk het aantal emigranten (dispersers) dat geproduceerd wordt per RE. De habitat structuur bepaling kan dan gebaseerd worden op uitwisseling in plaats van afstand ("*LARCH-uitwisseling*"), wat nog een extra parameter vereist, namelijk de minimale immigratie nodig om nog functioneel verbonden te zijn, een afkapwaarde vergelijkbaar met de huidige 90% drempel in de dispersie curve. Verschillende methodes voor connectiviteitsberekening (hoofdstuk 5) kunnen ingeplugd worden naar gelang de dispersie-eigenschappen van de soort (barrièregevoelig etc.). De simpelste variant van *LARCH-uitwisseling* gebruikt enkel de afstand tussen plekken in een negatief-exponentieel verband (de "Hanski-waarde"); een verfijndere variant zou gebaseerd kunnen worden op eenvoudige modellen voor aankomstkansen gerelateerd aan landschapsgemiddelde bewegingspatronen (Baveco & Goedhart, subm.). Voor barrièregevoelige soorten kan de connectiviteit afgeleid worden uit toepassing van bewegingsmodellen (SmallSteps) of een aangepaste SCANRB benadering (in essentie een grid-gebaseerd bewegingsmodel).

B. Regel-gebaseerd MPVA aangepast.

Het "*discretizatie*" probleem kan opgelost worden door extinctiekans van de metapopulatie als uitkomst te nemen van de MPVA procedure. Aangezien extinctiekans berekend wordt in de dynamische metapopulatie modellen waarop de regels gebaseerd zijn, is dit conceptueel geen ingrijpende aanpassing. In toepassingen kan nog steeds de netwerk duurzaamheid berekend worden uit de extinctiekans. De parameters van de functie die het verband beschrijft tussen extinctiekans en netwerkeigenschappen (omvang van netwerk en omvang van het grootste leefgebied) kunnen mogelijk gerelateerd worden aan de huidige "normen" (oppervlakte aan habitat in netwerk en eventuele sleutel- en MVP-gebieden. De vorm van een dergelijke functie zou wel afgeleid en getoetst moeten worden met behulp van het dynamisch model.

Het “*differentiatie*” probleem aan de invoerkant (het geen onderscheid maken in verschillende configuraties met eenzelfde compositie) kan in theorie opgelost worden door meer configuratiekenmerken mee te nemen in de evaluatie van netwerken, bijvoorbeeld een oppervlaktie-frequentie verdeling van leefgebieden. De vraag is alleen welk kenmerk daarvoor het meest geschikt is, hoe dit af te leiden en te kwantificeren m.b.v. dynamische modelsimulaties, en of de relaties met duurzaamheid of uitsterfkans niet te complex worden bij toevoegen van een extra dimensie.

Het “*differentiatie*” probleem aan de uitvoerkant (het niet kunnen aangeven wat de individuele bijdrage van ieder leefgebied is aan de levensvatbaarheid van de metapopulatie) kan eigenlijk niet opgelost worden zolang geen ruimtelijk expliciete variabelen berekend worden.

Het “*onderbouwings*” probleem blijft bestaan en wordt zelfs groter bij het volgen van deze strategie (uitbouwen van de regel-gebaseerde benadering): toe te voegen kenmerken voor gebruik in de evaluatie vereisen een hernieuwde afleiding van de gehele regelset vanwege mogelijke interacties tussen deze en de al gebruikte kenmerken.

C. Regel-gebaseerd MPVA vervangen door model.

Met een ruimtelijk expliciet model wordt het probleem van “*discretizatie*” en “*differentiatie*” in een keer opgelost (het beste configuratiekenmerk is de configuratie zelf). Vanuit *LARCH-uitwisseling* (zie boven) is het een relatief kleine stap naar een *LARCH-bezettingkans* gebaseerd op een simpel incidence function model. Het aantal immigranten per leefgebied is bekend; door een verband tussen kolonisatie en aantal immigranten toe te voegen, alsmede een verband tussen lokale extinctiekans en omvang van de populatie in het leefgebied, kan de bezettingkans voor ieder leefgebied berekend worden. Twee extra parameters zijn daarmee gemoeid. Vanuit lokale extinctie- en koloniatiekans wordt de metapopulatie extinctiekans geschat, door een formule als gegeven in Frank & Wissel (2002) of Ovaskainen (2002), of simpelweg door simulatie van de extinctie- en kolonisatieprocessen. Noot: deze stap komt vrijwel overeen met de suggestie van Schotman (2002) om, voor de boomklever, een regressiemodel toe te voegen aan LARCH, waarmee de bezettingkansen van lokale plekken geschat worden (in plaats van de sleutelpopulatiënormen e.d. te gebruiken), waaruit de duurzaamheid van de totale netwerkpopulatie vervolgens geschat worden.

Een dergelijk incidence function model (eigenlijk voornamelijk bestaand uit de bovengenoemde verbanden en het verband tussen aantallen emigranten en omvang van een leefgebied) kan generiek geformuleerd worden. Het “*onderbouwings*” probleem kan aangepakt worden door bezettingkansen of kolonisatie- en extinctiegebeurtenissen binnen een netwerk te vergelijken met data uit patroon studies.

Een stap verder gaat het vervangen door een dynamisch patch-based metapopulatiemodel als METAPHOR, waarin in meer detail ingezoomd wordt op de populatie dynamiek van een soort. Voor soorten(groepen) waarvoor gecalibreerde METAPHOR modellen beschikbaar zijn is dit een optie; onderbouwning is dan niet meer nodig. Behalve dit laatste aspect zitten er weinig voordelen aan gebruik van (patch-gebaseerde) METAPHOR vergeleken met toepassing van incidence functie modellen. Ook deze benadering is nog toegesneden op het metapopulatie concept, *sensu strictu*. Het “*habitat structuur*” probleem (voor sommige soorten of schalen wringt dit concept) wordt er niet mee opgelost.

D. Habitat structuur definitie & MPVA vervangen door model.

De stap van het afleiding van de habitat structuur als netwerk van leefgebieden wordt geschrapt. De landschapskaart onderligt direct een model van een ruimtelijk gestructureerde populatie. Voor verschillende typen toepassingen worden verschillend modelformalismen gebruikt, variërend van ruimtelijke expliciete individu-gebaseerde modellen tot diverse raster-

gebaseerde modellen (reactie-diffusie modellen, cellulaire automaten). Deze strategie lost het “*habitat structuur*” probleem op. In tegenstelling tot de voorgaande strategieën, is het product uit deze strategie grotendeels geen vervanging van maar aanvulling op de huidige methode. Voor sommige problemen kan in plaats van een dynamisch model een simpel demografisch model toegepast worden in een evenwichtsbenadering.

Naar mijn mening is strategie A nuttig en noodzakelijk om stapsgewijs tot een methode te komen waarin de connectiviteit van een landschap op correcte wijze meegenomen wordt, ongeacht de aard van de MPVA stap. Strategie B gaat voort in de LARCH traditie. Hoewel op onderdelen nuttig (extinctie-kans als maat, bijvoorbeeld), zijn de perspectieven op langere termijn niet groot: nieuwe relaties kunnen alleen op een omslachtige en moeilijk te onderbouwen manier worden verwerkt in de regelset. Strategie C bouwt voort op A, maar houdt een breuk in met de tot op heden gevolgde methode voor MPVA. De baten van het resultaat lijken zodanig groot dat deze strategie aan te raden valt, als vervolg op A (middellange termijn). Met strategie D wordt het bereik van de ecologische netwerk analyse uitgebreid tot een algemene ecologische landschapsanalyse. Het framework blijft gehandhaafd, maar daarbinnen zijn nieuwe modellen nodig. De bouwstenen voor deze modellen zijn aanwezig, niettemin is een substantiële ontwikkelingspanning vereist (lange termijn).

6.2 Plan van aanpak

Uit het voorgaande leid ik de volgende aanbevelingen voor verbetering en ontwikkeling van de ecologische netwerk analyse af. Door uitvoering van stap 1 wordt de manier waarop de landschaps connectiviteit meegenomen wordt in de analyse sterk verbeterd, en veel beter te onderbouwen. Dit is relevant voor de thema’s “infrastructuur” en “verbindingzones” (nationale of regionale effecten). Stap 2 is een logisch vervolg. De uitvoering ervan bouwt voort op stap 1 en heeft tot gevolg dat de resolutie van de benadering sterk verbetert, en toetsing van de resultaten van de analyse mogelijk wordt. De verhoogde resolutie is essentieel voor thema’s als “verbindingzones” (lokale schaal) en “habitat kwaliteit”, en in het algemeen voor alle regionale toepassingen (inclusief ontwerp van netwerken). Stap 3 vergroot het toepassingsgebied van de netwerkanalyse methode, naar soorten en schalen waarvoor het concept van de netwerk populatie niet past. Een ingrijpende stap, die niettemin noodzakelijk is willen we ook voor deze soorten en schalen een verband leggen tussen de ruimtelijke verdeling van habitat en levensvatbaarheid van populaties. Relevant voor de thema’s “dynamische landschappen”, “mozaïeklandschappen” en “klimaatsverandering”. Stap 4 is een aanbeveling voor het continu bewaken en bewaren van de empirische basis van de benadering.

1. Ontwikkeling “LARCH-uitwisseling”. Essentiële aanpassing ongeacht verdere ontwikkelingsrichting. Aankomstkansen als ‘common currency’ maakt inpluggen van verschillende connectiviteits-bepalings methoden mogelijk. Door toevoegen van een parameter aan LARCH (aantal emigranten per RE) worden aankomstkansen omgerekend in uitwisseling. Verbetering van de (aansluiting met) bewegingsmodellen.
 - 1.1. Aanpassing LARCH voor habitat structuur definitie op basis van uitwisseling
 - 1.2. Aanpassing SCAN zodanig dat functionele connectiviteit (aankomstkansen) berekend wordt. SCANRB moet hiervoor omgebouwd tot of vervangen door een raster-gebaseerd bewegingsmodel
 - 1.3. Aansluiting tussen bewegingsmodellen (SmallSteps) en LARCH verbeteren. De habitat analyse stap genereert naast het “habitat landschap” ook het “dispersie landschap”. Toevoegen van dispersie parameters van het bewegingsmodel aan de LARCH database.

- 1.4. Aanpassen alternatieve methoden voor berekening connectiviteit, zodanig dat aankomstkansen op leefgebied niveau gegenereerd worden.
2. Ontwikkeling "LARCH-bezettingkans". Lokale extinctie- en koloniseerderskans worden berekend. Koloniseerderskans afgeleid van de berekende uitwisseling (zie 1); extinctiekans afgeleid uit omvang van leefgebied (aantal RE). Twee parameters worden toegevoegd aan de LARCH database voor deze twee relaties. Metapopulatie levensvatbaarheid wordt berekend door middel van toepassing van Frank & Wissel (2002) formule (of vergelijkbaar), of door simulatie van extinctie- en kolonisatieprocessen.
3. Ontwikkeling alternatieve modellen ruimtelijk gestructureerde populaties. Voor soorten en schalen waarvoor netwerkconcept niet past (dynamische-/mozaiek-/mega-landschappen). Ontwikkelingspad afhankelijk van toepassingsaccent.
 - 3.1. Middelgrote-grote zoogdieren (hoefdieren, carnivoren) of vogels. Toepassingen op nationale schaal. Modelformalisme: ruimtelijk expliciete individu-gebaseerde modellen.
 - 3.2. Toepassingen op grote (Europese) schaal, diverse soorten. Modelformalismen op ruimtelijke basis van rasters (cellulaire automaten en verwante benaderingen). Klimaatveranderingen & areaalverschuivingen, interactie met landgebruik, etc.
 - 3.3. Modellen voor MPVA inclusief effect van landschapsdynamiek. Aanpassingen van de modellen onder 1, 2, 3.1 en 3.2, voor effecten van dynamiek in landschap, zowel natuurlijk als antropogeen.
4. Versteving en onderbouwing 'model-onafhankelijke' basis van ecologische netwerk analyse, dus soorten- en ecoprofielbeschrijvingen met referenties voor life-history parameters. Belangrijk ongeacht het gebruikte model; goede basis maakt het mogelijk om modellen te verbeteren of te vervangen bij voortschrijdend inzicht.
 - 4.1. Uitbreiding van de LARCH database met parameters behorend bij andere modellen (m.n. bewegingsmodellen).
 - 4.2. Ontwikkeling van welomschreven, onderbouwde HSI-modellen als basis voor de habitat analyse.

Literatuur

- Adriaensen, F., J.P. Chardon, G. De-Blust, E. Swinnen, S. Villalba, H. Gulinck & E. Matthysen 2003. The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64(4): 233-247.
- Akçakaya, H.R. 1998. RAMAS GIS: Linking landscape data with population viability analysis (version 3.0). Applied Biomathematics, Setauket, New York.
- Allen, J.C., C.C. Brewster & D.H. Slone 2001. Spatially explicit ecological models: a spatial convolution approach. *Chaos, Solitons and Fractals* 12: 333-347.
- Baveco, J.M. & P.W. Goedhart. Movement models and landscape metrics: bridging the gap. (subm.).
- Bender, D. J., L. Tischendorf & L. Fahrig 2003. Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscapes. *Landscape Ecology* 18: 17-39.
- Bolker, B.M. & S.W. Pacala 1997. Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems. *Theor. Pop. Biol.* 52: 179-197.
- Bolker, B.M. & S.W. Pacala 1999. Spatial moment equations for plant competition: understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *American Naturalist* 153: 575-602.
- Braak, C.J.F. ter, I. Hanski & J. Verboom 1998. The incidence function approach to modeling of metapopulation dynamics. - In: Bascompte, J. & Solé, R.V. (eds.), *Modeling spatiotemporal dynamics in ecology*, 167-188. Springer-Verlag, Berlin.
- Brooker, L., M. Brooker & P. Cale 1999. Animal dispersal in fragmented habitat: measuring habitat connectivity, corridor use, and dispersal mortality. *Conserv. Ecol.* [online] 3:4. <http://www.consecol.org/Journal/vol3/iss1/art4/>.
- Bunn, A.G., D.L. Urban & T.H. Keitt 2000. Landscape connectivity: A conservation application of graph theory. *Journal of environmental management* 59(4):265-278.
- Burgman, M.A., S. Ferson & H.R. Akçakaya 1993. *Risk Assessment in Conservation Biology*. Chapman and Hall, London. 314 pp
- Burgman, M.A., D.R. Breininger, B.W. Duncan & S. Ferson 2001. Setting reliability bounds on habitat suitability indices. *Ecol. Appl.* 11(1):70-78.
- Carey, P.D. 1996. DISPERSE: a cellular automaton for predicting the distribution of species in a changed climate. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 5, 217-226.
- Carey, P.D. 1998. Modelling the spread of *Himantoglossum hircinum* (L.) Spreng. at a site in the south of England. *Botanical Journal of the Linnean Society* 126: 159-171.

- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Chardon, J.P., F. Adriaensen & E. Matthysen 2002. Incorporating landscape elements into a connectivity measure: a case study for the Speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.). (submitted).
- Clark, J.S., M. Silman, R. Kern, E. Macklin & J. HilleRisLambers 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80(5): 1475-1494.
- Czárán, T. 1998. Spatiotemporal models of population and community dynamics. Chapman & Hall, London, 284 pp.
- Diekmann, U., R. Law & J.A.J. Metz (Eds). 2000. The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity. Cambridge University Press, Cambridge UK, pp. 564.
- Dijkstra, E.W. 1959. A note on two problems in connection with graphs. *Numerische Mathematik* 1: 269-271.
- Eupen, M. van & J.P. Knaapen 2000. HACOBERM II; Eindrapport van een haalbaarheidsstudie naar de habitat- en corridorfunctie van wegbermen. Alterra-rapport 24. Alterra, Wageningen.
- Eupen, M. van, J.W.J. van der Gaast & J.P. Knaapen 2001. Ecologische Landschapsindex (ELI). Een nadere uitwerking van de: Graadmeter Ruimtelijke Samenhang & Graadmeter Hydrologische Relaties. Alterra-rapport 432. Alterra, Wageningen.
- Ferreras, P. 2001. Landscape structure and asymmetrical inter-patch connectivity in a metapopulation of the endangered Iberian Lynx. *Biological Conservation* 100: 125-136.
- Filipe, J.A.N. & M.M. Maule 2003. Analytical methods for predicting the behaviour of population models with general spatial interactions. *Mathematical Biosciences* 183: 15-35.
- Forman, R.T.T. 1997. Land mosaics: the ecology of landscapes and regions. Cambridge: Cambridge University Press. 632 p.
- Frank, K. & C. Wissel 2002. A formula for the mean lifetime of metapopulations in heterogeneous landscapes. *American Naturalist* 159(5): 530-552.
- Frank K., H. Lorek, F. Köster, M. Sonnenschein, C. Wissel & V. Grimm 2002. META-X: Software for Metapopulation Viability Analysis. Springer, Berlin Heidelberg New York, 195 pp.
- Geertsema W. & J.M. Baveco 2002. Plant survival in a dynamic habitat network: a modelling experiment with dispersal and seed bank strategies. Chapter 6 in: Plant survival in dynamic habitat networks in agricultural landscapes, W. Geertsema, Alterra Scientific Contributions 9, Wageningen.
- Goodwin, B. J., and L. Fahrig 2002. How does landscape structure influence landscape connectivity? *OIKOS* 99: 552-570.

- Goss-Custard J.D., R.A. Stillman, A.D. West, S. McGrorty, S.E.A. le V. dit Durell & R.W.C. Caldow 2000. Role of behavioural models in predicting the impact of harvesting on populations. In: Behaviour and Conservation (eds. M. Gosling and W.G. Sutherland); pp. 65-82.
- Grift, E.A. van der, R. Reijnen, M. van der Veen & M. Pelk. Restoring habitat connectivity across roads: where to begin? Landscape and Urban Planning (submitted).
- Grift, E.A. van der & J.M. Baveco. Dassen in een versnipperd landschap (in prep.).
- Groot Bruinderink, G., T. van der Sluis, D. Lammertsma, P. Opdam & R. Pouwels 2003. Designing a coherent ecological network for large mammals in Northwestern Europe. Conservation Biology 17(2): 549-557.
- Gustafson, E.J., & R.H Gardner 1996. The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. Ecology 77: 94-107.
- Haddad, N. M. 1999b. Corridor use predicted from behaviors at habitat boundaries. Am. Nat. 153: 215-227.
- Hanski, I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. Journal of Animal Ecology 63: 151-162.
- Hanski, I. 1997. Predictive and practical metapopulation models: the incidence function approach. In: D. Tilman & P. Kareiva, Spatial Ecology. The role of population dynamics and interspecific interactions. Monographs in Population Biology 30, pp. 21-45.
- Hanski I. & C.D. Thomas 1994. Metapopulation dynamics and conservation: a spatially explicit model applied to butterflies. Biological Conservation 68: 167-180.
- Haefner, J.W. & C.J. Dugaw 2000. Individual-based models solved using fast Fourier transforms. Ecological Modelling 125: 159-171.
- Hels, T. & E. Buchwald 2001. The effect of road kills on amphibian populations. Biological Conservation 99(1): 331-340.
- Hof, J. & M. Bevers. 1998. Spatial optimization for managed ecosystems. Complexity in Ecological Systems series, Columbia University Press.
- Hof, J. & M. Bevers. 2002. Spatial optimization in ecological applications. Complexity in Ecological Systems series, Columbia University Press.
- Houweling, H., M.J.W. Jansen, J.T.R. Kalkhoven & R. Pouwels 1999. LARCH-Rivier; gevoeligheidsanalyse op basis van de studie DELTA-ECONET. ALTERRA/CPRO rapport, Wageningen.
- Hudgens, B.R. & N.M. Haddad 2003. Predicting which species will benefit from corridors in fragmented landscapes from population growth models. American Naturalist 161(5): 808-820.

- Jepsen, J.U., Baveco, J.M., Topping, C.J., Verboom, J. & Vos, C.C. Predicting effects of corridors and landscape heterogeneity on colonisation success – how much detail is needed? Ecological Modelling (in prep.).
- Jochem, R., J. van der Greft & S. Hensen 2001. LARCH 3.0 Components, Second update 25 September 2001. ALTERRA werkdocument.
- Johnson, A. R., Milne, B. T., & Wiens, J.A. 1992. Diffusion in fractal landscapes: simulations and experimental studies of tenebrionid beetle movements. *Ecology* 73: 1968-1983.
- Johnson, A. R., Wiens, J. A., Milne, B. T., & Crist, T. O. 1992. Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology* 7: 63-75.
- Kindvall, O. 1999. Dispersal in a metapopulation of the bush cricket, *Metrioptera bicolor* (Orthoptera: Tettigoniidae). *J. Anim. Ecol.* 68: 172-185.
- King, A.W., L.K.Mann, W.W. Hargrove, T.L. Ashwood & V.H. Dale. 1998. Assessing the persistence of an avian population in a managed landscape: a case study with Henslow's Sparrow at Fort Knox, Kentucky. ORNL/TM-13734. Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tennessee.
- Knauer, F. 2000. Ausbreitungsmuster von Braunbären in den Ostalpen. Dissertation, Technische Universität München.
- Kot M. & W. M. Schaffer 1986. Discrete-time growth-dispersal models. *Math.Biosci.* 80 (1):109-136.
- Loehle, C. 1999. Optimizing wildlife habitat mitigation with a habitat defragmentation algorithm. *Forest ecology and Mangement* 120(1-3): 245-251.
- Moilanen, A. and M. Nieminen. 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 83(4): 1131-1145.
- Nagelkerke, C.J., J. Verboom, F. van den Bosch & K. van de Wolfshaar 2002. Time lags in metapopulation responses to landscape change. In: K.J. Gutzwiller (Ed.), *Applying landscape ecology in biological conservation*, pp. 330-354. Springer.
- Nathan, R. & H.C. Muller-Landau 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15(7): 278-285.
- Noss, R. F., C. Carroll, K. Vance-Borland & G. Wuerthner. 2002. A multicriteria assessment of the irreplaceability and vulnerability of sites in the greater Yellowstone ecosystem. *Conservation Biology* 16(4): 895-908.
- Opdam, P. 2002. Assessing the conservation potential of habitat network. In: K.J. Gutzwiller (Ed.), *Applying landscape ecology in biological conservation*, pp. 381-404. Springer.
- Opdam, P., R. Foppen & C.C. Vos 2002. Bridging the gap between ecology and spatial planning in landscape ecology. *Landscape Ecology* 16: 767-779.
- Opdam, P., J. Verboom & R. Pouwels. 2003. Landscape cohesion: an index for the conservation of landscapes for biodiversity. *Landscape Ecology* 18: 113-126.

- Ovaskainen, O. 2002. The effective size of a metapopulation living in a heterogeneous patch network. *American Naturalist* 160: 612-628.
- Ovaskainen, O. & I. Hanski 2001. Spatially structured metapopulation models: global and local assessment of metapopulation capacity. *Theoretical Population Biology* 60: 281-302.
- Pettifor R.A., R.W.G. Caldow, J.M. Rowcliffe, J.D. Goss-Custard, J.M. Black, K.H. Hodder, A.I. Houston, A. Lang & J. Webb 2000. Spatially explicit, individual-based behaviour models of the annual cycle of two migratory goose populations - model development, theoretical insights and applications. *Journal of Applied Ecology*, 37 Supplement 1, 103-135.
- Pouwels, R., R. Jochem, M.J.S.M. Reijnen, S.R. Hensen & J.G.M. van der Greft 2002a. LARCH voor ruimtelijk ecologische beoordelingen van landschappen. Alterra-rapport 492, Wageningen.
- Pouwels, R., M.J.S.M. Reijnen, J.T.R. Kalkhoven & J. Dirksen 2002b. Ecoprofielen voor soortanalyses van ruimtelijke samenhang met LARCH. Alterra-rapport 493, Wageningen.
- Pouwels, R., S. Hensen, J.P.G. Klein Breteler & J. Kranenbarg 2002c. Praktijkstudie LARCH-vissen. Alterra-rapport 434, Wageningen.
- Reidsma, P. 2002. De effectiviteit van ecologische verbindingszones. Modelsimulaties en veldinventarisaties ter onderbouwing van richtlijnen voor ecologische verbindingszones. Student verslag, Alterra.
- Reijnen, R. & B. Koolstra 1998. Evaluatie van de ecologische verbindingszones in de provincie Gelderland. IBN-rapport nr. 372. IBN-DLO. Wageningen.
- Ruckelshaus, M., Hartway, C., & P. Kareiva 1997. Assessing the data requirements of spatially explicit dispersal models. *Conserv. Biol.* 11: 1298-1306.
- Saleh, K.A.-H. 2002 Geo-Data & Information Processing Application for Habitat Indicators. WUR Thesis report 2002-07, Wageningen.
- Schadt, S. 2002. Scenarios assessing the viability of a lynx population in Germany. Szenarien für eine lebensfähige Luchspopulation in Deutschland. Dissertation, Technische Universität München, Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt, 116 S.
- Schadt, S., F. Knauer, P. Kaczensky, E. Revilla, T. Wiegand & L. Trepl 2002. Rule-based assessment of suitable habitat and patch connectivity for the Eurasian lynx. *Ecological Applications* 12(5): 1469-1483.
- Schippers, P., Verboom, J. Knaapen, J. P., & R.C. van Apeldoorn 1996. Dispersal and habitat connectivity in complex heterogeneous landscapes: an analysis with a GIS-based random walk model. *Ecography* 19: 97-106.
- Schotman, A.G.M. 2002. Onderbouwing en uitbreiding van het kennisysteem LARCH. Dispersievermogen, locale populatie afstand en duurzaamheid van locale populaties. Alterra-rapport 213, Wageningen.

- Schumaker, N.H. 1998. A user's guide to the PATCH model. EPA/600/R_98/135. U.S. Corvallis, OR: Environmental Protection Agency, Environmental Research Laboratory.
- Singleton, P.H., W.L. Gaines & J.F. Lehmkuhl 2002. Landscape permeability for large carnivores in Washington: a geographic information system weighted-distance and least-cost corridor assessment. Res. Pap. PNW-RP-549. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 89 p.
- Sluis, T. van der, H. Baveco, G. Corridore, H. Kuipers, F. Knauer, B. Pedroli, R. Jochems & J. Dirksen 2003. Networks for LIFE. An Ecological Network Analysis for the Brown bear (*Ursus arctos*) - and indicator species in Regione Abruzzo. Alterra-report 697. Alterra, Wageningen.
- Snep, R.P.H., P.F.M. Opdam, J.M. Baveco, M. Wallis de Vries & W. Timmermans. 2001. Stadsranden als bron voor natuurkwaliteit in de stad. Het voorbeeld van de Rotterdamse deelgemeente Hoogvliet. Concept rapport, Alterra, Wageningen.
- Sutcliffe, O. L., V. Bakkestuen, G. Fry & O.E. Stabbetorp 2003. Modelling the benefits of farmland restoration: methodology and application to butterfly movement. *Landscape and Urban Planning* 63(1): 15-31.
- Tischendorf, L., Irmeler, U. & R. Hingst 1998. A simulation experiment on the potential of hedgerows as movement corridors for forest carabids. *Ecological Modeling* 106: 107-118.
- Tischendorf, L. & L. Fahrig 2000a. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90: 7-19.
- Tischendorf, L. & L. Fahrig 2000b. How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology* 15: 633-641.
- Tischendorf, L., D. J. Bender, and L. Fahrig 2003. Evaluation of patch isolation metrics in mosaic landscapes for specialist vs. generalist dispersers. *Landscape Ecology* 18: 41-50.
- Turchin, P. 1998. Quantitative analysis of movement; measuring and modelling population redistribution in animals and plants. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.
- USFWS, 1980. Habitat Evaluation Procedures Report ESM 102. United States Fish and Wildlife Service, Washington, DC, USA.
- Van Dorp, D., P. Schippers & J.M. van Groenendael 1997. Migration rates of grassland plants along corridors in fragmented landscapes with a cellular automaton model. *Landscape Ecology* 12(1): 39-50.
- Verboom, J., R. Foppen, J.P. Chardon, P.F.M. Opdam & P.C. Luttikhuisen 2001. Introducing the key patch approach for habitat networks with persistent populations: an example for marshland birds. *Biological Conservation* 100(1): 89-100.
- Verboom, J. & R. Pouwels. In press. Ecological functioning of ecological networks: a species perspective. In: Jongman en Pungetti (eds.). *Ecological Networks and Greenways: concept, design, implementation*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Vermeulen, H.J.W. 1995. Road-side verges: habitat and corridor for carbid beetles of poor sandy and open areas. PhD thesis, Wageningen University.
- Vos, C.C. 1999. A frog's-eye view of the landscape. PhD thesis, Wageningen University. Also published as IBN Scientific Contributions 18, 144pp., DLO Institute for Forestry and Nature Research, Wageningen.
- Vos, C.C., J.M. Baveco & C.J. Grashof-Bokdam 2002. Corridors and species dispersal. In: K.J. Gutzwiller (Ed.), *Applying landscape ecology in biological conservation*, pp. 84-104. Springer.
- Vos, C.C., Baveco, J.M., Chardon, P. & P.W. Goedhart. The role of habitat heterogeneity on dispersal in agricultural landscapes. *Landscape Ecology* (submitted).
- Walker, R. & L. Craighead 1997. Least-cost-path analysis. In: *Proceedings of the 17th Annual ESRI International Users Conference on Analysing Wildlife Movement Corridors In Montana Using GIS*. San Diego, CA.
- Wiegand, T., F. Knauer, P. Kaczensky & J. Naves. Expansion of brown bears (*Ursus arctos*) into the eastern Alps: a spatially explicit population model. *Biodiversity and Conservation*
- Wiens, J.A., Schooley, R.L., & R.D. Weeks Jr. 1997. Patchy landscapes and animal movements: do beetles percolate? *Oikos* 78: 257-264.
- With, K.A., Gardner, R.H., & M.G. Turner 1997. Landscape connectivity and population distribution in heterogeneous environments. *Oikos* 78: 151-169.
- With, K.A. & A.W. King. 2001. Analysis of landscape sources and sinks: the effect of spatial pattern on avian demography. *Biological Conservation* 100: 75-88.

Bijlage 1 De LARCH Methode

In deze bijlage wordt iets dieper ingegaan op de wijze waarop in de huidige (LARCH) benadering een landschap geanalyseerd wordt op aanwezigheid van habitat (habitat analyse), structuur aangebracht wordt in dit habitat (habitat structuur definitie), en vervolgens de ontstane netwerkstructuren geëvalueerd worden op de levensvatbaarheid van de metapopulatie (MPVA), c.q. duurzaamheid van het habitat netwerk.

LARCH-classic

Habitat analyse

Invoer van ruimtelijke variabelen kan in LARCH raster- of polygoon-format plaatsvinden. In het volgende ga ik uit van de polygoon-versie. De essentie van de habitat analyse is, voor iedere soort of soortengroep, het vertalen van de polygonen met bepaalde kenmerken (afhankelijk van de legenda) in habitatpolygonen, waarbij de laatste tevens in een aantal habitatkwaliteitsgradaties kunnen voorkomen (meestal: optimaal, sub-optimaal, marginaal). De basis voor deze vertaling vormen de door soort experts ingeschatte dichtheden in verschillende landschappen. De kwaliteitsgradaties worden uitgedrukt in het aantal reproductieve eenheden (RE) per oppervlakte eenheid (ha), de draagkrachten. Vervolgens worden polygoon-oppervlakte en kwaliteit omgerekend tot de standardeenheid van de habitatkaart, RE/polygoon. De vertaling naar habitatkaart kan voor verschillende soorten volgens verschillende procedures verlopen. Voor "grenslengte soorten" wordt de lengte van grenzen in het landschap (lijnen) meegewogen in het bepalen van de draagkracht; voor "broed-foerageer soorten" de nabijheid van foerageergebieden. Voor een beperkte set soorten(groepen) in combinatie met een aantal vaste GIS bestanden (m.n. begroeiingstype kaart) is de habitat analyse, cq de procedure die gevolg wordt om te komen van basisbestand tot habitatkaart, gestandaardiseerd (Saleh 2002).

Een mogelijke complicatie is steeds toenemende resolutie. Wanneer de resolutie toeneemt worden per polygoon de ruimtelijke relaties met de omgeving belangrijker. Wat gebeurt er met oppervlaktesoorten wanneer we bij toenemende resolutie overgaan van 1 polygoon met een kwaliteit naar een set polygonen van verschillende kwaliteit?

Habitat structuurdefinitie

Op het vectorbestand met daarin aangegeven het aantal RE per habitatpolygoon wordt een ruimtelijke clusterings-procedure uitgevoerd, waarmee dicht bij elkaar gelegen polygonen tot lokale leefgebieden, en deze leefgebieden op hun beurt tot netwerken gegroepeerd worden. De clustering op deze twee niveaus wordt gestuurd door respectievelijk de 'lokale fusieafstand' en de 'netwerk fusieafstand'. Leefgebieden die minder dan 1 RE kunnen 'dragen' vallen af. De lokale fusieafstand is een soortafhankelijke parameter die verondersteld wordt te schalen met de actie-radius van (niet op dispersie zijnde) individuen: de standaard aanname is $1.5 * \text{homerange diameter}$. De netwerk fusieafstand is de afstand die slechts door een klein deel (<10%) van de op dispersie zijnde individuen wordt overschreden.

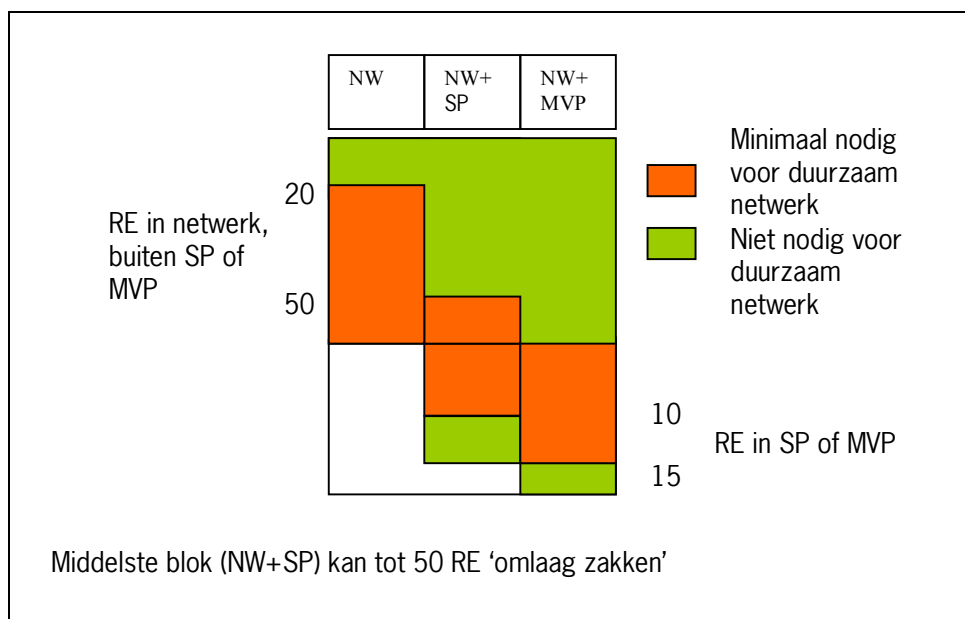
Tot zover zijn de stappen die doorlopen worden eigenlijk standaardprocedures die nodig zijn voor toepassing van *ieder* op lokale leefgebieden (patches) gebaseerd metapopulatie model: het afgrenzen van de plekken (waarbinnen perfect mixing verondersteld kan worden), het schatten van de draagkracht van iedere plek, en het identificeren van de sets van plekken

waartussen uitwisseling van individuen kan plaats vinden. Het resultaat van de bewerkingen is een bestand dat behalve voor LARCH ook in andere ruimtelijk expliciete metapopulatie modellen gebruikt kan worden.

MPVA

In LARCH worden de onderscheiden netwerken in het bestand *geëvalueerd*, gebaseerd op het concept van sleutelpopulaties (key-patches, Verboom et al. 2001).

De standaard netwerkanalyse werkt als een soort zeef. De netwerken boven een minimum grootte en netwerken met MVP of sleutelpopulatie blijven erin hangen; de overige netwerken glijpen door de mazen. Doordat netwerken alleen geëvalueerd hoeven te worden (d.w.z. vergeleken met normen), is de analyse een weinig rekentijd vergend proces, en kan zonder probleem voor landsdekkende bestanden uitgevoerd worden. De kracht van standaard LARCH ligt dan ook in de eenvoud.



De uitkomsten-ruimte van LARCH is – per netwerk gezien – beperkt, zoals de figuur laat zien met daarin de normen voor de Noordse woelmuis. Een oneindig aantal ruimtelijke configuraties wordt vertaald in 3 netwerktypen en voor ieder type twee mogelijke uitkomsten (duurzaam of niet). Wel kan een nuancering aangebracht worden (achteraf), door als uitkomst de ratio (RE in netwerk / RE in duurzaam netwerk) te presenteren; maar dat is dan enkel een schaling op hoeveelheid habitat in het netwerk.

LARCH en barrières

Absolute barrières

In de standaard LARCH analyse is het mogelijk rekening te houden met het effect van 'absolute' barrières. Dit zijn barrières, bijvoorbeeld wegen, waarvoor geldt dat ze iedere uitwisseling tussen leefgebieden uitsluiten. Een barrière leidt er meestal toe dat een leefgebied en/of een netwerk opgeknipt wordt. Voor wegen wordt aangenomen dat de lokale

verkeersintensiteit bepalend is voor het al of niet fungeren als absolute barrière. De drempel in verkeersintensiteit waarbij een weg leefgebieden opsplijt ligt 10 maal zo laag als de drempel die gehanteerd wordt voor het opknippen van een netwerk. Voor deze aanname wordt in de documentatie geen beargumentering gegeven.

Relatieve barrières

Het compleet uitsluiten van uitwisseling tussen leefgebieden, als gevolg van barrières, kan een te zwart-witte keuze zijn. De 'zachte' barrières in LARCH reduceren het aantal dispersers en veranderen daarmee de hoogte (maar niet de exponent) van de (negatief-exponentieel) dispersie-curve. Het effect van een dergelijke barrière wordt uitgedrukt in de sterfte- of overlevingskans. Overleving kan maar hoeft niet letterlijk genomen te worden; het betreft de fractie die doorgaat na de barrière genomen te hebben. Overlevingskans per barrière wordt (vereenvoudigd naar Hels & Buchwald 2001) weergegeven door de functie

$$S_i = e^{-\beta \cdot EB_i}$$

waarbij β een soortspecifieke parameter is die de overleving laat afnemen bij toenemende verkeersintensiteit (EB_i). Voor meerdere barrières geldt (voorbij de laatste barrière)

$$P = e^{-\alpha r} \cdot \prod_i e^{-\beta \cdot EB_i} = e^{-\alpha r} \cdot e^{-\beta \sum_i EB_i}$$

Wordt in de oorspronkelijke formule de afstand die met een vastgestelde kans (bijvoorbeeld 0.9) wordt afgelegd gegeven door

$$r = -\frac{\ln P}{\alpha}$$

in de situatie met barrières wordt dit

$$r^* = -\frac{\ln P}{\alpha} - \frac{\beta \sum_i EB_i}{\alpha}$$

Dit betekent dat, wanneer in de LARCH benadering netwerkfusieafstanden gebaseerd zijn op dispersie afstanden (r voor $P=0.9$), in de situatie met barrières netwerkfusieafstanden

$$\beta \sum_i EB_i$$

gehanteerd moeten worden die de term $\frac{\beta \sum_i EB_i}{\alpha}$ kleiner zijn (het verschil tussen r en r^*). In

de LARCH analyse worden gekeken welke barrières een rol spelen (d.w.z. doorkruist worden door de lijnen tussen leefgebieden) en worden vervolgens de clusterprocedure uitgevoerd op basis van de per combinatie van leefgebieden aangepaste fusieafstanden.

Bijlage 2 Een Incidence-Function Model

Het CorridorGame model maakt duidelijk hoe een incidence function model gebruikt kan worden als alternatief voor de standaard LARCH benadering. Extinctie- en kolonisatiekans worden expliciet berekend; voor wat betreft de connectiviteit kunnen verschillende algoritmes onderzocht worden. CorridorGame verschilt van andere IF modellen in de gerichtheid op interactief gebruik (landscape design) en de empirische onderbouwde formulering van connectiviteit van leefgebieden.

CorridorGame

Beschrijving

Hieronder volgt een beknopte beschrijving van het CorridorGame model, afkomstig uit Jepsen et al. (in prep). Meer informatie is te vinden op <http://alterra1586:8080/corridor/6> of <http://www.corridor.alterra.nl>.

The IFM is based on classical metapopulation theory and estimates the flow of individuals between circular patches of habitat through a featureless matrix. All patches located within the maximum dispersal distance (D_{max}) of the animal are potentially reachable. The probability of occupation or incidence J of a patch relates to the local probabilities of colonisation C and extinction E (Hanski 1994, Ter Braak et al. 1998) in that

$$(1) \quad J_i = \frac{C_i}{C_i + E_i}$$

Extinction

The extinction probability is a function of effective patch area A_i ,

$$(2) \quad E_i = \frac{A_h}{A_h + A_i}$$

where the constant A_h refers to the area (of highest quality) for which extinction probability amounts to 0.5.

Colonisation

The colonisation probability C_i is a function of the numbers of immigrants into patch i per year, given by F_i . Following Hanski (1994), an S-shaped function is used (accounting for an Allee-effect),

$$(3) \quad C_i = \frac{F_i^2}{F_i^2 + y^2}$$

where y defines the number of immigrants required for a colonisation probability of 0.5. The total immigration into patch i from all contributing patches at any one time is thus

$$(4) \quad F_i = \sum_{j=1, j \neq i}^n F_{j \rightarrow i} = \beta \sum_{j=1, j \neq i}^n (p_j \cdot R_{j \rightarrow i} \cdot A_j)$$

The scaling factor β defines the number of emigrants leaving per unit patch area; the total number of emigrants leaving an occupied patch j amounts to βA_j . The term p_j is either one or

zero, depending on whether the source patch j is occupied or empty. When dealing with long-term averaged flows of individuals between patches, patch incidence J_j is used in equation 4 instead of ρ_j . The per-disperser probability of arriving in patch i (after leaving patch j) was calculated using a pie-slice algorithm and expressed as

$$(5) \quad R_{j \rightarrow i} = \frac{1}{\pi} \arcsin \left(\frac{r_i}{d_{ji}} \right)$$

where d_{ji} refers to the center-center distance between patches and r_i represents the radius of the receiving patch.

Substituting equations 2, 3 and 4 into equation 1 thus yields

$$(6) \quad J_i = \left[1 + \frac{A_h}{A_h + A_i} \left(1 + \frac{y^2}{\beta \sum_{j=1, j \neq i}^n (J_j \cdot R_{j \rightarrow i} \cdot A_j)} \right)^{-1} \right]^{-1}$$

This equation has to be solved numerically, as the incidence of all source patches is needed to estimate the receiver patch's incidence and vice-versa. To obtain a solution, the incidence for all patches was set to unity and equation 6 was applied repeatedly with the calculated J_j until incidence values had converged sufficiently close to the solution of the equation (implying $\Delta J_i \rightarrow 0$). Typically, only a few iterations (e.g., 3) were required. The expression for arrival probabilities (eq. 5) does not take into account the competition between patches. A correction factor is therefore required, accounting for the probability that an individual leaving patch i would have reached patch k via patch j , had it not been intercepted by patch j . We solved this by subtracting the angles of geometric overlap of the pie-slices from the estimates of arrival probabilities.

An index of corridor effectiveness is defined as

$$(7) \quad \frac{\sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^m I_{i \rightarrow j}}{\beta \sum_{i=1}^m A_i}$$

taking the sum of all successful immigrants in the corridor-zone, divided by the maximum number of emigrants produced in the zone (all patches being occupied).

CorridorGame & Recreatie

Recreatienetwerk

Om de effecten van recreatie op levensvatbaarheid van een metapopulatie te onderzoeken, kan een recreatie netwerk toegevoegd worden. De aannames die de structuur van dit recreatie netwerk bepalen, en de aangenomen verbanden tussen recreatief bezoek van natuurgebieden en effect op de metapopulatie worden hieronder kort beschreven.

A recreation network is added to the standard CorridorGame model. The structure of the recreation network is determined by 1) the location and size of urban areas acting as sources of recreants (visitors) and 2) the location and size of nature areas (the habitat of the metapopulation) acting as receivers of recreants. Habitat network-analysis and estimation of

patch-incidences and network persistence proceeds as in the standard model, but now take into account the impact of the number of visitors on habitat quality.

The following assumptions determine the size and structure of the recreation network:

- Each urban area is characterized by its location (coordinates of the center) and size in terms of both area (m^2) and number of inhabitants
- Each urban area generates a number of excursions X_i in the critical period (e.g. breeding season), determined by visits/inhabitant
- The excursions from an urban area are divided over the nature areas within the maximum recreation distance. Division is based on the relative preference calculated for each nature area
- Preference is an exponentially declining function of distance between urban area and nature area, and a sigmoid function of attractiveness of the nature area. Currently, attractiveness is set by the size of the nature area, assuming that small areas attract relatively fewer visitors

- Thus, the preference for each nature area is $\frac{A_i^2}{A_i^2 + A_h^2} e^{-\alpha d_i}$, where A_i is the size of the nature area, A_h refers to the area for which the attractiveness would be 0.5, d_i is the distance between urban and nature area, and α sets the exponential decline with distance. The calculated preferences are normalized to obtain probabilities summing to one. The final numbers of visitors originating from a single urban area, to all nature areas within

$$\text{reach amount to } \frac{\frac{A_i^2}{A_i^2 + A_h^2} e^{-\alpha d_i}}{\sum_i \frac{A_i^2}{A_i^2 + A_h^2} e^{-\alpha d_i}} X$$

The following assumptions determine the impact of recreation on the metapopulation:

- Per patch, all visits from all urban areas are summed into a total number of visits V_i
- The visiting density $[V]$, the number of visitors per ha, determines the impact on the local population
- The reduction in effective habitat area with increasing visiting density is given by the negative exponential function $e^{-\gamma[V_i]}$ where γ sets the strength of the exponential decline
- Reduced effective habitat area indirectly affects the local population by a reduced number of dispersers produced (fewer reproductive units) and an increased local population extinction probability

The following parameters are added to the standard CorridorGame model:

- excursions per inhabitant, in the critical period
- maximum recreation distance (m)
- area of half attractiveness A_h (m^2)
- exponent α of distance dependent preference
- exponent γ of visiting-density dependent effective habitat area

Bijlage 3 SCAN of Bewegingsmodel

In het onderstaande worden de uitkomsten van een bewegingsmodel (BM) vergeleken met de uitkomsten van een berekening met SCAN zachte barrières (SCANRB). Als case wordt het landschap (oost-Alpen) genomen waarvoor door Knauer (2001) een grid-gebaseerd bewegingsmodel voor de Bruine beer ontwikkeld is. Om de uitkomsten van beide typen modellen vergelijkbaar te krijgen, is het bewegingsmodel op een aantal punten aangepast. Hiervoor was het nodig de bij SCANRB behorende aannames over de manier waarop individuen zich door het landschap verplaatsen wat gedetailleerder te bekijken.

In SCANRB is als het ware een grote populatie dispersers onderweg van cel a naar cel b. Ze volgen daarbij een zodanige route dat de grootst mogelijke fractie ervan in cel b aankomt. Deze fractie wordt vervolgens vermenigvuldigd met het aantal RE in de broncel a. (NB als we het zouden vermenigvuldigen met het verwachte aantal emigranten vanuit cel a, zouden we nu een schatting van het aantal immigranten hebben!).

In een landschap met cellen van verschillende permeabiliteit q (tussen 0 en 1) wordt deze q in rekening gebracht door q te vermenigvuldigen met de kans $P(r)$ – de kans om de afstand r te overbruggen, dus

$$P_{(r)} = \prod_i q_i \cdot e^{-\alpha r}$$

Per cel in het pad van de minimale kosten (= maximale P bij vaststaande r), wordt P dus kleiner – q werkt als een soort overlevingskans. Als we P als functie van het aantal stappen (van cel naar cel) uitdrukken wordt dit:

$$P_{(i)} = \prod_i q_i \cdot e^{-\alpha \cdot i \cdot c}$$

waarin c de cel dimensie is.

We kunnen de formule herschrijven, zodanig dat het effect van permeabiliteit op de bereikte afstand (bij dezelfde P) duidelijker wordt. Als we definiëren

$$q_i = e^{-\alpha \cdot x_i}, \text{ waardoor de weerstand } x \text{ gedefinieerd is als } x_i = -\frac{\ln q_i}{\alpha},$$

dan wordt

$$P_{(i)} = \prod_i q_i \cdot e^{-\alpha r} = \prod_i e^{-\alpha \cdot x_i} \cdot e^{-\alpha r} = e^{-\alpha \left(r + \sum_i x_i \right)}$$

Dit betekent dat iedere cel met permeabiliteit <1 de bij de kans P behorende r vermindert met x . Voor het bewegingsmodel gebruiken we dit: we kiezen een initiële waarde r_0 voor iedere disperser (de maximaal af te leggen afstand voor permeabiliteit 1). Per stap in het pad geldt

$$r_i = r_{i-1} - x_i - c$$

De dispersie stopt wanneer $r_i < 0$, of (andersom geformuleerd) als $i \cdot c + \sum_i x_i > r_0$.

De onderdelen waarop het BM aangepast is aan de SCANRB benadering:

- SCANRB berekent in de eerste plaats een ruimtelijke samenhang score voor iedere cel. In het BM wordt daarom eveneens voor iedere cel in het landschap een waarde berekend. In SCANRB kun je iedere wederzijdse bijdrage aan de score van twee cellen ook

interpreteren als het aantal dispersers dat (via het pad met de laagste kosten) vanuit de ene cel de andere kan bezoeken. In het BM wordt daarom voor iedere cel het al of niet bezocht worden door iedere disperser als de score voor de cel beschouwd (1 of meer keren bezocht worden door dezelfde disperser telt als 1).

- SCANRB kan het resultaat ook weergeven als uitwisseling tussen leefgebieden (de 'relatieve'). In het BM wordt eenzelfde maat berekend op basis van de score voor alle cellen binnen een leefgebied. Als we het resultaat (de aantallen per cel) delen door het aantal vertrekkende individuen (leefgebied oppervlakte * draagkracht per cel), krijgen we een matrix van aankomstkansen. Deze berekeningswijze van uitwisseling en aankomstkansen wijkt wel enigszins af van de gebruikelijke wijze in bewegingsmodellen, waarbij aankomstkansen op *leefgebied niveau* berekend worden en bewegingen *in* een aankomst leefgebied geen rol spelen (dispersie stopt zodra een leefgebied bereikt is). Dit betekent dat we connectiviteit definiëren op basis van het *bezoeken* (en weer doorgaan) van een gebied en niet op basis van *aankomst* (en blijven).
- In SCANRB bepaalt de gekozen alpha de verdeling van padlengtes over de denkbeeldige 'vertrek' populatie. Omdat in BM met individuele paden gewerkt wordt, wordt hier per individu de padlengte getrokken, uit dezelfde verdeling. Om een enigszins representatieve verdeling te krijgen van padlengtes en gevolgde paden vertrekken 1000 individuen uit iedere cel van ieder leefgebied. Voor SCANRB betekent dit dat de 'draagkracht' per cel op 1000 staat.
- In SCANRB worden de kosten (weerstand) verrekend met de padlengte (meer weerstand betekent minder ver komen, c.q. met een kleiner aantal), en wordt het traject van het pad door dezelfde weerstand bepaald (de route de *in totaal* de minste weerstand oplevert). In een bewegingsmodel splitsen we dat gewoonlijk op: tijd is meestal de factor op basis waarvan dispersie afgekapt wordt (de kosten worden meestal identiek verondersteld voor iedere cel, maar dat is niet noodzakelijk); de weerstand of omgekeerd de permeabiliteit is meestal de factor die het te volgen traject bepaalt (maar dan lokaal en stochastisch). Om te kunnen vergelijken drukken we in het BM de kosten dit keer eveneens uit in afstand, waarbij de kosten per cel op dezelfde manier als in SCANRB afkomstig uit zijn uit de weerstandswaarde van de cel. Konkreet betekent dit dat bij de afstand die afgelegd wordt (=celgrootte) de weerstandskosten opgeteld worden (permeabiliteit = 1, dan kosten = 0), zie de bovenstaande uitleg over q en x.
- In SCANRB wordt om artefacten in gedrag bij (lijnvormige) barrières te vermijden, gewerkt met een omgeving van 4 buurcellen per cel (in plaats van 8). In het BM is het aantal buurcellen eveneens op 4 ingesteld.

Voor beide modellen zijn aaneengesloten delen van het landschap beschouwd als leefgebieden. In het gekozen landschap bestaan deze uit aaneengesloten habitat van de hoogste kwaliteit (8 en 9 in Knauer 2000).

De gebruikte parameter instelling voor de modellen:

- alpha 0.00002 (mediane dispersie afstand 50 km), in SCANRB afkappen bij 90% of 99%
- de permeabiliteit varieert van 0.90 (kwaliteit 0) tot 0.99 (kwaliteit 9), met stapjes van 0.01 dus. Gegeven een alpha van 0.00002 zijn de x-waarden hiermee gedefinieerd

De uitkomsten voor SCANRB en BM vergelijk ik voor de situatie dat het meest essentiële verschil tussen de twee ligt in de lokale versus globale beslissingen: in het BM wordt aangenomen dat de kans op kiezen van een buurcel bepaald wordt door de verhouding van de weerstand van de buurcellen, dus de kans om buurcel i te kiezen voor de volgende stap is

$$p_i = \frac{\sum_j x_j - x_i}{\sum_i \left(\sum_j x_j - x_i \right)}$$

Vervolgens vergelijk ik de uitkomst bij het laten vallen van het hele kosten idee in het BM: de weerstand vertaalt zich nog steeds op dezelfde manier in de selectie van een buurcel (je kan dan beter over voorkeur praten, dan over permeabiliteit), maar er worden geen kosten meer in rekening gebracht en de van te voren (per individu) vastgestelde padlengte wordt niet bekort.

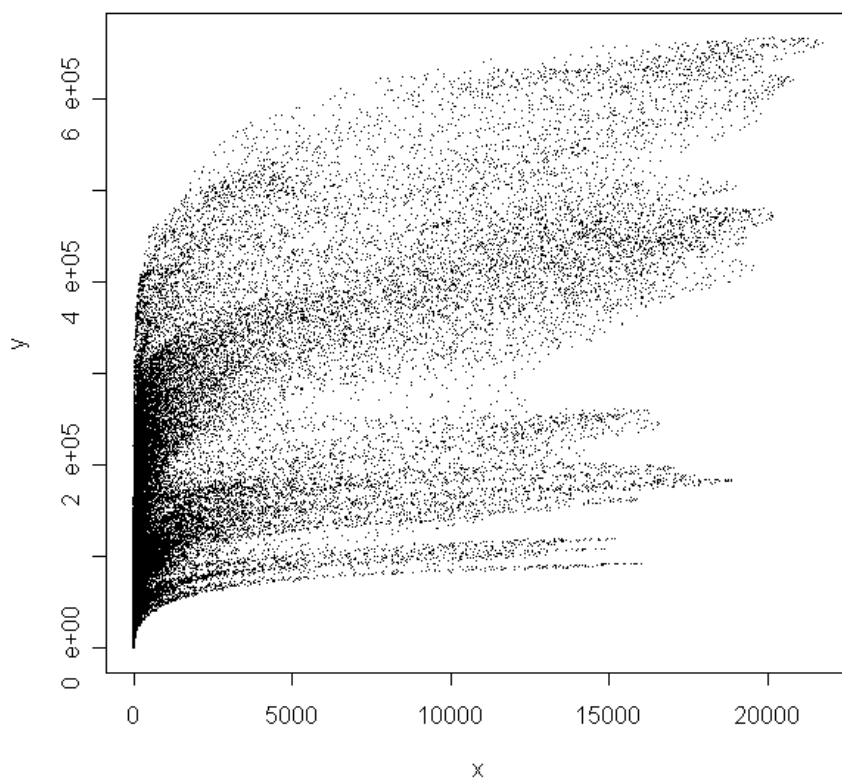
Resultaten

Voor de meest-vergelijkbare model instellingen blijkt een zeer groot verschil in berekende 'ruimtelijke samenhang' tussen de twee benaderingen. SCANRB, gebaseerd op het laagste kosten pad, berekent veel hogere waarden.

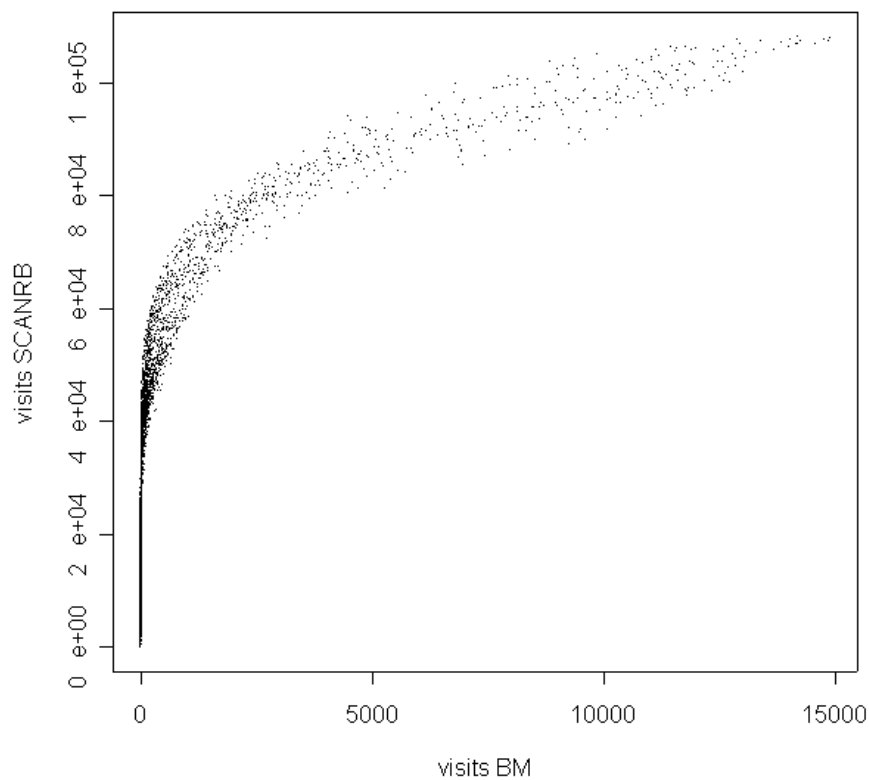
Wanneer het idee van kosten verbonden aan hogere weerstand verlaten wordt (en alle dispersers hun vastgestelde padlengte ook afleggen) dan nog is de ruimtelijke samenhang op basis van een bewegingsmodel veel lager. Gegeven de aard van de bewegingen (random walk) is dat ook de verwachting: zelfs in een homogeen landschap leidt een random walk tot een slechts langzame netto verplaatsing. Maar voor beren lijkt dit nu eenmaal de realiteit (Knauer 2000). Onderstaande figuur 3-A, waarop de SCANRB waarde (y-as), bij afkappen op 90%, uitgezet is tegen de BM waarde (x-as), voor de situatie zonder kosten, laat zien dat ook de verhouding tussen de twee waarden niet lineair is (iets van een logaritmisch verband wordt gesuggereerd, maar de spreiding is erg groot). Wanneer alleen de waarden rond het leefgebied (linksonder op de kaarten) vergeleken worden (figuur 3-B), blijkt dat het niveau van de SCANRB (t.o.v. de BM waarden) wisselt per leefgebied. De oorzaak ligt waarschijnlijk in het feit dat SCANRB alle mogelijke laagste-kosten paden integreert, en daar zijn voor grote gebieden relatief meer paden bij die in het BM niet gerealiseerd worden. Beschouwd per leefgebied lijkt er een verband te zijn tussen de SCANRB waarde en de log van de BM waarde (figuur 3-C). Figuren 3-D tm 3-G geven een ruimtelijk beeld van de resultaten van de twee methoden.

Belangrijkste conclusie lijkt te zijn dat de SCANRB benadering geen vervanging kan zijn voor een bewegingsmodel. Het impliciete bewegingspatroon is daarvoor veel te extreem, en gaat uit van globale kennis van het gebied. Het bewegingsmodel zoals hier toegepast, is gebaseerd op een ander extreem patroon, namelijk een random walk. De beste schatting van de werkelijke ruimtelijke samenhang – gedefinieerd als kans op uitwisseling - ligt tussen deze twee extremen in. Maar waarschijnlijker dichterbij de BM uitkomst dan bij de laagste kosten pad uitkomst.

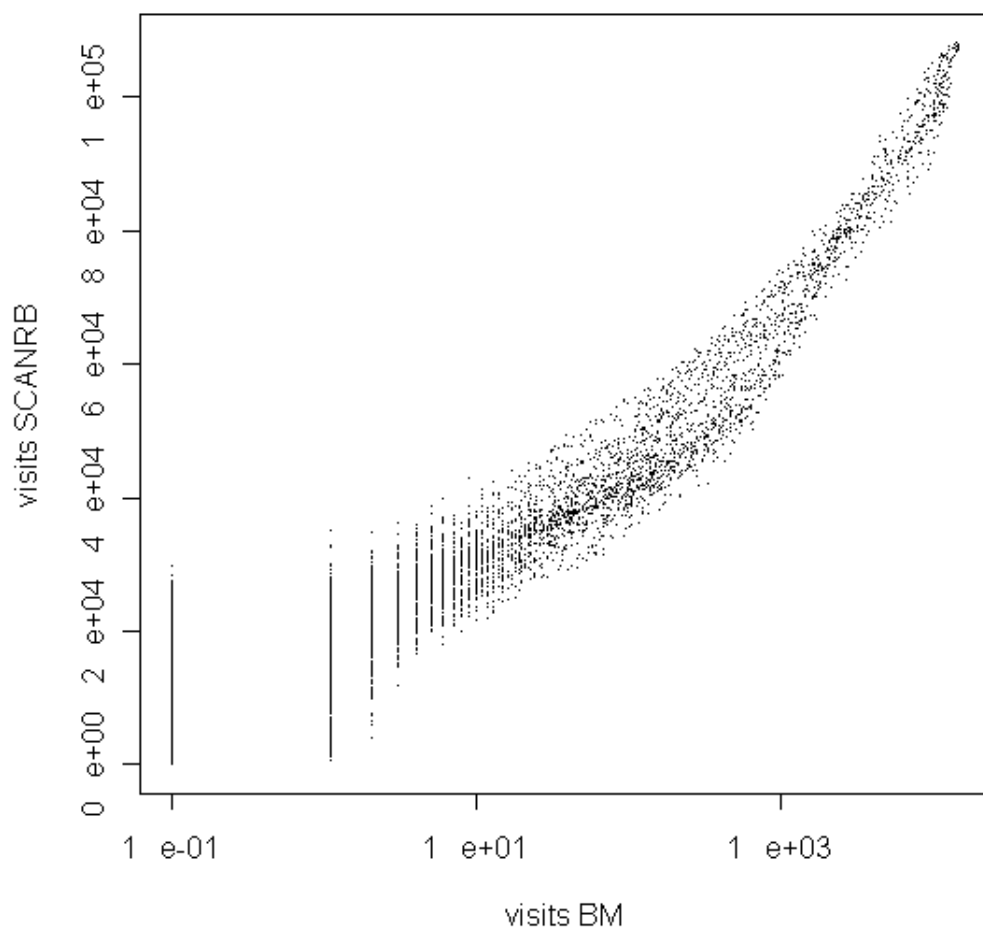
Voor gebruik van een rastergebaseerd BM als algemeen instrument om ruimtelijke samenhang te berekenen, is het aan te bevelen om de mogelijkheid in te bouwen van simulatie van zg. 'self-avoiding' random walks, en bij voorkeur van gecorreleerde random walks met de correlatie tussen twee opeenvolgende staprichtingen als expliciete model parameter. Hiermee gaat de rastergebaseerde BM benadering wat meer lijken op de vectorgebaseerde (zie hoofdstuk 5).



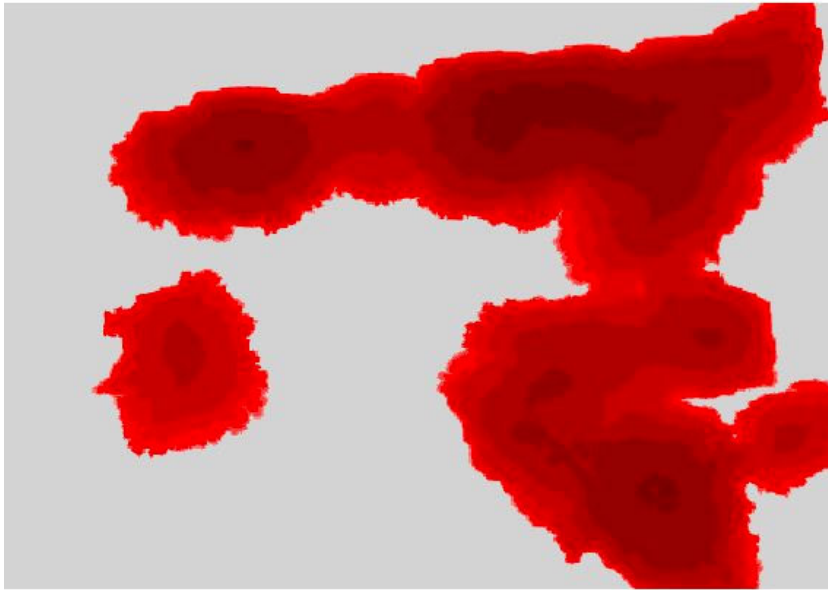
Figuur 3-A. Berekende waarden (per cel) van SCANRB (y), afgekapt bij 90%, vergeleken met waarden van BM, zonder kosten.



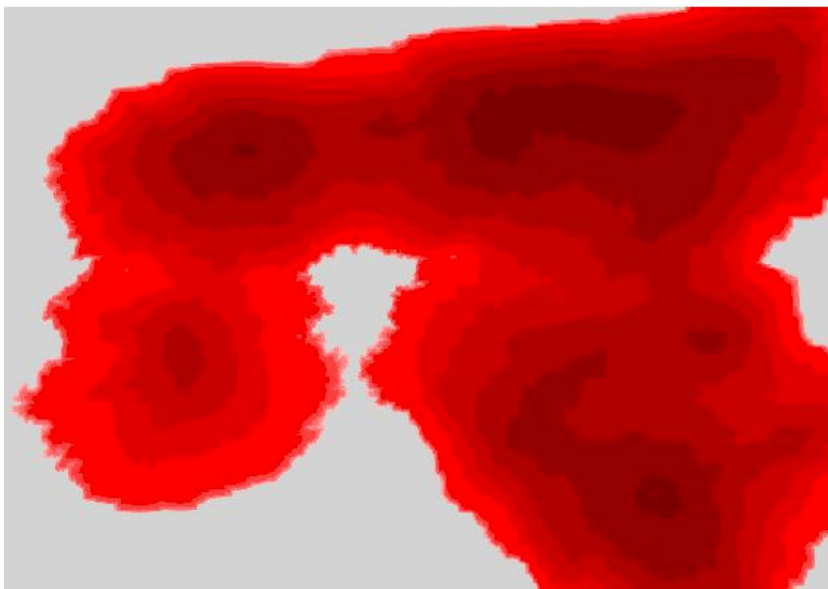
Figuur 3-B. Als figuur 3-A, op selectie van kwart kaart, linksonder.



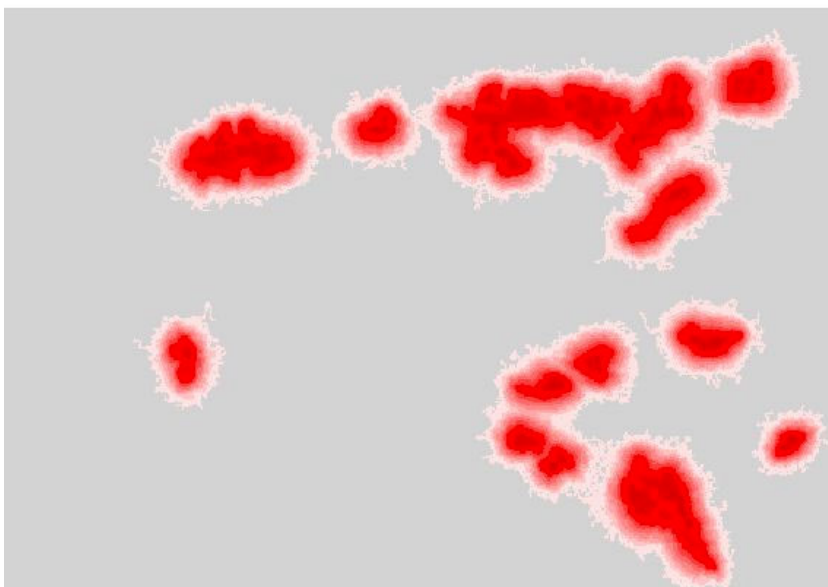
Figuur 3-C. Als figuur 3-B, x-as logaritmisch uitgezet.



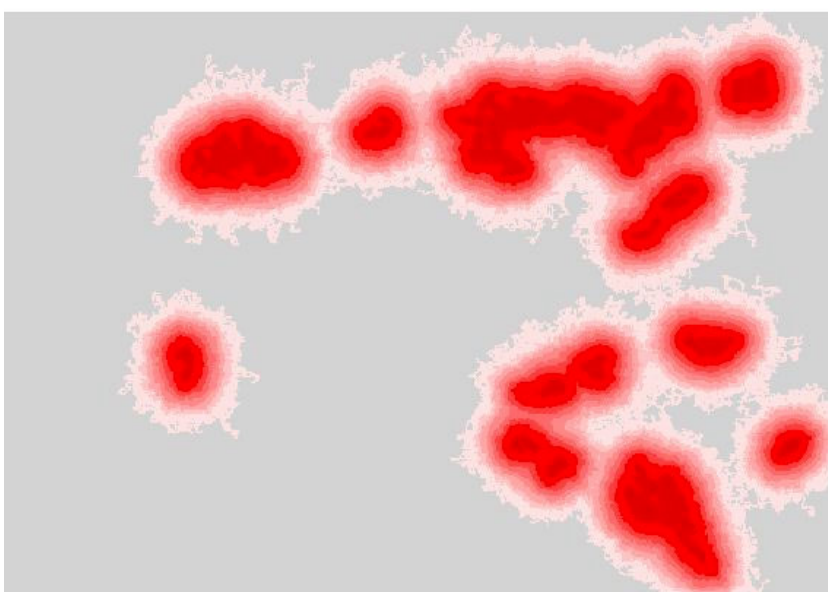
Figuur 3-D. SCANRB uitkomst bij afkappen bij 90%



Figuur 3-E. SCANRB uitkomst bij afkappen bij 99%



Figuur 3-F. BM uitkomst met 'kosten' in rekening gebracht



Figuur 3-G. BM uitkomst bij afwezigheid van 'kosten'

Bijlage 4 SmallSteps

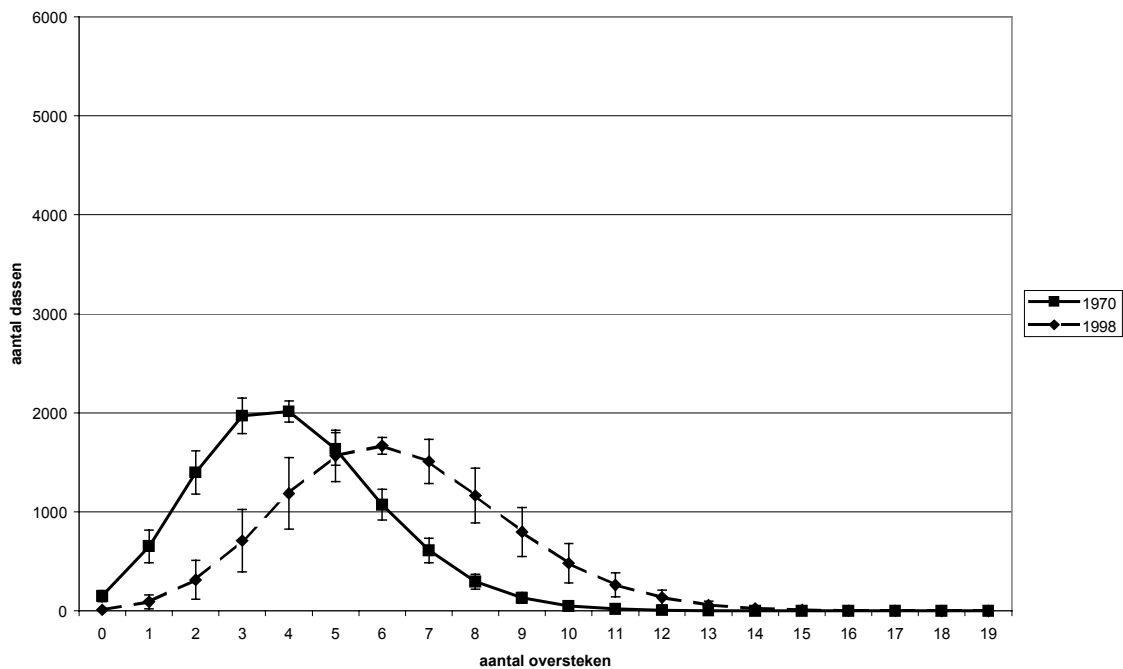
Infrastructuur als Barrière

Een dichter wegennet leidt ertoe dat soorten als dassen vaker wegen moeten oversteken tijdens hun foerageertochten, of tijdens dispersie naar andere leefgebieden. En vaker oversteken betekent een grotere kans om te worden aangereden. Uit verschillende studies blijkt dat de levensvatbaarheid van een dassengroep of –populatie vooral gevoelig is voor sterfte van adulte dassen. Dassen leven in kleine, stabiele sociale groepen en de dood van een dier kan voor zo'n groep funest zijn, zeker wanneer dit het enige reproducerende vrouwtje betreft.

Om dit te illustreren zijn met het bewegingsmodel SmallSteps de looppatronen van dassen binnen hun territorium gesimuleerd in landschappen die verschillen in wegendichtheid (Grift & Baveco in prep. en Planbureau-werk in uitvoering Werkdocument 2002/09). Met het model worden bewegingen van individuen door een complex, heterogeen landschap gesimuleerd. Het grondpatroon voor individuele verplaatsingen van dassen in dit model is gebaseerd op literatuurgegevens over verplaatsingspatronen van dassen binnen hun territorium. In figuur 4-A worden een aantal gesimuleerde patronen weergegeven. De simulaties werden uitgevoerd zowel in een geselecteerd landschap in Limburg, als in computer-gegenereerde landschappen met een bepaalde dichtheid aan wegen. In figuur 4-B zijn uitkomsten voor de kunstmatige landschappen weergegeven.



Figuur 4-A. Enkele met SmallSteps gegenereerde looppatronen van dassen tijdens een nachtelijke foerageertocht



Figuur 4-B. Oversteekfrequentie van dassen in kunstmatige landschappen met een wegdichtheid die overeenkomt met het landelijk gemiddelde van respectievelijk 1970 en 1998

Bereikbaarheid

In het HACOBERM III project is m.b.v. SmallSteps een schatting gemaakt van de bereikbaarheid van wegbermen behorend bij het rijkswegennetwerk, vanuit de locaties van voorkomen van een 13-tal grondgebonden, weinig mobiele soorten. Het landschap waarin bewegingen gesimuleerd werden was een voor iedere soort verschillende aggregatie van typen uit het LGN3 bestand. In figuur 4-C geeft een impressie van de uitkomsten.

In Snep et al. (2001) wordt een uitgebreide toepassing van SmallSteps beschreven, waarin onderzocht is welke relatie er te verwachten is tussen natuurontwikkeling in de stadsranden (Hoogvliet) en de kans om vlinders waar te nemen in het hart van de bebouwing.

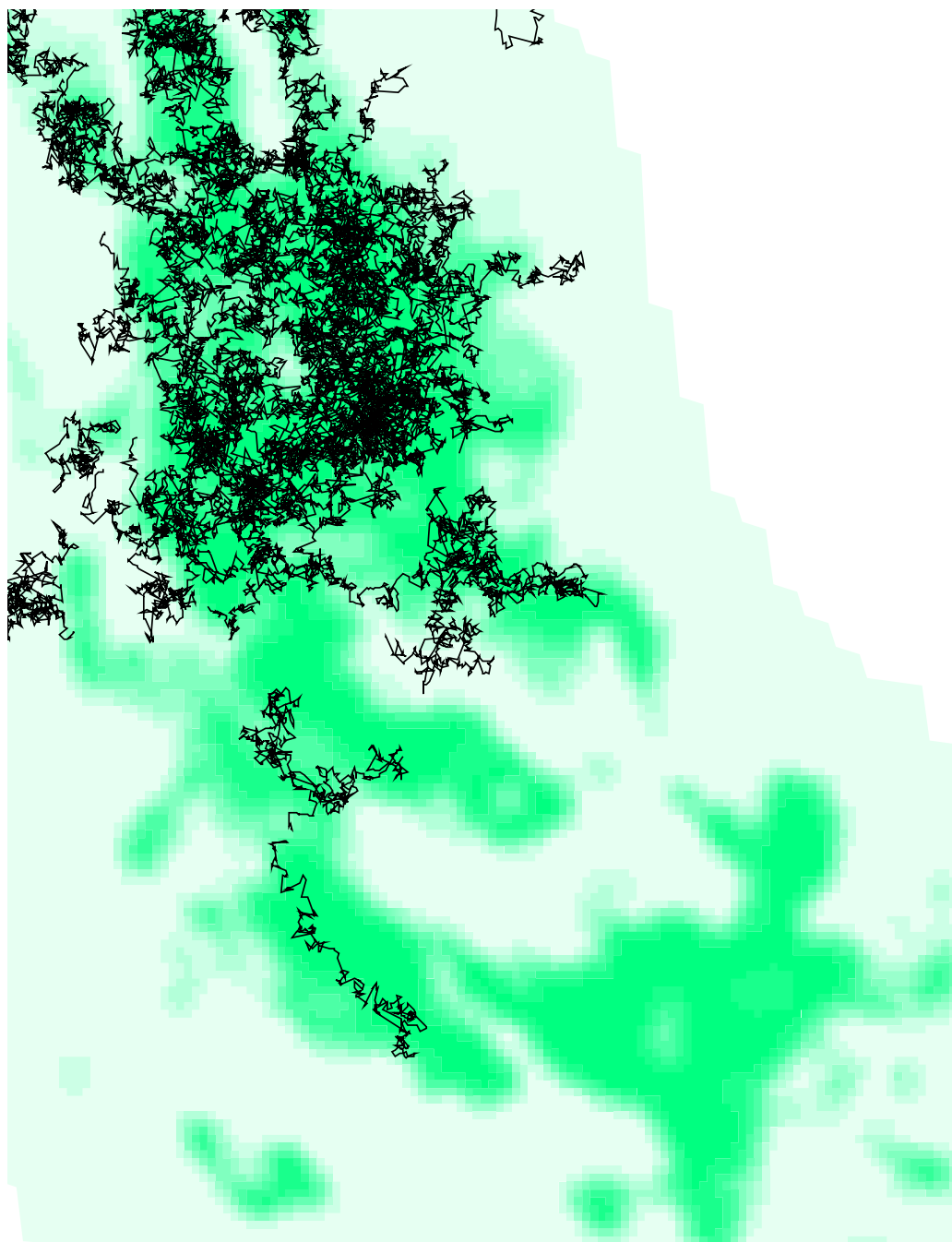
Connectiviteit Leefgebieden

In een studie m.b.t. ecologische netwerken in Abruzzo (Sluis et al. 2003), is het bewegingsmodel SmallSteps gebruikt om de connectiviteit van (potentiele) leefgebieden van de Bruine beer, en de verandering van connectiviteit onder verschillende scenario's, in kaart te brengen. Dit gebeurde op twee ruimtelijke schaalnivo's, voor de gehele Appenijnen-bergketen en voor de natuurgebieden rond twee geplande verbindingzones in de regio Abruzzo.

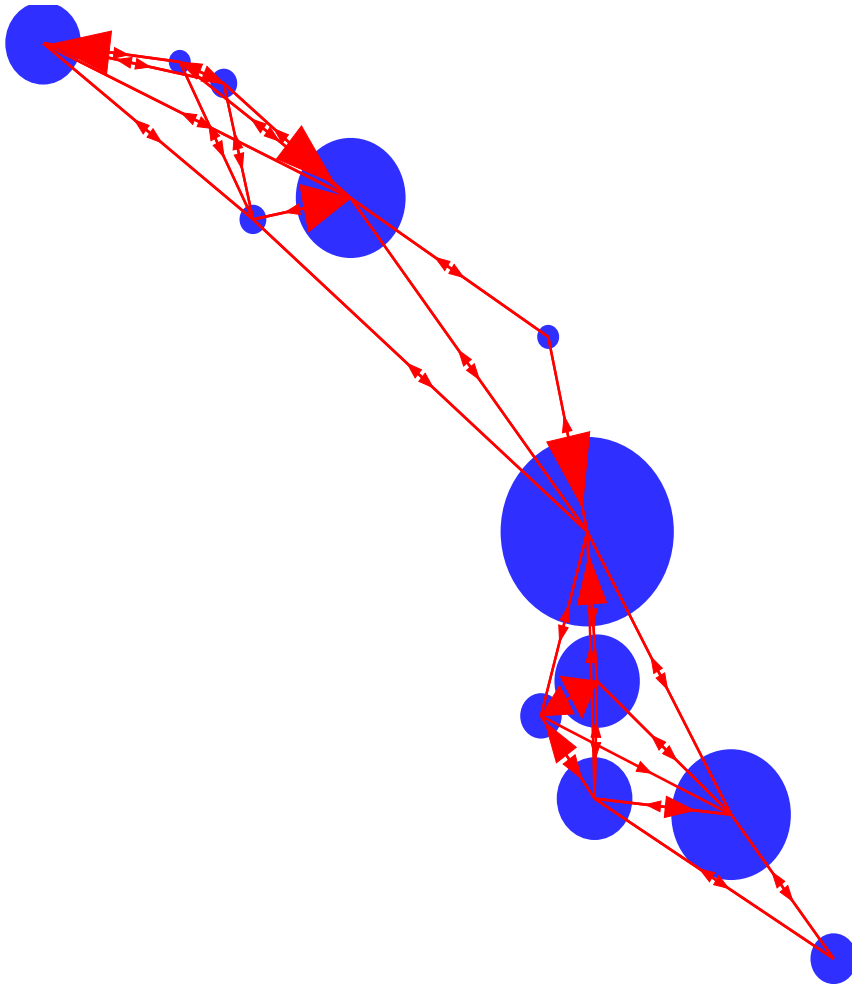
Op het grote schaalnivo werd een regressiemodel gebruikt om zowel het potentieel geschikt habitat als om de aard van het dispersielandschap te definiëren (10 klassen in voorspelde kans op voorkomen: de hoogste klassen zijn reproductie habitat. Voor alle klassen geldt: de waarde = preferentie, en bepaalt de kans om een grens over te steken in de richting van habitat met de betreffende waarde). In figuur 4-D worden enkele gesimuleerde looppatronen weergegeven; de intensiteit van de kleur van het landschap komt overeen met de klasse

(donker zijn de echte leefgebieden). In figuur 4-E wordt het resultaat van de simulaties, een matrix van kansen, op schematische wijze ruimtelijk weergegeven.

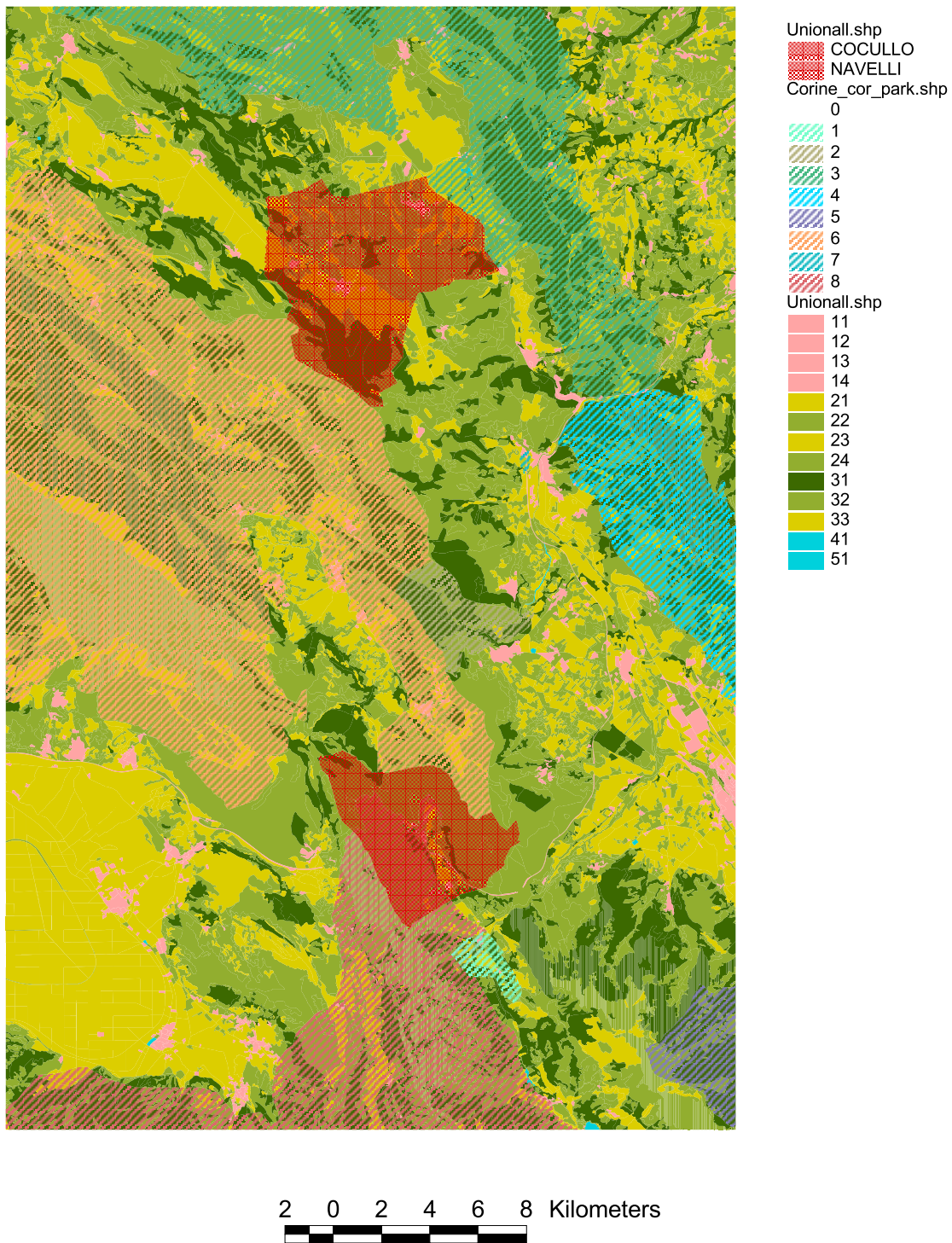
Op het lagere schaalnivo werden bewegingspatronen gesimuleerd in een veel gedetailleerder landschap, zie figuur 4-F, afkomstig uit de Abruzzo landgebruikskaart (met CORINE vergelijkbaar). Uitkomsten van simulaties voor de actuele landschapsituatie zijn vergeleken met de situatie waarin binnen de als corridor gedefinieerde zone percelen van landgebruik veranderden.



Figuur 4-D. Gesimuleerde looppatronen van Bruine beer in de Appenijnen.



Figuur 4-E. De connectiviteitsmatrix gevisualiseerd.



Figuur 4-F. Het 'bewegings-landschap' zoals gebruikt voor gedetailleerde bewegingssimulaties in de Abruzzo studie.

Natuurplanbureau-onderzoek



Verschenen werkdocumenten in de reeks 'Planbureau - werk in uitvoering (per 1 juni 2004)

Werkdocumenten zijn verkrijgbaar bij het secretariaat van het Natuurplanbureau, vestiging Wageningen – gebouw Alterra-oost, kamer 1.422; tel: (0317) 47 78 45; e-mail: info@npb-wageningen.nl)

Werkdocumenten vanaf nummer 2001/01 zijn ook te downloaden via de NPB-website www.natuurplanbureau.nl

1998

- 98/01 *Querner, E.P., Th.G.C. v.d. Heijden & J.W.J. v.d. Gaast.* Beschikbaarheid grond- en oppervlaktewater voor natuur. Nadere uitwerking en toepassing in Oost-Gelderland.
- 98/02 *Reijnen, R.* (samenstelling) Graadmeters biodiversiteit terrestrisch. Graadmeters bijzondere natuurkwaliteit terrestrisch t.b.v. de Natuurplanbureaufunctie en graadmeter ruimtelijke kwaliteit natuur voor Monitoring Kwaliteit Groene Ruimte (MKGR).
- 98/03 *Higler, L.W.G.* Graadmeters biodiversiteit aquatisch.
- 98/04 *Dijkstra, H.* Graadmeters voor landschapskwaliteit. Raamwerk en bouwstenen voor een kwaliteitsindex 2000+.
- 98/05 *Sprangers, J.T.C.M.* (red.) Graadmeters voor algemene natuurkwaliteit: een eerste verkenning.
- 98/06 *Nabuurs, G.J. & M.N. van Wijk.* Graadmeters voor de fysieke producten van bos.
- 98/07 *Buijs, A.E., J.F. Coeterier, P. Filius & M.B. Schöne.* Graadmeters sociaal draagvlak en beleving
- 98/08 *Neven, M.G.G. & E.E.M. Verbij.* Laten we wel zijn! Studie naar conceptualisering van natuurgerelateerd welzijn.
- 98/09 *Kuindersma, W.* (red.), *P Kersten & M. Pleijte.* Bestuurlijke graadmeters. Een inventarisatie van bestuurlijke graadmeters voor de Natuurverkenning 2001.
- 98/10 *Mulder, M., M. Klaassen & J. Vreke.* Economische graadmeters voor Natuur. Ontwikkeling raamwerk en aanzet tot invulling verdelingsgraadmeters.
- 98/11 *Smaalen, J.W.M., C. Schuiling, G.J. Carlier, J.D. Bulens & A.K. Bregt.* Handboek Generalisatie. Generaliseren ten behoeve van graadmeteronderzoek in het kader van Natuurplanbureaufunctie.
- 98/12 *Dammers, E. & H. Farjon.* Naar een nieuwe benadering voor de scenario's van de Natuurverkenningen 2001.
- 98/13 vervallen
- 98/14 *Hinssen, P.J.W.* Activiteiten in 1999 in toeleverende onderzoeksprogramma's. Inventarisatie van projecten en de betekenis van de resultaten daaruit voor producten van het Natuurplanbureau.
- 98/15 *Hinssen, P.J.W.* (samenstelling). Voorstudies Natuurbalans 99. Een inventarisatie van de haalbaarheid van een aantal onderwerpen.

1999

- 99/01 *Kuindersma, W.* (red). Realisatie EHS. Intern achtergronddocument bij de Natuurbalans 1999 voor de onderdelen Begrenzing en realisatie EHS, Strategische Groenprojecten, Landinrichting, Compensatiebeginsel en Bufferbeleid.

- 99/02 *Prins, A.H., T. van der Sluis en R.M.A. Wegman.* Begrenzing van beekdalen in de Ecologische hoofdstructuur.; De relatie met biodiversiteit van planten.
- 99/03 *Dijkstra, H.* Landschap in de natuurbalans 1999.
- 99/04 *Ligthart, S.* Bescherming van natuurgebieden, nationale en internationale instrumenten.; Intern achtergronddocument bij de Natuurbalans 1999.
- 99/05 *Higler, B & S. Semmekrot.* Verkennende studie graadmeter natuurwaarde laagveenwateren
- 99/06 *Neven, I. K. Volker & B. van de Ploeg.* Tussenrapportage van een exploratief onderzoek naar de indicering van het concept maatschappelijk draagvlak voor de natuur.
- 99/07 *Wijk, H. van & H. van Blitterswijk.* Achtergronddocument bij de Natuurbalans 1999.
- 99/08 *Kuindersma, W.* Beleidsvaluatie voor de Natuurbalans; Een handleiding voor medewerkers aan de Natuurbalans.
- 99/09 *Hinssen, P. J. Luijt & L. de Savornin Lohman.* Het meten van effectiviteit door het Natuurplanbureau; Enkele overwegingen.
- 99/10 *Koolstra, B.J.H., G.W.W. Wameling & V. Joosten.* Modelkoppeling en –aanpassing SMART/SUMO – LARCH; Modelkoppeling en aanpassing ten behoeve van integratie in de natuurplanner in het kader van het project Graadmeters Natuurwaarde Terrestrisch.
- 99/11 *Koolstra, B.J.H., R.J.F. Bugter, J.P. Chardon, C.J. Grashof, J.D. van Kuijk, R.M.G. Kwak, A.A. Mabelis, R. Pouwels & P.A.Slim.* Graadmeter natuurwaarde terrestrisch; Verslaglegging van de uitgevoerde werkzaamheden.
- 99/12 *Wijk, M.N. van, J.G.de Molenaar & J.J. de Jong.* Beheer als strategie; Een eerste aanzet tot ontwikkelen van een graadmeter beheer (tussenrapportage).
- 99/13 *Kuindersma, W. & M.Pleijte.* Naar nieuwe vormen van beleidsvaluatie voor het Natuurplanbureau?; Een overzicht van evaluatiemethoden en de toepasbaarheid daarvan.
- 99/14 *Kuindersma, W, M. Pleijte & M.L.A. Prüst.* Leemtes in de beleidsvaluatie natuurbalansen ingevuld?; Een verkenning van de mogelijkheden om enkele leemtes in het evaluatiedeel van de Natuurbalans op te vullen.
- 99/15 *Hinssen, P.J.W. & H. Dijkstra.* Onderbouwende programma's; de resultaten van 1999 en de plannen voor 2000. Inventarisatie van projecten en de betekenis van de resultaten daaruit voor producten van het Natuurplanbureau
- 99/16 *Mulder, M. Wijnen & E.Bos.* Uitgaven, kosten en baten van natuur; Inventarisatie van de rijksuitgave aan natuur, bos en landschap en toepassing van maatschappelijke kosten-batenanalyses bij natuurbeleidsverkenning.
- 99/17 *Kalkhoven, J.T.R., H.A.M. Meeuwssen & S.A.M. van Rooij.* Omzetting typologie Basiskaart Natuur 2020 naar typologie Begroeiingstypenkaart
- 99/18 *Schmidt, A.M., M. van Heusden & C.J. de Zeeuw.* Tussenresultaten project Informatielogistiek Natuurplanbureau
- 99/19 *Buijs, A.E., M.H. Jacobs, P.J.F.M. Verweij & S. de Vries.* Graadmeters beleving; theoretische uitwerking en validatie van het begrip 'afwisseling'
- 99/20 *Farjon, H. J.D. Bulens, M. van Eupen, K.Schotten & C. de Zeeuw.* Plangenerator voor natuur-scenario's; ontwerp en verkenning van de technische mogelijkheden van de Ruimtescanner
- 99/21 *Berg, A.E. van den.* Graadmeters beleving: Horizonvervuiling (*vervallen*)

2000

- 00/01 *Sluis, Th. Van der.* Natuur over de grens; functionele relaties tussen natuur in Nederland en natuurgebieden in grensregio's
- 00/02 *Goossen, C.M., F. Langers & S. de Vries.* Recreatie en geluidbelasting in 1995 en 2030; onderzoek voor Milieuverkenning 5
- 00/03 *Kelholt, H.J & B. Koole.* N-footprint 1980 – 1997, doorkijk 2030
- 00/04 *Broekmeyer, M.E.A., R.P.B. Foppen, L.W.G. Higler, F.J.J. Niewold, A.T.C. Bosveld, R.P.H. Snep, R.J.F. Bugter & C.C. Vos.* Semi-kwantitatieve beoordeling van effecten van milieu op natuur

- 00/05 *Broekmeyer, M.E.A. (samenstelling)*. Stroom- en rekenschema's 1^e fase VijNo thema natuur. Bijlagerapport voor de bouwsteen natuur en de indicatoren natuurkwaliteit, landschapskwaliteit en confrontatie recreatievraag en –aanbod
- 00/06 *Vegte, J.W. van de & E. Turnhout*. De maat van de natuur; een onderzoek naar waarderingsgrondslagen in graadmeters voor natuur
- 00/07 *Kuindersma, W., M.A. Hoogstra & E.E.M. Verbij*. Realisatie Ecologische Hoofdstructuur 2000. Achtergronddocument bij hoofdstuk 4 van de Natuurbalans 2000
- 00/08 *Kuindersma, W. & E.E.M. Verbij*. Realisatie van groen in de Randstad. Achtergronddocument bij hoofdstuk 9 van de Natuurbalans 2000
- 00/09 *Van Wijk, M.N., M.A. Hoogstra & E.E.M. Verbij*. Signalen over natuur en landschap. Achtergronddocument bij hoofdstuk 2 van de Natuurbalans 2000
- 00/10 *Van Wijk, M.N. & H. van Blitterswijk*. Evaluatie van het bosbeleid. Achtergronddocument bij hoofdstuk 5 van de Natuurbalans 2000
- 00/11 *Veeneklaas, F.R. & B. van der Ploeg*. Trendbreuken in de landbouw. Achtergrondrapport project VIJNO-toets van het Milieu- en Natuurplanbureau voor de Vijfde Nota Ruimtelijke Ordening
- 00/12 *Schaminée, J.H.J. & N.A.C. Smits*. Kwantitatieve veranderingen in de vegetatie van drie biotopen (laagveenwateren, heide en schraalgraslanden) voor zeldzaamheid en voedselrijkdom over de periodes 1930-1950 (referentie), 1980-1990 en 1990-2000. Achtergronddocument bij de Natuurbalans 2000
- 00/13 *Willemen, J.P.M. & A.M. Schmidt*. Datacatalogus. Eerste inventarisatie van geo-data beschikbaar voor het Natuurplanbureau
- 00/14 *Klijn, J.A.* Landbouw, natuur en landschap in Nederland; een voorverkenning voor de Natuurverkenning 2
- 00/15 *Klijn, J.A.* Landschap in Natuurplanbureau-producten: een mental map en onderzoeksaanbevelingen
- 00/16 *Elbersen, B., R. Jongman, S. Mûcher, B. Pedrolì & P. Smeets*. Internationale ruimtelijke strategie
- 00/17 *Berends, H, E den Belder, N. Dankers & M.J. Schelhaas*. Een multidisciplinaire benadering van de gebruikswaarde van natuur; verkenning van een methode om ontwikkelingsopties voor (stukken) natuur te beoordelen

2001

- 01/01 *Jansen, S. m.m.v. R. P.H. Snep, Y.R. Hoogeveen & C. M. Goossen*. Natuur in en om de stad
- 01/02 *Baveco, H., J.C.A.M. Bervaes & J. Vreke*. Advies over de ontwikkeling van modellen voor het Natuurplanbureau
- 01/03 *Zouwen, M. van der & J. van Tatenhove*. Implementatie van Europees natuurbeleid in Nederland
- 01/04 *Sanders, M.E. & A.H. Prins*. Provinciaal natuurbeleid: kwaliteitsdoelen voor de Ecologische Hoofdstructuur
- 01/05 *Reijnen, M.J.S.M.. & R. van Oostenbrugge*. Wetenschappelijke review van SMART-MOVE. Onderdeel van het kern-instrumentarium van het Natuurplanbureau
- 01/06 *Bruchem, C. van*. Stuwende schaarste. Over de drijvende kracht achter de ontwikkeling van de agrarische sector
- 01/07 *Berkhout, P., G. Migchels & A.K. van der Werf*. Te hooi en te gras. Verkenning naar ontwikkelingen in de grondgebonden veehouderij en gevolgen hiervan voor natuur en landschap
- 01/08 *Backus, G.B.C.* Parels in de Peel. Intensieve veehouderij en natuur in Nederland Plattelandstad
- 01/09 *Salz, P.* Requiem voor de visserij in Vis Mineur
- 01/10 *Smit, A.B.* Ruimte voor akkers en tuinen, bomen en bollen. Verkenning naar ontwikkelingen in de akkerbouw en opengrondstuinbouw en effecten hiervan op natuur en landschap
- 01/11 *Bouwma, I.M., J.A. Klijn & G.B.M. Pedrolì*. Voorstudies Natuurverkenningen 2002 – onderdeel internationaal. Deel A: Europees beleid, wetgeving en financiële middelen, nu en in de toekomst; Deel B: Verkenning internationale waarden Nederlandse natuur en landschap
- 01/12 *Oerlemans, N., J.A. Guldemon & E van Well*. Agrarische natuurverenigingen in opkomst. Een eerste verkenning naar natuurbeheeractiviteiten van agrarische natuurverenigingen
- 01/13 *Koster, A., A. Oosterbaan & J.H. Spijker*. Ontwikkeling van natuur in de Nederlandse steden

- 01/14 *Bos, E.J. & J.M. Vleugel (eindred).* Uitgaven aan natuur door Rijk, provincies, lagere overheden, particulieren en de EU
- 01/15 *Oostenbrugge, R., F.J.P. van den Bosch & K.M. Sollart.* Natuurbalans 2001: enquête resultaten provincies
- 01/16 *Bouwma, I.M.* Programma Internationaal Natuurbeheer 1996 – 2000. Doelen & besteding
- 01/17 *Jonkhof, J.F. & M.P. Wijermans.* De Deltametropool: een grenzeloos parklandschap!
- 01/18 *Jonkhof, J.F. & W. Timmermans m.m.v. J. Borsboom-van Beurden & L. Crommentuijn.* Groen wonen tussen stad en land
- 01/19 *Keuren, A, H. Houweling & J.G. Nienhuis.* EHS 2000. Technische achtergronden bij de bestanden van de Ecologische Hoofdstructuur
- 01/20 *Veldkamp, B., A. Keuren, J.G. Nienhuis & H. Houweling.* EHS 2001. Technische achtergronden bij de bestanden van de Ecologische Hoofdstructuur
- 01/21 *Koole, B., J. Luijt & M.J. Voskuilen.* Grondmarkt en grondgebruik. Een scenariostudie voor Natuurverkenning 2

2002

- 02/01 *Berg, A.E. van den, M.H.I. Bloemmen, T.A. de Boer & J. Roos-Klein Lankhorst.* De beleving van watertypen. Literatuuroverzicht en validatie van de indicator 'water' uit het BelevingsGIS
- 02/02 *Geertsema, W.* Het belang van groenblauwe dooradering voor natuur en landschap. Achtergronddocument Natuurbalans 2002
- 02/03 *Sanders, M.E.* Beleidsevaluatie Agrarisch Natuurbeheer. Voortgang, knelpunten en effectiviteit
- 02/04 *Opdam, P.F.M.* Natuurbeleid, biodiversiteit en EHS: doen we het wel goed?
- 02/05 *Veer, M. & M. van Middelkoop.* Mensen en de natuur; recreatief gebruik van natuur en landschap
- 02/06 *Kuindersma, W., H.M.P. Capelle, R.C. van Apeldoorn & W.W. Buunk.* Bescherming natuurgebieden en soorten in Nederland vanaf 2002
- 02/07 *Sival, F.P., A. van Hinsberg, P.C. Jansen, D.J. van de Hoek & M. Esbroek.* Overlevingsplan Bos en Natuur. Achtergronddocument bij Natuurbalans 2001
- 02/08 *Roos-Klein Lankhorst, J., A.E. Buijs, A.E. van den Berg, M.H.I. Bloemmen, S. de Vries, C. Schuiling & A.J. Griffioen.* BelevingsGIS versie februari 2002. Hoofddektst (met bijlagen op CD-rom)
- 02/09 *Oostenbrugge, R. van, E.A. van der Grift, B.S.J. Nijhof, P.F.M. Opdam & M.J.S.M. Reijnen (red).* Levensvatbaarheid populaties. Achtergronddocument bij de Natuurbalans 2002
- 02/10 *Koomen, A.J.M. & T. Wejschede.* Evaluatie landschapsbeleid voor de Natuurbalans 2002. De betekenis van SGR2 voor de bescherming van landschappen en de stand van zaken in de WCL-gebieden, Belvedere/Unesco-gebieden en bij de Proeftuinen
- 02/11 *Balduik, C.A., H. Leneman & E. Gerritsen.* Natuurbeleid en verbreding. Achtergrond en opgaven
- 02/12 *Bloemmen, M.H.I., A.E. Buijs & S. de Vries.* De beleving van reliëf; Literatuuroverzicht en validatie van de indicator 'reliëf' uit het belevingsGIS
- 02/13 *Beintema, A.J.* De rol van Nederlands beleid in de internationale bescherming van trekkende watervogels
- 02/14 *Reijnen, M.J.S.M., J.T.R. Kalkhoven & J. Dirksen.* Graadmeter doelrealisatie EHS. Verkenning van praktisch toepasbare opties.
- 02/15 *Willemsen, J.P.M. & A.M. Schmidt.* Kernbestanden Natuurplanbureau. Overzicht van ruimtelijke gegevensbestanden geïnventariseerd voor het Natuurplanbureau
- 02/16 *Koomen, A.J.M.* Verkenning van de samenhang tussen aardkunde en historische geografie. Een verkenning op basis van de landelijke digitale bestanden AKIS en HISTLAND

2003

- 03/01 *Winsum-Westra, M. van, m.m.v. A.E van den Berg, A.E. Buijs & en J.Vreke* Meetproblematiek natuurhouding. Problemen bij en suggesties voor het meten van de natuurhouding van actoren
- 03/02 *Balduik, C.* Bestuurlijke trends. Beleidsdocumentanalyse naar veranderingen in percepties over sturing bij het Ministerie van LNV

- 03/03 *Klostermann, J.E.M.* Bestuurlijke evaluatie van beleid voor zoet-zout overgangen. Achtergronddocument Natuurbalans 2003
- 03/04 *Leneman, H.* Natuurkosten; Verslag van werkzaamheden maart tot juli 2003
- 03/05 *Schmidt, A.M., L. Kooistra, J.G. Nienhuis en O. Knol.* Duurzame Informatievoorziening Natuurplanbureau; Stand van zaken januari 2003
- 03/06 *Spijker, J.J., M.J. Strookman, E.A. de Vries & H.C.J. Vrolijk.* Stedelijk groen onder de loep. Verkenning naar de mogelijkheden van de Databank Gemeentelijk Groenbeheer als informatiebron voor het Milieu- en Natuurplanbureau
- 03/07 *Balduk, C.* 'De Betrouwbare Overheid'; Maatschappelijk vertrouwen in de overheid
- 03/08 *Luttik, J., B. van der Ploeg, J. van den Berg, M.J.S.M. Reijnen & M.E. Sanders.* Landbouw Natuurlijk; over het meten van natuurkwaliteit in agrarisch gebied
- 03/09 *Beek, A.J.C.M. van, J.T. Kalkhoven, G. Mighels, A.J. Visser & C. Wierda.* Koppelingen tussen landbouw & natuur; een scenariostudie naar de interacties tussen landbouw en natuur bij ontwikkelingen op basis van Business as Usual in 2030
- 03/10 *Kirsten, U., M.J.S.M. Reijnen, J. Vreke & R.J.H.G. Henkens* Mobiliteit en effecten op natuur
- 03/11 *Vreke, J. (red), R.C. van Apeldoorn, T.C. Klok, C.D.M. Steuten, F.R. Veeneklaas* Economische KoSTen en Ecologisch Resultaat (EKSTER); Verslag van werkzaamheden juni 2002 – juni 2003
- 03/12 *Jókövi, E.M. & J. Luttik* Rood en groen; Het combineren van verstedelijking en natuur in de praktijk
- 03/13 *Gijzen, J.J.C., R.I. van Dam & A.H. Prins.* Natuurcompensatie; Hoe werkt het in de praktijk?
- 03/14 *Broekmeyer, M.E.A., F.G.W.A. Ottburg & F.H. Kistenkas.* Flora- en faunawet; Toepassing van artikel 75 in de praktijk
- 03/15 *Luijt, J., J.W. Kuhlman & J. Pilkes.* Agrarische grondprijzen onder stedelijke druk; stedelijke optiewaarde en agrarische gebruikswaarde afhankelijk van ligging
- 03/16 *Sanders, M.E., H. van Blitterswijk, H.F. Huiskes, M.N. van Wijk & A. Blankena.* Beleidsevaluatie agrarisch en particulier natuurbeheer voor de Natuurbalans 2003; waarin: particulareren in samenwerkingsverbanden met terreinbeherende organisaties
- 03/17 *Jellema, A & S. de Vries* Towards an indicator for recreational use of nature: modelling car-born visits to forests and nature areas (FORVISITS)
- 03/18 *Vries, S. de, M. Hoogerwerf & W.J. de Regt.* Beschrijving van en gevoeligheidsanalyses voor het recreatiemodel AVANAR; de bruikbaarheid van het model Afstemming Vraag Aanbod Natuur Als Recreatieruimte (AVANAR) als instrument voor MNP-doeleinden
- 03/19 *Sollart, K.M. m.m.v. M.A.G. Hinssen* Draaiboek Natuurbalans
- 03/20 *Verweij, P.J.F.M. & L. Kooistra.* Advies vervanging EIONet door webfolders
- 03/21 *Reijnen, M.J.S.M., A. van Hinsberg, R.Pouwels, S. van Tol, J.Dirksens & E.A. van der Grift.* Evaluatie doelrealisatie EHS met de graadmeter Natuurwaarde. Voortgangsrapportage 2003
- 03/22 *Koomen, A. & T. Weijsschede.* Landschap en landschapsbeleid voor de Natuurbalans 2003
- 03/23 *Leneman, H., A. Gaaff & J.A. Boone.* Natuurkosten; Verslag van werkzaamheden juli tot december 2003
- 03/24 *Geertsema, W., I.M. Bouwma, W.P. Daamen & H.A.M. Meeuwssen.* Evaluatie beleid EHS en VHR-gebieden. Achtergrondrapportage bij de Natuurbalans 2003
- 03/25 *Oostenbrugge, R. van, W. Geertsema & M.J.S.M. Reijnen.* Beleidswijzigingen EHS. Achtergrondrapportage bij de Natuurbalans 2003
- 03/26 *Langers, F & J. Vreke.* Het meten van natuurbesef. Ontwikkeling van een natuurbesefschaal voor de Nederlandse bevolking
- 03/27 *Willemsen, J.P.M. & L. Kooistra.* Kernbestanden Natuurplanbureau. Overzicht van ruimtelijke gegevens geïnventariseerd in 2003
- 03/28 *Gies, E.* Bouwen op het platteland. Ontwikkeling bebouwing stedendriehoek Apeldoorn – Deventer – Zutphen 1970 – 2000
- 03/29 *Henkens, R.J.H.G., R. Jochem, D.A. Jonkers, J.G. de Molenaar, R. Pouwels, M.J.S.M. Reijnen, P.A.M. Visschedijk, S. de Vries.* Verkenning van het effect van recreatie op broedvogels; literatuurstudie en koppeling modellen FORVISITS en LARCH

- 03/30 *Gaaff, A., E.J. Bos, L. Jans, J.J. de Jong & B.Koole.* Kosteneffectiviteit; case-studies voor de Natuurbalans 2003
- 03/31 *Brink, J.C., K.H.M. van Bommel, J.B. Latour, S.S.H. Ligthart, T. van Rheenen & E. G. Steingröver* Kosteneffectiviteit natuurbeleid: Methodiekontwikkeling; Tussenrapportage 2003
- 03/32 *Turnhout, E.* Een brug over de kloof. Het Natuurplanbureau en de relatie tussen kennis en beleid
- 03/33 *Baveco, H.* Ecologische netwerkanalyse; een verkenning gericht op toepassingen voor het Natuurplanbureau
- 03/34 *Nijhof, B.S.J., J.J. de Jong, H.W.B. Bredenoord, B. de Knegt, J.J.C. Gijsen, M. P. van Veen, T. van Rheenen & S.S.H. Ligthart.* Kosteneffectiviteit natuurbeleid: Bruikbaarheid van gebiedsanalyses
- 03/35 *Ligthart, S.S.H. & T. van Rheenen.* Kosteneffectiviteit natuurbeleid: Integrale tussenrapportage 2003

2004

- 04/01 *Houweling, H, G.H.P. Dirkx, T.J. de Koeijer, S.S.H. Ligthart & J. Wiertz.* Onderbouwend onderzoek voor de Natuurplanbureau-functie van het MNP. Vraagarticulatie 2005