

Onderbouwing en uitbreiding van het kennisysteem LARCH

Dispersievermogen, lokale populatie afstand en duurzaamheid van lokale populaties

A. G. M. Schotman

Alterra-Rapport 213

Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen, 2002

REFERAAT

A.G.M. Schotman, 2002. *Onderbouwing en uitbreiding van het kennisstelsel LARCH, dispersievermogen, locale populatie afstand en duurzaamheid van locale populaties*. Wageningen, Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte. Alterra-rapport 213. 97 blz.; 16 fig.; 15 tab.; 99 ref.

Het LARCH-model is een onderdeel van het instrumentarium van Alterra voor toepassing van ruimtelijk ecologische kennis. Dit rapport beschrijft een deel van de ontwikkeling en onderbouwing van LARCH aan de hand van gegevens van één soort: de boomklever (*Sitta europaea*). Het bevat een onderbouwing voor de norm 'netwerk afstand' – nodig voor het begrenzen van habitat netwerken – op basis van het dispersievermogen van een soort. Het bevat een onderbouwing van de norm 'locale populatie afstand', nodig voor het begrenzen van netwerken. Tenslotte bevat het een hoofdstuk over de mogelijkheden en de wenselijkheid van het uitbreiden van de uitvoer van LARCH met 'de duurzaamheid van locale populaties', naast de bestaande uitvoer 'de duurzaamheid van netwerkpopulaties'.

Trefwoorden: boomklever, dispersie, duurzaamheid, kennisstelsel, locale populaties, ruimtelijke samenhang, sleutelgebied, sleutelpopulatie, Twente, versnippering

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door €18,- over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 213. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2002 Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte,
Postbus 47, NL-6700 AA Wageningen.
Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: postkamer@alterra.wag-ur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden veelevoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Inhoud

Woord vooraf	5
Samenvatting	7
Summary	11
1 Inleiding	15
1.1 Aanleiding	15
1.2 Onderbouwing van normen	17
1.3 Uitbreiding van LARCH	19
1.4 Afbakening en leeswijzer	20
2 Theoretisch kader en uitleg van LARCH	23
2.1 Ruimtelijke aspecten van populatie-ecologie	23
2.1.1 Habitatkwaliteit	23
2.1.2 Populaties zijn dynamisch	24
2.1.3 Dispersie en plaatstrouw	25
2.2 Versnippering	25
2.2.1 Habitatieilanden en metapopulaties	26
2.2.2 Habitatplekken en lokale populaties	26
2.2.3 Duurzaamheid	27
2.2.4 Ruimtelijke samenhang	27
2.3 Modellen voor de toepassing van ruimtelijk ecologische kennis	28
2.3.1 Statistische modellen	28
2.3.2 Simulatiemodellen	29
2.3.3 Kennis- en expertsystemen	30
2.3.4 Beslissingsondersteunende systemen	30
2.4 LARCH is een kennissysteem	30
2.4.1 Hoe werkt LARCH?	31
2.4.2 De behoefte aan onderbouwing van normen in LARCH	33
3 Beschrijving van het dispersievermogen	35
3.1 Methode	35
3.1.1 De dispersieparameter 'alfa'	36
3.1.2 'Alfa' schatten met behulp van dispersiewaarnemingen	37
3.1.3 'Alfa' schatten met behulp van regressiemodellen	38
3.2 Alfa op basis van dispersiewaarnemingen	40
3.2.1 Resultaten analyse dispersiewaarnemingen uit gebiedsstudies	40
3.2.2 Resultaten analyse dispersie op basis van ringmeldingen	41
3.2.3 Discussie alfa op basis van dispersiewaarnemingen	43
3.3 Alfa op basis van regressiemodellen	46
3.3.1 Resultaten analyse model voor de bezetting van territoria	46
3.3.2 Resultaten analyse model voor Noordwest-Europa	47
3.3.3 Discussie alfa op basis van regressiemodellen.	47
3.4 Algemene discussie en conclusies over het dispersievermogen	48

4	Onderbouwing van de norm: 'locale populatie afstand'	51
4.1	Materiaal en methode	52
4.2	Significantie van 'locale populaties'	56
4.3	Drempelwaarde voor onderlinge afstand als de 'locale populatie afstand'	57
4.4	Discussie	58
5	Verkenning van een uitbreidingsmogelijkheid van LARCH	61
5.1	Naar 'duurzaamheid van lokale populaties' als uitvoer	61
5.2	Materiaal en methode	63
5.2.1	Data en methode voor model Twente	63
5.2.2	Data en methode voor model Noordwest-Europa	65
5.2.3	Selectie beste model	67
5.2.4	Beoordeling bruikbaarheid beste model	67
5.3	Regressiemodellen voor de bezetting van habitatplekken	68
5.3.1	Model op basis van de bezetting van territoria in Twente.	68
5.3.2	Regressiemodel voor Noordwest-Europa	69
5.3.3	Beste model voor de bezettingskans van habitatplekken.	71
5.3.4	De bruikbaarheid van het beste model in LARCH	72
5.4	Discussie	74
6	Reflectie, conclusies en aanbevelingen	77
6.1	Conclusies	77
6.1.1	Dispersievermogen en netwerkaafstand	77
6.1.2	De locale populatie afstand	78
6.1.3	Uitbreiding van LARCH	78
6.2	Is LARCH nu voldoende onderbouwd?	79
6.3	Het beschrijven van de duurzaamheid van lokale populaties	83
6.4	Aanbevelingen	84
	Literatuur	85
	Bijlagen	
I	Verdeling van de waarnemingen voor Noordwest-Europese model	93
II	Verdeling van de waarnemingen voor Twentse model	95

Woord vooraf

Dit rapport is bedoeld als achtergronddocument voor het kennissysteem LARCH. Enerzijds is het een verantwoording en documentatie van de wijze waarop dit kennissysteem en normen hiervoor tot stand komen. Anderzijds is het bedoeld als informatiebron voor hen die met LARCH (willen) werken of de resultaten gebruiken. Het rapport gaat diep in op de ontwikkeling van LARCH voor één soort: de boomklever. Deze soort dient als voorbeeldsoort. Het kennissysteem LARCH werkt met soorten, maar is bedoeld als hulpmiddel voor het toepassen van ruimtelijk ecologische kennis in het algemeen. Zij die niet vertrouwd zijn met deze problematiek wordt aangeraden eerst hoofdstuk twee 'het theoretisch kader' te lezen en de leeswijzer te raadplegen.

Het onderzoek werd uitgevoerd in het kader van het programma 'Biodiversiteit' in opdracht van de Directie Wetenschap en Kennis van het Ministerie voor Landbouw, Natuurbeheer en Visserij. Als zodanig was het onderdeel van het project 'Normen en richtlijnen'.

Dit rapport is geen gewoon Alterra-rapport, het is tevens bedoeld als 'Masters thesis' in het kader van de tweede fase van de deeltijdopleiding 'MSc Land & Water management' aan de Internationale Agrarische Hogeschool Larenstein te Velp.

Dit rapport had niet geschreven kunnen worden zonder de hulp van velen. Op de eerste plaats wil ik diegene bedanken die meegeholpen hebben met het aandragen van dispersie-, inventarisatiegegevens en ideeën over de boomklever en mogelijke effecten van versnippering: Frank Adriaensen, Paul Bellamy, Bas van den Bogaard, Arjan Bunt, Arend-Jan van Dijk, Bodil Enoksson, Ruud Foppen, Lars Gabrielsen, Mireille de Heer, Shelley Hinsley, Fred Hustings, Max Klasberg, Jan Komdeur, Frank van Langevelde, Pim Leemreide, Eric Matthysen, Bouna van Noorden, Paul Opdam, Wim Ozinga, Frans Post, Kees van Scharenburg, Henk Sierdsema, Ida Spronk, Harold Steendam, Paul Voskamp en Dirk Zoetebier. Op de tweede plaats bedank ik Paul Chardon, Harm Houweling, Rene Jochem, Martin de Jong, Harold Kuipers, Henk Meeuwsen en Rogier Pouwels voor hun ideeën en hulp bij analyses, programmeer- en Giswerk, etc. Statistische adviezen werden verleend door Paul Goedhart en Cajo ter Braak. Anton Schotman leverde als 'geïnteresseerde leek' waardevol commentaar op het conceptrapport. Theo van de Sluis verbeterde de summary.

De projectleiding was in handen van Jana Verboom en Rien Reijnen. De begeleiding vanuit Larenstein werd verzorgd door Dick van Dorp en Jan Palthe. En last but not least bedank ik de overige ondersteuning vanuit Alterra en het 'thuisfront'.

Samenvatting

Behoud van biodiversiteit is een maatschappelijke doelstelling die in het natuurbeleid is verankerd. Intensivering van het landgebruik en achteruitgang van de milieukwaliteit zorgen er echter voor dat ondanks de inspanningen van overheid en particulieren verlies van biodiversiteit optreedt. Eén van de oorzaken is versnippering van leefgebieden van planten en diersoorten.

Versnippering is een probleem voor soorten met een gering kolonisatievermogen. Het kolonisatievermogen wordt vooral bepaald door het dispersievermogen van een soort, dat doorgaans alleen groot is bij soorten gebonden aan van nature versnipperd leefgebied en die leven in netwerken van lokale populaties. Om te zorgen dat door versnippering bedreigde soorten ook kunnen overleven in ons cultuurlandschap, moeten we voor zo veel mogelijk soorten de inrichting van het landschap verbeteren door het vergroten en verbinden van leefgebieden.

Hiervoor is toepassing noodzakelijk van ruimtelijk ecologische kennis. Alterra heeft zulke kennis geoperationaliseerd in het kennissysteem LARCH, dat werkt met beslisregels en normen. Deze normen moeten goed worden onderbouwd en dit moet goed worden gedocumenteerd. Voor de normen 'netwerkafstand' - de norm voor het begrenzen van netwerken op basis van het dispersievermogen - en de 'locale populatie afstand' - de norm voor het begrenzen van lokale populaties - is dat nog niet gebeurd. Onderbouwing van deze twee normen is het eerste doel van dit onderzoek.

LARCH doet een uitspraak over het duurzaam voortbestaan van (potentiële) netwerkpopulaties. Waarbij duurzaam is gedefinieerd als een kans op overleven groter dan 95 procent in honderd jaar. Sommige netwerken zijn echter zo uitgestrekt, dat de uitspraak van LARCH te weinig zeggingskracht heeft, op netwerkniveau, noch op lokaal niveau. Overwogen wordt om LARCH uit te breiden met een uitspraak over de duurzaamheid van de afzonderlijke lokale populaties in het netwerk. Het tweede doel van dit onderzoek is te verkennen of dat mogelijk is en of een dergelijke uitbreiding de gewenste meerwaarde oplevert.

Hoofdstuk twee gaat dieper in op ruimtelijke aspecten van de populatie-ecologie, op het probleem van versnippering van leefgebieden, op modellen voor de toepassing van ruimtelijk ecologische kennis en op het kennissysteem LARCH. Dit hoofdstuk is vooral bedoeld voor lezers die niet vertrouwd zijn met de in dit rapport behandelde problematiek.

In hoofdstuk drie wordt de netwerkafstand, of eigenlijk het dispersievermogen, onderbouwd met behulp van twee methoden en voor elke methode twee soorten gegevens: ten eerste met behulp van twee soorten dispersiewaarnemingen uit de literatuur – doelgericht verzamelde dispersiewaarnemingen en toevallige meldingen van geringde vogels – en ten tweede met behulp van verspreidingsgegevens van de

boomklever (*Sitta europaea*) uit Twente en uit een verzameling gebieden in Noordwest-Europa. Deze twee sets verspreidingsgegevens worden ook gebruikt in hoofdstuk vier en vijf. De boomklever is gebonden aan oud loofbos en dient als voorbeeldsoort. De vragen zijn: wat is de beste netwerkaafstand? Welke methode om deze te bepalen is het meest geschikt en wat is de betrouwbaarheid van de uitkomst voor de boomklever en overeenkomstige soorten in het algemeen?

Het dispersievermogen van een soort wordt beschreven met de parameter 'alfa'. Al met al is er veel onzekerheid over de beste schatting voor alfa op basis van dispersiewaarnemingen omdat: de kwantitatieve verhouding tussen gewone dispersie - vooral beschreven in gebiedsstudies - en dispersie over lange afstand - vooral beschreven met ringmeldingen - niet bekend is en omdat weinig bekend is over de invloed van de habitatkwaliteit en landschap op dispersie. Bij de bezetting van territoria in Twente lijken de invloed van lokale dispersie en lokale populatieprocessen te overheersen. Voor het overleven van netwerkpopulaties en dus voor de netwerkaafstand zijn deze waarschijnlijk minder van belang. Uit de verspreiding van de boomklever over habitatplekken in verschillende gebieden in Europa blijkt dat de soort, ondanks het goede dispersievermogen van een deel van de jongen in een deel van de jaren - soms legt 50% van de jongen tenminste 5 km af - toch problemen heeft met de versnippering van het leefgebied. Dit kan voor een deel nauwlijng zijn: de soort heeft zich mogelijk nog niet aangepast aan de uitbreiding van het leefgebied in de afgelopen eeuw. Het is ook mogelijk dat de oorzaak ligt in verschillen in dispersiegedrag van gebied tot gebied of in de kwaliteit van versnipperd leefgebied.

De schatting op basis van dispersiewaarnemingen, noch de analyse van verspreidingsgegevens levert afzonderlijk voldoende inzicht op in het dispersievermogen. Voor het schatten van een alfa (en dus een netwerkaafstand), zijn dus zowel systematisch verzamelde dispersiewaarnemingen nodig als analyses van verspreidingsgegevens. Voor het schatten van de duurzaamheid van boomkleverpopulaties in Nederland is 16 km (alfa 0,14) waarschijnlijk de beste netwerkaafstand. De netwerkaafstand in LARCH is niet snel even te onderbouwen voor een groot aantal soorten.

In hoofdstuk vier wordt, opnieuw voor de boomklever, de norm 'locale populatie afstand' onderbouwd met behulp van een regressiemodel voor de bezettingskans van territoria in Twente. De vraag is wat is de afstand van habitatplek tot habitatplek waarbij gesproken kan worden van afzonderlijke lokale populaties? Wat is de betrouwbaarheid van de uitkomst en wat de betekenis voor de gangbare norm in LARCH voor de boomklever en overeenkomstige soorten?

In het Twentse studiegebied met versnipperd habitat voor de boomklever zijn gemiddeld over elf jaren een groot aantal lokale populaties te onderscheiden, maar niet in jaren met een hoog populatieniveau afzonderlijk. De waarde van de lokale populatie afstand kan niet precies worden bepaald maar moet ergens tussen 100 en 200 m liggen. Deze norm is nu in LARCH voor vogels gebaseerd op de fusieafstanden die SOVON hanteert voor territoriumkarteringen. Voor de

boomklever leidt dit tot een te hoge waarde. Wellicht is de diameter van de gemiddelde homerange een betere vuistregel om voor vogelsoorten in LARCH de lokale populatie afstand te kiezen.

Het vijfde hoofdstuk behandelt de ontwikkeling en selectie van regressiemodellen die de duurzaamheid van lokale populaties beschrijven. Uitgangspunt is dat een habitatplek met een bezettingskans van 95% of meer in potentie een duurzame lokale populatie herbergt. Het beste model voor de bezettingskans van plekken kan worden gebruikt voor toepassing in LARCH. De belangrijkste vragen zijn: welke van de twee sets verspreidingsgegevens is het meest geschikt voor dit doel; zijn de uitkomsten van het beste model niet strijdig met bestaande uitspraken van LARCH en levert toepassing inderdaad een meerwaarde op?

De gegevens uit verschillende landschappen in Noordwest-Europa leveren het beste model voor de bezettingskans van habitatplekken op. LARCH en dit beste model zijn niet strijdig. Bij toepassing in LARCH zijn zoals verwacht veel meer duurzame plekken aan te wijzen, worden de zwakke plekken in habitatnetwerken zichtbaar - zelfs de kleinste - en wordt duidelijk hoe deze versterkt kunnen worden.

Met het via LARCH operationeel maken van de kennis over de duurzaamheid van netwerk- en lokale populaties worden echter nog niet alle ruimtelijk ecologische problemen zichtbaar gemaakt. Belangrijke aspecten van versnippering: o.a. randeffecten, niet optimale habitatselectie en ongepaardheid, die effect hebben op het (locale) populatieniveau worden genegeerd. Enerzijds betekent dit dat de verwachtingen van de gebruiker goed afgestemd moeten worden op wat het model werkelijk kan en doet, anderzijds kan het een leidraad zijn voor verbeteringen van het model. De behoefte aan dit soort kennis is groot.

Aanbevelingen:

- Herhaal en verbeter de gevoeligheidsanalyse van LARCH, maak een prioritering voor onderbouwing en onderzoek de noodzaak van een onzekerheidsanalyse;
- Onderbouw stuk voor stuk alle instelmogelijkheden en normen in LARCH voor zover dit nog niet is gedaan;
- Verbeter de kwaliteit van de begroeiingstypenkaart voor Nederland als invoer;
- Probeer binnen LARCH op een of andere manier recht te doen aan het dynamische karakter van dispersiegedrag en aan verschillen in dispersiegedrag;
- Onderzoek en onderbouw de relatie tussen de ruimtelijke samenhang en het kolonisatievermogen van soorten, b.v. als basis voor een betere manier om netwerken te begrenzen, of om helemaal geen netwerken en lokale populaties meer te hoeven beschrijven;
- Onderzoek wat de invloed is van habitatkwaliteit en landschap op het dispersiegedrag;
- Heroverweeg de definitie van een lokale populatie en overweeg een definitie op basis van de mate van uitwisseling;
- Onderzoek welke uitbreiding van LARCH nu het meest gewenst is en hoe dit het beste uitgevoerd kan worden;

- Ontwikkel (de) dynamische populatiemodellen (verder) voor o.a. onderbouwing van normen;
- Besteed bij de communicatie over versnippering meer aandacht aan lokale effecten van versnippering en aan de verzadiging van leefgebieden van soorten.

Summary

Maintenance of biodiversity is a public goal aimed for in spatial planning. Despite efforts of the government and NGOs biodiversity is still decreasing due to intensification of land use, habitat loss and decreasing environmental quality. A lot of these causes can be considered as 'habitat fragmentation'. Habitat fragmentation is a problem for species with a limited colonisation capacity. Colonisation capacity mainly is determined by dispersal capacity, which is normally only strong in species restricted to short-lived temporary (dynamic) habitat and living in local population networks. To ensure survival of threatened species with low dispersal capacity in fragmented landscapes we have to improve the configuration of habitat through enlarging and connecting small patches.

To assess if (fragments of) available habitat is large enough for species to survive, the landscape-ecological model LARCH (an acronym for: Landscape ecological Rules for the Configuration of Habitat) is used. LARCH is a tool to analyse and visualise the viability of local population networks (network populations, metapopulations) in a fragmented environment. LARCH is designed as an expert system, used for scenario analysis and policy evaluation.

LARCH works with rules and standards. These standards are based upon ecological research and must be well documented. For two standards this is not yet the case. These are: 'network distance', which is needed to distinguish 'network populations'; and 'local population distance' which is required to distinguish 'local populations'.

The output of LARCH is the 'persistence' of potential network populations. A population is defined here as persistent if the chance to survive a period of one hundred years exceeds 95 percent. However, some networks are so extended that persistence of the network population does not tell very much. It has been proposed to extend the output of LARCH with an assessment of persistence of the population on a local scale.

First aim of this study is the description and documentation of the network distance and population distance. The second goal is to investigate whether assessment of persistence on a local scale is possible and if this would improve the results of LARCH. The focal species for this study is the nuthatch (*Sitta europaea*), a locally common small bird and indicator species for species inhabiting old deciduous forest. It suffers from fragmentation because this type of habitat is rare and heavily fragmented in most parts of Europe. In this study it serves as an example of how to develop standards for other bird species.

The aims of this study are worked out in Chapter one. Chapter two deals with spatial aspects of ecology of populations, the problem of habitat fragmentation, application models and the knowledge and rule-based system LARCH. This is an introductory chapter for readers not familiar with the subject.

Chapter three handles the standard 'network distance' (in fact dispersal capacity) in two ways with two data sets for both methods. First, dispersal capacity is described based on dispersal data from literature. These data are divided in ring recoveries and dispersal data from defined areas. Second, it analyses nuthatch (*Sitta europaea*) distribution-data collected in Twente and a set of data from several areas in North-western Europe. These two data sets are also used in chapter four and five. The following questions are addressed: what is the best network distance; what method is most suitable for deriving an network distance and what is the accuracy of the network distance for the nuthatch and similar species?

Dispersal capacity is described with the parameter 'alfa' α which is defined on the basis of dispersal data. All together there is much uncertainty about the best estimate for alfa on the bases of observations of dispersal. Species dispersal studies mainly describe 'normal' dispersal over relative short distances, whereas ring recoveries mainly involve observations of long distance dispersal. The real quantitative ratio of these phenomena is unknown. Also about the effect of habitat quality and landscape on dispersal little is known. In Twente local dispersal and local population processes seem to prevail in the occupation of territories. Local processes are of less importance for the persistence of network populations. The alfa derived from these data therefore can not be used to calculate network distance. Distribution data of the nuthatch over several areas in Europe underpin that despite the occasional strong dispersal capacity of some juveniles – sometimes 50 percent of the juvenile's travel more than 5 kilometres – the species still has problems with habitat fragmentation. Perhaps this is only a delayed effect of the changes in habitat configuration (time-lag effect). It is also possible that the dispersal capacity differs from area to area or that there is something wrong with the quality of habitat fragments.

The methods to estimate dispersal on the basis of neither observations of dispersal, nor the analyses of the distribution of nuthatches separately, give enough insight to estimate alfa. Therefore both need to be combined. Presumably the best value for network distance for the nuthatch is 16 km (or $\alpha \sim 0.14$). It is not easy to find an accurate estimate for alfa for a large number of species.

In chapter four a method is worked out to calculate the 'local population distance' for the nuthatch. Regression models to analyse the effect of inter-patch distance on the occupation chance of territories in Twente are used to find an estimate for this standard. The question is: what is the distance from habitat patch tot habitat patch where one can distinguish a different local population; What is the accuracy of the outcome of this analysis and how can a standard be derived at for other species?

During eleven years of fieldwork on average a large number of local populations could be distinguished in Twente, but not in those years with a high population level separately. The value for 'local population distance' is estimated to be between 100 and 200 m. In LARCH for birds this standard is based upon the fusion distance for territory mapping by SOVON. For the nuthatch this leads to a too high estimate. Probably the diameter of the mean homerange is a better rule of thumb to estimate local population distance for birds.

In the fifth chapter a model for the persistence of local populations is presented. Starting point is that a habitat patch with an occupation chance exceeding 95 percent potentially harbours a persistent local population and that the best regression model for the occupation chance of habitat patches can be used for application in LARCH. Most important questions are: which data set is most suitable for this goal; is the outcome of this model not in contradiction with results of LARCH on the network level; and is there indeed a surplus value in implementation of this method?

The data from a number of different landscapes in Europe provide the best model for the occupation of habitat patches. LARCH and this model are not contradictory. Implementation in LARCH reveals, as expected, weak spots and a lot more persistent local populations. This can be of great help to find out how the persistence of network and local populations can be improved. However, even with implementation of persistence of local populations, LARCH does not take into account all negative effects of habitat fragmentation. Important local aspects as edge effects, not optimal habitat selection and lack of potential mating partners at the local level are neglected.

Recommendations:

- Improve the sensitivity analysis and describe and document all standards in LARCH, as far as this has not been done already;
- Improve the quality of vegetation maps that act as input for LARCH;
- Investigate the relationship between colonisation chance and the dispersal parameter 'spatial cohesion';
- Try to deal with spatial en temporal dynamics in dispersal behaviour in LARCH;
- Investigate whether it is possible to implement the 'metapopulation concept' without explicitly distinguishing network- and local populations;
- Investigate the correlation between dispersal behaviour and landscape characteristics;
- Reconsider the definition of 'local populations' carefully;
- Investigate from which extension LARCH will benefit most and how this can be implemented;
- Develop dynamic population models further to derive new values for standards;
- Pay more attention to local effects of habitat fragmentation and to the saturation of habitat.

1 Inleiding

1.1 Aanleiding

Doel van het natuurbeleid is behoud van biodiversiteit¹, maar desondanks staat overal de natuur onder druk door milieuverontreiniging, intensivering van het grondgebruik en verstedelijking². Het gevolg is dat het voortbestaan van veel soorten wordt bedreigd. Van de Europese avifauna bijvoorbeeld is 38% bedreigd. Dat zijn 195 soorten! Zestig procent daarvan leeft in agrarische cultuurlandschappen,³ dat als leefgebied voor soorten door intensief gebruik niet meer waardevol is, althans niet meer spontaan. Het voorkomen van soorten wordt steeds meer door doelgerichte maatregelen bepaald. In dit door de mens bepaalde landschap bestaan de leefgebieden vaak uit kleine snippers: het gevolg van een proces van versnippering door de eeuwen heen. Vrijwel alle aantastingen van natuur laten zich vertalen in de verspreiding van het leefgebied in het landschap, of te wel in versnippering. Deze versnippering nu heeft grote consequenties voor de overlevingskansen van soorten⁴.

In natuurlijke landschappen zijn de leefgebieden meestal groot en aaneengesloten en zijn de populaties over het algemeen duurzaam. Duurzaam wil zeggen: een grote kans op overleven over lange tijd. Bij soorten die niet leven in grote aaneengesloten populaties, onderscheiden landschapsecologen verschillende lokale populaties (oftewel deelpopulaties). Elke lokale populatie heeft een kans op uitsterven die kleiner is naarmate de omvang groter is. Voor sommige soorten is veelvuldig uitsterven van lokale populaties een natuurlijk verschijnsel. Zij compenseren dat door een sterk (her)kolonisatievermogen. Dit zijn vaak soorten die gebonden zijn aan dynamische biotopen. Er zijn ook soorten die als gevolg van versnippering in kwetsbare lokale populaties leven en die geen groot (her)kolonisatievermogen hebben. Zij zullen uitsterven, tenzij de inrichting van het landschap wordt verbeterd door het vergroten of verbinden van lokale populaties.

Voor een (her)kolonisatie zijn kolonisten nodig en voor kolonisten is dispersie nodig. Dispersie is de verplaatsing van een individu van een soort van geboortegebied naar een broedgebied of de verplaatsing van individuen van broedgebied naar broedgebied. Locale populaties die met elkaar 'in verbinding staan door dispersie' – individuen uitwisselen; een 'ruimtelijke relatie' hebben - vormen tezamen een netwerkpopulatie⁵. Ook in netwerken hebben lokale populaties, elk afzonderlijk, behalve de zeer grote, een aanzienlijke kans op uitsterven door toeval en milieufunctuaties. Wanneer in een netwerk altijd wel één of meer gebieden bezet zijn,

¹ LNV 2000, nota: Natuur voor Mensen, Mensen voor Natuur

² Natuurbalansen RIVM 1999, 2000 en 2001

³ Tucker 1994

⁴ Wiens 1989, Opdam & Hengeveld 1990, Enoksson *et al.* 1995, Hinsley *et al.* 1995, Mattysen & Currie 1996.

⁵ Een 'netwerkpopulatie' wordt ook wel 'metapopulatie' genoemd. Zie verder paragraaf 2.2.1 theoretisch kader.

is lokaal uitsterven niet zo erg, want dan kunnen lege gebieden vanuit de overgebleven populaties geherkoloniseerd worden. Dankzij dispersie kan de netwerkpopulatie als geheel langdurig overleven en dus duurzaam zijn.

Het dispersievermogen van een soort kan worden beschreven met de afstand die een soort kan afleggen en de barrières die ze met een redelijke overlevingskans kan nemen. Voor een soort die zich slechts gedurende korte tijd, langzaam en kruipend over de grond kan voorbewegen zijn er natuurlijk heel wat meer obstakels dan voor een snel en hoog vliegende soort met een groot uithoudingsvermogen. Een soort met het relatief grote dispersievermogen heeft nog niet automatisch een grotere overlevingskans. Het hangt van de mate van versnippering af, of het dispersievermogen toereikend is of niet. Immers, soorten die in grote populaties leven op een kleine oppervlakte sterven niet snel uit en hoeven niet te overleven door een groot dispersievermogen. Terwijl soorten met een groot dispersievermogen in zulke kwetsbare lokale populaties kunnen leven dat er nooit genoeg kolonisten geproduceerd kunnen worden om het hele netwerk duurzaam te laten overleven. Voor het kiezen van inrichtingsmaatregelen moet dus eerst worden vastgesteld of en zo ja welke soorten problemen hebben met versnippering. Oftewel, welke soorten hebben kleine lokale populaties die onvoldoende verbonden zijn met andere populaties.

De overheid wil maatregelen nemen om tenminste de biodiversiteit te behouden of te herstellen tot op het peil van 1982⁶. Dat kan in de versnipperde natuurgebieden van Nederland alleen maar door bij de bestemming en inrichting ook rekening te houden met het dispersievermogen (eigenlijk met 'de ruimtelijke relaties tussen lokale populaties') van bedreigde soorten. Dit is echter niet eenvoudig, omdat alle (groepen van) soorten verschillende problemen hebben en anders reageren op concrete maatregelen. Er is nooit één simpele maatregel die alle versnipperingproblemen oplost. Beschermingsmaatregelen kosten bovendien veel ruimte en geld, zodat de noodzaak en effectiviteit goed moeten worden onderbouwd.

Het effect van een maatregel op de verspreiding en het duurzaam voorkomen van een soort kan echter worden geschat met behulp van 'ruimtelijke ecologische' kennis. Alterra heeft het kennissysteem LARCH ontwikkeld voor de schatting van de duurzaamheid van populaties in netwerken. **LARCH** is een acroniem voor **L**andschapsecologische **A**nalyse en **R**ichtlijnen voor de **C**onfiguratie van **H**abitat. Het is een hulpmiddel voor de evaluatie van de inrichting van een landschap door beleidsmakers, landschapsplanners en onderzoekers van b.v. milieueffecten (Voor een toelichting en uitleg van LARCH zie paragraaf 2.4).

⁶ Ministerie van LNV 2000: nota: 'Natuur voor Mensen, Mensen voor Natuur'

1.2 Onderbouwing van normen

Het probleem in deze studie is tweeledig. Er is behoefte aan (verdere) onderbouwing van normen en aan een goede documentatie van de ontwikkeling van LARCH⁷. Deze vraag komt aan bod in paragraaf 1.2. Daarnaast is er behoefte aan verbetering en uitbreiding met nieuwe mogelijkheden, daarover gaat de volgende paragraaf (1.3).

LARCH werkt met beslisregels en normen. B.v.: als de totale omvang van een netwerk groter is dan * ha, dan biedt het plaats aan een duurzame populatie. De normen voor de duurzaamheid van netwerkpopulaties van vogelsoorten in LARCH zijn goed onderbouwd en gedocumenteerd. Onderbouwing van een norm wil zeggen: (schriftelijk) verantwoording afleggen over de gekozen waarde voor een norm voor een specifieke soort, maar ook over de daarvoor gekozen onderbouwingmethode en over de betrouwbaarheid van de waarde die als norm wordt gebruikt.

De normen voor het onderscheiden van netwerken: '*de netwerkafstand*'⁸ op basis van het dispersievermogen⁹, en de norm voor het onderscheiden van lokale populaties: de '*locale populatie afstand*' (ook wel '*fusieafstand*' genoemd) op basis van uitwisseling van individuen op lokaal niveau, zijn voor vogelsoorten nog niet goed onderbouwd. Het model LARCH is al wel operationeel voor bijna honderd vogelsoorten op basis van een vrij summiere verantwoording, maar een nadere onderbouwing is gewenst.

De netwerkafstand is gedefinieerd als de afstand (hemelsbreed) die 90% van de juveniele vogels op dispersie aflegt. Deze afstand kan worden berekend met een formule van Siefke (zie hoofdstuk 3) op basis van dispersiegegevens uit de literatuur. De betrouwbaarheid van de berekend afstand is meestal onbekend. Voor dezelfde soorten bestaan soms verschillende bronnen van dispersiegegevens die verschillende afstanden opleveren. De verschillen kunnen zijn ontstaan door verschillen in het herkomstgebied, in landschappen en in de jaren waaruit de gegevens afkomstig zijn¹⁰. Bij onderbouwing moet worden vastgelegd wat de gevolgen zijn en hoe daarmee wordt omgegaan.

In het concept van de netwerkpopulaties, waarop LARCH is gebaseerd, worden lokale populaties onderscheiden (voor een definitie, zie de inleiding van hoofdstuk vier). Dat gebeurt met behulp van de '*locale populatie afstand*'. Zonder lokale populaties is toepassing van het concept niet mogelijk. Als waarden voor de lokale populatieafstand van vogelsoorten zijn op enkele uitzonderingen na¹¹ de fusieafstanden genomen zoals SOVON die hanteert voor het onderscheiden van territoria¹². De vraag is of dat een goed uitgangspunt is.

⁷ Houweling *et al.* 1999

⁸ Verboom *et al.* 1997

⁹ Verboom *et al.* 1991, Hanski 1994, Vos 1999, Foppen *et al.* 2001, Verboom *et al.* 2001

¹⁰ Van den Brink 1987, Matthysen *et al.* 1995, Kasparak 1996, Reijnen *et al.* 2001

¹¹ Reijnen *et al.* 2001

¹² Van Dijk 1996

In een netwerk met zeer duidelijk door grote afstanden gescheiden habitatplekken – een habitat plek is een aaneengesloten gebied met alle middelen van bestaan voor een lokale populatie en gescheiden van andere plekken door ongeschikt leefgebied¹³ – is de definitie van een lokale populatie niet zo moeilijk. Voor de meeste soorten in ons cultuurlandschap zijn de afstanden tussen habitatplekken niet zo groot en de grenzen tussen lokale populaties niet zo duidelijk. Toch lijken veel van deze soorten wel degelijk te maken te hebben met gevolgen van versnippering¹⁴. De vraag is of de summiere onderbouwing van de norm ‘lokale populatieafstand’ niet kan worden verbeterd, al was het maar voor één soort. Een of meer methodes kunnen worden uitgetoetst om inzicht te krijgen in de beste methode voor onderbouwing.

Onderbouwing is het meest gewenst van normen waarvoor de uitkomst van LARCH gevoelig is. Volgens een gevoeligheidsanalyse¹⁵ van LARCH-rivier is de uitkomst van LARCH (de duurzaamheid) het meest ‘gevoelig voor’ een aantal duurzaamheidsnormen en veel minder gevoelig voor de netwerkaafstand en de lokale populatieafstand. De uitkomst is gevoelig voor een norm als deze sterk varieert onder invloed van variatie in de waarde van die norm. Deze gevoeligheidsanalyse is echter uitgevoerd in één voor drie van de vier betrokken soorten relatief klein en een voor de vierde soort heel groot gebied. De uitkomsten kunnen dus niet zo maar worden geëxtrapoleerd naar gebieden met een heel andere omvang, met een heel andere landschapsstructuur of naar andere soorten. Theoretisch is de uitkomst van LARCH zeer gevoelig voor de lokale populatie afstand en de netwerkaafstand. Een onzekerheidsanalyse, waarbij geprobeerd wordt veilige onder- en bovengrenzen voor de uitkomsten van LARCH in beeld te brengen, heeft tot op heden niet plaatsgevonden.

In het kader van onderzoek naar de effecten van habitatversnippering zijn op Alterra in de loop der jaren veel gegevens verzameld. Met name van een bosvogelsoort – de boomklever - (*Sitta europaea*) is veel materiaal beschikbaar. Een deel daarvan is in het verleden al ingezet voor de onderbouwing van normen voor de duurzaamheid van netwerkpulaties. Het materiaal is ook gebruikt voor het bepalen van de netwerkaafstand en de lokale populatieafstand in LARCH, maar niet op een systematische manier en bovendien is dit nauwelijks gedocumenteerd. Het biedt mogelijkheden om op een systematische manier mogelijkheden te onderzoeken voor het onderbouwen van deze normen in LARCH en kan zicht geven op de betrouwbaarheid van die waarden en de gevoeligheid van de uitkomsten van LARCH voor de nauwkeurigheid van die normen. Er is geen duidelijke reden waarom resultaten voor de boomklever geen inzicht zouden kunnen geven in onderbouwingmethoden en de betrouwbaarheid van de uitkomsten voor vogels in het algemeen, of tenminste soorten van vergelijkbare grootte en habitat¹⁶. Het eerste doel van dit onderzoek is daarom, om met gebruikmaking van de gegevens van de boomklever:

¹³ Hanski & Simberloff in: Hanski en Gilpin 1997.

¹⁴ Schotman *et al.* 1994, Schotman & Opdam 1994

¹⁵ Houweling *et al.* 1999

¹⁶ Paradis 1998, Sutherland *et al.* 2000

- *het dispersievermogen (de netwerkfstand) en de lokale populatie afstand te onderbouwen met gegevens van de boomklever; niet om voor één soort een onderbouwde waarde te krijgen, maar om verschillende methodes te vergelijken en te beschrijven; en*
- *om inzicht te krijgen in de betrouwbaarheid van de uitkomsten van deze methoden voor de boomklever en overeenkomstige soorten in het algemeen.*

1.3 Uitbreiding van LARCH

Overwogen wordt om LARCH uit te breiden om tot een uitspraak te komen over de duurzaamheid van populaties op lokaal niveau, naast de huidige uitspraak op het niveau van netwerken. Het probleem is dat netwerken zeer uitgestrekt kunnen zijn, met als gevolg dat de uitspraak over de duurzaamheid van netwerkpopulaties soms weinig informatie biedt. Dit bleek o.a. bij een studie naar de milieueffecten van revitalisering van de 'IJzeren Rijn'¹⁷. Lokaal belangrijke effecten leiden op het niveau van netwerken soms nauwelijks tot enige verandering in de duurzaamheid. Elke plek heeft dezelfde netwerkduurzaamheid, terwijl de lokale kans op voorkomen onder invloed van de omvang en de plaats in het netwerk sterk kan verschillen.

Er zijn van LARCH verschillende versies, die deels gebruik maken van dezelfde rekenonderdelen (modules). LARCH-classic – de basisversie – maakt alleen onderscheid tussen gewone lokale populaties en sleutelpopulaties (zie figuur 1.1. A) Een sleutelpopulatie is een lokale populatie van een zodanige omvang dat de kans op uitsterven kleiner is dan 5% in 100 jaar als er aan een voorwaarde voor immigratie wordt voldaan. Er moet tenminste één immigrant per generatie zijn, d.w.z. het gebied moet onderdeel zijn van een netwerk van voldoende omvang.

Om in de behoefte aan een uitspraak over de lokale populatie te voorzien, is LARCH-SCAN in ontwikkeling (zie figuur 1.1.B). De ontwikkelde versie is in eerste instantie bedoeld voor een snelle probleemanalyse en is nog niet af. In plaats van een uitspraak over de duurzaamheid van netwerken geeft ze een 'kans op voorkomen'. Deze kans is een relatieve maat voor de bezettingskans en eigenlijk dus voor de duurzaamheid op lokaal niveau. Om de duurzaamheid van lokale populaties beter te beschrijven, wordt geprobeerd een norm af te leiden uit de omvang van een sleutelpopulatie¹⁸, maar er is nog een andere mogelijkheid.

De sleutelpopulatie is nu gedefinieerd met behulp van één waarde voor immigratie, waardoor er ook maar één norm voor de omvang uit komt. Omdat de kans op uitsterven (<5% of overleven dan wel bezetting >95%) de achterliggende definitie voor duurzaamheid is, kan de definitie van de sleutelpopulatie worden aangepast. Andere combinaties van omvang en immigratie kunnen namelijk tot een vergelijkbare duurzaamheid leiden. Een andere oplossing voor het beschrijven van de duurzaamheid op lokaal niveau is dus, de definitie van de sleutelpopulatie aan te

¹⁷ Wieman *et al.* 2000

¹⁸ Pouwels 2000.

passen, zodat lokale populaties van elke omvang sleutelpopulatie kunnen zijn (bij voldoende immigratie, zie verder paragraaf 5.1).

De kans op uitsterven kan worden beschreven met een statistisch model voor de kans op bezetting van habitatplekken. Dat model kan in LARCH de plaats innemen van de statische sleutelpopulatiernorm. Het boomklevermateriaal biedt mogelijkheden om te onderzoeken of deze methode perspectief biedt voor het beschrijven van de duurzaamheid op lokaal niveau met LARCH. Alvorens LARCH uit te breiden met een nieuw onderdeel is het nodig de mogelijkheden en consequenties te bekijken en de keuzes vast te leggen. Dit onderzoek kan daaraan een bijdrage zijn. Het tweede doel van dit onderzoek is daarom:

- *verkennen of het mogelijk is LARCH uit te breiden, voor het evalueren van de duurzaamheid van lokale populaties in netwerken, met behulp van een regressiemodel voor de kans op bezetting van habitatplekken door boomklevers;*
- *verkennen of een dergelijke uitbreiding ook de gewenste meerwaarde heeft.*

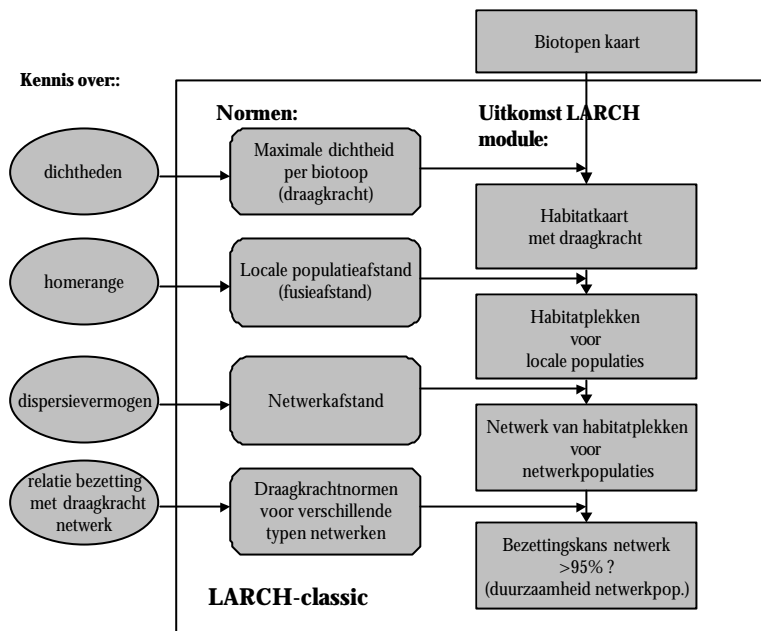
1.4 Afbakening en leeswijzer

Dit onderzoek is geen validatie van LARCH, voor zover dit al mogelijk is, en er worden slechts twee normen onderbouwd voor één soort. Hierbij gaat het echter veel meer om een beschrijving van de wijze waarop de normen onderbouwd kunnen worden dan om de absolute waarde voor deze ene soort.

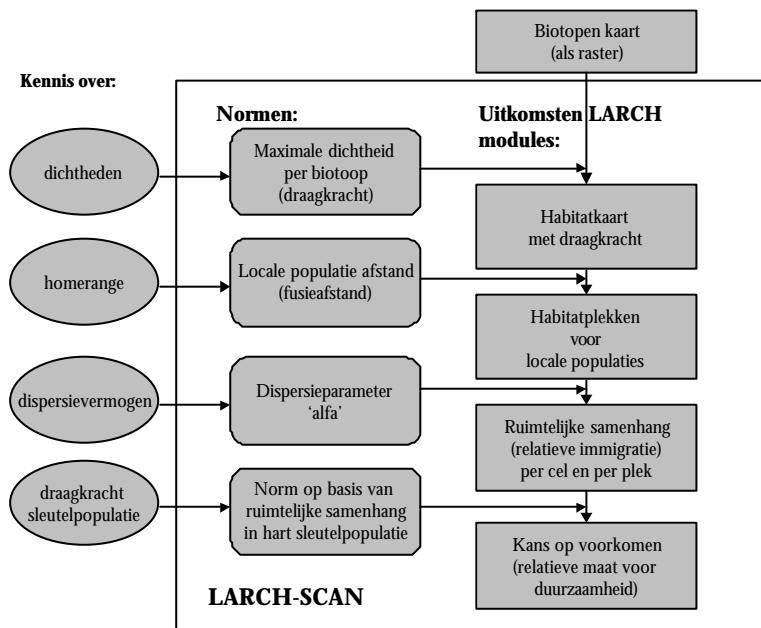
Ook wordt slechts één methode voor het beschrijven van de duurzaamheid van lokale populaties uitgetoetst (zie paragraaf 1.4). Kortom het gaat in dit onderzoek om de rapportage over een beperkt aantal bouwstenen voor LARCH. In hoofdstuk zes zal aandacht worden besteed aan het belang van deze bouwstenen voor het gebruik en de verdere ontwikkeling van LARCH. Figuur 1.2 geeft, bij vergelijking met de figuren 1.1 A en B, een overzicht van de onderdelen van LARCH die in dit rapport onderbouwd worden of waarvan de toevoeging wordt onderzocht.

Hoofdstuk twee bevat alleen achtergrondinformatie en uitleg van LARCH. Het is bedoeld voor hen die niet vertrouwd zijn met modellen voor de toepassing van de ruimtelijk ecologische kennis en ruimtelijke aspecten van de populatie-ecologie.

Het derde hoofdstuk behandelt de onderbouwing van het dispersievermogen. De onderdelen van LARCH die daarbij aan bod komen en kennis die daarvoor nodig is zijn in figuur 1.2 aangegeven met grijze spikkels. De regressiemodellen die worden gebruikt om het dispersievermogen te onderbouwen worden ook in hoofdstuk vijf behandeld omdat de modellen ook dienen voor het beschrijven van de bezettingskans van habitatplekken. De daarbij gehanteerde methode komt alleen in hoofdstuk vier aan bod. De discussie besteedt alleen aandacht aan de beste normwaarde voor de boomklever.

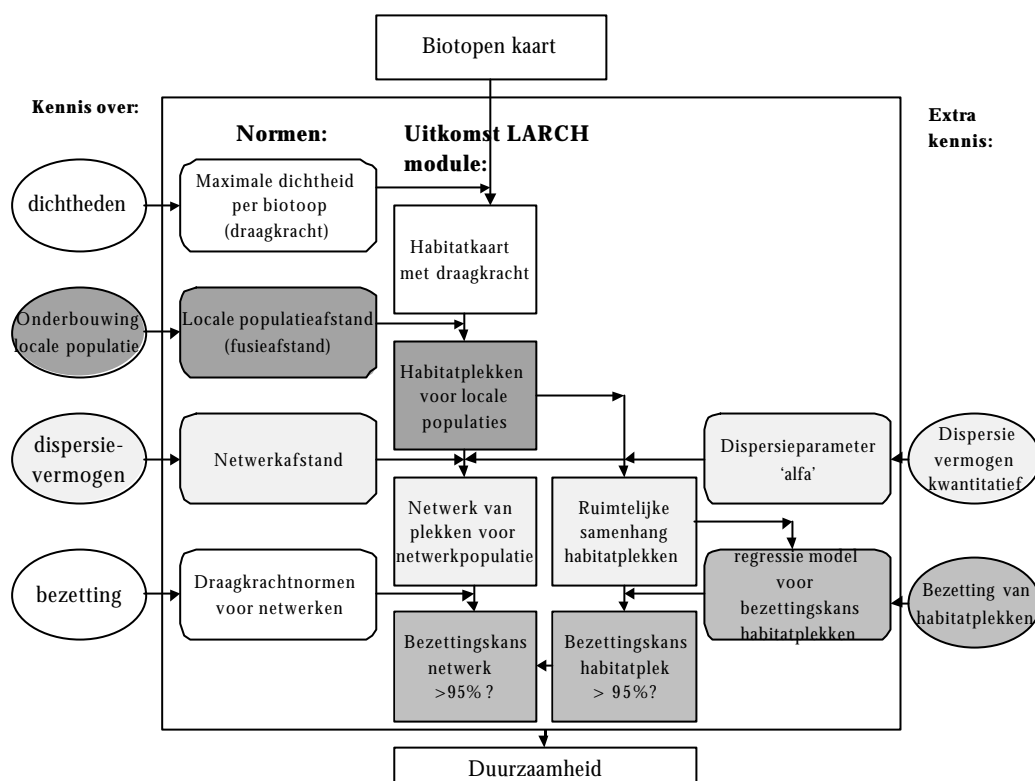


A



B

Figuur 1.1 A: Stroomschema van LARCH-classic (inhoud vierkant). Kennis is vertaald in normen en beslisregels waarmee de invoer – een biotopenkaart – wordt verwerkt tot verschillende tussenproducten en uiteindelijk tot een kaart met habitatplekken die behoren tot habitatnetwerken voor al of niet duurzame populaties. B: Stroomschema van LARCH-SCAN. Het belangrijkste verschil met A is dat geen netwerken worden onderscheiden, maar een 'ruimtelijke samenhang' op basis van het dispersievermogen en dat uitkomst een 'Kans op voorkomen' is in plaats van de duurzaamheid van een netwerkpopulatie.



Figuur 1.2 De gearceerde 'onderdelen' van LARCH die in dit rapport aan bod komen. Voor uitleg van de arcering zie tekst paragraaf 1.4. Een vergelijking met figuur 1.1 leert waar nieuwe kennis wordt toegevoegd en waar de overeenkomst zit tussen LARCH-SCAN en een uitbreiding van LARCH met 'duurzaamheid van lokale populaties', oftewel de bezettingskans van habitatplekken.

De onderbouwing van de lokale populatie afstand staat geheel in hoofdstuk vier. De daarbij betrokken onderdelen zijn grijs met wit gespikkeld in figuur 1.2. De in dit hoofdstuk behandelde regressieanalyse speelt ook een rol in hoofdstuk drie en vijf.

Hoofdstuk vijf behandelt eerst de ontwikkeling van een model voor de duurzaamheid van lokale populaties (grijze onderdelen in figuur 1.2) en daarna de geschiktheid van het ontwikkelde model voor toepassing in LARCH t.b.v. een uitbreiding. In het regressiemodel voor de bezettingskans van habitatplekken wordt de maat 'ruimtelijke samenhang' gebruikt, die in hoofdstuk drie wordt berekend met de parameter 'alfa' voor het dispersievermogen.

Het grootste deel van de discussie over de resultaten staat direct achter de resultaten in de hoofdstukken drie tot en met vijf. Hoofdstuk zes zet de conclusies op een rij en bevat een reflectie op het onderzoek. Het wordt afgesloten met een reeks aanbevelingen.

2 Theoretisch kader en uitleg van LARCH

De bedoeling van dit hoofdstuk is in de inleiding gebruikte begrippen te verduidelijken. De tekst gaat niet diep in op de materie maar verwijst op diverse plaatsen naar uitgebreidere bronnen van informatie.

In LARCH gaat het in de eerste plaats om toepassing van ruimtelijk aspecten van de populatie-ecologie, in dit rapport aangeduid als ruimtelijk ecologische kennis. In de eerste paragraaf zal daarom worden ingegaan op begrippen draagkracht, habitatkwaliteit, dispersie e.d. Het probleem 'versnippering van leefgebieden' wordt behandeld in de tweede paragraaf. Hoe worden de effecten van versnippering beschreven? Wat zijn lokale populaties? Wat is duurzaamheid en ruimtelijke samenhang?

Omdat het in deze studie gaat om toepassing van ecologische kennis wordt daarna ingegaan op modellen. Wat voor modellen er zijn, waarvoor ze gebruikt worden en wat de mogelijkheden en beperkingen zijn. Tenslotte wordt toegelicht hoe het kennisstelsel LARCH werkt.

2.1 Ruimtelijke aspecten van populatie-ecologie

De ruimtelijke aspecten van de ecologie van soorten en populaties liggen aan de basis van de problemen met versnippering van leefgebieden. Inzicht hierin is essentieel om ruimtelijke modellen te kunnen maken en gebruiken.

2.1.1 Habitatkwaliteit

De eisen die een soort stelt aan haar leefgebied kunnen worden uitgedrukt in een serie fysiologische voorwaarden (habitateisen). Bijvoorbeeld puur fysische zoals minimum en maximum temperatuur, maar ook biotische zoals een bepaalde dichtheid aan prooidieren van een bepaalde grootte en voedingswaarde. Alle eisen samen vormen de abstracte definitie van de 'habitat'. In de praktijk wordt ook de plek in het landschap of een biotoop¹⁹ aangeduid als habitat voor een soort. Door wisselende milieuomstandigheden kan een plek soms wel en soms geen habitat zijn²⁰.

De mate van geschiktheid varieert in tijd en ruimte. Daar waar gemiddeld genomen de sterfte veel lager is dan de geboorte spreekt men van 'optimaal habitat', daar waar gemiddeld genomen de sterfte hoger is dan de geboorte, van 'marginaal habitat'²¹. Om steeds de beste habitatplekken te kunnen bezetten en een geschikte partner te

¹⁹ Plaats waar een levensgemeenschap voorkomt. Aangeduid met namen als bos, moeras, lagune, etc.

²⁰ Brown 1969, Fretwell & Lucas 1970, Pulliam 1988, Wiens 1989

²¹ Analooq aan 'optimaal en marginaal' worden ook 'goed en matig' en 'primaire en secundaire' dan wel 'voorkeur en geen voorkeur habitat' gebruikt. Berger & Opdam 1996.

vinden hanteren alle soorten selectiestrategieën. Afgezien van soorten die hun dispersiegedrag hebben aangepast aan kort bestaand habitat dat steeds op andere plekken ontstaat – storm- en brandvlakten b.v. - is voor een goed selectieresultaat een goede ruimtelijke samenhang van het leefgebied nodig. Voor de boomklever is de samenhang van de habitat soms onvoldoende voor een goede habitatselectie²².

In LARCH wordt de geschiktheid uitgedrukt in het maximale aantal 'reproductieve eenheden' – meestal paren – dat in een bepaald biotoop per oppervlakte eenheid kan leven²³. Elk populatie in een leefgebied heeft – gemiddeld over een lange periode - een theoretisch maximum. Dat maximum is voor te stellen als een (beweeglijk) plafond in de populatieomvang: een 'dynamische evenwichtstoestand'. Een veel gebruikte aanduiding van dit begrip is 'de draagkracht'. De meeste soorten bakenen binnen de habitat een territorium af, waarbinnen zich een groot deel van hun leven afspeelt. Bij de boomklever liggen de territoriumgrenzen zelfs permanent vast en wordt het territorium gedurende het hele jaar verdedigd²⁴. De draagkracht is daarom makkelijk uit te drukken in het aantal territoria. Elk territorium wordt bewoond door één reproductieve eenheid (een paar).

Langs randen – overgangen van het ene biotoop in het andere – is voor sommige soorten de kans op sterven groter, door b.v. roofdieren, en de kans op succesvol reproduceren veel lager, b.v. door nestpredatie of een minder geschikt microklimaat, dan binnen in de biotoop. Dit verschijnsel staat bekend als 'randeffecten'²⁵, waardoor ogenschijnlijk optimaal habitat toch marginaal habitat kan zijn.

2.1.2 Populaties zijn dynamisch

De populatieomvang van een soort schommelt van nature en het verspreidingsgebied van een soort krimpt in en dijt uit in de loop der tijd. Natuurlijke fluctuaties in milieumomstandigheden zorgen soms voor een periode waarin de geboorte in een groot deel van het leefgebied hoger is dan de sterfte, zelfs in marginaal habitat, of andersom. Daardoor is het mogelijk - met name in het centrum van het verspreidingsareaal waar de milieumomstandigheden op veel plaatsen meestal optimaal zijn - dat soms een groot deel van de populatie marginaal habitat bewoont. Gedurende een serie magere jaren zakt de populatie weer in en trekt de soort zich terug in de optimale habitat. Vooral aan de randen van het verspreidingsgebied, waar veel biotopen marginaal habitat zijn, is dit verschijnsel goed zichtbaar²⁶.

Soorten verschillen nogal in hun gevoeligheid voor milieudynamiek. LARCH houdt rekening met verschillen tussen soorten door voor, in Nederland, gevoelige soorten strenger normen voor duurzaamheid te hanteren. Het dynamisch populatiemodel METAPHOR dat gebruikt is voor het afleiden van normen voor duurzaamheid

²² Verboom & Schotman 1994, Matthysen 1998, Van Langevelde 1999.

²³ Deze data zijn afkomstig van een landelijke broedvogel monitoring databank bij SOVON/CBS.

²⁴ Löhrl 1957, Matthysen 1986, Nilsson 1987, Enoksson 1990

²⁵ Nilsson 1984, Wiens 1989, Newton 1994, 1998, Andrén 1994, Burkhardt *et al.* 1998

²⁶ Opdam & Schotman 1985, Pulliam 1988, Wiens 1989

houdt rekening met populatiedynamiek en tot op zekere hoogte ook met verschillen in habitatkwaliteit.

2.1.3 Dispersie en plaatstrouw

Natale dispersie is de beweging van de plek van geboorte naar de plek van reproductie²⁷. Broeddispersie is de beweging van reproductieplek naar de volgende reproductieplek. Dispersie is in principe ongericht want ze vindt doorgaans plaats zonder voorkennis van de omgeving, maar kan wel worden gestuurd door het landschap²⁸. Sommige soorten gaan alleen op dispersie in hun eerste levensjaar over relatief korte 'dispersieafstand' en daarna nooit meer. Zulke soorten worden plaatstrouw genoemd. Plaatstrouwe soorten zijn kwetsbaarder voor versnippering dan mobiele soorten doordat de uitwisseling tussen deelpopulaties snel te gering is om duurzame netwerk populatie in stand te houden. In een netwerkpopulatie is het de dispersie die voor de 'verbinding' tussen de ruimtelijk gescheiden populaties zorgt.

Wanneer individuen van een soort worden gemerkt, bij vogels vindt dat meestal met ringen plaats, dan kunnen op basis van de gemeten dispersieafstanden 'dispersie curven' worden beschreven. De rechtstreekse afstand tussen geboorteplek en de reproductieplek (of twee reproductieplekken) wordt beschouwd als de afgelegde afstand. De werkelijk verplaatsing kan groter zijn. De dispersie curve is voor de meeste soorten het best te beschrijven als een exponentieel verband met de afstand, waarbij de coëfficiënt 'alfa' wordt genoemd²⁹ (zie ook paragraaf 3.1.1). In LARCH wordt voor de boomklever een waarde voor alfa van 0,15 tot 0,23 aangehouden³⁰.

2.2 Versnippering

In de inleiding is aangegeven dat een groot aantal soorten wordt bedreigd door milieuverontreiniging, intensivering van het grondgebruik en verstedelijking. Al deze factoren leiden tot een afname van de hoeveelheid, de kwaliteit en samenhang van de habitat van een soort. Dit proces wordt ook wel aangeduid als 'versnippering': het in kleine stukken uiteen vallen van eens aaneengesloten leefgebieden³¹.

Het 'versnipperde' patroon in de verspreiding van habitat dat daarvan het gevolg is heeft negatieve consequenties voor de omvang en verspreiding van populaties. Deze consequenties kunnen worden beschreven met de theorie van 'metapopulaties' of 'netwerkpopulaties'. LARCH is vooral bedoeld om op basis van deze theorie effecten van versnippering of maatregelen daartegen – ontsnippering - te evalueren.

²⁷ Of vestigingplek als de soort (nog) niet slaagt in de reproductie. Greenwood 1980, Greenwood & Harvey 1982

²⁸ Gatter 1974, Greenwood 1980

²⁹ Siefke 1984, Hanski 1994, Sutherland *et al.* 2000.

³⁰ Reijnen 2001. Voor een overzicht van bronnen van dispersiedata van de boomklever zie Matthysen 1998 en paragraaf 3.2.

³¹ Opdam en Hengeveld 1990, Harrison 1991.....

In hoofdlijnen zijn er drie oplossingsrichtingen³² voor het probleem versnippering:

- verhogen van de habitatkwaliteit;
- vergroten van de oppervlakte leefgebied in gebruik bij de soort;
- herstellen van de ruimtelijke samenhang door vermindering van isolatie met behulp van verbindingen of door het toevoegen van habitatplekken die het netwerk 'verdichten'.

LARCH kan bij het berekenen van de ruimtelijke samenhang met al deze zaken rekening houden.

2.2.1 Habitateilanden en metapopulaties

De eilandtheorie³³ en de metapopulatietheorie³⁴ liggen aan de basis van het onderzoek naar effecten van versnippering. Beide theorieën gaan uit van deelpopulaties van een soort die leven op echte eilanden of habitateilanden.

Habitateilanden zijn min of meer geïsoleerde stukken habitat in een overigens als leefgebied ongeschikt landschap³⁵. De deelpopulaties kunnen door fluctuaties in de omvang uitsterven – extincties - en door kolonisaties opnieuw gevestigd worden. Uitwisseling van individuen tussen verschillende deelpopulaties zorgt voor deze kolonisaties.

Deelpopulaties die onderling verbonden zijn door uitwisseling vormen samen een netwerkpopulatie, een synoniem voor 'metapopulaties'. Als het aantal extincties en kolonisaties met elkaar in evenwicht is, sterft de netwerkpopulatie als geheel nooit uit, en spreekt men van een duurzame netwerkpopulatie. In de literatuur zijn allerlei bijzondere situaties van duurzame netwerken beschreven³⁶. LARCH onderscheidt op basis van habitatkaarten netwerken van habitatplekken (habitatnetwerken) waarin de potentiële netwerkpopulatie al of niet duurzaam is. METAPHOR is een metapopulatiemodel dat per habitatplek een kans op extinctie, kolonisatie en bezetting berekent en voor het hele netwerk de duurzaamheid.

2.2.2 Habitatplekken en lokale populaties

Als er sprake is van een versnipperd leefgebied dan worden, wanneer men uitgaat van het concept metapopulatie, per definitie ook lokale populaties (synoniem voor deelpopulaties, voor definitie zie de inleiding van hoofdstuk vier) onderscheiden. In empirisch onderzoek en in LARCH wordt altijd een minimale te overbruggen afstand door niet-habitat als norm (locale populatieafstand) voor het begrenzen van habitatplekken genomen.

³² Zie verder Van Dorp *et al.* 1999.....

³³ MacArthur en Wilson, 1967

³⁴ Geïntroduceerd door Levins 1970, in Nederland door Opdam 1987, 1991

³⁵ Ook barrières kunnen een opdeling in habitateilanden veroorzaken

³⁶ Harrison 1991, Hanski & Gilpin, 1997. Newton 1998

Van habitatplekken kan worden gemeten hoe vaak de plek bezet is, oftewel hoe vaak er werkelijk sprake is van een lokale populatie. Die bezettingsfrequentie wordt meestal uitgedrukt in het relatieve aantal jaren dat een plek bezet is. Deze bezetting kan tevens worden opgevat als een 'voorspelling' of schatting van de kans per jaar dat de plek in de toekomst bezet zal zijn: de bezettingkans, synoniem voor de kans op aanwezigheid. De bezetting in het verleden is voor o.a. de boomklever, mits gemeten over een lange periode, een goede schatting van kans op bezetting in de toekomst als tenminste de omstandigheden niet wezenlijk veranderen.³⁷

2.2.3 Duurzaamheid

Duurzaamheid is voor LARCH gedefinieerd als een kans op uitsterven in honderd jaar van minder dan 5 %³⁸. In de inleiding is beschreven dat een netwerk duurzaam kan zijn zonder immigratie, maar een sleutelpopulatie niet. Voor een sleutelpopulatie is tenminste één immigrant per generatie nodig. Wanneer een lokale populatie zo groot is dat ze ook zonder immigratie duurzaam is dan is sprake van een minimaal levensvatbare populatie: 'Minimum Viable Population (MVP)'³⁹.

In LARCH is het begrip MVP ten behoeve van netwerken van lokale populaties uitgebreid tot⁴⁰ 'minimum viable metapopulations (MVMP)'. De norm voor de omvang – totale draagkracht – van een MVMP is afgeleid uit de literatuur en uit met behulp van modellen.

Behalve door een kans op uitsterven bij een geringe immigratie is het begrip sleutelpopulatie gedefinieerd door kwaliteit. Gemiddeld over het hele gebied moet sprake zijn van goed habitat, waardoor het gebied normaliter functioneert als een bron van migranten. De omvang van een sleutelpopulatie voor de boomklever is 13 tot 26 reproductieve eenheden (re) met een groot onbetrouwbaarheidsinterval⁴¹. Dit heeft, rekening houdend met het feit dat veel populaties gemiddeld een omvang hebben die kleiner is dan de draagkracht, geleid tot een draagkrachtnorm van 40 re voor een sleutelpopulatie, 60 re voor een MVP, 120 re voor een MVMP met en 200 re voor een MVMP zonder sleutelpopulatie.

2.2.4 Ruimtelijke samenhang

De samenhang van een lokale populatie met andere lokale populaties in de rest van het netwerk is afhankelijk van het aantal migranten – individuen op dispersie – dat die plek gemiddeld genomen zal bereiken tijdens dispersie. Dit aantal wordt bepaald

³⁷ Opdam *et al.* 1985, Opdam & Schotman 1985, Van Dorp & Opdam 1987, Verboom *et al.* 1991, Schotman *et al.* 1994, Schotman en Meeuwsen 1994, Verboom en Schotman 1994, Opdam *et al.* 1994, Van Langevelde 1999.

³⁸ Verboom *et al.* 1997, Pouwels 2000, Soms, zoals Newton 1998, wordt uitgegaan van een periode van 200 jaren of van kleinere kansen.

³⁹ Soulé 1987 in: Newton 1998. Schaffer 1987

⁴⁰ Naar: Hanski & Gilpin 1997. Verboom *et al.* 1997, Wiens 1997

⁴¹ Schotman en Meeuwsen, 1994, Verboom *et al.* 1996, 1997

door de afstand tot en de omvang en kwaliteit van de overige habitatplekken. Een regelmatige en voldoende grote instroom van immigranten is vooral van belang voor de instandhouding en kolonisatie van kleine habitatplekken met een geringe kwaliteit die snel uitsterven. De instroom is voldoende als ze kan voorkomen dat populaties uitsterven door toeval en als ze leidt tot snelle kolonisatie van een onbezette plek.

Om de uitwisseling tussen habitatplekken in een netwerk te beschrijven zijn verschillende methoden bedacht. Toen men nog niet beschikte over snelle computers en GISsystemen werd veelal gebruik gemaakt van de oppervlakte habitat in schillen rondom een plek⁴². Van Langevelde⁴³ gebruikte de 'grafentheorie', een manier om een netwerkstructuur te beschrijven. In LARCH wordt een door Hanski⁴⁴ geïntroduceerd algoritme voor het beschrijven van de 'ruimtelijke samenhang' toegepast (zie paragraaf 3.2). In dit rapport wordt met ruimtelijke samenhang consequent deze definitie bedoeld.

2.3 Modellen voor de toepassing van ruimtelijk ecologische kennis

Een model is eigenlijk alles wat de werkelijkheid probeert te beschrijven⁴⁵. Het kan variëren van een vuistregel tot een ingewikkeld computermodel. Omdat computers de toepassing van allerlei wiskundig beschreven verbanden sterk vergemakkelijken, worden modellen vaak geassocieerd met computermodellen. Het grote voordeel van modellen is dat ze de kennis die ligt opgeslagen in moeilijk toegankelijke wetenschappelijke artikelen of in de hoofden van deskundigen voor iedereen op een versimpelde, reproduceerbare en inzichtelijke manier beschikbaar maken. Ecologische modellen worden dan ook in toenemende mate aangewend om nieuwe wetenschappelijke kennis te genereren, om ontwikkelingen te signaleren, om een oplossingsscenario door te rekenen of om milieueffecten in beeld te brengen. Knaapen onderscheidt vier typen modellen.

2.3.1 Statistische modellen

Statistische modellen beschrijven correlaties in de natuur als wiskundige functies, welke niet noodzakelijkerwijs oorzakelijke relaties hoeven te zijn. Vaak zal dat wel het geval zijn omdat de functies pas worden beschreven naar aanleiding van een veronderstelling over een bepaald verband tussen een afhankelijke (y) en een of meer onafhankelijke variabelen (x). Een belangrijke techniek in dit verband is regressieanalyse. Afhankelijk van de verwachte toevalsvariantie in de afhankelijke variabele wordt gewerkt met al of niet gegeneraliseerde lineaire of niet lineaire modellen. Bij het meest eenvoudige model is y normaal verdeeld en is de relatie tussen y en x rechtlijnig of, na transformatie van de data, rechtlijnig te maken. Modellen worden vergeleken en geselecteerd op basis van de verklaarde variatie (variantie) in y . Bij

⁴² Van Dorp & Opdam 1987

⁴³ Van Langevelde 1999

⁴⁴ Hanski 1994.

⁴⁵ Jan Knaapen in: Van Dorp *et al.* 1999

gegeneraliseerde lineaire modellen is y niet normaal verdeeld en hangt de al of niet getransformeerde verwachting voor y af van de x . Dit is bijvoorbeeld het geval bij logistische regressie. Het doel van logistische regressie is het modelleren van kansen. De y is daarbij poisson of binomiaal verdeeld. Een waarneming is een 'trekking' uit een kansverdeling. Bij een binomiale verdeling kan de afhankelijke variabele de waarde 'wel' of 'niet' aannemen. Bijvoorbeeld een habitatplek kan in een bepaald jaar wel of niet bezet zijn. Bij een groot aantal waarnemingen heeft y een binomiale verdeling. Binomiale verdelingen kunnen worden beschreven als percentages of fracties.

De meeste regressies die in dit onderzoek gebruikt worden zijn logistische regressies. De verbanden die zijn beschreven met regressiemodellen kunnen in technisch opzicht gemakkelijk gebruikt worden in kennissystemen. Een punt van aandacht daarbij is de extrapoleerbaarheid van de verbanden. Regressiemodellen mogen niet zomaar gebruikt worden voor voorspellingen in andere situaties, gebieden en tijden dan waarop ze gebaseerd zijn⁴⁶. De regressieanalyses in dit onderzoek zijn uitgevoerd met behulp van GENSTAT.

2.3.2 Simulatiemodellen

Simulatiemodellen bootsen een proces na en kunnen een hoge realiteitswaarde hebben. Ze zijn dan breed toepasbaar. Over het algemeen geldt: hoe complexer het model (b.v. veel parameters), hoe groter de onnauwkeurigheid in de voorspelling. Een voordeel ten opzichte van kennissystemen is dat ze beter rekening kunnen houden met variatie in ruimte en tijd en met toevalseffecten. Een belangrijke toepassing is vergelijking van uitkomsten van simulaties met gegevens uit het veld om het inzicht in de ecologische processen te toetsen⁴⁷ – b.v. effecten van de habitatkwaliteit op de geboorte en de sterfte of effecten van dispersie op de extinctie- en de koloniseerbaarheid van habitatplekken. Voor de boomklever en diverse andere soorten is een dynamische populatiemodel – METAPHOR⁴⁸ – gemaakt dat de overleving van netwerkpopulaties in een grote variatie aan habitatnetwerken over een lange tijdsperiode kan simuleren. Dit kan bovendien een groot aantal keren worden herhaald om toeval uit te middelen en daarmee inzicht te krijgen in de gemiddeld te verwachten bezetting en overleving van populaties. De norm in LARCH voor de omvang van sleutelpopulaties en netwerken is hiermee bepaald. Simulatiemodellen hebben doorgaans te veel parameters en computers rekenen nog te langzaam om rechtstreeks voor toepassing gebruikt te worden. Ze zijn vooral nuttig bij het ontwikkelen van algemene inzichten en modellen.

⁴⁶ Voor meer informatie over statistische modellen wordt verwezen naar Jongman *et al.* 1987 en Oude Voshaar 1994.

⁴⁷ Verboom 1996.

⁴⁸ Verboom *et al.* 1998, Vos *et al.* 2001, Foppen 2001

2.3.3 Kennis- en expertsystemen

Kennis- en expertsystemen zoals LARCH bevatten de kennis van een expert of kennis afkomstig uit de literatuur. De kennis wordt operationeel gemaakt in de vorm van beslisregels met normen, welke kunnen worden toegepast op een bepaalde dataset. Deze normen zijn of worden onderbouwd met statistische modellen en simulatie. De uitkomst van het systeem kan bijvoorbeeld de bezettingskans zijn of, door toetsing aan een norm, de daarvan afgeleide duurzaamheid. Een voordeel van kennissystemen is dat ze de relatief complexe verbanden vereenvoudigen. Een nadeel is dat ze weinig inzicht verschaffen in de achterliggende processen. Het gevaar is ook dat ze de werkelijkheid te eenvoudig voorstellen. Daarom moet een kennissysteem worden gekalibreerd en gevalideerd.

Onder kalibratie wordt verstaan het zodanig instellen van de parameters dat het model een goede weergave geeft van een bekende dataset. Dit wordt ook wel ijken genoemd. Validatie is het toetsen van een (gekalibreerd) model met een onafhankelijke dataset. Dat wil zeggen een dataset die niet gebruikt is bij het ontwerpen of kalibreren van het model. Wanneer kalibratie en validatie niet mogelijk zijn, kan desondanks besloten worden de uitkomsten van een model te gebruiken als er geen betere manier is om het gewenste inzicht te krijgen.

2.3.4 Beslissingsondersteunende systemen

Beslissingsondersteunende systemen (engels: Decision Support System DSS), kunnen omschreven worden als: “ interactieve computerprogramma’s die analytische hulpmiddelen toepassen, zoals beslissingsanalyses, optimaliseringstechnieken en modellen, en die de gebruiker helpen alternatieve besluiten te genereren en deze vervolgens te beoordelen ”⁴⁹. Een DSS geeft – meer dan een kennissysteem – aan hoe de gebruiker tot de oplossing van een probleem kan komen. Voor bosvogels bijvoorbeeld is een DSS te bouwen dat gebruikt kan worden als ontwerpinstrument. Daarvoor zouden de modellen METAPHOR, LARCH en MENTOR⁵⁰ moeten samenwerken en worden voorzien van een user interface.

2.4 LARCH is een kennissysteem

LARCH is een kennissysteem. Er gaan vegetatiekaarten in en er komt een duurzaamheid van netwerkpopulaties uit. Om tot die uitspraak te komen worden beslisregels met normen gebruikt.

LARCH werkt niet met werkelijke verspreidingsgegevens van soorten maar met habitatkaarten. Het gaat steeds om potentiële lokale populaties die leven in potentiële leefgebieden - oftewel ‘habitatplekken’ - en met potentiële netwerkpopulaties die

⁴⁹ Anthonisse *et al.* 1988 in : Van Dorp *et al.* 2001.

⁵⁰ Van Langevelde *et al.* 2000

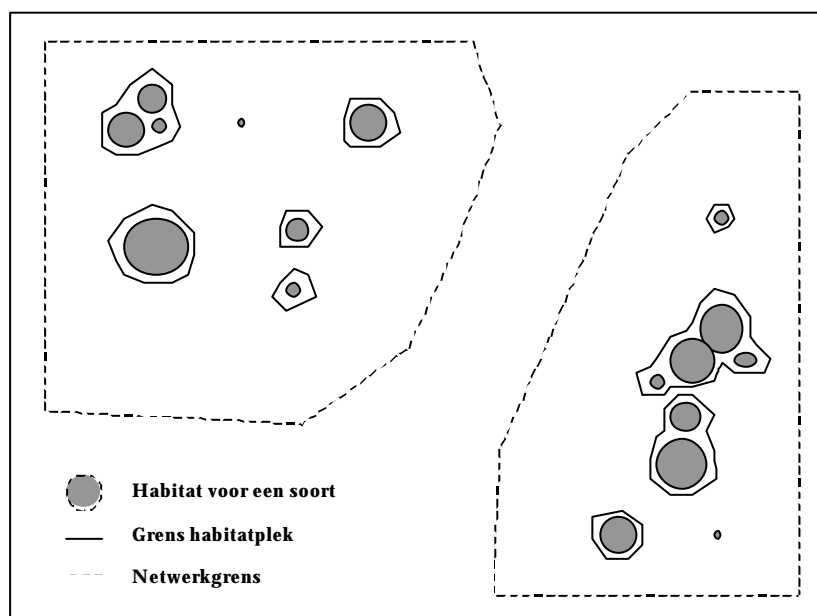
leven in netwerken van potentiële leefgebieden. Voor de leesbaarheid wordt het woord potentiële in de tekst van dit rapport meestal weggelaten en worden de termen lokale populatie en habitatplek door elkaar heen gebruikt. Uiteindelijk gaat het in LARCH om een uitspraak over de ruimtelijke condities voor populaties.

2.4.1 Hoe werkt LARCH?

Aan het kennismodel LARCH ligt het concept van de 'netwerkpopulatie' ten grondslag, waarbij lokale populaties tezamen een netwerk vormen. Per definitie is een netwerkpopulatie duurzaam als de kans op uitsterven kleiner is dan 5% in 100 jaar. Om de duurzaamheid van een potentiële netwerkpopulatie in een netwerk van habitatplekken te kunnen evalueren moeten habitatplekken voor lokale populaties en netwerken daarvan onderscheiden worden en moet de draagkracht worden bepaald.

Als invoer voor LARCH wordt een kaart gezocht die de verspreiding van de habitat van een soort kan beschrijven, bijvoorbeeld een vegetatiekaart. Voor elk vegetatietype wordt een maximale dichtheid vastgesteld, zodat voor elk aaneengesloten stuk leefgebied een draagkracht bepaald kan worden.

Met de 'locale populatie afstand', een maximumwaarde voor de onderlinge afstand, wordt bepaald welke stukken habitat samen één geheel vormen. De habitatplekken voor potentiële lokale populaties en hun maximale omvang – de draagkracht van een habitatplek – liggen daarmee vast. Met de 'netwerkafstand', een maximumwaarde voor de onderlinge afstand tussen habitatplekken, wordt bepaald welke habitatplekken samen een netwerk vormen. Vervolgens wordt de duurzaamheid van het netwerk als geheel met draagkrachtnormen geëvalueerd (figuur 2.1).



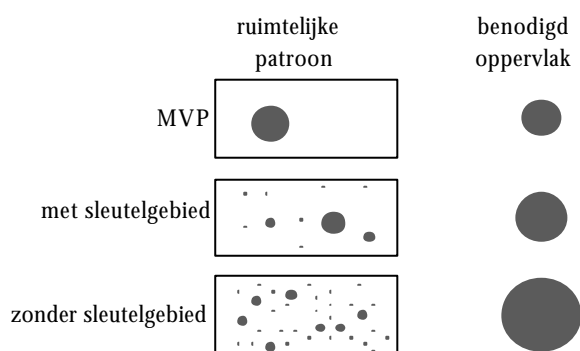
Figuur 2.1 Twee netwerken van habitatplekken op basis van de lokale populatie afstand (getrokken lijn) en de netwerkafstand (streepjeslijn). De omvang van de grijze bollen geeft de draagkracht aan. Kleine stukken habitat vormen geen lokale populatie en kunnen buiten een netwerk vallen.

In LARCH wordt een norm voor de omvang van een netwerk niet uitgedrukt in hectaren maar in het maximale aantal reproductieve eenheden, oftewel in de totale draagkracht van het netwerk van habitatplekken. Bij de boomklever zijn broedparen de reproductieve eenheden.

Om na toepassing van de dichtheden per vegetatietype de totale draagkracht van een gebied in overeenstemming te brengen met een realistische totaalschatting is er nog de 'dichtheidsfactor'. Dit is een waarde waarmee de maximale dichtheid per vegetatietype wordt vermenigvuldigd.

Om kleine habitatplekken, waar de dichtheid doorgaans hoger is dan in grote gebieden, de juiste draagkracht te geven, is er de 'kleine populatie factor'. Deze beide factoren zijn eigenlijk geen normen, maar 'technische knoppen' om aan te draaien t.b.v. goede invoergegevens. Ze hebben geen ecologische betekenis en mogen niet worden gebruikt om de uitvoer van LARCH te manipuleren.

Er zijn drie draagkrachtnormen, corresponderend met drie situaties waarin een (netwerk)populatie duurzaam kan zijn (figuur 2.2). Ten eerste is er de norm voor de omvang van een 'Minimum Viable Population' (MVP). Dat is een populatie die zonder uitwisseling met de omgeving duurzaam is, oftewel een kans op uitsterven heeft van 5% of minder. Een netwerk met MVP is altijd duurzaam. Dan is er de norm voor de omvang van een netwerk met een sleutelgebied (een gebied voor een potentiële sleutelpopulatie) en ten derde de norm voor een netwerk zonder sleutelgebied. Om duurzaam te zijn moet in een netwerk met sleutelgebied de draagkracht groter zijn dan in een MVP, maar ze kan kleiner zijn dan in een netwerk zonder.



Figuur 2.2 Schematische weergave van drie draagkrachtnormen voor de duurzaamheid van netwerkpopulaties. In de legenda staat steeds sleutelgebied om aan te geven dat LARCH niet de actuele omvang van populaties evalueert maar de draagkracht van gebieden.

LARCH-SCAN is een versie van het kennissysteem die een 'kans op voorkomen' geeft in habitatplekken (zie ook paragraaf 1.3). Het werkt met een raster, waarin elke cel een hoeveelheid habitat bevat. Net als in LARCH-classic wordt de oppervlakte vertaald in draagkracht en worden cellen samengevoegd tot habitatplekken met de lokale populatieafstand. De nauwkeurigheid waarmee de lokale populatie afstand kan worden toegepast is afhankelijk van de celgrootte. De verspreiding van habitat in Nederland wordt meestal beschreven met een resolutie van 250 m. LARCH-SCAN

berekent de 'ruimtelijke samenhang' voor elke cel of elke habitatplek met behulp van de formule van Hanski (zie paragraaf 3.1.3). De ruimtelijke samenhang en de draagkracht van een plek bepalen samen de kans op voorkomen.

2.4.2 De behoefte aan onderbouwing van normen in LARCH

Netwerkpopulaties in netwerken van habitatplekken kunnen overleven mits:

- de afstanden tussen de habitatplekken niet te groot zijn in vergelijking met het dispersievermogen;
- er geen onoverkomelijke barrières tussen de habitatplekken liggen (want dan worden ze gescheiden van het netwerk);
- de totale omvang van het netwerk – gemeten als het maximale aantal reproductieve eenheden⁵¹ - groot genoeg is om voldoende migranten voor de noodzakelijke uitwisseling en rekolonisaties te produceren.

Alle versies van LARCH gaan uit van dit basisprincipe. Omdat de boomklever op het land, voor zover bekend, geen last heeft van barrières⁵² wordt hieraan in deze studie verder geen aandacht besteed.

De invoer van LARCH is altijd een kaart. Dat kan een vegetatiekaart, een begroeiingstypenkaart of een kaart van het grondgebruik zijn. De kaart die voor Nederland wordt gebruikt is afgeleid van de bosstatistiek van 1984 met een resolutie van 500 m en de grondgebruikskaart van het CBS. Er wordt voortdurend gewerkt aan verbetering van deze invoer. Voor elke legenda-eenheid moet een maximale dichtheid – draagkracht – worden ingevoerd in de database van LARCH. De dichtheidscijfers per vegetatietype voor vogels zijn gebaseerd op inventarisatie gegevens (tot en met 1995) verzameld door SOVON⁵³. Deze zouden verbeterd kunnen worden met inmiddels verzamelde nieuwe gegevens en afgestemd kunnen worden op wijzigingen in de begroeiingstypen kaart waarmee de habitat voor de meeste soorten in LARCH beschreven wordt. Deze acties hebben echter niet de hoogste prioriteit omdat de kaarten nog volop in ontwikkeling zijn.

Na de berekening van de draagkracht onderscheidt LARCH habitatplekken voor 'locale populaties' met behulp van de 'locale populatie afstand' (ook wel 'fusieafstand' genoemd). Met de locale populatieafstand 'fuseren' kaartvlakken – in LARCH-SCAN rastercellen - die leefgebied zijn voor een soort, tot habitatplekken. Tot op heden zijn voor de boomklever locale populatie afstanden gebruikt, variërend van 150 tot 800 m⁵⁴, gemeten van habitatrand tot habitatrand. Aan onderbouwing van deze norm is nog helemaal geen aandacht besteed; conceptueel noch kwantitatief.

Net als de fusieafstand voor het begrenzen van habitatplekken is er een 'netwerkafstand' voor het fuseren van habitatplekken tot netwerken. Voor LARCH is

⁵¹ Bij de boomklever zijn dat territoriale paren.

⁵² Gatter 1974

⁵³ Reijnen *et al.* 2001.

⁵⁴ Ongepubliceerd. Data in LARCH databank.

de netwerkaafstand gedefinieerd als de afstand die negentig procent van de individuen van een soort, die op dispersie zijn, aflegt⁵⁵. Verondersteld wordt dat over die afstand nog voldoende uitwisseling van individuen plaatsvindt voor overleving van de hele netwerkopulatie. De netwerkaafstand wordt geschat op basis van dispersieliteratuur.

Het werkelijke aantal individuen dat een afgelegen plek op netwerkaafstand bereikt is echter niet puur afhankelijk van de afstand, maar ook van het aantal individuen dat vertrekt in die richting. Aangezien dispersie meestal ongericht is, zal dat aantal dus ook afhangen van de totale hoeveelheid habitat in de omgeving van een plek. Het principe van de netwerkaafstand is dus niet ideaal.

In LARCH-SCAN wordt geen gebruik gemaakt van netwerken, maar wordt met een speciaal algoritme (zie paragraaf 3.1.3) de 'ruimtelijke samenhang'⁵⁶ in het leefgebied van een soort beschreven. Ruimtelijke samenhang is een relatieve maat voor het potentiële aantal immigranten in een plek. Waarbij een plek een rastercel kan zijn, maar ook een vlakvormige habitatplek (of een begrensd groepje rastercellen). Ruimtelijke samenhang is daarom feitelijk geschikter om netwerken te begrenzen dan een statische netwerkaafstand, mits het dispersievermogen voldoende nauwkeurig kan worden beschreven. De wijze waarop voor LARCH de netwerkaafstand wordt afgeleid uit de dispersieliteratuur en waarop het dispersievermogen van een soort wordt beschreven ten behoeve van ruimtelijke samenhang en is nog nauwelijks beschreven.

De duurzaamheid wordt in LARCH-classic bepaald door de totale omvang van het netwerk te toetsen aan normen voor de draagkracht van drie verschillende typen netwerken. De waarde van deze 'draagkrachtnormen' voor de duurzaamheid van netwerken is afhankelijk van de ecologie van een soort. Voor soorten die lang leven en weinig gevoelig zijn voor frequent optredende milieudynamiek zijn de normen lager dan voor kortlevende gevoelige soorten. Aan de onderbouwing van deze normen is al veel aandacht besteed⁵⁷. De behoefte aan verdere onderbouwing is niet groot.

Samengevat: Er is vooral behoefte aan onderbouwing van de netwerkaafstand en 'ruimtelijke samenhang' – beide afhankelijk van het dispersievermogen van een soort - en aan onderbouwing van de 'locale populatieafstand'.

⁵⁵ Pouwels 2000

⁵⁶ Foppen *et al.* 2000 in: Foppen 2001

⁵⁷ Verboom *et al.* 1997

3 Beschrijving van het dispersievermogen

Dispersie is de verplaatsing van individuen van de geboorteplek of reproductieplek naar een plek om zich daar te vestigen voor reproductie. Dispersie is van essentieel belang voor de ruimtelijke relaties tussen habitatplekken in een netwerk en daarom voor de overleving van lokale populaties en netwerkpopulaties.

Doel van de analyses in dit hoofdstuk is de norm 'netwerkafstand' in LARCH te onderbouwen door het dispersievermogen van de boomklever te beschrijven volgens verschillende methodes. De vragen zijn: welke methoden zijn er voor het onderbouwen van het dispersievermogen; welke voldoet het beste en hoe betrouwbaar zijn de uitkomsten voor de boomklever en tenslotte welke methode is het meest geschikt voor onderbouwing van LARCH voor andere soorten.

Paragraaf 3.1 gaat uitgebreid in op de dispersieparameter 'alfa' en twee methoden waarop deze bepaald kan worden: analyse van dispersie waarnemingen en analyse van verspreidingsgegevens van de boomklever. Elke methode wordt op twee manieren toegepast. De resultaten staan in de paragrafen 3.2 en 3.3, elk voorzien van een discussie over de meest geschikte manier. Paragraaf 3.4 is een discussie over wat nu voor de boomklever uiteindelijk de beste waarde voor alfa is in LARCH en welke methode het meest geschikt is voor de boomklever en voor andere (vogel)soorten.

3.1 Methode

Het dispersievermogen wordt beschreven met de parameter 'alfa'. Met die parameter wordt ook de netwerkafstand (zie inleiding en paragraaf 2.4) en de 'ruimtelijke samenhang' (zie ook paragraaf 2.2) berekend. Paragraaf 3.1.1. bespreekt in het algemeen hoe dispersie beschreven kan worden.

De wijze waarop alfa voor de boomklever wordt geschat met behulp van dispersie waarnemingen komt aan de orde in paragraaf 3.1.2. Een dispersie waarneming is een *waargenomen verplaatsing* van een geboortegebied of een voormalige vestigingsplaats naar een (nieuwe) vestigingsplaats voor reproductie. Bij vogels worden dispersie waarnemingen op twee manieren verzameld: via doelgerichte gebiedsstudies en via het verzamelen van terugmeldingen van geringde vogels. Beide typen data worden gebruikt.

De dispersie parameter alfa kan ook worden geschat door te bepalen welke waarde van alfa in een regressieanalyse de bezetting van habitat het beste verklaart (zie paragraaf 3.1.3). Bij deze methode worden mogelijk geschikte waarden van alfa omgezet in de verklarende variabele 'ruimtelijke samenhang'. In dit onderzoek worden drie waarden voor alfa uitgetoet in twee analyses: een analyse van de *bezetting van territoria* in verschillende habitatplekken en een analyse van de *bezetting van habitatplekken* in verschillende netwerken.

3.1.1 De dispersieparameter 'alfa'

Aan het dispersiegedrag van de boomklever is in de literatuur al veel aandacht besteed. Eric Matthysen⁵⁸ heeft er in zijn boek over de boomklever een hoofdstuk aan gewijd. De bewerkingen van dispersiewaarnemingen in de boomkleverliteratuur zijn echter niet gericht op het bepalen van de waarde van de 'alfa' die voor de toepassing in LARCH nodig is.

Om alfa te bepalen moeten de dispersiewaarnemingen worden uitgezet in een grafiek met als x-as de afgelegde afstand en op de y-as het aantal waarnemingen waarbij een bepaalde afstand is afgelegd. Wanneer b.v. van 50 individuen 5 individuen een afstand aflegden tussen drie en vier km dan komt er in de grafiek een punt te staan bij 3,5 km op de x-as en 5 op de Y-as. Het aantal kan ook worden uitgedrukt als het percentage van het totale aantal waarnemingen. Het rekenvoorbeeld levert dan een punt op bij 3,5 (x-as) en 10 % (y-as). Door deze waarnemingen kan een curve (figuur 3.1) worden gefit waarvan de algemene formule is⁵⁹:

$$Y = ax^b \cdot e^{cx} \quad \text{bij } b > 1 \text{ en } c < 0$$

waarin Y het aantal/percentage vogels is dat een bepaalde afstand x heeft aflegt. Het eerste stukje van de formule (ax^b) beschrijft de toename van het aantal waarnemingen in het eerste stuk gerekend vanaf de plaats van vertrek. De meeste vogels op dispersie leggen een soort minimum afstand af o.a. om tenminste uit het ouderlijk territorium te komen, maar meestal is het wat meer. Dispersie is namelijk ook een strategie om inteelt te voorkomen. Na een top in de grafiek treedt een daling op die het best is te beschrijven als een logaritmische curve met een negatieve exponent. Omdat het eerste stukje van de curve vaak kort is in verhouding te de rest van de grafiek en omdat de waarnemingen meestal niet nauwkeurig genoeg zijn om dat eerste stuk goed te beschrijven, wordt dit meestal weggelaten. Het eerste deel wordt dan vervangen door een constante.

Met het weglaten van deze details wordt de grafiek meestal versimpeld tot een cumulatieve dispersiecurve, die begint bij 100 % op de y-as. Elke waarneming levert een punt op de grafiek op. Wanneer van de eerder genoemde 50 individuen 30 niet verder kwamen dan 4 km, levert dat een punt op bij 4 km (x-as) en 60% (y-as). De parameter c beschrijft nog steeds de afname van het aantal individuen, dat zich ergens vestigt, met het toenemen van de afstand. Ze kan met een verzameling dispersiewaarnemingen (die op 100 % wordt gesteld) na een logaritmische transformatie van de cumulatieve dispersiecurve, waardoor c de richtingscoëfficiënt wordt van een rechte, worden geschat met een simpele vergelijking

$$c = (\ln 100 - \ln (100 - p)) / x$$

waarin p het percentage is dat tenminste de afstand x (in km en behorend bij dat percentage p) heeft afgelegd. Met behulp van deze vergelijking kan c berekend

⁵⁸ Matthysen 1998

⁵⁹ Siefke 1984

worden met een percentage individuen dat een bepaalde afstand heeft afgelegd. Dat is de wijze waarop veel dispersiegegevens in de literatuur worden samengevat. In dit onderzoek worden deze vermeldingen ook aangeduid als dispersie 'waarnemingen', maar er is dus een wezenlijk verschil met de eerder genoemde waarnemingen van afzonderlijke individuen. Naarmate een bron, meestal een artikel in een tijdschrift, meer gedetailleerde informatie geeft, zijn er meer 'waarnemingen' uit af te leiden. In verband met het versimpelen van de oorspronkelijke formules mogen alleen percentages tussen 50% en 95% gebruikt worden. Elke 'waarneming' – een percentage dat een bepaalde afstand heeft bereikt – levert een waarde voor c op. Siefke noemde de constante c de plaatstrouwconstante.

Hanski beschrijft in een formule met de parameter 'alfa' de afname, met het toenemen van de afstand, van de bijdrage van een plek in de omgeving, aan het aantal immigranten in één bepaalde andere plek. De plaatstrouwconstante c van Siefke kan daarom worden gelijkgesteld aan alfa in de formule van Hanski⁶⁰ (zie verder paragraaf 3.1.3.). Beide constanten gaan over dezelfde, door dispersiegedrag, afstand-gerelateerd afname in de relatie tussen gebieden. Zowel de formule van Siefke als die van Hanski beschrijven een relatieve kans – dus niet uitgedrukt in een absoluut aantal – om op een bepaalde afstand (im)migranten aan te treffen.

Theoretisch beschrijven alle dispersiebewegingen van een soort samen één ideale curve. Wanneer alle 'waarnemingen' op de ideale curve liggen komt er steeds dezelfde waarde uit. Voor het correct schatten van de dispersiecurve moet overal even veel naar immigranten zijn gezocht en moeten de waargenomen vogels afkomstig zijn uit een populatie die zich gemiddeld op dezelfde manier gedraagt. In de praktijk wordt meestal niet aan deze voorwaarde voldaan.

LARCH-classic gebruikt voor het begrenzen van netwerken de netwerkaftand. De netwerkaftand is gedefinieerd als de afstand (hemelsbreed) die 90% van de jonge vogels op dispersie aflegt. Dit getal kan soms worden gevonden in de vogelliteratuur. Wanneer op een of andere manier alfa is bepaald, is met de formule van Siefke ook altijd de netwerkaftand te berekenen. Een onderbouwing van alfa is dus ook een onderbouwing van de netwerkaftand.

3.1.2 'Alfa' schatten met behulp van dispersiewaarnemingen

Meerdere 'waarnemingen' afkomstig uit een populatie vogels met hetzelfde gedrag leveren dus theoretisch steeds dezelfde alfa op. In werkelijkheid is het dispersiegedrag te grillig om dat, met een in verhouding tot wat nodig zou zijn relatief gering aantal waarnemingen, te realiseren. Met een simpele lineaire regressieanalyse kan echter uit meerdere schattingen van alfa (curve) één gemiddelde alfa geschat worden. De verklaarde variantie geeft aan hoe goed de gemiddelde curve past. Daarbij wordt aangenomen dat alle waarnemingen afkomstig zijn uit één

⁶⁰ In de praktijk kunnen de beide parameters niet helemaal aan elkaar gelijkgesteld worden. Een echte gelijkstelling is alleen mogelijk wanneer de dispersiecurve en de uitkomsten van de Hanski formule worden gecorrigeerd voor de verdeling van de waarnemingen over afstandsklassen.

populatie- alle boomklever van West-Europa - met hetzelfde gedrag. Het alternatief, alle oorspronkelijke losse waarnemingen samenvoegen tot één verzameling, is niet mogelijk omdat deze doorgaans niet gepubliceerd worden.

Volwassen boomklevers zijn extreem plaatstrouw. Als een boomklever zich eenmaal heeft gevestigd en succesvol heeft gebroed, verhuist hij zeer zelden over afstanden groter dan een paar honderd meter. Deze 'broeddispersie' lijkt dus kwantitatief nauwelijks van belang voor de migratie over grotere afstanden in een netwerk. In de dispersieliteratuur overheersen die waarnemingen juist doordat ze het gemakkelijkst zijn vast te stellen. Voor het berekenen van alfa moeten dus waarnemingen gebruikt worden van als (nest)jong geringde boomklevers die zijn teruggevangen of gevonden in hun broedgebied: de waarnemingen van 'natale dispersie'. Bij veel soorten is er een verschil in dispersiegedrag tussen mannetjes en vrouwtjes⁶¹, maar bij de boomklever is dat niet het geval⁶². Met het geslacht hoeft dus bij het berekenen van alfa geen rekening gehouden te worden.

Dispersiewaarnemingen verzamelen is zeer arbeidsintensief en er is een lange waarneemperiode nodig om een representatief beeld te krijgen. Zelf dispersiewaarnemingen verzamelen voor dit onderzoek was dus niet mogelijk, maar er zijn er veel gepubliceerd in de vogelliteratuur. Ze kunnen afkomstig zijn van 'gebiedsstudies' en van meldingen aan vogeltrekstations van de vondsten van geringde vogels. Bij gebiedsstudies wordt vaak onderzoek gedaan aan één soort of een groep van soorten in een beperkt gebied. Het hele gebied wordt systematisch afgezocht op eerder gemerkte individuen of men maakt gebruik van steekproeven. Vogels die het gebied verlaten, hebben een kleinere kans gevonden te worden dan vogels die blijven. De beschreven afgelegde afstanden zijn daardoor in gebiedsstudies vaak een onderschatting van de werkelijke dispersieafstanden. Bij de ringmeldingen is het net andersom. Veel individuen worden geringd in gebieden waar de kans op een toevallige ringvondst relatief klein is. Ze worden teruggemeld uit gebieden, b.v. stedelijk gebied, waar de kans relatief groot is. Om een indruk te krijgen van de invloed van de herkomst van de waarnemingen op de berekende alfa, wordt deze zowel berekend op basis van ringgegeven als op basis van waarnemingen uit gebiedsstudies.

3.1.3 'Alfa' schatten met behulp van regressiemodellen

Een tweede methode voor het bepalen van het dispersievermogen van een soort is gebaseerd op het verklaren van de verspreiding van de boomklever (de mate van voorkomen in habitatplekken) als functie van verschillen in de 'relatie' met plekken (gebieden) in de omgeving. Wanneer maar genoeg gebieden (niet te grote, want ze moeten wel af en toe leeg kunnen staan) worden bestudeerd die variëren in die (theoretische) 'relatie' met de omgeving, kan worden geschat wat het dispersievermogen van een soort is. De relatie met de omgeving kan worden

⁶¹ Greenwood & Harvey 1982

⁶² Enoksson 1988, Matthysen & Schmidt 1987, Winkel 1989

beschreven met een formule⁶³. In LARCH-SCAN⁶⁴ heet die relatie de ‘ruimtelijke samenhang’. In het algoritme toegepast voor het beschrijven van de ‘ruimtelijke samenhang’ is alfa (α) de belangrijkste parameter:

$$RS_i = \sum A_j \cdot e^{-\alpha D_{ij}}$$

Waarin:

- RS_i de ‘ruimtelijke samenhang’ van habitatplek i is de som van alle relaties van plek i met alle overige habitatplekken $1..j$ in een netwerk. Ruimtelijke samenhang is een relatieve maat voor het potentiële aantal immigranten in plek i en dus voor de koloniseringskansen van plek i . Met relatief wordt bedoeld dat de samenhang tussen deze relaties en het werkelijke aantal immigranten of de koloniseringskansen niet precies bekend is.
- A_j is de oppervlakte of de draagkracht van plek j .
- Alfa (α) is de weging voor afstand op basis van het dispersievermogen van de soort
- D_{ij} is de afstand tussen plek i en plek j . Dit kan eventueel een relatieve afstand zijn als er sprake is van geleiding door het landschap of juist extra weerstand.

In de oorspronkelijke formule van Hanski was A_j niet de oppervlakte of draagkracht van plek j , maar de actuele bezetting. Een niet bezette plek draagt immers niets bij aan het aantal immigranten elders en een gedeeltelijk bezette plek bevat niet het theoretisch maximum aantal. In het kennisstelsel LARCH is de bezetting van habitatplekken echter niet bekend. Daarom wordt uitgegaan van de potentiële maximale bezetting: de draagkracht. Ruimtelijke samenhang zoals berekend in LARCH is daardoor geen kwantitatieve maat voor het aantal immigranten, maar is daarvoor wel een relatieve schatting, als wordt uitgegaan van een gemiddelde bezetting.

Op grond van de resultaten uit de schatting van alfa met behulp van dispersieaanpakken (paragraaf 3.2) worden drie waarden voor alfa gebruikt om ‘ruimtelijke samenhang’ uit te rekenen voor een groot aantal habitatplekken uit tien gebieden in Noordwest-Europa, waaronder een intensief bestudeerd gebied in Twente (voor een beschrijving van de onderzoeksgegevens zie hoofdstuk vier en vijf). De drie waarden worden afgeleid van de gebiedsstudies, de ringaanpakken en het gemiddelde daarvan (figuur 3.2). De maat ‘ruimtelijke samenhang’ wordt vervolgens in regressieanalyses gebruikt als de verklarende variabele voor de bezettingskans van *territoria* in habitatplekken in Twente en voor de bezetting van *habitatplekken* in de overige gebieden.

Voor het berekenen van de ruimtelijke samenhang met LARCH-SCAN is behalve een waarde voor alfa ook de ‘celgrootte’ van de habitatkaart (een rasterkaart in een GIS) nodig. Daarvoor is 100 en 250 m gekozen. De kleinste eenheden op in de habitatkaart zijn dan respectievelijk 1 en 6,25 ha groot. Verwacht wordt dat de meest

⁶³ Hanski 1994, Hanski & Gilpin 1991

⁶⁴ Pouwels 2000, Foppen *et al.* 2001

gedetailleerde beschrijving het regressiemodel oplevert met de hoogste verklaarde variatie (in de hier gebruikte logistische modellen 'verklaarde deviance'). Voor de rekensnelheid van LARCH kan de celgrootte veel uitmaken.

3.2 Alfa op basis van dispersiewaarnemingen

3.2.1 Resultaten analyse dispersiewaarnemingen uit gebiedsstudies

Er zijn zes bronnen gevonden met dispersiewaarnemingen uit gebiedsstudies (tabel 4.1). De bruikbare waarnemingen betreffen zichtwaarnemingen van in of bij het nest gekleurde individuen, en terugvangsten of doodvondsten van in of bij het nest geringde vogels. Het aantal dispersiewaarnemingen verschilt nogal tussen deze studies. Voor elke bron is een schatting van alfa uitgerekend met de formule van Siefke (tabel 3.1). De bronnen zijn geordend op basis van de schatting voor alfa.

Tabel 3.1 Bronnen van dispersiewaarnemingen uit gebiedsstudies en berekende alfa volgens de methode van Siefke (zie tekst paragraaf 3.1.1). Waarnemingen uit de eerste twee zijn buiten het gemeenschappelijk model gehouden.

Bron:	N	Waarnemingen: boven: percentage onder: afgelegde afstand (km)	alfa	verklaarde variantie
Matthysen 1988	9	55 78 89 0,3 0,5 0,7	3,17	-
Enoksson 1988	3	67 0,65	1,70	-
Berndt & Sternberg 1969 Winkel 1989	150	53 66 79 89 94 94,7 0,8 1,2 1,6 2,1 4,0 5,0	0,58	88 %
Matthysen & Schmidt 1987	56	50 68 75 79 89 91 1 2,0 2,6 3,0 4,0 5,0	0,49	98 %
Haupt 1992	17	47 1,35	0,47	-
Matthysen 1995	15	62,5 72 87,5 94 1 3 5 6	0,41	93 %
Gemeenschappelijk model	238		0,43	79 % ± 0,5

De hoogste waarden voor alfa zijn gevonden in gebieden waar gedragstudies werden gedaan aan de boomklever⁶⁵. De kans op waarnemingen van vogels die de vrij kleine studiegebieden⁶⁶ verlaten hebben is klein. Deze twee waarnemingen geven dus zeker een overschatting van alfa. Over een grote studie in Duitsland⁶⁷ waarin meer dan 12 000 jonge boomklevers werden geringd in de periode 1954-1987 zijn drie bronnen geraadpleegd. Twee bronnen zijn gecombineerd onder de gebiedsstudies en de derde wordt besproken bij de ringwaarnemingen omdat daarin het accent ligt op waarnemingen van dispersie over lange afstanden. Dit Duitse studiegebied ligt ten

⁶⁵ Matthysen 1988, Enoksson 1988

⁶⁶ ruim 38 ha in geval van Matthysen en 45 ha in geval van Enoksson

⁶⁷ Berndt & Sternberg 1969, Winkel 1989

Noordoosten van Braunschweig en meet 30 bij 30 km. Verspreid over dit gebied liggen een dertigtal bossen, die verschillen in grootte, waarin samen 4000 nestkasten zijn opgehangen. Het is een in vergelijking met Nederland bosrijk landschap.

Binnen het gebied bij Braunschweig zijn 150 dispersiewaarnemingen verzameld, die een schatting voor alfa opleveren van 0,58. Alle waarnemingen liggen min of meer op één lijn (verklaarde variantie=VV: 88%). De gegevens van Matthysen en Schmidt in een andere studie in Duitsland, maar in een vergelijkbare opzet en een vergelijkbaar landschap, leveren een alfa van 0,49 op. Ook daar liggen de waarnemingen vrijwel op één exponentiele kromme (VV: 98%).

Een schatting van de dispersieafstand door Haupt leidt tot een overeenkomstige waarde, hoewel deze auteur er van overtuigd is dat de dispersieafstanden in zijn gebied, als gevolg van een geringe habitatkwaliteit, groter waren dan elders in Duitsland.

Ook de verplaatsingen in het versnipperde studiegebied van Matthysen in België verschillen niet veel van die in Duitsland. Hierbij moet worden aangetekend dat onzekerheid bestaat over het lot van driekwart van de gekleurde jongen die de eerste winter normaliter wel overleefd zullen hebben. Matthysen neemt aan dat het merendeel het studiegebied van 14 bij 15 km heeft verlaten, maar de sterfte in het versnipperde landschap kan ook abnormaal hoog zijn geweest. De gebruikte cijfers zijn gecorrigeerd voor verschillen in waarneemintensiteit binnen het gebied maar niet voor de vogels die 'zoek' zijn. Ook zijn waarnemingen liggen bijna op één dispersiecurve (VV: 93 %).

De waarnemingen uit de vier laatste bronnen werden gecombineerd tot één curve met een alfa van 0,43. Er waren meerdere uitbijters in de waarnemingen, die onevenredig veel invloed hadden op het resultaat. De verklaarde variantie (79%) is dan ook lager dan in de drie afzonderlijke modellen en de standaardafwijking van alfa is 0,05.

3.2.2 Resultaten analyse dispersie op basis van ringmeldingen

Er zijn veel bronnen van dispersiewaarnemingen op basis van ringmeldingen, maar er zijn diverse problemen. Namelijk: dat vaak waarnemingen van broeddispersie en natale dispersie door elkaar staan; dat de afgelegde afstanden niet voldoende nauwkeurig gemeten zijn en of; dat ook de terugmeldingen van niet-broedvogels zijn meegenomen. Wanneer het om niet-broedvogels gaat is de vastgestelde verplaatsing geen dispersie. Gelukkig zijn boomklevers standvogels, dus trekwaarnemingen kunnen er niet bij zitten. Dispersie komt echter bij boomklevers waarschijnlijk mede tot stand door zwerfgedrag en waarnemingen van niet-broedvogels kunnen dus betrekking hebben op onvoltooid dispersiegedrag. Voor zover is na te gaan voldeden gegevens uit vijf bronnen aan het criterium dat het alleen ging om waarnemingen van echte natale dispersie.

Hoewel boomklevers dus niet trekken zijn er wel jaren waarin een relatief groot aantal vogels grote afstanden aflegt. Voor het eerst is dit opgemerkt door Berndt en Dancker⁶⁸ wiens waarnemingen dan ook tot een erg kleine alfa (0,015) leiden. Hun waarnemingen liggen wel ongeveer op één lijn (VV 91 %). Zij brachten de grote dispersieafstanden in verband met jaren met een zeer hoge dichtheid aan boomklevers. In zulke jaren schijnt minstens de helft van de jongen uit het geboortegebied te vertrekken. Dit verschijnsel is in 1989 door Winkel bevestigd en met meer data veel beter beschreven. De eerder bij de gebiedsstudies gebruikte gegevens van Winkel zijn door hem later samengevoegd met de 44 terugmeldingen van buiten het studiegebied. Daarbij gaat het vooral om dood gevonden individuen in gebieden waar niet gericht is gezocht. Opmerkelijk is dat deze gecombineerde waarnemingen samen niet op één kromme liggen. De verklaarde variantie is met 88 % niet echt laag, maar de laatste waarneming in de reeks heeft steeds (ook na het verwijderen van die waarneming, verschillende keren) een grote afwijking t.o.v. de overige waarnemingen. De waarnemingen behoren kennelijk niet tot één groep van vogels met hetzelfde gedrag. De invloed van de groep die een grote afstand heeft afgelegd – die qua omvang onderschat moet zijn omdat het ringmeldingen betreft – lijkt onevenredig groot. De gevonden waarde voor alfa blijft met 0.08 klein (en de dispersie afstand dus groot) in vergelijking met de gebiedsstudies.

De 15 waarnemingen uit Nederland en België samen⁶⁹ leiden tot een vergelijkbare kleine waarde voor alfa (0,10). Voskamp en Zoetebier⁷⁰ selecteerden uit alle Nederlandse ringmeldingen de waarnemingen van natale dispersie en deden navraag naar de exacte locaties. Het gaat om een mengeling van bij nestkastcontroles en gericht zoeken gevonden vogels naast een groot aantal doodvondsten (vooral raamslachtoffers). Hun waarnemingen laten zich beschrijven met een alfa van 0,14 (VV=96%, standaardafwijking 0,01).

Tabel 3.2 Bronnen van dispersiewaarnemingen op basis van ringmeldingen en berekende alfa volgens de methode van Siefke (zie tekst paragraaf 3.1). Met * gemerkte waarnemingen zijn uit het model weggelaten uitbijters.

Bron:	N	Waarnemingen: percentage afgelegde afstand in km	alfa	verklaarde variantie
Berndt & Dancker 1960	17	59 71 82 94 10 50 90 160	0,015	91 %
Winkel 1989	194	51 73 90 94 96 1,2 5 20 30 50 *	0,08	88 %
Matthysen & Adriaensen 1989	15	87 20	0,10	-
Voskamp & Zoetebier 1996, ongepubliceerd	94	50 60 70 80 90 93 95 4,5 6,1 7,2 8,6 15 20 53 *	0,14	96 %
Bellamy <i>et al.</i> 1997	134	80 95,5 10 20	0,16	-

⁶⁸ Berndt & Dancker 1960, Gatter 1974

⁶⁹ Matthysen & Adriaensen 1989

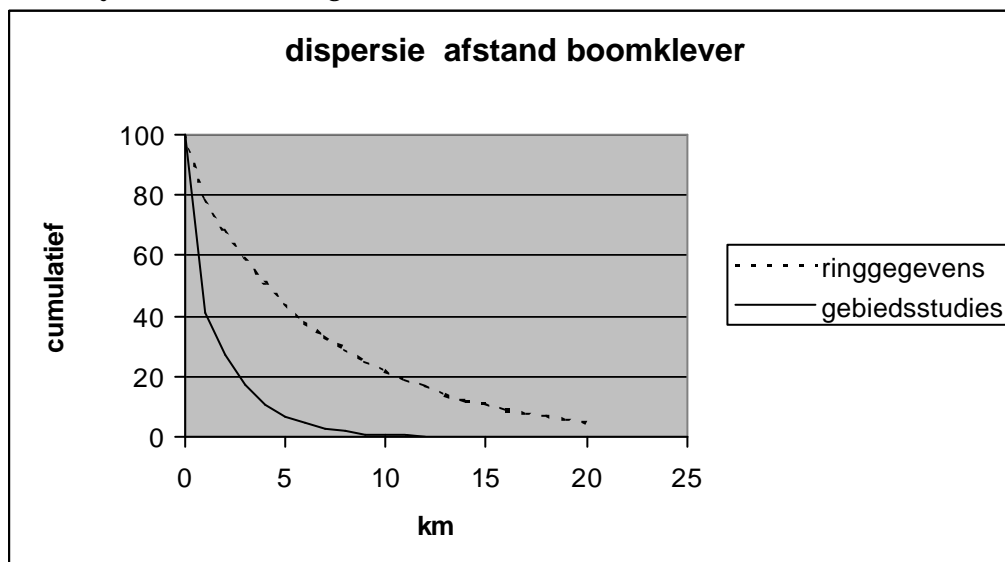
⁷⁰ Zoetebier 1996, ongepubliceerd

Een summiere samenvatting van terugmeldingen uit Engeland⁷¹. levert een overeenkomstige waarde op als van Voskamp en Zoetebier. Vanwege de grote invloed van de langeafstand-dispersiewaarnemingen in de Duitse gegevens was het niet mogelijk één gemeenschappelijk model te maken. Elke keer als uitbijters uit de verzamelde waarnemingen werden weggelaten, verschenen er weer nieuwe. De verklaarde variantie van het model voor de gecombineerde set was slechts 14%.

3.2.3 Discussie alfa op basis van dispersiewaarnemingen

Helaas leveren de waarnemingen uit gebiedsstudies en de ringterugmeldingen verschillende resultaten op. Wat zijn nu de meest geschikte dispersiewaarnemingen voor het schatten van Alfa?

Uit een recent Canadees⁷² onderzoek blijkt dat de simpele en in de literatuur meest algemene beschrijving van dispersie met een logaritmische curve net zo goed voldoet als meer complexe alternatieve methoden. Dat ondersteunt de gekozen methode. De verschillen tussen alfa berekend op basis van gebiedsstudies en op basis van ringmeldingen komen niet geheel onverwacht. Verschillen kunnen zijn ontstaan door verschillen in de kans op het vinden van vogels die korte dan wel lange afstanden hebben afgelegd: door ongebalanceerde steekproeven. Als die kansen erg verschillen ontstaat een overschatting van de alfa in gebiedsstudies en een onderschatting op basis van ringgegevens. Uit de resultaten blijkt dat de alfa op basis van ringgegevens inderdaad het kleinst is. De met ringgegevens berekende alfa verschilt van bron tot bron sterker dan de alfa berekend met dispersiewaarnemingen uit gebiedsstudies. De beide dispersiecurven, voorgesteld als de twee lijnen $y=e^{-0,14x}$ en $y=e^{-0,43x}$, liggen behoorlijk ver uit elkaar (figuur 3.1).



Figuur 3.1 Cumulatieve dispersiekromme voor de boomklever op basis van ringgegevens (alfa=0,14) en op basis van dispersiewaarnemingen uit gebiedsstudies (alfa=0,43).

⁷¹ Bellamy *et al.* 1997

⁷² Sutherland *et al.* 2000, Southwood

Dit verschil is waarschijnlijk niet uitsluitend het gevolg van de hiervoor genoemde ongebalanceerde steekproeven. De waarnemingen van de gebiedsstudies afzonderlijk beschrijven meestal vrij goed één exponentiele kromme: de verklaarde variantie is indien bekend meestal vrij hoog. Volgens Matthysen en Schmidt, en in overeenstemming met de theorie (zie methode) is dat een teken dat de waarnemingen een redelijke steekproef zijn uit statistisch gezien één populatie met hetzelfde gedrag. Het is dus waarschijnlijk dat de gevonden alfa's het dispersiegedrag van de jonge boomklevers in die gebieden afzonderlijk correct beschrijft. Bij samenvoeging tot één dataset, is de schatting voor alfa $0,43 \pm 0,05$, maar de verklaarde variantie is een stuk lager. De waarde van dit model is niet zo groot omdat geen enkele weging voor het oorspronkelijke aantal waarnemingen kon worden toegepast en waarnemingen, die niet konden worden verwijderd, onevenredig grote invloed hadden

Opgemerkt moet worden dat de meeste gegevens uit relatief bosrijke Duitse landschappen komen. Alleen de gegevens van Matthysen komen uit versnipperd habitat, maar over de betrouwbaarheid van deze getallen is veel onzekerheid omdat 75% van de gemerkte vogels 'zoek' was. Eric Matthysen vond in zijn data uit een versnipperd gebied geen aanwijzingen dat boomklevers geboren in versnipperd habitat minder of later op dispersie gingen dan in uitgestrekt aaneengesloten habitat. Wel bleken jonge boomklevers minder succesvol in het koloniseren van versnipperd habitat. Voor de alfa maakt het veel uit of ze het onderzoeksgebied zijn uitvlogen of dat ze dood gingen. Als de zoekgeraakte vogels werkelijk het onderzoeksgebied uitvlogen, is de berekende alfa veel te groot. Mogelijk is in versnipperde landschap het dispersiegedrag aangepast aan de omstandigheden. Ook is het mogelijk dat de sterfte tijdens dispersie daar juist erg groot is. In het eerste geval zou dat de soort minder kwetsbaar maken voor versnippering, in het tweede geval juist veel kwetsbaarder.

Bij de ringmeldingen is de verklaarde variantie ook vrij hoog, hoewel er met de data van Winkel duidelijk problemen zijn met de homogeniteit. De ringgegevens wijzen allemaal op een grote dispersieafstand: dus kleine alfa. Deze data liggen echter helemaal niet samen op één kromme (VV, 14%). De gegevens van Berndt en Dancker lijken een vrij zuivere beschrijving te geven van dispersie over grote afstand. Terwijl de gegevens van Voskamp en Zoetebier een redelijk representatieve steekproef lijken uit de Nederlandse populatie, die kennelijk veel lijkt op de Engelse met een vergelijkbare alfa. De verschillen tussen de bosrijke Duitse landschappen en de meer versnipperde Nederlandse is een mogelijke, maar niet de enige oorzaak van de verschillende alfa's. In Duitsland worden immers zowel grote als kleine waarden vastgesteld. Er zijn verschillende groepen individuen met een verschillend gedrag en dus een verschillende alfa. Zolang de waarnemingen gelijkmatig verdeeld zijn over die groepen, of betrekking hebben op een groep, leveren ze een goede beschrijving op voor het gebied waaruit ze afkomstig zijn. Waarnemingen van dispersie over lange afstand kunnen dat beeld echter grondig verstoren. De vraag is hoe frequent het verschijnsel dispersie over grote afstand is.

Berndt, Dancker en Winkel maken melding van 'invasie of eruptie jaren' waarin zelfs een soort van 'gerichte trekwaarnemingen' optreden⁷³. Soms treden 'erupties' op door bijzondere omstandigheden zoals een plotselinge voedselschaarste of overbevolking na een reeks 'vette jaren'. Grote geschikte broedgebieden 'lopen dan over' en stoten grote aantallen jongen uit op zoek naar onbezet habitat. Het onderzoek van Winkel wijst op een vrij hoge frequentie van dit soort jaren of perioden: plusminus 14 maal op een periode van 31 jaren. Dit lange afstand dispersiegedrag komt in de in dit onderzoek gevonden gebiedsstudies niet in beeld. Voor de overleving van netwerkpopulaties zou dit gedrag wel eens heel belangrijk kunnen zijn. We kunnen op basis van de beschikbare gegevens echter slechts gissen naar de gemiddelde kwantitatieve verhouding tussen lange en korte afstand dispersie, zodat niet beoordeeld kan worden welke alfa 'het dispersiegedrag' van de boomklever het best beschrijft. Het is niet verstandig op de verklaarde variantie in de gegevens van één bron af te gaan, daarvoor is het een te ruwe maat voor de kwaliteit van de gegevens.

De beschrijvingen van dispersie houden geen rekening met een effect van de habitatkwaliteit van het geboortegebied op de afgelegde afstanden bij dispersie. Dat dit optreedt blijkt uit aanwijzingen in o.a. een Duits onderzoek⁷⁴ en uit een bewerking van Nederlandse terugmeldingen⁷⁵ van geringde vogels op Alterra. Nader onderzoek is nodig.

Een ander probleem is de mogelijke geleiding van dispersie door het landschap. Aanwijzingen daarvoor zijn diverse anekdotische waarnemingen in de literatuur. Bij Alterra is onderzocht of er een significant verschil is tussen het landschap in de afgelegde route tijdens dispersie door boomklevers⁷⁶ en random (via toeval) gekozen routes. Er is in de afgelegde routes significant meer loof- en gemengd bos en significant minder open gebied. Een aanwijzing dat de vogels zich inderdaad laten sturen door het landschap. De berekening van alfa gaat er van uit dat dispersie ongericht is. Op de gemiddelde uitkomst van dispersie heeft geleiding door het landschap misschien niet zo veel invloed. Voor de bereikbaarheid van afzonderlijke gebieden kan het wel veel uitmaken⁷⁷.

Voor de uitspraak over duurzaamheid kan LARCH echter maar werken met één alfa. Voor het (her)koloniseren van min of meer geïsoleerde plekken – uitstervende netwerken vallen vaak uiteen in geïsoleerde populaties - en dus het laten overleven van netwerken is de onregelmatige dispersie over lange afstand het meest van belang. Een geïsoleerde plek van goede kwaliteit hoeft immers niet elk jaar bereikt te worden, maar een immigrant kan van vitaal belang zijn als het even slecht gaat. In afwachting van het antwoord op de vraag welke alfa via ruimtelijke samenhang *de bezetting van territoria en habitatplekken* het beste verklaart (paragraaf 3.3), lijkt een alfa op basis van ringwaarnemingen dus de beste keuze. Voorwaarde is dat het niet vooral of

⁷³ Zie ook Matthysen 1998

⁷⁴ Haupt 1992

⁷⁵ Zoetebier 1996

⁷⁶ Schotman *et al.* Ongepubliceerd.

⁷⁷ Matthysen 1994, Matthysen *et al.* 1995

uitsluitend mag gaan om een zeer ongebalanceerde waarneming. De Nederlandse waarneming van 0,14 lijkt een goede waarde voor alfa in LARCH. De vraag is of, ondanks allerlei onbekende invloeden, zoals van het landschap op dispersie, er bij een andere methode toch een zelfde waarde voor alfa als beste naar voren komt.

3.3 Alfa op basis van regressiemodellen

In de vorige paragraaf is met behulp van dispersiegegevens bepaald wat vermoedelijk de beste waarde van alfa is voor de boomklever. De onzekerheid over de te gebruiken waarde is echter groot. In deze paragraaf wordt met regressie analyses nagegaan welke waarde de beste verklaring levert voor een waargenomen patroon in de bezetting van plekken. Daarvoor zijn drie waarden voor alfa gekozen: 0,43 als gemiddelde waarde in de gebiedsstudies, 0,14 op basis van de ringgegevens en een gemiddelde van 0,29 daar tussen.

Deze regressieanalyses zijn tevens een onderdeel van het ontwikkelen van een model dat de bezettingskans van territoria (hoofdstuk 4) en habitatplekken (hoofdstuk 5) beschrijft. Materiaal en methode worden aldaar besproken. In deze paragraaf wordt volstaan met de resultaten.

3.3.1 Resultaten analyse model voor de bezetting van territoria

De waarden 0,29 en 0,43 blijken een significante correlatie tussen de bezettingskans van territoria in Twente en de 'ruimtelijke samenhang' op te leveren, waarvan 0,43 het best voldoet (tabel 3.3). Een celgrootte van 100 m levert geen beter model op dan een celgrootte van 250 m.

Tabel 3.3 *Significantie van de ruimtelijke samenhang (berekend met verschillende 'alfa' en celgrootte) in modellen voor de bezettingskans van territoria in habitatplekken in Twente. Zie de tekst van paragraaf 4.2. voor een toelichting op het effect van de andere verklarende variabelen.*

Ruimtelijke samenhang met:		Verklaarde Deviance		T-test	
Celgrootte	alfa	deviance	%	P waarde	
100	0,14	13,16	33	0,808	ns
250	0,14	13,37	33	0,394	ns
100	0,29	14,11	35	0,077	ns
250	0,29	14,68	37	0,026	*
100	0,43	14,86	37	0,019	*
250	0,43	15,39	38	0,007	**

3.3.2 Resultaten analyse model voor Noordwest-Europa

Tabel 3.4 Significantie modellen met ruimtelijke samenhang (RS), berekend met verschillende celgrootte en alfa, voor het verklaren van de bezetting van habitatplekken in verschillende landschappen (netwerken). Van zes verschillende modellen zonder en met gebiedsfactor is alleen de verklaarde deviance in procenten en de significantie (p-waarde, t-toets éézijdig) van RS gegeven.

Variabelen	Cel alfa	Cel alfa	Cel alfa	Cel alfa	Cel alfa	Cel alfa
RS & Model	100 0,14	250 0,14	100 0,29	250 0,29	100 0,43	250 0,43
RS p-waarde - gebied	p<0,001	p<0,001	p=0,006	p<0,001	p=0,127	p=0,031
% deviance verklaard	39 %	40 %	36 %	37 %	35 %	36 %
RS p-waarde + gebied	p<0,001	P=0,042	p=0,012	p=0,111	p=0,117	p=0,381
% deviance verklaard	50 %	50 %	50 %	49 %	49 %	49 %

Het model gebaseerd op een ruimtelijke samenhang met een alfa van 0,14 heeft de hoogste verklaarde deviance (tabel 3.4). Dat geldt voor modellen met en vooral voor modellen zonder gebiedsfactor (zie hoofdstuk 5). In de modellen zonder gebiedsfactor heeft elke ruimtelijke samenhang, op één na, een significante relatie met bezetting. In het model met gebiedsfactor is de correlatie met ruimtelijke samenhang over het algemeen zwakker en driemaal zelfs niet significant ($p>0,05$). Ruimtelijke samenhang berekend met een celgrootte van 250 m verklaart de bezetting beter dan berekend met 100 m.

3.3.3 Discussie alfa op basis van regressiemodellen.

De bezetting in Twente wordt het best verklaard met een andere - ruimtelijke samenhang op basis van - alfa dat de bezetting in Noordwest-Europa. In het eerste geval komt 0,43 als beste uit de bus in het tweede geval 0,14.

In hoofdstuk 4 wordt hierbij de kanttekening geplaatst dat in Twente een kleinere waarde voor alfa ook minder kans maakt door gebrek aan variatie in de ruimtelijke samenhang - berekend met een kleine alfa - binnen het relatief kleine studiegebied. Dit kan betekenen dat het aantal immigranten dat een grote afstand heeft afgelegd overal ongeveer gelijk is, of in het niet valt bij verschillen in locale migratie. Als dat zo is kan een relatie tussen bezetting en versnippering alleen maar verklaard worden door variatie in de locale migratie. Uit het feit dat een grote alfa wel veel verklaard, valt af te leiden dat die variatie in het aantal immigranten uit de nabije omgeving er inderdaad is.

In een ander onderzoek⁷⁸ en in hoofdstuk vier, blijken landschapsmaten op verschillende niveaus naast elkaar een significant effect te hebben. Een verklaring voor het effect op lokaal niveau is dat bij de bezetting van territoria de invloed van

⁷⁸ Van Langevelde 1999

locale dispersie – zoals wordt beschreven bij gebiedsstudies - overheerst en dat ook broeddispersie een rol van betekenis speelt. Ruimtelijke samenhang berekend op basis van één alfa kan hiermee geen rekening houden. Een alternatief model met meerdere landschapsmaten verklaart de verspreiding van boomklever daarom beter (paragraaf 4.2).

Binnen het studiegebied Twente zijn de afstanden niet zo heel groot en zal broeddispersie voorkomen tussen verschillende habitatplekken. Helaas zijn uit dit gebied niet voldoende dispersiewaarnemingen voorhanden om deze veronderstelling te staven. Haupt⁷⁹ toonde aan dat in marginaal habitat waar het broedsucces laag is, overjarige vogels veel vaker op dispersie gaan dan verwacht. Er zijn aanwijzingen dat versnipperd habitat in Twente ook marginaal habitat is. Als gevolg van competitie om nestholten is het broedsucces in Twente laag in de kleine bosjes met een grote randlengte. Diverse keren is vastgesteld dat territoria in dergelijke bosjes werden verlaten tijdens het broedseizoen, wat kan betekenen dat adulten marginaal habitat hebben verlaten, maar de vogels kunnen natuurlijk ook zijn overleden. In de grotere bossen werden vaker vervangende broedgevallen gevonden. Daar waren de vogels dus in ieder geval niet overleden. Net als in dispersie onderzoek in versnipperd landschap in België⁸⁰ blijft over de vraag of boomklevers in sterk versnipperd habitat eerder dood gaan. Meest waarschijnlijk is dat inderdaad broeddispersie optreedt tijdens het broedseizoen, nog voordat een nieuwe generatie zich aandient als concurrenten.

Bij de validatie van de modellen in hoofdstuk vijf blijkt het Europese model voor de bezetting van habitatplekken beter te voldoen dan het (afgeleide) Twentse regressiemodel met de grotere alfa. Bovendien blijkt het Europese model met de alfa van 0,14 voldoende betrouwbaar om informatie toe te voegen aan en niet strijdig te zijn met de uitkomsten van LARCH-classic. Op basis van de analyse van verspreidingsgegevens met regressiemodellen komt dus ook een kleine alfa als beste naar voren voor het beschrijven van duurzaamheid. Een conclusie t.a.v. de methode is dat als er voor LARCH een alfa geschat moet worden op basis van verspreidingsgegevens, dat het beste gedaan kan worden met behulp van gegevens over de bezetting van habitatplekken in verschillende landschappen.

3.4 Algemene discussie en conclusies over het dispersievermogen

Zowel uit de discussie over de analyse van dispersiewaarnemingen als uit de discussie over analyse van de verspreidingsgegevens – keuze uit drie waarden - kwam een alfa van 0,14 als meest geschikte waarde naar voren. In beide gevallen is het argument dat ruimtelijke samenhang gebaseerd op een kleine alfa het best *de duurzaamheid* van lokale populaties in habitatplekken beschrijft en daarom gaat het in LARCH.

Met een keuze voor 0,14 wordt uitgegaan van een behoorlijk dispersievermogen. Daar kan tegenin worden gebracht dat uit de gebiedsstudies in bosrijke landschappen

⁷⁹ Haupt (1992)

⁸⁰ Matthysen 1994, Matthysen *et al.* 1995, Matthysen & Currie 1996

een veel geringer dispersievermogen naar voren komt en dat de boomklever in veel gebieden, waaronder vier uit deze studie (Cambridgeshire, West-Vlaanderen, Brabant en Drenthe) lage dichtheden heeft en in ieder geval tot voor kort in veel geschikte gebieden ontbrak. Het ontbreken in geschikte gebieden zou uitsluitend het gevolg kunnen zijn van een gering dispersievermogen van de jongen, maar die verklaring kan ook te simpel zijn. Het lijkt er eerder op dat de boomklever door plaatstrouw van volwassen vogels en zijn wisselende dispersiegedrag van jongen vooral veel tijd nodig heeft om lege gebieden te koloniseren. Een groter dispersievermogen van de jongen dan verwacht op basis van gebiedsstudies sluit een trage kolonisatie niet uit. Effecten van versnippering op habitatkwaliteit en via partner- en habitatselectie (paragraaf 2.2.1) kunnen kolonisatie van lege gebieden extra moeilijk maken. De versnippering van deze leefgebieden zal deze plaatstrouwe soort dus nog wel parten blijven spelen, ondanks een tenminste in sommige jaren meevallend dispersievermogen.

Wanneer dispersie over grotere afstanden vooral voorkomt in gebieden met een hoog populatieniveau, treedt dat verschijnsel mogelijk helemaal niet op in versnipperd habitat, in pas gekoloniseerde gebieden en aan de rand van het verspreidingsareaal. In dat geval is voor die situaties een alfa van 0,14 te klein. Toepassing in LARCH leidt dan ten onrechte tot de verwachting dat een netwerk van habitatplekken een duurzame populatie bevat. Wanneer een populatie eenmaal een minimum omvang bereikt heeft zou ze – in dat zelfde netwerk- inderdaad wel duurzaam kunnen zijn. Voor die gevallen is het goed te benadrukken dat LARCH uitspraken doet over potentiële populaties, maar helemaal bevredigend is het niet. Beter zou zijn, om bij het berekenen van ruimtelijke samenhang rekening te houden met het actuele populatieniveau. Het minimum niveau dat populaties moeten bereiken om duurzaam te kunnen zijn, zou met modelstudies bepaald kunnen worden, maar dan moet in die modellen het dispersiegedrag wel correct beschreven zijn. Uit deze studie blijkt dat het inzicht in het dispersiegedrag van de boomklever daarvoor nog ontoereikend is.

Bij gebruik van ruimtelijke samenhang voor het beschrijven van effecten van versnippering op lokaal niveau – in plaats van op duurzaamheid op netwerkniveau- lijkt op grond van bovenstaande overwegingen een alfa van 0,43 meer geschikt. Daarbij gaat het vooral over de mate waarin de draagkracht wordt benut: de verzadiging van het habitat.

Al met al zijn er nogal wat onzekerheden over de beste waarde van alfa voor de boomklever. LARCH is niet berekend op naijlingseffecten en verschillen in dispersievermogen tussen landschappen. Nader onderzoek naar achterliggende mechanismen, b.v. de invloed populatieniveau, habitatkwaliteit en landschap op dispersie, is nodig.

Ook in de discussie in hoofdstuk vier blijkt dat de ruimtelijke samenhang, om werkelijk een schatting te krijgen van de immigratie in een plek, eigenlijk dynamisch zou moeten zijn door rekening te houden met de werkelijke bezetting van plekken in de omgeving. Daarbij zou de alfa nog moeten kunnen fluctueren afhankelijk van het populatieniveau en het landschap. Feitelijk ben je dan bezig met een simulatiemodel

in plaats van met een kennissysteem. Misschien is het nu of in de toekomst mogelijk dynamische populatiemodellen rechtstreeks in te zetten in LARCH. In dat geval hoeft het dispersievermogen niet als een statische norm te worden beschreven.

Bij de vraag wat de beste methode is voor het onderbouwen van het dispersievermogen (netwerkafstand) van een soort gaat het dus niet om de keuze tussen de analyse van dispersiewaarnemingen of de analyse van verspreidingsgegevens. Beide methoden zijn noodzakelijk. De directe analyse van dispersiewaarnemingen om meer inzicht te krijgen in wat adulten en juvenielen van de soort zouden kunnen en de indirecte analyse van verspreidingsgegevens om inzicht te krijgen in wat de soort werkelijk presteert. Beide methoden vragen veel data die uit literatuur of eigen veldwerk. De uiteindelijke norm voor een statisch kennissysteem zou bovendien gebaseerd moeten zijn op een groot aantal simulaties met een dynamisch model. Het lijkt er dus niet op dat de netwerkafstand in LARCH snel even voor een groot aantal soorten van goed onderbouwde normen voorzien kan worden.

4 Onderbouwing van de norm: 'locale populatie afstand'

In dit hoofdstuk worden de resultaten gepresenteerd van de analyse die is uitgevoerd om een waarde voor de norm 'locale populatie afstand' – ook wel fusieafstand genoemd - te berekenen. Hierbij gaat het vooral om het vinden van een methode om een grens te kunnen trekken tussen stukken leefgebied in het landschap, oftewel tussen verschillende locale populaties. Volgens Hanski & Simberloff⁸¹ is een locale populatie een groep individuen die samen leven in een door ongeschikte biotopen begrensd stuk leefgebied, die een wisselwerking hebben op elkaar en van een zodanige kleine omvang dat ze praktisch een gemeenschappelijke leefomgeving delen. Volgens een andere definitie is een locale populatie een ruimtelijk begrensd deel van een populatie waarbinnen 'random mating' plaatsvindt⁸². Voor dit onderzoek zijn deze definities geïnterpreteerd als 'een locale populatie is een ruimtelijk begrensd deel van een populatie waarbinnen de uitwisseling van individuen optimaal is en er dus geen verschil is in bezettingskans⁸³ van potentiële territoria'.

Verschillen in de bezettingskans kunnen blijken uit het aandeel van de territoria in een habitatplek dat, na correctie voor habitatkwaliteit, bezet is. De correctie voor kwaliteit is nodig omdat binnen één en dezelfde locale populatie de territoria worden opgevuld op volgorde van kwaliteit. Bij voldoende ruimtelijke samenhang worden de beste territoria het eerst bezet⁸⁴. Wanneer één habitatplek met één locale populatie wordt opgedeeld in b.v. twee gelijke helften is er afgezien van toevallige verschillen, geen verschil in bezetting(skans) te verwachten: kwaliteit verklaart de bezetting volledig.

Verschillende locale populaties zullen wél verschillen in bezetting te zien geven. Door belemmerde uitwisselingsmogelijkheden zijn de vogels onvoldoende op de hoogte van de kwaliteit van de beschikbare territoria. De uitwisseling kan worden belemmerd door barrières maar ook puur door de afstand. Het gevolg is dat in de ene habitatplek matige of slecht habitat bezet kan zijn terwijl tegelijkertijd in de andere habitatplek goed habitat leeg staat. Ook kunnen er individuen ongepaard blijven terwijl in principe geschikte partners beschikbaar zijn. Naarmate de habitat in een netwerk meer versnipperd is over meer en kleinere locale populaties is de uitwisseling binnen het netwerk als geheel slechter en wordt het beschikbare leefgebied minder effectief benut⁸⁵.

Open gebied wordt als een barrière⁸⁶ voor de boomklever beschouwd. Hoe groter de afstand hoe groter de weerstand voor uitwisseling. Binnen bosgebied dat geen leefgebied is, b.v. naaldbos, speelt afstand ook een rol, maar verondersteld wordt dat

⁸¹ in: Hanski en Gilpin 1997

⁸² Bergers & Opdam 1996, St.Claire *et al.* 1998

⁸³ Bergers & Opdam 1996, St.Claire *et al.* 1998

⁸⁴ Van Langevelde & Schotman in: Van Langevelde 1999

⁸⁵ Verboom & Schotman 1994, Matthysen 1998, Van Langevelde 1999

⁸⁶ Verboom *et al.* 1991

boomklevers zich gemakkelijker bewegen door bos dan door open gebied. Waar het dus om draait is vanaf welke afstand – buiten en in bos – de bezettingskans tussen habitatplekken verschilt, zodat feitelijk sprake is van een andere lokale populatie.

Samengevat: wat is de afstand – van habitatrand tot habitatrand - waarbij de kans op bezetting van een (boomklever) territorium nog net niet verschilt van de kans op bezetting in de dichtst bij gelegen habitatplek? Dit na correctie voor verschillen in kwaliteit. Deze vraag beantwoorden voor de boomklever geeft ook enig inzicht in de waarde van de fusieafstanden die nu in gebruik zijn voor de boomklever en andere soorten.

4.1 Materiaal en methode

De data voor deze analyse zijn afkomstig uit onderzoek in 192 territoria, verspreid over 96 habitatplekken⁸⁷ in Noordoost-Twente, die zijn geïnventariseerd in de jaren 1986-1996. In dit gebied is het habitat van de boomklever sterk versnipperd (figuur 4.1). In de meeste jaren is in elk territorium de bezetting vastgesteld tijdens drie tot vijf bezoeken. De kwaliteit van de territoria is beschreven met behulp van de boskenmerken: dominante boomsoort, de stamdiameter op borsthoogte en oppervlakte van het territorium. De kwaliteit van de habitatplek is beschreven met het al of niet aanwezig zijn van extra voedsel in de winter, het aandeel beukenbos, de gemiddelde beschikbare oppervlakte habitat per territorium en de bosrandlengte in meters per ha. De draagkracht van elke habitatplek is gelijk gesteld aan het maximum aantal territoria dat daar gedurende de 11 jaren van het onderzoek is vastgesteld.

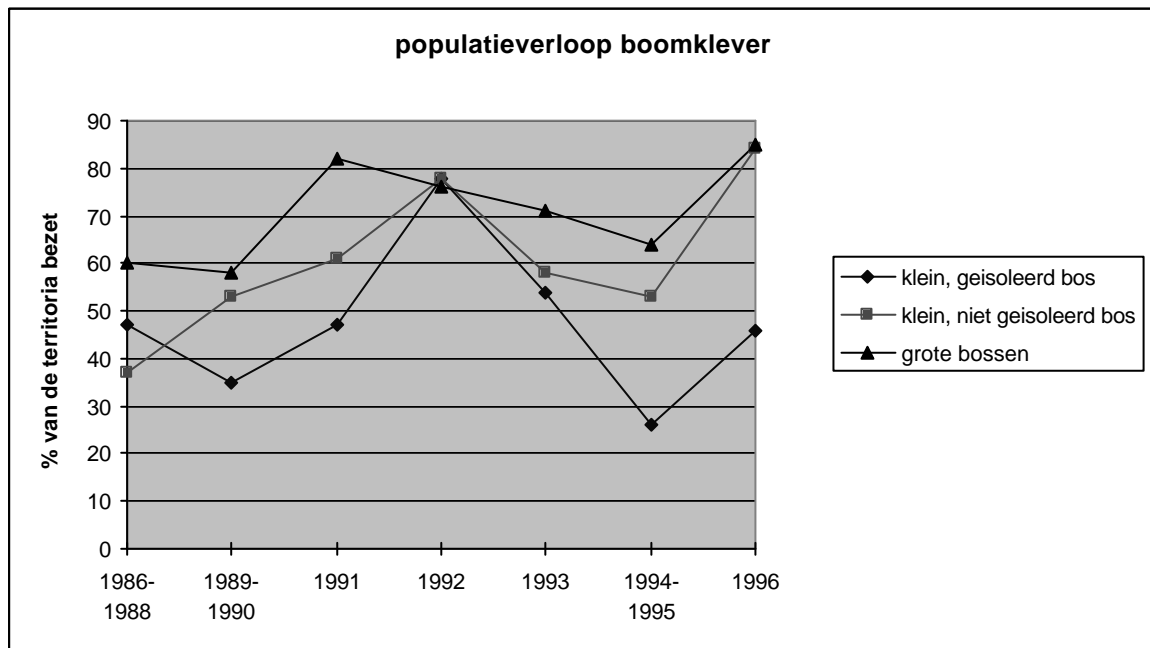
De ruimtelijke samenhang wordt beschreven met behulp van de 'formule van Hanski' met drie verschillende alfa's (paragraaf 3.4). Als alternatieve variabelen worden ook gebruikt: het aantal territoria in schillen van één en drie km rondom de habitatplek en de afstand, vanaf de rand van een plek, die nodig is om minimaal tien territoria te bereiken.

⁸⁷ Voor sommige doelen aangevuld tot 101 met 'losse waarnemingen'.

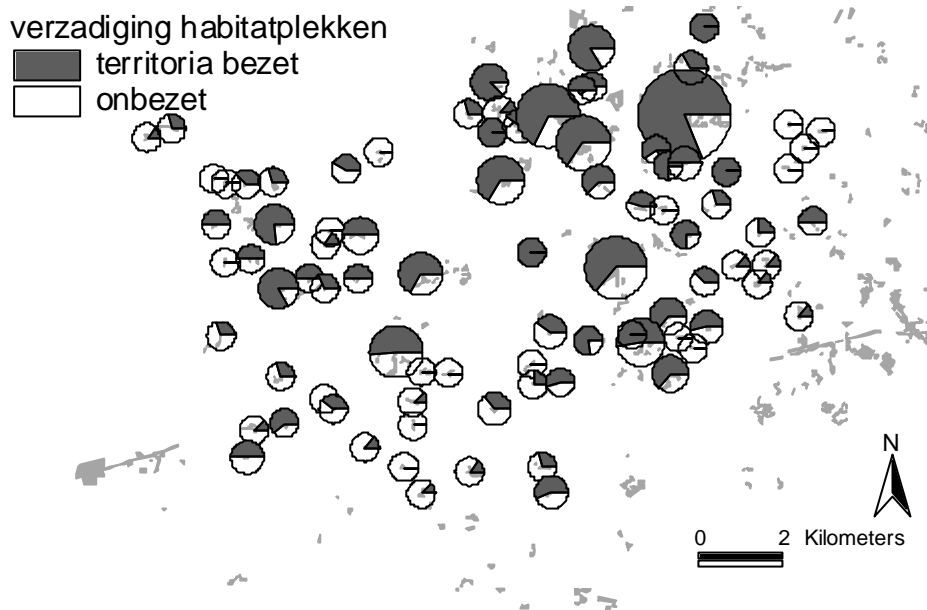


■ Habitat

Figuur 4.1 Sterk versnipperd habitat van de boomklever in Noordoost-Twente (gemeente Tubbergen, Ootmarsum en een deel van Denekamp en Weerselo). De oppervlakte van het gebied is ongeveer 216 vierkante km.



Figuur 4.2 Percentage bezette territoria in grote bossen en in kleine geïsoleerde en kleine niet geïsoleerde bossen in Noordoost Twente. De waarnemingen zijn in twee maal twee groepen verdeeld, over de mate van ruimtelijke samenhang (isolatie) en de draagkracht, zodanig dat het aantal territoria in elke groep gelijk was. De grote bossen zijn daarna weer samengevoegd.



Figuur 4.3 De fractie bezette territoria in habitatplekken (verzadiging) in Noordoost Twente, gemeten over maximaal 11 jaren (1986-1996). De grootte van de habitatplekken is evenredig met de draagkracht. De kleinste plekken hebben een draagkracht van één paar.

Over de jaren heen varieerde de bezetting van de 192 gecontroleerde territoria sterk. Het hoogst was de bezetting met 149 paren in 1992 (77% bezet, figuur 4.2). In dat jaar waren de kleinste en meest afgelegen bosjes even goed bezet als de grote bossen. De bezetting van habitatplekken vertoont een relatie met de omgeving. (figuur 4.3). Naarmate er meer en grotere plekken in de nabijheid liggen is de bezettingskans van een territorium hoger. Uit deze figuur is niet direct af te lezen bij welke afstand habitatplekken een aparte lokale populatie herbergen, daarvoor moet een regressieanalyse uitgevoerd worden.

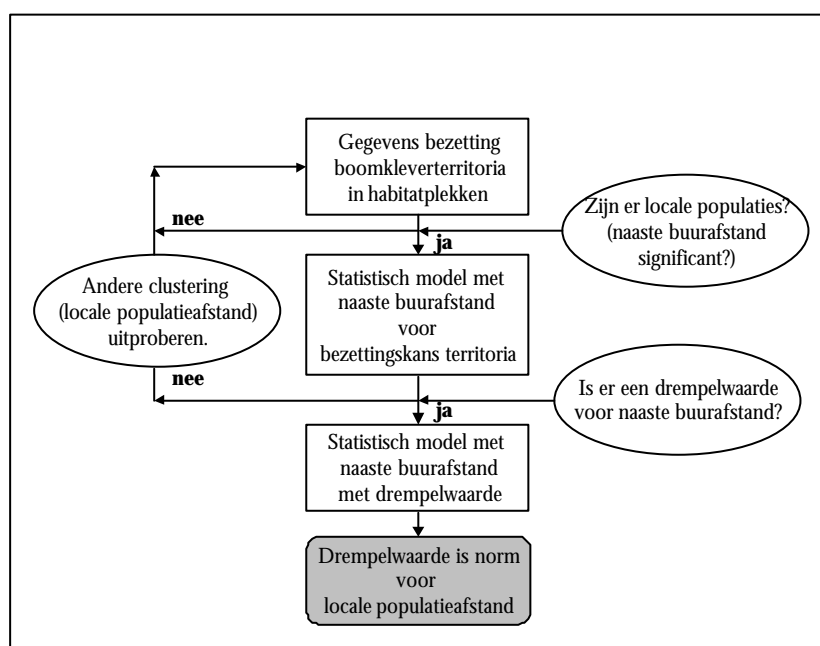
Bij de analyse wordt gebruik gemaakt van een logistische regressie⁸⁸ (zie hoofdstuk 2). Elke habitatplek levert een waarneming op. De afhankelijke variabele in de regressie is namelijk *de fractie bezette territoria gemiddeld over alle jaren en alle territoria in die plek*. De belangrijkste verklarende variabelen zijn de afstand tot de 'naaste buur' en de omvang van de naaste buur, d.w.z. de dichtstbijzijnde habitatplek. Aangezien de bezetting van habitat op de eerste plaats afhangt van de habitatkwaliteit en draagkracht moeten deze als eerste in het model worden opgenomen. Daarnaast moet ook een maat voor de samenhang met de wijde omgeving in het model worden opgenomen. Hiervoor zijn gebruikt: het aantal territoria binnen één km; het aantal territoria binnen (één tot) drie km; en de afstand die nodig is om tenminste tien territoria te bereiken. Een naaste buurafstand, en de omvang van de naaste buur beschrijven immers meestal maar een deel van de relaties met de omgeving.

⁸⁸ Met het programma GENSTAT: Oude Voshaar 1994.

De nulhypothese is dat er geen significant verschil in bezettingskans is gerelateerd aan afstand tot de naaste buur en dat de draagkracht van de naaste buur niets bijdraagt aan een betere verklaring van de bezettingskans. Oftewel de verklaarde deviance van een model met de eigenschappen van de naaste buur is niet groter dan van een model zonder.

Om een analyse uit te kunnen voeren is een indeling in habitatplekken op voorhand nodig, zodat een bezetting en een afstand tot de naaste buur bepaald kunnen worden. Daarvoor is de reeds bestaande indeling⁸⁹ gebruikt die is gebaseerd op een fusieafstand van 150 m buiten bos en 300 in bos. (Er is nog een indeling gemaakt met respectievelijk 100 en 150 m als fusieafstanden, omdat de beste waarde voor het regressiemodel ook beneden de 150 m bleek te kunnen liggen).

Wordt de nulhypothese verworpen dan wordt vervolgens bepaald bij welke minimale afstand – een drempelwaarde- de verklaarde deviance maximaal is en significant verschilt van een model zonder drempelwaarde. Hiervoor wordt van de verklarende variabele afstand steeds een andere drempelwaarde afgetrokken. Het model met de hoogste verklaarde deviance geeft aan wat de drempel is (voor een schematische weergave van deze aanpak zie figuur 4.4). De methode voor het bepalen van een drempelwaarde is eerder toegepast voor het bepalen van de afstand waarover verkeerslawaai een effect heeft op vogels⁹⁰.



Figuur 4.4 Schematische weergave van de bepaling van de norm 'locale populatie afstand'.

⁸⁹ In hoofdlijnen de indeling uit Verboom *et al.* 1991.

⁹⁰ Reijnen *et al.* 1995

4.2 Significantie van 'locale populaties'

Het resultaat is dat er inderdaad lokale populaties te onderscheiden zijn: het beste significante model bevat de 'naaste buur variabelen' (tabel 4.1). De nulhypothese – geen effect van afstand tot en draagkracht naaste buur - kan worden verworpen. De correlatie van bezetting met naaste buur variabelen en de omvang is ook significant na correctie voor de kwaliteitsmaten en een maat voor de relatie met de wijde omgeving. Daarmee is aan de voorwaarden om een drempelwaarde te kunnen bepalen voldaan.

Het geselecteerd model heeft als maat voor de relatie met de wijde omgeving 'het aantal territoria dat - naast de territoria van de naaste buur - binnen een straal van 3 km aanwezig is'. Twee modellen met een alternatieve beschrijving van de relaties met omringende habitatplekken, respectievelijk 'het aantal territoria binnen één km' en 'de afstand tot tenminste tien territoria', waren significant slechter dan de gepresenteerde modellen. Ook de modellen met 'ruimtelijke samenhang' als maat voor de relaties met de omgeving presteren slechter (38%, zie paragraaf 3.3.1) dan het geselecteerde model (44% verklaarde deviance, tabel 4.1).

De maten voor de habitatkwaliteit: de draagkracht; de gemiddelde oppervlakte van de territoria en de aanwezigheid van extra voedsel in de winter, zijn vrijwel altijd significant volgens verwachting. Randlengte is, hoewel niet significant, toch in het model opgenomen omdat bekend is dat ze een duidelijke relatie heeft met broedsucces⁹¹ en het teken (een negatieve correlatie) goed was.

Tabel 4.1 Significantie (enkelzijdige t-test voor afzonderlijke coëfficiënten) van twee logistische regressie modellen voor de bezetting van territoria in habitatplekken. De verandering van het model zonder drempelwaarde voor de afstand tot de naaste buur, in een model met drempelwaarde is niet significant (F-test voor verandering in deviance).

Verklarende variabelen:	Model zonder drempel	Model met drempel van 150 m
Draagkracht habitatplek	P=0,052	P=0,052
Oppervlakte territoria	P<0,001	P=0,002
Aanwezigheid wintervoedsel	P=0,001	P<0,001
Randlengte in m per ha	P=0,260 NS	P=0,191 NS
Afstand tot naaste buur met of zonder drempelwaarde	P=0,042	P=0,007
Draagkracht naaste buur	P=0,005	P=0,003
Aantal overige territoria binnen 3 km	P=0,007	P=0,008
(verklaarde deviance van het model)	21,11=44%	21,92=46%
(verandering in deviance door toevoegen drempelwaarde)		+ 0,81 NS (F-test, df 1)

⁹¹ Ongepubliceerde analyses uit hetzelfde gebied

Het gepresenteerde beste model leent zich niet zo goed voor toepassing voor het voorspellen van de kans op aanwezigheid van boomklevers in potentiële territoria. De noodzakelijke detailinformatie over de kwaliteit van de habitat is meestal niet beschikbaar. Als opstapje naar het beschrijven van de duurzaamheid van lokale populaties (hoofdstuk 5) is zo'n voorspelling wel gewenst.

Volgens de voorspellingen van het regressiemodel met ruimtelijke samenhang met een alfa van 0,43, dat wel geschikt is voor voorspellingen, is de kans op bezetting klein (7 ± 5 %) in een geïsoleerd territorium en groot (94 ± 5 %) in een groot bos met een uitstekende ruimtelijke samenhang. De habitatplekken in Twente waarop het model gebaseerd is hebben geen extreme (1 en 9 in tabel 4.2) waarden voor ruimtelijke samenhang (zie bijlage I) en de maximale draagkracht is 21-37 paar (afhankelijk van de indeling in habitatplekken). De waarden in tabel 4.2 zijn dus voor een deel extrapolaties. De gemiddelde bezetting van territoria in Twente varieert globaal tussen 20 en 80 %. De bezettingskans van territoria in habitatplekken zal in paragraaf 5.4. gebruikt worden voor het afleiden van de bezettingskans van habitatplekken.

Tabel 4.2 Bezettingskans van territoria in habitatplekken bij gemiddelde kwaliteit en in relatie tot ruimtelijke samenhang en draagkracht van de habitatplek: predicties van het beste regressiemodel met een alfa van 0,43. De verwachtingen in de eerste en laatste kolom, en in de onderste twee rijen zijn extrapolaties.

Ruimtelijke samenhang:? Draagkracht: ?	1	3	5	7	9
1	0,07 Se 0,05	0,20 Se 0,05	0,43 Se 0,05	0,70 Se 0,11	0,88 Se 0,10
2	0,08 Se 0,06	0,22 Se 0,07	0,46 Se 0,03	0,72 Se 0,08	0,89 Se 0,09
3	0,09 Se 0,07	0,23 Se 0,09	0,47 Se 0,05	0,73 Se 0,07	0,89 Se 0,07
5	0,10 Se 0,09	0,24 Se 0,12	0,50 Se 0,08	0,75 Se 0,07	0,90 Se 0,06
10	0,11 Se 0,11	0,27 Se 0,16	0,52 Se 0,13	0,77 Se 0,07	0,91 Se 0,05
20	0,12 Se 0,14	0,29 Se 0,20	0,55 Se 0,17	0,79 Se 0,09	0,92 Se 0,05
40	0,13 Se 0,17	0,31 Se 0,25	0,58 Se 0,21	0,81 Se 0,11	0,93 Se 0,05
100	0,15 Se 0,22	0,35 Se 0,32	0,62 Se 0,27	0,83 Se 0,13	0,94 Se 0,05

4.3 Drempelwaarde voor onderlinge afstand als de 'locale populatie afstand'

Het gepresenteerde beste model zonder drempel (tabel 4.1) is gebaseerd op een indeling in habitatplekken met een 'locale populatie afstand' van 100 m in open gebied en 150 m in bos. Dit model is dus niet gebaseerd op de eerste indeling in habitatplekken. Bij de fusieafstanden van 150 en 300 m was het effect van de afstand tot de naaste buur aanvankelijk niet significant, in combinatie met het aantal territoria binnen 3 km. In een ander model met een andere significante afstandsmaat (niet gepresenteerd) kwam een drempelwaarde van 150 m naar voren. Dit was echter de op voorhand voor het onderscheiden van de habitatplekken gebruikte drempel. Wat betekende dat de beste drempelwaarde ook wel eens lager kon zijn dan 150 m. Daarom zijn de habitatplekken opnieuw gedefinieerd met een afstand van 100 m in open gebied en 150 m in bos.

Het verschil in verklaarde deviance bij verschillende drempelwaarden is maar klein (tabel 4.3). Het is bepaald door van de afstandsvariabele steeds een andere drempelwaarde af te trekken (tot een minimumwaarde van nul) en deze vervolgens uit te proberen in een regressieanalyse. Theoretisch heeft een afstand beneden de drempelwaarde immers geen betekenis. Wordt een te grote waarde afgetrokken dan neemt de verklaarde deviance af, oftewel dan gaat de verklarende kracht van afstand verloren. Vanaf een drempel van ongeveer 800 m verdwijnt de invloed van afstand helemaal. De verklaarde deviance van het model is dan gelijk aan een model zonder afstand. Het effect van afstand is significant met een drempel van 125 tot 200 m. De totale verklaarde deviance is het hoogst bij een drempel van 150 m. Een model met drempel is niet significant beter dan het model zonder drempel (F-test, $p > 0,05$).

Tabel 4.3 Verklaarde deviance bij verschillende drempelwaarden voor de afstand tot de naaste buur in het beste model voor de bezetting van territoria in habitatplekken.

Drempel:	100 m	125 m	150 m	175 m	200 m	400 m	800 m
Deviance:	20,88	21,25	21,92	21,70	21,45	20,21	19,93

4.4 Discussie

Het eerste discussiepunt is of lokale populaties van de boomklever wel bestaan in het versnipperde landschap van Twente. Gaat het niet om één populatie verspreid over een groot gebied? De hypothese is dat er verschillende lokale populaties zijn die verschillen in de bezetting als gevolg van ruimtelijke scheiding. In 1992 zaten echter overal evenveel boomklevers! In dat jaar was er geen correlatie tussen ruimtelijke samenhang en bezettingskans. Bij analyse zou in dat jaar ook geen drempelwaarde gevonden zijn.

Waarschijnlijk is het hoge populatieniveau in 1992 veroorzaakt door de ook al flinke populatieomvang in het voorgaande jaar, gecombineerd met een hoog reproductiesucces (zie hoofdstuk 3). Veel jonge boomklever gingen in de zomer van 1991 op zoek naar een leeg territorium en bereikten daarbij ook de meest afgelegen plekken (ongepubliceerde gegevens). Over alle jaren gemiddeld kon de hypothese wel worden bevestigd. Dat betekent dat boomklever gemiddeld – onder normale omstandigheden - wel degelijk gehinderd worden door de versnippering van het leefgebied. In de meeste jaren was de bezetting in de kleine en met name de afgelegen bosjes veel lager dan in de grote bossen. Dit verschil in bezetting kan niet worden verklaard uit verschillen in habitatkwaliteit, want ook na correctie daarvoor blijft het verband met omvang – hier gemeten in draagkracht – en ruimtelijke samenhang bestaan (zie paragraaf 4.2). Ruimtelijke samenhang of het gebrek daaraan - 'isolatie' oftewel een afgelegen ligging - is op vele manieren beschreven en is vrijwel steeds significant. Er is dus reden om te spreken van lokale populaties.

De norm voor LARCH die in dit hoofdstuk is onderbouwd, is de 'locale populatie afstand' (fusieafstand) die nodig is om in het landschap habitatplekken voor lokale populaties te begrenzen. In tegenstelling tot de onderbouwing van alfa, was in de literatuur geen methode voorhanden. Aan onderbouwing van een afstandsnorm is,

voor zover bekend door niemand, conceptueel noch kwantitatief, aandacht besteed. De literatuur⁹² beperkt zich tot vage definities op basis van 'random mating' en 'een gemeenschappelijke leefomgeving'. Voor dit onderzoek is 'random mating' vertaald in een optimale uitwisseling van individuen ten behoeve van een optimale selectie van habitat en partners. De redenatie hierachter is dat in grote aaneengesloten – niet versnipperde - populaties zoveel individuen meedoen bij dit selectieproces dat daar de selectie optimaal is. Niet versnipperd is de norm. In paragraaf 4.2 is vastgesteld dat afstand tot en de omvang van de naaste buur significant gecorreleerd zijn met bezetting en dat er dus ruimtelijk af te grenzen populaties zijn. De vraag is dan: waar ligt de grens?

In dit onderzoek is die grens gedefinieerd als de minimale waarde voor afstand (drempelwaarde), waarbij verschil in bezetting te zien is als gevolg van de ruimtelijke scheiding. Door in de gegevensset met opzet waarnemingen toe te laten - door een 'te kleine lokale populatieafstand' te gebruiken - die dus betrekking hadden op dezelfde lokale populatie, kon een drempelwaarde van 150 m bepaald worden.

Deze methode is niet optimaal. Het model met drempelwaarde is niet significant beter dan het model zonder drempel. Echter boven een drempelwaarde van 200 m of meer verdwijnt het significante effect van afstand. De drempelwaarde kan dus niet precies worden bepaald, maar ligt wel zeker in de buurt van 150 m.

Het gaat hier eigenlijk om een optimalisatieprobleem. Bij welke clustering van territoria in habitatplekken is de verklaarde deviance van een regressiemodel voor de bezettingskans optimaal? Feitelijk zouden een heel groot aantal 'fusieafstanden' uitgetoetst moeten worden. Alle kwaliteitsmaten op het niveau van mogelijk afzonderlijke habitatplekken zouden dan ook even zo vaak berekend moeten worden. Die aanpak als optimalisatieprobleem was echter niet haalbaar in dit onderzoek.

De bepaalde lokale populatie afstand is een minimum waarde voor de afstand waarbij *aantoonbare verschillen* in de bezettingskans gaan optreden. Er zijn bij een afstand van 150 m of meer altijd individuen, zelfs volwassen vogels, die moeiteloos de open ruimte tussen twee stukken habitat overbruggen. Met het toenemen van de afstand neemt die kans echter af. Misschien is het beter voor het bepalen van de norm in LARCH uit te gaan van *een minimaal verschil in bezettingskans*. Maar dan verschuift het probleem van het kiezen van een norm door naar het kiezen van een norm voor een minimaal verschil. Voorlopig lijkt een norm van 150 m echter een goede keus.

De huidige drempelwaardes in LARCH zijn gebaseerd op de fusieafstanden zoals SOVON die hanteert voor het begrenzen van territoria. Daarbij is steeds uitgegaan van een maximale homorange⁹³. Voor de boomklever komt dit neer op 800 m. Wanneer we uitgaan van de gemiddelde homorange van een boomklever (dichtheid 1 paar per 2 ha habitat) dan is de diameter 160 m als het territorium een cirkel is. Deze waarde komt dichtbij de in deze studie bepaalde 150 m. Mogelijk is de gemiddelde

⁹² Opdam & Bergers 1996 verwijzen naar Andrewartha & Birch 1984.

⁹³ Van Dijk 1996

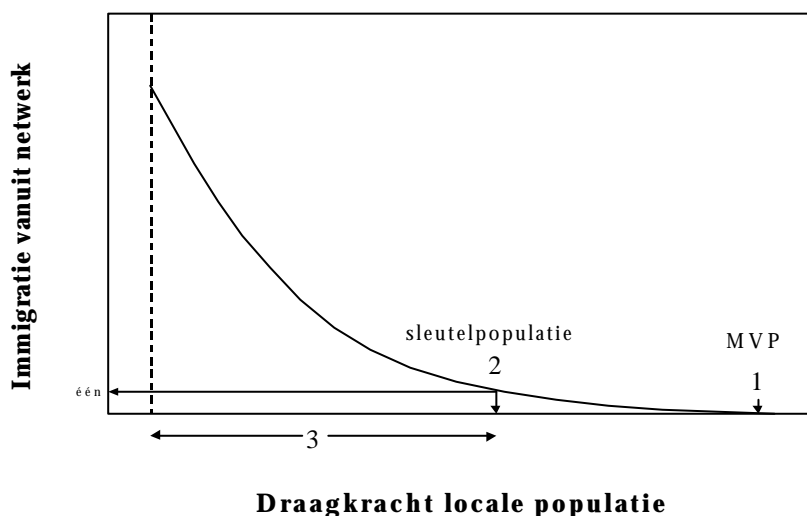
homerange grootte een beter uitgangspunt voor de lokale populatieafstand in LARCH dan de maximum grootte. Voorlopig zou dit als vuistregel voor LARCH aangehouden kunnen worden, maar nader onderzoek, ook bij andere soorten en soortgroepen wordt aanbevolen.

5 Verkenning van een uitbreidingsmogelijkheid van LARCH

De vraag is of het mogelijk is LARCH uit te breiden met meer gedifferentieerde uitspraken over de duurzaamheid van populaties. In de eerste paragraaf wordt nog wat dieper ingegaan op het begrip duurzaamheid. Paragraaf 5.2 beschrijft de gebruikte gegevens en de methode. De resultaten staan in paragraaf 5.3. Omdat twee verschillende methoden zijn toegepast bevatten beide paragrafen vier subparagrafen: een voor Twente; een voor Noordwest-Europa; een over de beste methode; en in de vierde subparagraaf komt de bruikbaarheid van het beste model in LARCH aan bod en de meerwaarde in de praktijk van die uitbreiding. Het hoofdstuk wordt afgesloten met een discussieparagraaf.

5.1 Naar 'duurzaamheid van lokale populaties' als uitvoer

In LARCH-classic is een netwerkpopulatie duurzaam als de bezettingkans *van het netwerk* gemiddeld 95% of hoger is. Dat is het geval als aan de draagkrachtnormen voor netwerken is voldaan. Deze draagkrachtnormen zijn afgeleid van de voor een sleutelpopulatie noodzakelijke omvang van een habitatplek (zie ook kader LARCH).



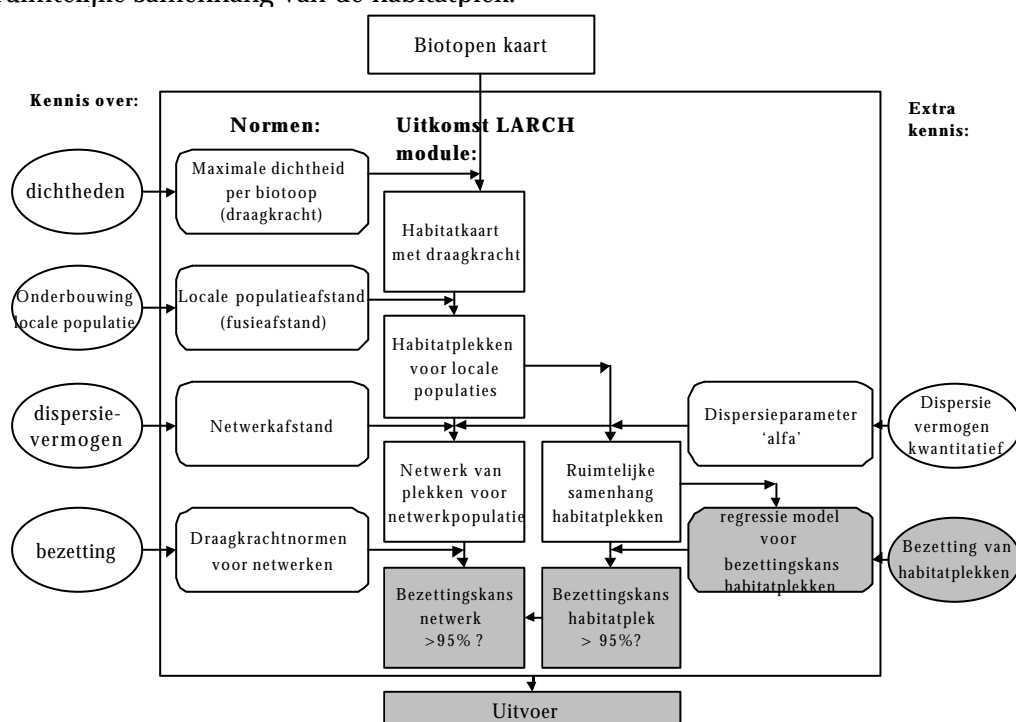
Figuur 5.1 Definitie van de duurzaamheid in LARCH. De lijn geeft de theoretische voor een duurzaam voortbestaan minimale immigratie (individuen per generatie) vanuit een netwerk (y-as) naar een lokale populatie met een bepaalde draagkracht (x-as). 1: De draagkracht die nodig is voor een MVP (die het zonder immigratie kan stellen); 2: De noodzakelijke draagkracht voor een sleutelpopulatie (x-as) bij per definitie één immigrant per generatie. 3: Locale populaties die vanaf een minimum omvang (---, draagkracht tenminste één reproductieve eenheid) duurzaam zijn als aan een minimum eis voor immigratie (y-as) is voldaan. Uitgaand van een bepaalde kwaliteit (niet marginaal) kan draagkracht worden vertaald in oppervlakte. Naar: Verboom et al. 1997.

Een sleutelpopulatie is gedefinieerd als een *locale populatie* die zo groot is dat ze een overlevingskans heeft van 95% of meer bij een immigratie van tenminste één individu per generatie. Ook een kleinere populatie in een netwerk kan duurzaam zijn.

Immers naarmate de immigratie hoger is – door een gunstige ligging in het netwerk, of een groter of beter netwerk – kan een populatie kleiner zijn om toch een hoge overlevingskans te hebben. Toevallig uitsterven wordt dan meestal voorkomen door immigratie: het zogenaamde ‘rescue effect’ (figuur 5.1) en lege plekken worden snel opnieuw bezet.

De uitwisseling van migranten tussen deelpopulaties is afhankelijk van de totale hoeveelheid habitat in het netwerk en de ligging van de habitatplekken t.o.v. elkaar. Een netwerk met meer habitat levert meer individuen voor dispersie en hoe korter de afstanden, hoe minder vogels verloren gaan door sterfte onderweg. De ruimtelijke samenhang als relatieve maat voor de immigratie houdt rekening met zowel de onderlinge afstand als met de totale omvang van de habitatplekken in een netwerk (zie paragraaf 3.13).

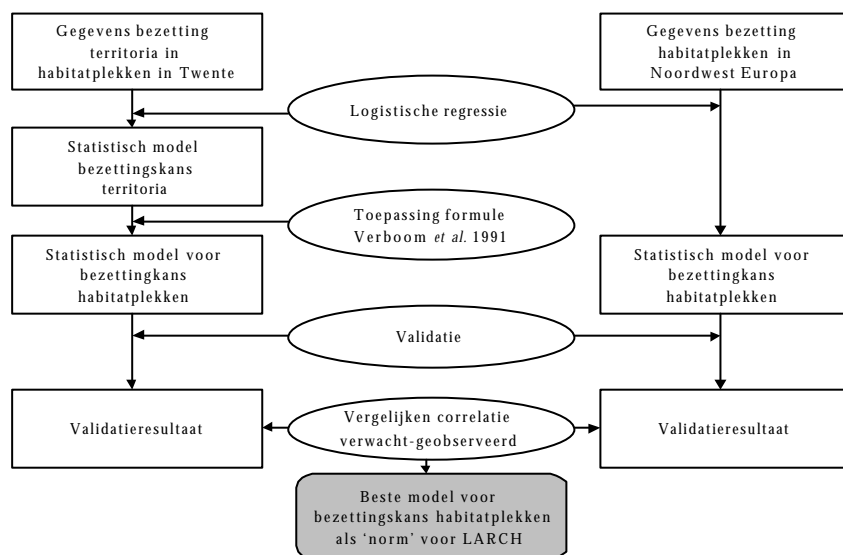
De bezetting(skans) – en daarmee de duurzaamheid - van een habitatplek kan worden beschreven met een statistisch model. Een dergelijk model kan in LARCH de plaats innemen van de draagkrachtnormen voor netwerken (figuur 5.2). De landschappelijke kenmerken die in een (regressie)model voor de duurzaamheid van lokale populaties moeten zitten, zijn in ieder geval omvang (draagkracht) en ruimtelijke samenhang van de habitatplek.



Figuur 5.2 Schematische weergave van de mogelijke uitbreiding van LARCH tot een kennisysteem dat naast de uitspraak over de duurzaamheid van netwerken een uitspraak doet over de duurzaamheid van lokale populaties. Grijsgeaccentueerd de toevoeging aan LARCH van een regressiemodel voor de bezettingskans van habitatplekken als norm voor de duurzaamheid van lokale populaties en daarmee van netwerkpopulaties.

5.2 Materiaal en methode

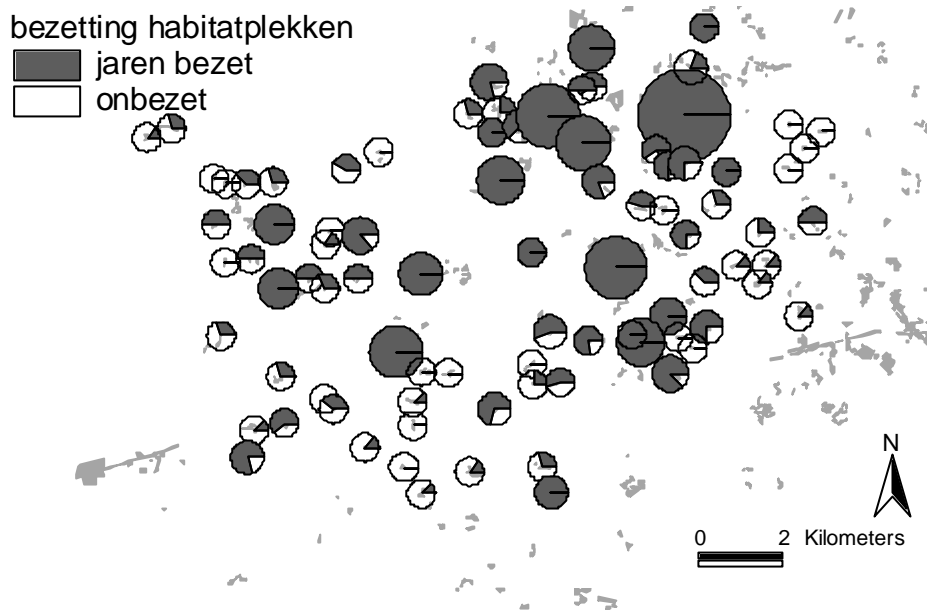
Met de beschikbare verspreidingsgegevens van boomklevers wordt op twee manieren de bezettingkans van habitatplekken geschat: eerst met de gegevens over de bezetting van territoria in Twente (paragraaf 5.2.1), daarna met gegevens over de bezetting van habitatplekken uit Noordwest-Europa (paragraaf 5.2.2). De Twentse gegevens zijn ook al gebruikt in hoofdstuk vier. Om te kunnen beoordelen welke van deze twee regressiemodellen het best kan worden toegepast in LARCH moeten de verwachtingen van deze modellen worden getoetst aan de werkelijkheid. Op basis van deze 'validatie' van de regressiemodellen (paragraaf 5.2.3) wordt beoordeeld welk model het beste is. Validatie en selectie van het beste model zijn nog niet genoeg. De huidige verwachting van LARCH-Classic over de duurzaamheid op het niveau van het netwerk mag immers niet strijdig zijn met die op het niveau van de lokale populatie. In paragraaf 5.2.4 wordt onderzocht of toepassing in LARCH echt mogelijk is. Voor een schematische weergave van deze aanpak ziet figuur 5.3.



Figuur 5.3 Schematische weergave van de selectie van een regressiemodel. Na selectie van het beste model wordt nog nagegaan of de uitkomsten van dit model niet strijdig zijn met de huidige uitspraak van LARCH.

5.2.1 Data en methode voor model Twente

In Twente is de vastgestelde bezetting van habitatplekken hoog (figuur 5.4), Zeker 20% van de plekken hebben een bezettingsfrequentie van 90% of hoger waarbij één paar per jaar voldoende is om van 'bezet' te spreken. De ruimtelijke samenhang (bij een alfa van 0,43) is vrijwel nergens beneden de vijf. Net als in figuur 4.3, waarin de bezettingskans van territoria is weergegeven, is een duidelijke relatie tussen de bezetting en de draagkracht (oppervlakte habitat) en ruimtelijke samenhang te zien.



Figuur 5.4 De relatieve bezetting van habitatplekken door de boomklever in Noordoost-Twente over een periode van maximaal 11 jaren (1986-1996). De grootte van de habitatplekken is evenredig met de draagkracht. De kleinste plek heeft een draagkracht van één paar.

De ontwikkeling van een regressiemodel voor *de bezetting van territoria* in Twente en het daarvoor gebruikte materiaal is al beschreven in hoofdstuk vier. In paragraaf 5.2.1 wordt daarom slechts de afleiding van een model voor *de bezetting van habitatplekken* uit dit regressiemodel beschreven. De bezettingskans van een habitatplek kan worden geschat uit de bezettingskans van afzonderlijke territoria met de volgende formule ⁹⁴:

$$P=1-(1-p)^{CC}$$

waarin P de verwachte fractie bezette habitatplekken is; p de kans per habitatplek dat een afzonderlijk territorium bezet is en CC de draagkracht van de habitatplek. Deze methode garandeert een maximale benutting van de beschikbare informatie. In Twente is niet alleen de bezetting van plekken bekend, maar ook de verzadiging.

Deze vergelijking gaat er van uit dat de vogelparen volgens toeval verdeeld zijn over alle potentiële territoria. Dat zal alleen het geval zijn als alle territoria gelijk zijn en de uitwisseling optimaal. Door, via het regressiemodel voor de bezetting van territoria, rekening te houden met habitatkwaliteit, draagkracht en immigratiekans (gelijk binnen één lokale populatie) is deze aanname meer realistisch gemaakt. Het regressiemodel voor de bezetting van territoria kan gebruikt worden als invoer voor bovenstaande formule. Het resultaat van deze bewerking is een model voor de kans op bezetting van habitatplekken. In dit onderzoek is gemakshalve de uitvoer van het eerste model (tabel 4.2) gebruikt als invoer voor bovenstaand model, met als resultaat de kans op bezetting van habitatplekken (tabel 5.3).

⁹⁴ Verboom *et al.* 1991

Het model wordt gevalideerd door voor een op boomklevers geïnventariseerd gebied de bezetting van habitatplekken te voorspellen en de correlatie te berekenen tussen de voorspelde en de geobserveerde waarden.

5.2.2 Data en methode voor model Noordwest-Europa

Het materiaal voor deze analyse is afkomstig van een groot aantal habitatplekken verspreid over negen gebieden in Noordwest-Europa. Deze data zijn verzameld in het kader van het Landeconet-project⁹⁵ door verschillende onderzoekers (tabel 5.1). In meeste gebieden gaat het in de meeste jaren om tientallen habitatplekken voor boomklevers, 593 in totaal, die allemaal op min of meer dezelfde wijze zijn begrensd met een lokale populatieafstand van 150 m. Van elke plek is middels tenminste drie bezoeken vastgesteld of ze wel of niet bezet was door boomklevers. In de meeste gevallen is ook een schatting van de populatieomvang gegeven.

Tabel 5.1 Herkomst van de gegevens en beschrijving van de habitatplekken in verschillende gebieden in NW-Europa. De draagkracht is weergegeven in reproductieve eenheden (re, bij de boomklever zijn dat broedparen).

Gebied	Bron:	jaren	Aantal plekken	draagkracht plekken in re: gem., min-max, mediaan
Groot-Brittannië	Bellamy <i>et al.</i> 1997	90-95	20-33	1,6 1-11 1
Zweden1	Enoksson <i>et al.</i> 1995	90-95	5-30	4,9 1-28 2
Zweden2	Enoksson <i>et al.</i> 1995	94	14	5,2 2-16 4
Denemarken	Gabrielsen & Komdeur <i>onpubliceerd</i>	92-94	36-38	4,9 1-39 1
Drenthe	Van Dijk <i>onpubliceerd</i>	83-94	66	3,4 1-36 2
Twente	Schotman <i>et al.</i> <i>onpubliceerd</i>	86-96	64-101	2,5 1-21 1
Gelderse Vallei	Opdam <i>et al.</i> 1985, Van Noorden 1985	83-85 89	25-57	3,4 1-17 2
Zuid Limburg	Opdam <i>et al.</i> 1985	83-85	25	3,0 1-16 1
Brabant	Braaksma <i>et al.</i> 1958, Post <i>et al.</i> 1990, Van Langevelde 1999	90-92	175	4,6 1-117 1
België	Matthysen & Adriaensen 1995	90-94	14-54	2,7 1-19 2

De gemiddelde kwaliteit van de habitat is beschreven met een uniforme schaal met vijf als hoogste waarde voor optimaal boomkleverhabitat en één als laagste voor totaal ongeschikt bos. Drie was de laagste waarde om geschikt te zijn als habitat voor boomklevers (de inventarisatie van de bossen was niet primair gericht op boomklevers). Bossen met een gemiddelde score van drie of minder zijn buiten beschouwing gelaten. Bossen samengesteld uit eiken, iepen en beuken van meer dan 40 cm doorsnede op borsthoogte gelden als optimaal habitat. Eveneens gehanteerd als kwaliteitsmaat is: 'de beuk aanwezig' of 'overige geschikte boomsoorten aanwezig' als dominante soort. Elke waarnemer heeft van elke habitatplek de draagkracht voor boomklever ingeschat.

⁹⁵ Opdam *et al.* 1997, Firbank 1997

De bezettingskans van plekken verschilt sterk per gebied (tabel 5.2). Het gebied in de buurt van Cambridgeshire (GB) is duidelijk heel slecht bezet, evenals Drenthe. Ook Denemarken lijkt, ondanks de gemiddeld redelijk grote plekken, laag te scoren. Op zich zegt dit weinig omdat dit getal wordt bepaald door heel veel factoren, die in dit verband niet allemaal interessant zijn. Voor een deel hebben deze verschillen te maken met gebiedsspecifieke kenmerken, samenhangend met het omringende landschap, het overheersend bostype, klimaat, beheer, gebiedsafhankelijke inventarisatie (on)nauwkeurigheden, etc. In de regressieanalyse wordt deze invloed beschreven door middel van een gebiedsfactor.

Tabel 5.2 Beschrijving van de gemiddelde habitatkwaliteit in de studiegebieden in Noordwest-Europa en de gemiddelde bezetting door boomklevers (zie ook tabel 3.1).

Gebied	Gem. draagkracht	% eik	% beuk	Kwaliteit	Bezetting
GB	1,6	62	2	3,8	3 %
Zweden1	4,9	77	16	3,8	58 %
Zweden2	5,2	70	30	3,9	86%
Denemarken	4,9	0	100	3,0	36%
Drenthe	3,4	100	0	4,0	31%
Twente	2,5	91	9	4,3	54%
Gelderse vallei	3,4	65	19	3,6	57%
Zuid Limburg	3,0	16	39	3,2	51%
Brabant	4,6	100	0	4,0	45%
België	2,7	30	48	4,4	69%

De ruimtelijke samenhang is beschreven zoals in paragraaf 3.2 Als alternatieve methode voor 'ruimtelijke samenhang' is de samenhang van de habitatplekken met de omgeving beschreven met behulp van de hoeveelheid habitat in schillen van 1, 3, 7 en 15 km rondom de habitatplek.

De statistische analyse betreft een logistische regressie met als doel het modelleren van de kans op bezetting. Elke habitatplek kan elk jaar bezet of onbezet zijn. De afhankelijke variabele bezetting is dus een binomiaal verdeelde grootte: het aantal jaren bezet, uitgedrukt als fractie van het aantal geobserveerde jaren.

Bij toepassing in LARCH leveren de gebiedsfactor en een alternatieve maat voor ruimtelijke samenhang problemen op. Voor de validatie en voor toepassing wordt daarom het model zonder gebiedsfactor gebruikt.

Voor het ontwikkelen van het model voor Noordwest-Europa zijn de gegevens van Twente buiten beschouwing gelaten, zodat ze gebruikt konden worden voor validatie in Twente. De waarnemingen in Twente vallen allemaal binnen het bereik van Europees model (bijlage II), zodat toepassing in Twente geoorloofd lijkt. De correlatie tussen de verwachte bezetting en de geobserveerde bezetting is een maat voor de kwaliteit van het model. Ter illustratie wordt ook de verdeling van de geobserveerde en voorspelde bezetting over bezettingsklassen (0-25%, 25-50%, 50-75%, 75-95% en 95-100%) vergeleken via een tabel.

5.2.3 Selectie beste model

In voorgaande paragrafen wordt de selectie van twee modellen voor de bezetting van habitatplekken beschreven op basis van vooral draagvlak en ruimtelijke samenhang. De vraag is welke van beide modellen het beste voldoet voor toepassing. Argumenten voor de keuze worden ontleend aan de kwaliteit en extrapolatiebaarheid van het model, het resultaat van de validatie, en of sprake is van overschatting of onderschatting.

5.2.4 Beoordeling bruikbaarheid beste model

Uiteindelijk gaat het om de vraag of LARCH beter wordt van een uitbreiding met een uitspraak over duurzaamheid van lokale populaties. Het antwoord op deze vraag is afhankelijk van de overeenkomst in de verwachte duurzaamheid volgens LARCH en volgens het beste regressiemodel.

Wanneer is sprake van verschil in verwachte duurzaamheid? Elke sleutelpopulatie in een netwerk dat groot genoeg is en elke MVP is per definitie duurzaam volgens LARCH. Deze populaties moeten dus ook duurzaam zijn volgens het regressiemodel. Als de verwachting van het regressiemodel niet strookt met deze basisaanname is het model strijdig met LARCH en is uitbreiding met behulp van dit model ongewenst. Uiteraard is het ook mogelijk dat de normen in LARCH niet deugen, maar dat is niet het uitgangspunt. Het gaat in deze studie niet om een validatie van LARCH (zie verder discussie).

Als LARCH zegt dat een netwerk duurzaam is dan is het theoretisch mogelijk dat geen van de lokale populaties duurzaam is. Het gaat dan om een groot aantal kleine plekken die net voldoende verbonden zijn om gezamenlijk niet uit te sterven, maar elk afzonderlijk een bezettingskans hebben kleiner dan 95%.

Andersom is het ook mogelijk dat LARCH zegt dat het netwerk niet duurzaam is, en er wel een duurzame lokale populatie is volgens het regressiemodel. Er is dan een plek die kleiner is dan nodig voor een sleutelpopulatie, maar met een ruimtelijke samenhang die voldoende is voor een bezettingskans van 95% of meer. Je zou hier kunnen spreken van een fout van LARCH, maar feitelijk is LARCH te grof. Ook in die situatie is het mogelijk om te spreken van een potentieel duurzame netwerkpopulatie. De uitspraak over duurzaamheid van het netwerk wordt dus verfijnd. Elke duurzame lokale populatie die onderscheiden wordt naast de sleutelpopulaties levert extra informatie op, ook als LARCH al zegt dat een netwerk duurzaam is.

De configuratie van habitat in de tien onderzoeksgebieden is zowel geëvalueerd met LARCH als met het beste regressiemodel voor de duurzaamheid van lokale populaties. Daarbij is gebruik gemaakt van een netwerkfstand van 5,4 km die is gebaseerd op een alfa van 0,43. Dat is dus de strengste van de mogelijke waarden. In

hoofdstuk drie wordt vastgesteld dat een alfa van 0,14 met een netwerkaafstand van 16,4 km de beste keuze is.

5.3 Regressiemodellen voor de bezetting van habitatplekken

Deze paragraaf met resultaten heeft dezelfde structuur als paragraaf 5.2.

5.3.1 Model op basis van de bezetting van territoria in Twente.

De berekende bezettingskansen zijn samengevat in een matrix (tabel 5.3). De onder- en bovengrenzen in de matrix zijn gebaseerd op de standaarddeviaties van de kansen op bezetting van territoria in tabel 4.2. Voor deze tabel gelden dezelfde beperkingen wat betreft de extrapolatiebaarheid.

Tabel 5.3 Onder- en bovengrens van de bezettingskans van habitatplekken in relatie tot ruimtelijke samenhang (alfa is 0,43) en draagkracht: berekend op basis van de bezettingskans van territoria volgens het Twentse model. Grijs gearceerd zijn die cellen waar gemiddeld een duurzame populatie wordt voor voorspeld. Vanwege een andere alfa voor ruimtelijke samenhang is deze tabel niet vergelijkbaar met tabel 5.6.

Ruimtelijke Samenhang:? Draagkracht:?	1	3	5	7	9
1	0,02-0,12	0,15-0,25	0,37-0,48	0,59-0,81	0,77-0,97
2	0,04-0,27	0,27-0,49	0,67-0,74	0,87-0,96	0,96-1,00
3	0,04-0,41	0,36-0,68	0,81-0,89	0,96-0,99	0,99-1,00
5	0,04-0,64	0,50-0,89	0,94-0,99	1,00	1,00
10	0,00-0,91	0,67-1,00	0,99-1,00	1,00	1,00
20	0,00-1,00	0,83-1,00	1,00	1,00	1,00
40	0,00-1,00	0,91-1,00	1,00	1,00	1,00
100	0,00-1,00	0,93-1,00	1,00	1,00	1,00

Het model voor de bezetting van habitatplekken op basis van de bezetting van territoria in Twente is gevalideerd met gegevens uit Drenthe. De spreiding in draagkracht en ruimtelijke samenhang laat deze toepassing toe (bijlage I & II). De correlatie tussen de voorspelde en geobserveerde waarden is significant ($r=0,552$ $p<0,001$).

Het Twentse model overschat de bezettingsfrequentie maar liefst in, ruw geschat met klassen, 83% van de gevallen (tabel 5.4). In 15% valt de waargenomen bezetting in dezelfde categorie als de voorspelling en slechts twee procent betreft een onderschatting. Het hoge aantal overschattingen vermindert niet wezenlijk wanneer rekening wordt gehouden met de forse onnauwkeurigheden in de schattingen zelf. Vijf gebieden met een bezettingsfrequentie van 95% of meer werden inderdaad als 'duurzaam' ingeschat.

Tabel 5.4 Vergelijking van de waargenomen bezetting van habitatplekken door de boomklever in Drenthe met de voorspelde bezetting. Horizontaal de verdeling van de plekken over vijf klassen voor de voorspelde kans op aanwezigheid. Verticaal de verdeling over vijf klassen voor de werkelijke bezettingsfrequentie. Bij een optimale voorspelling zouden alle waarnemingen in de grijs gemarkeerde cellen vallen.

Voorspeld ? Geobserveerd ?	<0,25	0,25-0,50	0,50-0,75	0,75-0,95	>0,95
<0,25	0	24	9	4	4
0,25-0,50	0	5	3	2	2
0,50-0,75	0	1	0	2	3
0,75-0,95	0	0	0	0	2
>0,95	0	0	0	0	5

5.3.2 Regressiemodel voor Noordwest-Europa

Het model met de hoogste verklaarde deviance (50%) is een model waarin de ruimtelijke samenhang wordt beschreven met de hoeveelheid habitat in schillen van drie, zeven of vijftien km rondom een habitatplek (tabel 5.5). Modellen met ruimtelijke samenhang hebben een vergelijkbare verklaarde deviance (zie paragraaf 3.3.2).

Kwaliteit en draagkracht reageerden in alle mogelijke modellen steeds sterk significant en volgens verwachting. Beukenbos is altijd beter bezet dan eikenbos. Voor de variabele 'overige bostypen' geldt dit niet altijd. De relatie van overig bos met bezetting is onduidelijk, maar de correctie voor kwaliteit wordt daardoor waarschijnlijk niet geschaad.

Tegen de verwachting is de hoeveelheid habitat in het model *met gebiedsfactor* de hoeveelheid habitat in de schil 0-3 km negatief gecorreleerd met de bezetting. De hoeveelheid habitat in de schil van 7 tot 15 km is nu niet gecorreleerd zoals in het model *zonder gebiedsfactor*. De negatieve correlatie is ecologisch moeilijk verklaarbaar. Ook in modellen zonder gebiedsfactor keert de negatieve correlatie van bezetting met habitat binnen drie km steeds terug. Vanwege deze onverwachte moeilijk te interpreteren correlaties kan dit model beter niet worden gebruikt voor toepassing. In modellen met ruimtelijke samenhang (tabel 3.4) en met een gebiedsfactor is de maat voor de relaties met de omgeving – met name ruimtelijke samenhang met een grote alfa – ook minder of niet significant. Echter bij een kleine alfa – waarbij ook habitat op grote afstand een rol van betekenis speelt – is het effect van ruimtelijke samenhang altijd, *ook met gebiedsfactor*, sterk significant.

Tabel 5.5 Significantie verklarende variabelen in regressiemodellen voor bezetting van habitatplekken door de boomklever. (p-waarde van t-toets significant als $p > 0,05$) + positieve correlatie, - negatieve correlatie.

Met gebiedsfactor	Draagkracht	Kwaliteit	Beuk	Overig bos	Oppervlakte habitat 0-3 km	Oppervlakte habitat 3-7 km
Deviance 50%	+	+	+	+	-	+
	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p = 0,026$	$p = 0,033$	$p = 0,014$
Zonder gebiedsfactor					Oppervlakte habitat 0-7 km	Oppervlakte habitat 7-15 km
deviance 41%	+	+	+	-	+	+
	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p = 0,623$	$p = 0,048$	$p < 0,001$

Met het model met ruimtelijke samenhang (alfa 0,14) zijn verwachtingen berekend voor een gemiddelde kwaliteit. Deze zijn samengevat in een tabel (tabel 5.6). Uit de tabel is af te lezen dat een habitatplek met een draagkracht van 40 – sleutelpopulatie grootte - pas duurzaam is bij een ruimtelijke samenhang van acht. De bezettingskans is dan $0,96 \pm 0,01$.

Tabel 5.6 De voorspelde fractie door de boomklever bezette habitatplekken als functie van draagkracht en ruimtelijke samenhang (alfa is 0,14) volgens het Noordwest-Europese regressiemodel. Duurzame populaties zijn grijs gemarkeerd. Vanwege een andere alfa voor ruimtelijke samenhang is deze tabel niet vergelijkbaar met tabel 5.3. (Se: standaard afwijking).

Ruimtelijke Samenhang: ? Draagkracht: ?	2	4	6	8	10
1	0.03 Se 0,01	0.07 Se 0,02	0.18 Se 0,02	0.37 Se 0,05	0.62 Se 0,10
2	0.05 Se 0,03	0.13 Se 0,04	0.29 Se 0,02	0.54 Se 0,04	0.76 Se 0,07
3	0.07 Se 0,04	0.18 Se 0,05	0.38 Se 0,03	0.63 Se 0,04	0.83 Se 0,05
5	0.12 Se 0,06	0.27 Se 0,07	0.50 Se 0,04	0.74 Se 0,03	0.89 Se 0,03
10	0.21 Se 0,10	0.42 Se 0,10	0.67 Se 0,05	0.85 Se 0,03	0.94 Se 0,02
20	0.34 Se 0,15	0.58 Se 0,11	0.80 Se 0,05	0.92 Se 0,02	0.97 Se 0,01
40	0.50 Se 0,18	0.73 Se 0,11	0.88 Se 0,04	0.96 Se 0,01	0.98 Se 0,01
100	0.71 Se 0,17	0.87 Se 0,07	0.95 Se 0,02	0.98 Se 0,01	0.99 Se 0,00

In de gegevensset waarop het model gebaseerd is, ontbreken waarnemingen van grote plekken met een geringe ruimtelijke samenhang, zodat de voorspellingen voor die situaties een extrapolatie zijn van het model. Dit blijkt o.a. uit de veel grotere standaard afwijkingen (Se) in de linker onderhoek van de tabel.

Bij validatie blijkt het model niet helemaal te voldoen. Volgens het Noordwest-Europese model zijn er in Twente geen duurzame populaties (fractie bezet $> 0,95$) te verwachten. (Dit is overigens niet helemaal zeker vanwege de onbetrouwbaarheid in de schatting). In werkelijkheid waren een twintigtal habitatplekken alle jaren bezet over een periode van maximaal 11 jaren.

Tabel 5.7 Vergelijking van de waargenomen bezetting van habitatplekken door de boomklever (fractie bezet) in Twente met de door het Europese model voorspelde bezetting. Horizontaal de verdeling over de voorspelde kans op aanwezigheid in vijf klassen. Verticaal de verdeling over de werkelijke bezettingsfrequentie in vijf klassen. Bij een optimale voorspelling zouden alle waarnemingen in de grijs gemarkeerde cellen vallen. De spreiding in de Se is afgeleid uit tabel 5.6.

Voorspeld:? Waargenomen:?	<0,25	0,25-0,50	0,50-0,75	0,75-0,95	>0,95
<0,25	23	7	0	0	0
0,25-0,50	12	6	0	0	0
0,50-0,75	10	8	0	0	0
0,75-0,95	3	7	3	3	0
>0,95	4	4	6	5	0
Se voorspelling	(0,01-0,10)	(0,02-0,15)	(0,03-0,18)	(0,02-0,07)	(0,00-0,02)

Van de 16 plekken die tenminste tien jaar zijn onderzocht zijn er vijf elk jaar bezet. Hierbij zitten negen plekken met een draagkracht van drie paren of minder. In 57 % van de plekken wordt de bezettingsfrequentie in Twente onderschat en in 8 % overschat (tabel 5.7). In 35% van de gevallen vallen de geobserveerde en de voorspelde bezetting in dezelfde klasse. Zelfs als rekening wordt gehouden met de standaardafwijkingen blijft onderschatting overheersen. De correlatie tussen de voorspelde bezetting en de geobserveerde bezetting is wel significant ($r=0,631$ $p<0.001$).

5.3.3 Beste model voor de bezettingskans van habitatplekken.

In voorgaande paragrafen zijn twee modellen geselecteerd die beide de bezetting van habitatplekken beschrijven op basis van vooral draagkracht (oppervlakte) en ruimtelijke samenhang. De vraag is nu welke van beide modellen het beste voldoet voor toepassing.

De beste modellen voor de Noordwest-Europese gegevens zijn wat betreft verklaarde deviance iets beter dan de Twentse modellen 50% tegen 38%. Wanneer de gebiedsfactor buiten beschouwing wordt gelaten verschillen de beide beste modellen met RS (+alfa) maar weinig 40% tegen 38%. Het gaat echter om heel verschillende modellen. Het Twentse model gaat, voor de vertaalslag naar bezetting van habitatplekken, over de bezetting van territoria en bevat een ruimtelijke samenhang met een grote alfa, terwijl het Europese model ruimtelijke samenhang met een kleine alfa bevat.

Het beste Europese model bevat een onverwachte moeilijk te interpreteren negatieve correlatie met de hoeveelheid habitat in de omgeving. Het is niet uit te sluiten dat dit een 'artefact' is – een toevallig ontstaan verband door b.v. onderlinge correlaties tussen verklarende variabelen – dat niets betekent. De negatieve correlatie tussen bezetting en habitat tussen één en drie km – die vooral lijkt op te treden wanneer de gebiedsfactor in het model wordt opgenomen - beïnvloed waarschijnlijk ook de significantie van ruimtelijke samenhang met een grotere alfa. Het model met een ruimtelijke samenhang gebaseerd op een kleine alfa, dat gebruikt is voor de validatie,

voldoet niet helemaal, maar de correlatie is significant. De extrapolatie van het model lijkt niet slecht, hoewel het geringe aantal waarnemingen bij een geringe ruimtelijke samenhang – en de daarbij behorende grote standaard afwijkingen – wel lastig is.

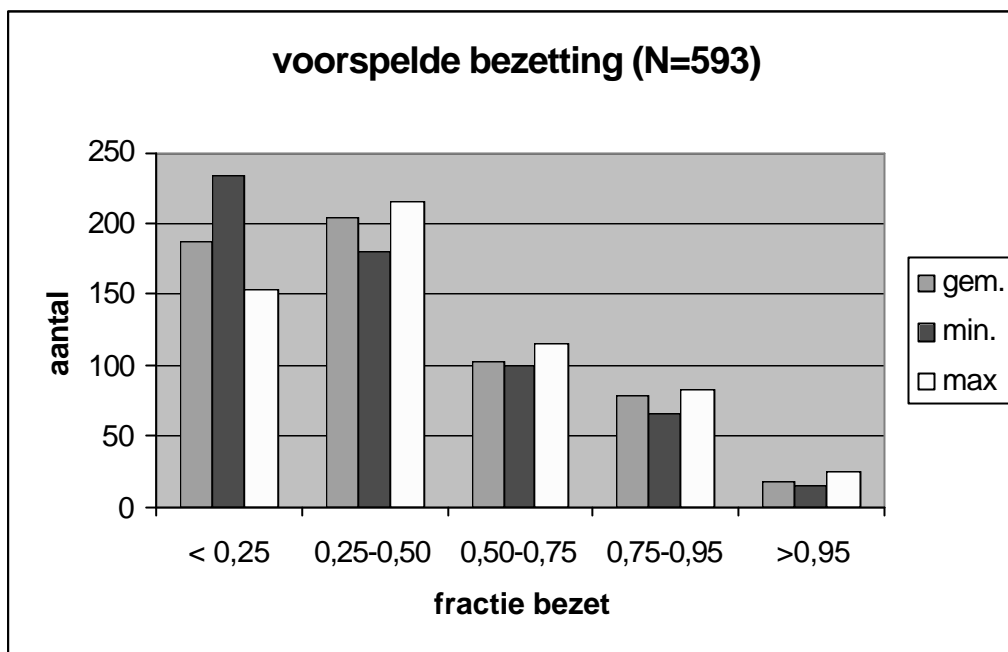
In het Twentse model komt een hoge waarde voor alfa naar voren als beste. De lage waarde die in het andere model juist het meest significante model opleverde is zelfs helemaal niet significant in Twente. Het is mogelijk dat dit komt door het gebrek aan variatie in deze variabele binnen het Twente onderzoekgebied. Het is echter ook niet uit te sluiten dat bij de bezetting van territoria de processen op lokaal niveau – inclusief dispersie van overjarige vogels - een grote rol speelt, terwijl bij het verklaren van de bezetting van habitatplekken door de jaren heen – het Europese model - natale dispersie het belangrijkste proces is (zie hoofdstuk drie). In beide gevallen is het theoretisch ongewenst dit model te gebruiken voor het voorspellen van de bezetting van habitatplekken in andere landschappen. De extrapolatie van dit model is een probleem. Zonder aanvulling met gegevens uit gebieden met hoge en lage ruimtelijke samenhang en met grote habitatplekken is het toepassingsgebied van dit model erg beperkt. Wat betreft de extrapolatie moet de keus dus vallen op het Europese model.

Bij validatie valt de nauwkeurigheid van de voorspellingen van beide modellen tegen. Het Europese model haalt een score van 35% 'juiste voorspellingen' en het Twentse model blijft steken op 15%. Bij een extra controle van de modellen met de Belgische gegevens – niet gerapporteerd – waren de resultaten voor het Twentse model iets beter, maar voor het Europese model iets slechter. Over het geheel genomen bleef het beeld gelijk. Het validatieresultaat lijkt dus niet al te gevoelig voor de gekozen gebieden. Ook op grond van dit resultaat moet het Europese model als het meest geschikt worden geselecteerd.

Een extra argument voor de keuze van het Europese model kan worden ontleend aan het feit dat het de duurzaamheid lijkt te onderschatten. Voor toepassing ten behoeve van natuurbeschermingsdoelstellingen is dat wel zo veilig. Ten opzichte van de periode waarmee duurzaamheid is gedefinieerd – 100 jaar – zijn zelfs de langste tijdreeksen nog vrij kort en moet de betrouwbaarheid vooral komen uit het grote aantal waarnemingen. Al met al laten de extrapolatie, de nauwkeurigheid bij validatie en de behoefte aan een veilige schatting de weegschaal doorslaan naar het Europese model als beste model voor toepassing.

5.3.4 De bruikbaarheid van het beste model in LARCH

In de tien onderzochte gebieden lagen drie gebieden die groot genoeg waren voor een sleutelpopulatie (draagkrachtnorm 40 reproductieve eenheden), waarvan twee van de omvang van een MVP (draagkrachtnorm 60 reproductieve eenheden). Alle drie gebieden hadden volgens het Europese model een bezettingskans van meer dan 95%, de MVP's zelfs van tenminste 99%, en zijn dus volgens verwachting duurzaam. LARCH en het Europese model zijn dus niet strijdig.



Figuur 5.5 De voorspelde bezettingskans van 593 habitatplekken verdeeld over vijf klassen volgens het Europese model voor de duurzaamheid van lokale populaties. Het minimum en maximum aantal per klasse geeft betrouwbaarheidsinterval van 67% (schatting respectievelijk min en plus één maal de Se voor de gefitte waarde van het hele model).

Alle tien netwerken waartoe de onderzoeksgebieden behoorden waren duurzaam volgens LARCH. De totale draagkracht in de netwerken was steeds groter dan 120 of 200 re (respectievelijk de draagkrachtnormen voor netwerken met en zonder sleutelpopulatie). Geen van de habitatplekken lag zo ver van de volgende plek dat ze aan een apart netwerk zouden moeten behoren. De situatie dat een netwerk volgens het model voor lokale populaties duurzaam is, en volgens LARCH niet, kon zich dus niet voordoen.

Een vraag die overblijft is hoeveel informatie over duurzaamheid het regressiemodel toevoegt. Uit de evaluatie van alle habitatplekken in de tien onderzoeksgebieden blijkt dat minimaal 15 en maximaal 24 plekken een bezettingskans hebben van 95% of meer (figuur 5.5). Er zijn met het Europese model dus veel meer duurzame plekken aan te wijzen dan alleen de sleutelpopulaties en MVP's volgens LARCH

De kleinste duurzame plek heeft een draagkracht van meer dan 10 reproductieve eenheden (re) (tabel 5.8). Tenminste 16 % van de plekken heeft een gemiddelde bezettingskans van 75% of meer. Daarbij horen plekken met een draagkracht van één re. Dat zijn dus stukken habitat die niet echt onderdeel zijn van grotere eenheden, maar er wel zo dichtbij liggen dat ze regelmatig bezet worden.

Tabel 5.8 Verdeling van 593 habitatplekken over draagkrachtklassen en vijf klassen voor de bezettingskans van habitatplekken volgens het Europese model voor de duurzaamheid van lokale populaties.

Bezetting: ? Draagkracht: ?	<0,25	0,25-0,50	0,50-0,75	0,75-0,95	>0,95
1	164	129	12	2	
2	22	52	31	3	
3	2	12	18	9	
4-5		10	28	14	
6-10		1	13	29	
11-20		1	1	20	5
21-40				2	10
41-60					2
>60					1

De plekken met een draagkracht van twee tot tien reproductieve eenheden variëren ook nogal in de voorspelde bezetting. De plekken met een relatief lage voorspelde bezetting zijn de plekken die het meest zullen profiteren van draagkrachtvergroting of verbetering van de ruimtelijke samenhang. Hier zit ook de meerwaarde van een uitspraak over de duurzaamheid van lokale populaties. Het wordt mogelijk de zwakke plekken in habitatnetwerken zichtbaar te maken en aan te geven hoe deze versterkt kunnen worden.

De plekken waar maar één paar boomklevers terecht kan, zijn doorgaans slecht bezet, maar er zijn er ook die zeer regelmatig bezet zijn. Dat zijn de plekken met goede uitwisselingsmogelijkheden die in een netwerk kunnen dienen als bufferhabitat voor als de populatie op een hoog niveau is. Zij hoeven niet persé versterkt te worden om een functie te hebben voor de populatie. Geïsoleerde kleine plekken zullen moeten worden vergroot of door toevoeging van grote plekken in de omgeving een betere ruimtelijke samenhang moeten krijgen om een functie te hebben. Ook over deze kleinste plekken geeft de duurzaamheid op lokaal niveau dus waardevolle informatie.

5.4 Discussie

Nu evalueert LARCH de duurzaamheid van netwerken. Het doel was te onderzoeken of het mogelijk is de duurzaamheid van lokale populaties te evalueren en of dat dan ook een meerwaarde heeft ten opzichte van LARCH-classic. De opzet was eerst een model te selecteren en te valideren voor het beschrijven van duurzaamheid op lokaal niveau en daarna te onderzoeken of dit model niet strijdig is met LARCH en of duurzaamheid op lokaal niveau een waardevolle aanvulling is. Het beste regressiemodel voor toepassing in de praktijk bleek voldoende betrouwbaar, was niet strijdig met LARCH en voegt waardevolle informatie toe aan de duurzaamheid van netwerkpopulaties. Op deze conclusie is echter wel wat af te dingen.

Zoals vaak met ecologische modellen het geval is, verklaren zelfs de beste modellen in dit onderzoek slechts 50% van de variatie in de gegevens. Dit kan betekenen dat er een of meer belangrijke variabelen niet meegenomen zijn in de analyse of dat het aantal waarnemingen nog onvoldoende was om voor alle toevallige variatie te corrigeren. Gezien de inspanning die nodig is om nog meer waarnemingen te verzamelen, is dit een vrijwel onoplosbaar probleem. Een ander probleem is de 'autocorrelatie' die in veel landschappen optreedt, waardoor ruimtelijke samenhang en draagkracht vrijwel altijd gecorreleerd zijn. Bij regressie mogen verklarende variabelen onderling niet gecorreleerd zijn. Alle modellen voldoen in gelijke mate niet aan deze voorwaarde, dus voor de modelselectie maakt het niet uit, maar het gaat ook ten koste van de betrouwbaarheid.

Voor het ontwikkelen van het regressiemodel voor de bezetting van lokale populaties waren twee verschillende datasets en methoden beschikbaar. Daarvan bleek het model voor Noordwest-Europa, gebaseerd op boomklevergegevens van honderden habitatplekken het meest valide te zijn. Het Twentse model dat is afgeleid uit het model voor de bezetting van territoria voorspelde de bezettingskans van habitatplekken niet goed. Dat kan liggen aan de beperkte extrapoleerbaarheid of aan specifieke eigenschappen van het landschap in Noordoost Twente. Het feit dat hier ruimtelijke samenhang met juist een grote alfa de bezetting van territoria het best verklaart kan ook worden opgevat als een signaal dat er meer aan de hand is (zie ook de discussie over de keuze van alfa). Het Twentse model is mogelijk meer gerelateerd aan andere aspecten van versnippering: randeffecten, habitatselectie en ongepaardheid, naast uitsterven door isolatie, dan het Europese model. Deze aspecten zijn misschien wel net zo belangrijk als verminderde duurzaamheid door isolatie.

LARCH is bedoeld voor het operationeel, maken van ruimtelijk ecologische kennis. Dit kan gebeuren door de duurzaamheid van potentiële netwerk- en lokale populaties te evalueren, maar dit is dus niet het hele verhaal. Het ontwikkelde model is dus niet ideaal, maar voor toepassing de 'state of the art'.

6 Reflectie, conclusies en aanbevelingen

De eerste paragraaf van dit hoofdstuk is een overzicht van de conclusies in de voorgaande hoofdstukken. Alle discussie over de resultaten is ondergebracht in de afzonderlijke hoofdstukken. Na de conclusies volgt een reflectie op de aanpak van de twee problemen in dit onderzoek. De laatste paragraaf bevat een serie aanbevelingen.

6.1 Conclusies

De conclusies zijn gerangschikt per hoofdstuk.

6.1.1 Dispersievermogen en netwerkafstand

1. De plaatstrouwconstante van Siefke (c) voor het beschrijven van het dispersievermogen van een soort kan worden gelijkgesteld aan de weging voor afstand met de coëfficiënt 'alfa' in de formule van Hanski. Onderbouwing van het dispersievermogen, door α/c voor een soort te bepalen, is dus ook een onderbouwing van de 'netwerkafstand' afstand (paragraaf 3.1.1).
2. Alfa kan worden geschat met behulp van dispersiewaarnemingen en met behulp van regressiemodellen die de verspreiding van een soort over habitatplekken beschrijven (paragraaf 3.1).
3. Twee belangrijke bronnen van dispersiewaarnemingen zijn gerichte studies naar dispersie in gebieden en toevallige terugmeldingen van geringde vogels (paragraaf 3.1.2 en 3.1.3).
4. Er zijn diverse gebiedsstudies die elk afzonderlijk de dispersie van de boomklever in de directe omgeving van de geboorteplek vrij goed beschrijven, maar waarbij de alfa varieert tussen 0,41 en 0,58, met een ruw gemiddeld beeld van $0,43 \pm 0,05$ (paragraaf 3.2.1).
5. Er zijn diverse bronnen van dispersiewaarnemingen op basis van ringmeldingen, die alfa's opleveren variërend van 0,015 tot 0,16. Sommige van deze bronnen bevatten zoals verwacht naar verhouding veel waarnemingen van dispersie over grote afstand, waardoor ze waarnemingen gezamenlijk geen consistent beeld opleveren. De ringmeldingen uit Nederland lijken met een alfa van 0,14 een betrouwbaar beeld te geven van de dispersie over grotere afstand die ook in Duitse literatuur wordt beschreven (paragraaf 3.2.2).
6. Deze lange afstand dispersie komt niet in beeld bij gebiedsstudies, maar is voor de duurzaamheid van netwerkpopulaties juist het meest van belang (paragraaf 3.2.3).
7. Al met al is er veel onzekerheid over de beste schatting voor alfa op basis van dispersiewaarnemingen omdat: de kwantitatieve verhouding tussen gewone dispersie en dispersie over lange afstand niet bekend is en omdat weinig bekend is over de invloed van de habitatkwaliteit en landschap op dispersie (paragraaf 3.2.3).
8. Bij een keuze uit drie alfa's kan de bezetting van territoria in Twente het best worden verklaard met een ruimtelijke samenhang gebaseerd op een alfa van 0,43.

De bezetting van habitatplekken in Noordwest-Europa is echter het best te verklaren met een alfa van 0,14, of te wel met dispersie over grotere afstand. Bij de bezetting van territoria lijken de invloed van locale dispersie en locale populatieprocessen te overheersen, die voor het overleven van netwerkpopulaties waarschijnlijk minder van belang zijn (paragraaf 3.3.3 en 5.3.3).

9. Uit de verspreiding van de boomklever in verschillende gebieden in Europa blijkt dat de soort, ondanks het goede dispersievermogen van een deel van de jongen in een deel van de jaren, toch problemen heeft met de versnippering van het leefgebied. Dit kan voor een deel najling zijn: de soort heeft zich nog niet aangepast aan de uitbreiding van het leefgebied in de afgelopen eeuw (paragraaf 3.4 en 5.2.2), maar het is ook mogelijk dat de oorzaak ligt in verschillen in dispersiegedrag van gebied tot gebied.
10. Voor het schatten van een alfa (en dus een netwerkaafstand), zijn zowel systematisch verzamelde dispersiewaarnemingen nodig als analyses van verspreidingsgegevens. De netwerkaafstand in LARCH is daarom niet snel even te onderbouwen voor een groot aantal soorten.

6.1.2 De locale populatie afstand

1. Als binnen locale populaties per definitie van 'random mating' sprake is, dan is binnen de locale populatie de uitwisseling van individuen optimaal en is er geen verschil in bezettingskans te verwachten tussen territoria van gelijke kwaliteit.
2. Wanneer er tussen twee ruimtelijk gescheiden plekken wel verschil in bezettingskans kan worden vastgesteld bij gelijke kwaliteit kun je dus spreken van verschillende locale populaties (paragraaf 4.1).
3. De drempelwaarde waarbij net wel verschil in bezettingskans optreedt is te gebruiken als locale populatieafstand voor LARCH (paragraaf 4.1).
4. In het Twentse studiegebied met versnipperd habitat voor de boomklever zijn op deze manier gemiddeld over elf jaren een groot aantal locale populaties te onderscheiden, maar niet in jaren met een hoog populatieniveau (paragraaf 4.2).
5. De drempelwaarde kan niet precies worden bepaald maar moet ergens tussen 100 en 200 m liggen (paragraaf 4.4).
6. De drempelwaarde voor de boomklever gebaseerd op de fusieafstand zoals SOVON hanteert voor territorium kartering lijkt te hoog. Wellicht is de diameter van de gemiddelde homerange een betere vuistregel om voor vogelsoorten in LARCH de locale populatie afstand te kiezen (paragraaf 4.4).

6.1.3 Uitbreiding van LARCH

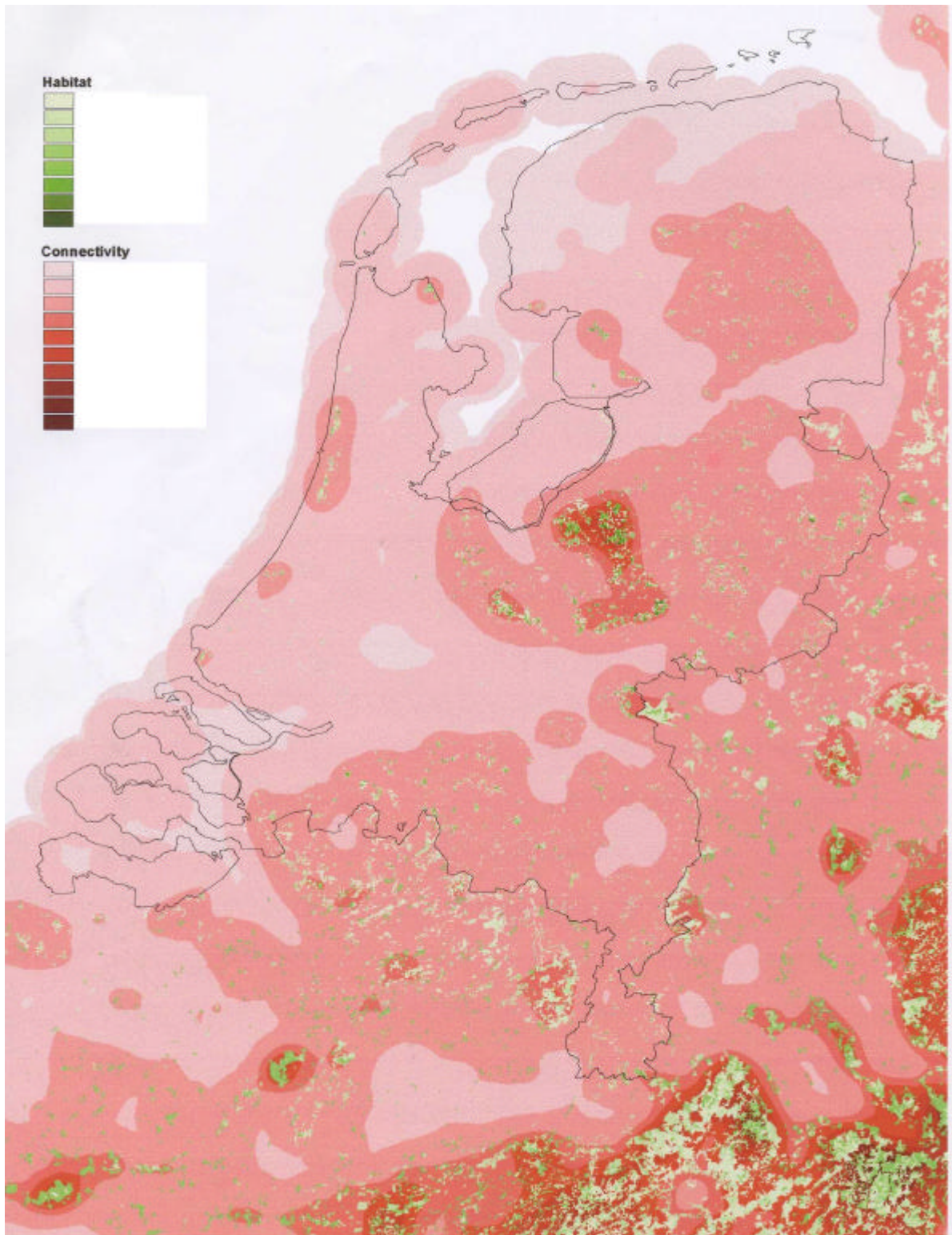
1. Behalve sleutelpopulaties kunnen ook kleinere populaties in een netwerk een duurzame populatie herbergen (paragraaf 5.1).
2. Een statistisch model voor de bezettingskans van habitatplekken kan in LARCH de plaats innemen van de draagkrachtnormen voor duurzame netwerkpopulaties (paragraaf 5.1).

3. De bezettingskans van habitatplekken kan worden geschat uit de bezettingskans van afzonderlijke territoria in die plekken (paragraaf 5.2.1).
4. Binnen Noordwest-Europa zijn er forse verschillen in de bezettingskans van habitatplekken door boomklevers (paragraaf 5.2.2).
5. Het Twentse model met ruimtelijke samenhang op basis van een alfa van 0,43 en op basis van de bezettingskans van territoria, overschat de bezettingskans van habitatplekken (paragraaf 5.3.1).
6. Het Noordwest-Europese model met ruimtelijke samenhang op basis van een alfa van 0,14 onderschat de bezettingskans van habitatplekken (paragraaf 5.3.2).
7. De extrapolbaarheid, de nauwkeurigheid bij validatie en de behoefte aan een veilige schatting laten de weegschaal doorslaan naar het Noordwest-Europese model als beste model voor toepassing (paragraaf 5.3.3).
8. LARCH en het beste model voor toepassing zijn niet strijdig.
9. Bij toepassing in LARCH zijn zoals verwacht veel meer duurzame plekken aan te wijzen, worden de zwakke plekken in habitatnetwerken zichtbaar, zelfs de kleinste, en wordt duidelijk hoe deze versterkt kunnen worden (paragraaf 5.3.4).
10. Met het operationeel maken van de kennis over de duurzaamheid van netwerk- en lokale populaties worden niet alle ruimtelijk ecologische problemen zichtbaar gemaakt. Er zijn nog andere belangrijke aspecten van versnippering: o.a. randeffecten, niet optimale habitatselectie en ongepaardheid, die effect hebben op het (locale) populatieniveau die de aandacht verdienen (paragraaf 5.4).

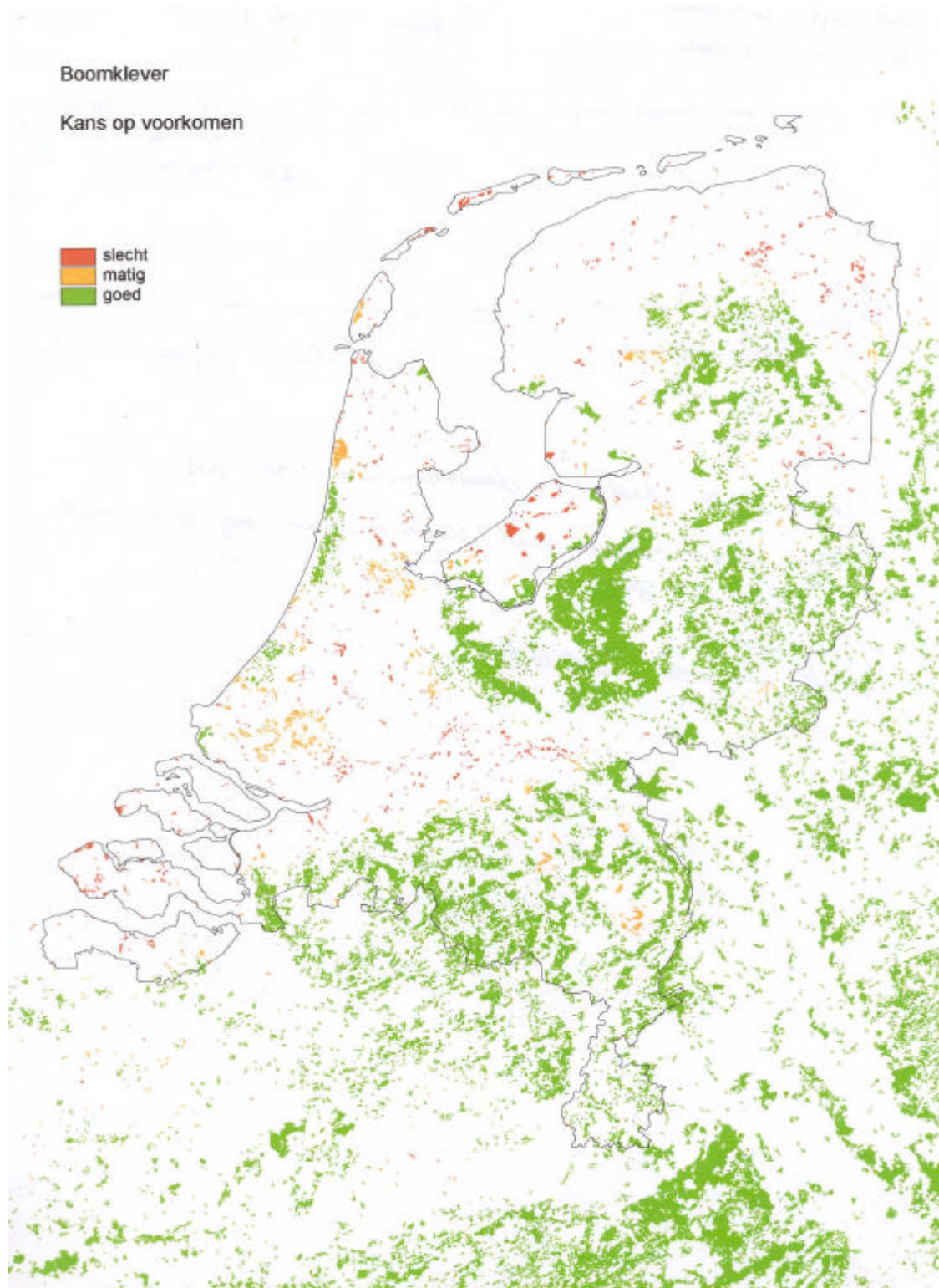
6.2 Is LARCH nu voldoende onderbouwd?

Onderbouwing en validatie van LARCH als geheel was geen doel van dit onderzoek. Een kaart (figuur 6.1) met de ruimtelijke samenhang van oud loofbos, de habitat voor de boomklever, en een kaart (figuur 6.2) met de relatieve kans op voorkomen van de boomklever, dienen dan ook slechts als voorbeeld van de uitvoer van LARCH. De kans op voorkomen is berekend met behulp van het model voor de bezettingskans van lokale populaties uit hoofdstuk vijf op basis van oppervlakte (draagkracht) en ruimtelijke samenhang.

Wel aan de orde is de vraag, of de uitkomsten van LARCH te toetsen zijn. Theoretisch kan worden nagegaan of de uitspraken van het model over de duurzaamheid voor afzonderlijke soorten overeenkomen met de werkelijkheid. De werkelijke kans op uitsterven van een netwerkpopulatie is in het veld echter niet zo gemakkelijk – zo niet onmogelijk – te meten. Bestaande tijdreeksen over het voorkomen van soorten zijn niet lang genoeg en het landschap is te sterk aan veranderingen onderhevig geweest om een verspreiding van vroeger te vergelijken met een verspreiding nu. De uitspraak van LARCH is gebaseerd op normen die deels door modelsimulaties zijn verkregen en die zijn afgeleid van de geschatte omvang van sleutelpopulaties. De enige verwachting die getoetst kan worden is of de sleutelpopulaties in duurzame netwerken en de ‘minimum viable populations’ (MVP’s) die het model onderscheidt werkelijk bezet zijn. In de in het kader van deze studie onderzochte gebieden was dat het geval, maar we zullen nooit weten of de uitspraak van LARCH echt klopt.



Figuur 6.1 Verspreiding en ruimtelijke samenhang (connectivity) van oud loofbos in Noordwest-Europa in cellen van 250 m. Hoe groener, hoe meer oud loofbos. De ruimtelijke samenhang van dit bos is tenminste gelijk aan die van de directe omgeving. Hoe roder hoe groter de ruimtelijke samenhang.



Figuur 6.2 Relatieve kans op voorkomen van de boomklever op basis van draagkracht en ruimtelijke samenhang van potentiële habitatplekken in Noordwest-Europa.

Dat de uitkomsten niet getoetst kunnen worden hoeft geen probleem te zijn. Als de uitspraken steeds vrij nauwkeurig zijn, kunnen ze toch worden gebruikt om verschillende landschappelijke inrichtingen te vergelijken (scenario studies). Er is dus inzicht in de betrouwbaarheid van de uitkomsten nodig. Elke instelmogelijkheid en norm moet zo goed mogelijk worden onderbouwd aan de hand van de gegevens van (voorbeeld) soorten. Voor twee normen is dat in dit onderzoek gedaan: de netwerkaafstand (alfa) en de lokale populatie afstand, die beide met het dispersievermogen te maken hebben. Uit de resultaten blijkt dat er nogal wat onzekerheid bestaat over de beste waarde voor deze normen en dat ze waarschijnlijk ook niet simpel te onderbouwen zijn voor andere vogelsoorten. Het is dus zaak om voorzichtig te zijn met de absolute uitkomsten van LARCH en ook aandacht te besteden aan nog niet onderbouwde onderdelen van LARCH. Dit is echt nodig, hoewel de waarde van het kennissysteem misschien wel vooral zit in het inzicht dat het kan geven in de ruimtelijk ecologische problemen waarmee soorten in het cultuurlandschap te kampen hebben.

In dit onderzoek is de habitatmodule van LARCH gebruikt om de omgeving te beschrijven ten behoeve van de berekening van de ruimtelijke samenhang. De habitatmodule gebruikt de begroeiingstypenkaart van Nederland en dichtheden per begroeiingstype om een habitatkaart met draagkracht te genereren. Uit vergelijking van de eigen beschrijving van de onderzoeksgebieden met de door LARCH gegenereerde habitatkaart, bleek de habitatkaart van de boomklever nogal grof en onnauwkeurig te zijn. Veel kleine habitatplekken bestonden eenvoudig niet en over het algemeen werden veel te grote en uitgestrekte habitatplekken onderscheiden. De in dit onderzoek gebruikte maat voor ruimtelijke samenhang is daardoor minder nauwkeurig dan gewenst. Verbetering van de invoer voor de habitatmodule van LARCH heeft hoge prioriteit.

In de tien onderzoeksgebieden in Noordwest-Europa (zie hoofdstuk 5) wordt zelfs de netwerkaafstand (5,4 km) die hoort bij de grootste alfa (0,43) nooit overschreden. Altijd ligt er wel ergens een snipper habitat waardoor enorme gebieden aaneengeregen worden tot grote netwerken. Zelfs gebieden zoals in Cambridgeshire die niet of nauwelijks bezet zijn door boomklevers zijn onderdeel van een duurzaam netwerk. De 'knop' kleine populatie factor (zie paragraaf 2.15 en kader LARCH) speelt hierbij in combinatie met de netwerkaafstand een belangrijke rol. Met het onderbouwen van de lokale populatieafstand en de netwerkaafstand is LARCH nog niet voldoende onderbouwd. De begrenzing van netwerken in LARCH zou nog eens goed onder de loep genomen moeten worden. Een alternatief voor de huidige methode is het begrenzen van netwerken met een minimum waarde voor ruimtelijke samenhang. In aansluiting daarop is het aanbevelenswaardig uit te zoeken, door middel van simulaties of waarnemingen in het veld, wat de kwantitatieve relatie is tussen ruimtelijke samenhang en de immigratie (kans).

6.3 Het beschrijven van de duurzaamheid van lokale populaties

In dit onderzoek wordt slechts één methode voor het beschrijven van de duurzaamheid van lokale populaties toegepast. Toegepast is de methode waarbij gebruik gemaakt wordt van statistische modellen – regressiemodellen – voor de bezetting van habitat. Voor deze methode zijn data nodig van – liefst lange – tijdreeksen uit een groot aantal verschillende habitatplekken, uit – liefst veel – verschillende landschappen. Als de variatie in de tijd en in landschappen onvoldoende is zijn dit soort modellen slechts extrapoleerbaar naar een beperkt aantal andere landschappen en andere tijden. De bedoeling van een kennismodel voor toepassing is nou juist, om zo veel mogelijk te kunnen extrapoleren. In dit onderzoek blijkt dit vaak een probleem te zijn. Er bestaan echter nog verschillende andere methoden.

Er kan gebruik gemaakt worden van dynamische populatie modellen (zie verder hoofdstuk 2), die zo algemeen zijn dat toepassing ‘overall’ verantwoord is, mits de modellen gevalideerd zijn. Voor de boomklever is de ‘sleutelpopulatie norm’ voor LARCH afgeleid met behulp van de modellen METAPHOR en Wink⁹⁶. In principe is het hiermee mogelijk ook een ‘variabele’ sleutelpopulatie norm – wat op hetzelfde neerkomt als een norm voor duurzaamheid van lokale populaties – af te leiden, maar daar is in dit onderzoek niet voor gekozen. METAPHOR of Wink zouden daarvoor eerst moeten worden verbeterd, en dat was niet haalbaar op korte termijn.

Een derde methode voor het beschrijven van de duurzaamheid van lokale populaties is met behulp van de ‘incidence functies’ van Hanski, die de kans op aanwezigheid in een habitatplek beschrijven als functie van de kans op kolonisatie en op uitsterven in die plek⁹⁷. Ook deze methode maakt algemene uitspraken mogelijk, maar een nadeel is dat ook deze benadering weer vraagt om simulaties met dynamische modellen of om extrapoleerbare regressiemodellen die de kans op kolonisatie of uitsterven in plekken beschrijven. Het beschikbare materiaal laat uitvoering van deze methode toe, maar in dit onderzoek was hiervoor te weinig tijd beschikbaar. De bewerkingen van het materiaal leggen wel een goede basis voor een vervolg op deze weg. Het is echter vrijwel zeker dat dit soort modellen met de gegevensset uit Noordwest-Europa dezelfde problemen zullen opleveren als het nu ontwikkelde model voor de bezetting. Als echter algemene modellen gemaakt kunnen worden voor kolonisatie- en extinctiekansen dan biedt deze methode zeker ook perspectief. Daarvoor is wel meer inzicht nodig in het gedrag tijdens dispersie, de drijfveren van dispersie, etc.

Misschien moet nog wel een stap verder gezet worden dan een uitspraak over de duurzaamheid van lokale populaties. Het Twentse model is eigenlijk een verzadigingsmodel. Verzadiging is de mate waarin de draagkracht in een habitatplek wordt benut. Alle effecten van versnippering werken door in de verzadiging van habitatplekken. Wanneer het Twentse model wordt verbeterd met behulp van verspreidingsgegevens uit andere gebieden is het misschien wél een waardevol

⁹⁶ Vos *et al.* 2001

⁹⁷ Verboom *et al.* 1991, Opdam *et al.* 1992, Grashof 1997, Van Langevelde 2000, Vos *et al.* 1999, Foppen *et al.* 2000

hulpmiddel voor toepassing van ruimtelijk ecologische kennis. Nog beter dan met duurzaamheid van lokale populaties kunnen knelpunten en zwakke plekken in de verspreiding van soorten zichtbaar gemaakt worden. Verzadiging kan waarschijnlijk worden afgeleid uit steekproefgegevens of kwantitatieve verspreidingsatlassen. Als deze methode werkt kan ze voor veel soorten operationeel gemaakt worden. De figuren 6.3 en 6.4 geven een idee van de extra informatie die LARCH kan geven. Ze tonen voor Midden-Nederland respectievelijk de duurzaamheid van lokale populaties en de bezettingskans van territoria in die lokale populaties(=verzadiging) volgens het Twentse model.

6.4 Aanbevelingen

1. Herhaal en verbeter de gevoeligheidsanalyse van LARCH, maak een prioritering voor onderbouwing en onderzoek de noodzaak van een onzekerheidsanalyse;
2. Onderbouw stuk voor stuk alle instelmogelijkheden en normen in LARCH voor zover dit nog niet is gedaan;
3. Verbeter de kwaliteit van de begroeiingstypenkaart voor Nederland;
4. Probeer binnen LARCH op een of andere manier recht te doen aan het dynamische karakter van dispersiegedrag en aan verschillen in dispersiegedrag;
5. Onderzoek en onderbouw de relatie tussen de ruimtelijke samenhang en het kolonisatievermogen van soorten, b.v. als basis voor een betere manier om netwerken te begrenzen, of om helemaal geen netwerken en lokale populaties meer te hoeven beschrijven;
6. Onderzoek wat de invloed is van habitatkwaliteit en landschap op het dispersiegedrag;
7. Heroverweeg de definitie van een lokale populatie en overweeg een definitie op basis van de mate van uitwisseling;
8. Onderzoek welke uitbreiding van LARCH nu het meest gewenst is en hoe dit het beste uitgevoerd kan worden;
9. Ontwikkel (de) dynamische populatiemodellen (verder) voor o.a. onderbouwing van normen;
10. Besteed bij de communicatie over LARCH en versnippering meer aandacht aan lokale effecten van versnippering en aan de verzadiging van leefgebieden van soorten.

Literatuur

- Andrén, H., 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- Bellamy, P.E., N.J. Brown, B. Enoksson, L.G. Firbank, R.J. Fuller, S.A. Hinsley, A.G.M. Schotman & R.D. Swetman, 1997. The role of landscape structure and dispersal in limiting nuthatch distribution. In : A. Cooper & J. Power (Editors), Species dispersal and landuse processes. Proceedings of the sixth annual IALE (UK) conference, September 9-11 1997, University of Ulster, Coleraine: 151-158.
- Braaksma, S.W. Knippenberg & V. Langenhoff, 1958. Broedvogels in N. Brabant. *Limosa* 31: 192-194.
- Brink, B. van den, 1987. Bonte vliegenvanger op de Noord-Veluwe. *Het Vogeljaar*, 35, 23-32.
- Bergers, P.J.M. & P.F.M. Opdam (red.), 1996. Versnippering en populaties: een verklarende woordenlijst. Instituut voor Bos en Natuuronderzoek. Wageningen.
- Berndt, R. & H. Sternberg, 1968. Terms, studies and experiments on the problems of bird dispersion. *Ibis* 110: 256-269.
- Berndt, R. & P. Dancker, 1960. Der Kleiber (*Sitta europaea*) als Invasionsvogel. *Die Vogelwarte*, 20: 193-198.
- Brown, J.L., 1969. The buffer effect and productivity in tit populations. *The American Naturalist*, Volume 103, No. 932: 347-354.
- Burkhardt, J.F., W. Schlund & M.J. Stauss, 1998. Scale effects of habitat selection in breeding Nuthatches (*Sitta europaea*) in two different woodlands. *Journal für die Ornithologie* 139: 37-48.
- Dijk A.J. van, 1996. Broedvogels inventariseren in proefvlakken (handleiding Broedvogel Monitoring Project). SOVON, Beek-Ubbergen.
- Dijk, A.J. van, 1997. BMP 1996: strenge winter, droogte, muizen en beukenootjes *SOVON nieuws* 10: 13-16.
- Dorp, D. van & P.F.M. Opdam, 1987. Effects of Patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landscape Ecology* 1: 59-73.
- Dorp, D. van, K.J. Canters, J.T.R. Kalkhoven & P. Laan, 1999. *Landschapsecologie. Natuur en landschap in een veranderende samenleving*. Boom, Amsterdam.

- Enoksson, B., 1988. Local movements in the Nuthatch (*Sitta europaea*) Acta Reg. Soc. Litt. Gothoburgensis. Zoologica 14: 36-47.
- Enoksson, B., 1990. Autumn territories and population regulation in the Nuthatch (*Sitta europaea*): an experimental study. Journal of Animal Ecology 59: 1047-1062.
- Enoksson, B., P. Angelstam, K. Larsson, 1995. Deciduous forest and resident birds: the problem of fragmentation within a coniferous forest landscape. Landscape Ecology 10: 267-275.
- Firbank, L.G., 1997. Farm landscapes for biodiversity. A guide to using landscape ecology to assess and improve the quality of northern European farmed landscapes for biodiversity. Instituut of Terrestrial Ecology, Grange-over Sands.
- Foppen, R.P.B., J.P. Chardon & W. Liefveld 2000. Understanding the role of sink patches in source-sink metapopulations: reed warbler in an agricultural landscape. Conservation Biology 14: 1881-1892.
- Foppen, R.P.B., J.P. Chardon, R. Pouwels & P. Opdam. (In: Foppen 2001). Occurrence of the Bittern (*Botaurus stellaris*) in the Netherlands is affected by habitat fragmentation; empirical evidence and a tool to evaluate marshland restoration plans.
- Foppen, R.P.B. 2001. Bridging gaps in fragmented marshland. Applying landscape ecology for bird conservation. Alterra scientific contributions 4. Alterra green world research, Wageningen.
- Fretwell, S.D. & H.L. Lucas (Jr), 1970. On territorial behavior and factors influencing habitat distribution in birds. I Theoretical development. Acta Biotheoretica 19: 16-36.
- Gatter, W., 1974. Beobachtungen an Invasionsvögeln des Kleibers (*Sitta europaea caesia*) am Randecker Meer, Schwäbische Alb. Die Vogelwarte 27: 203-209.
- Grashof, C.J., 1997. Colonisation of forest plants: the role of fragmentation. Proefschrift Rijksuniversiteit Leiden.
- Greenwood, P.J. & P.H. Harvey, 1982. The natal and breeding dispersal of birds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 1-21.
- Greenwood, P.J., 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Animal Behaviour 28: 1140-1162.
- Hagemeijer, E.J.M. & T.J. Verstrael, 1994. Bird numbers 1992. Distribution, monitoring and ecological aspects. Statistics Netherlands, Voorburg/Heerlen.
- Hanski, I., & M. Gilpin, 1991. Metapopulation dynamics-brief history and conceptual domain. Biological Journal of the Linnean Society 42: 3-16.

- Hanski, I., 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63: 151-162.
- Hanski, I. & M.E. Gilpin, 1997. *Metapopulation Biology: ecology, genetics, and evolution* Academic Press, San Diego.
- Harrison, S., 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 73-88.
- Haupt, H. 1992. Zur broedbiologie und Ortstreu des Kleibers (*Sitta europaea*). *Der Falke* 39: 375-381.
- Heer, M. de, 1995. De boomklever in het versnipperde agrarische landschap Vakgroep Ruimtelijke Planvorming, landbouwuniversiteit Wageningen.
- Hinsley, S.H., P.E. Bellamy and I. Newton, 1995. Bird species turnover and stochastic extinction in woodland fragments. *Ecography* 18: 41-50.
- Houweling, H., M.J.W. Jansen, J.T.R. Kalkhoven, R. Pouwels. 1999. LARCH-Rivier: Gevoeligheidsanalyse op basis van de studie DELTA-ECONET. Intern Alterra-rapport. Alterra / RIZA. Wageningen / Arnhem.
- Jongman, R.H., C.J.F. ter Braak & O.F.R. van Tongeren, 1987. *Data analysis in community and landscape ecology*. Pudoc, Wageningen.
- Kasperek, M., 1996. Dismigration und Brutarealexpansion der Türkentaube *Streptopelia decaocto*. *Journal für die Ornithologie*, 137, 1-33.
- Langevelde, F. van & A.G.M. Schotman, (in: Van Langevelde 1999). Regional and temporal differences in habitat selection in fragmented and contiguous nuthatch populations. Submitted. Proefschrift pagina 101-124.
- Langevelde, F. van, 1999. Habitat connectivity and fragmented nuthatch populations in agricultural landscapes. Proefschrift WAU. Wageningen.
- Langevelde, F. van, 2000. Scale of habitat connectivity and colonisation in fragmented nuthatch populations. *Ecography* 23: 614-622.
- Langevelde, F. van, A.G.M. Schotman, G.D.H. Claassen & G.A. Sparrenburg, 2000. Competing land use in the reserve site selection problem. *Landscape Ecology* 15: 243-256.
- Levins, R., 1970. Extinction. In: M. Gerstenhauber (ed.). *Some mathematical questions in biology* (Vol. 2). American Mathematical Society, Providence: 77-107.

LNV 2000. Nota: 'Natuur voor Mensen, Mensen voor Natuur. Nota natuur, bos en landschap in de 21^e eeuw. Ministerie van Landbouw Natuurbeheer en Visserij, Den Haag.

Löhr, H., 1957. Das Verhalten des Kleibers (*Sitta europaea caesia* Wolf). Zeitschrift für Tierpsychologie 1957: 191-251.

MacArthur, R.H. and E.O. Wilson, 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ, 203 pp.

Matthysen, E., 1986. Some observations on sex-specific territoriality in the Nuthatch *Ardea* 74: 177-183.

Matthysen, E. & K. Schmidt, 1987. Natal dispersal in the Nuthatch. *Ornis Scandinavica* 18: 313-315.

Matthysen, E., 1988. Populatiodynamiek, sociale organisatie en habitatkwaliteit bij de boomklever (*Sitta europaea* L.) proefschrift Universiteit Antwerpen, Wilrijk.

Matthysen, E. & F. Adriaensen, 1989. Directional dispersal by juveniles in a resident population of Nuthatches *Sitta europaea*. *Ringings & Migration* 10: 119-123.

Matthysen, E., 1994. Dispersal as the key process in fragmented landscapes In: Hagemeyer & Verstraël 1994.

Matthysen, E., F. Adriaensen and A.A. Dhondt, 1995. Dispersal distances of nuthatches, *Sitta europaea*, in a highly fragmented forest habitat. *Oikos* 72: 375-381.

Matthysen, E. & D. Currie, 1996. Habitat fragmentation reduces disperser success in juvenile nuthatches (*Sitta europaea*): evidence from patterns of territory establishment. *Ecography* 19: 67-72.

Matthysen, E., 1998. The nuthatches. Academic Press, T & A D Poyser Ltd, London.

Noorden, B. van, 1986. Dynamiek en dichtheid van bosvogels in geïsoleerde loofbosfragmenten. Rapport Rijks Instituut voor Natuurbeheer 86/19, Leersum.

Newton, I., 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biological Conservation* 70: 265-276.

Newton, I., 1998. Population limitation in birds. Academic Press Limited, London.

Nilsson, S.G., 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: The importance of nest predation and competition. *Ornis scandinavica* 15: 167-175.

- Nilsson, S.G., 1987. Limitation and regulation of population density in the Nuthatch (*Sitta europaea*) breeding in natural cavities. *Journal of Animal Ecology* 56: 921-937.
- Opdam, P.F.M. & A.G.M. Schotman, 1985. Over de verspreiding van broedvogels. *Vogeljaar* 33: 233-242.
- Opdam, P.F.M., G. Rijdsdijk & F. Hustings. 1985. Bird communities in small woods in an agricultural landscape: effects of area and isolation. *Biological Conservation*. 34: 333-352.
- Opdam, P., 1987. De metapopulatie, model van een populatie in een versnipperd landschap. *Landschap* 4: 289-306.
- Opdam P. & R. Hengeveld., 1990. Effecten op planten- en dierpopulaties. In: Berg M.C. van den (red.). *De versnippering van het Nederlandse landschap: onderzoekprogramma vanuit zes disciplineaire benaderingen*. Publicatie RMNO nr. 45. pp. 95-158.
- Opdam, P. 1991. Metapopulation theory and habitat fragmentation: a review of holarctic breeding bird studies. *Landscape Ecology* 5: 93-106.
- Opdam, P., R. van Apeldoorn, A. Schotman & J. Kalkhoven, 1992. Population responses to landscape fragmentation. in: Vos & Opdam (1992), Chapman & Hall, London.
- Opdam, P., R. Foppen, R. Reijnen & A. Schotman, 1994. The landscape ecological approach in bird conservation: integrating the metapopulation concept into spatial planning. *Ibis* 137: 139-146.
- Opdam, P.F.M., 1997. Landeconet summary report. Landscape ecology in changing agricultural landscapes. DLO-institute for forestry and nature research. Wageningen.
- Oude Voshaar, J.H., 1994. *Statistiek voor onderzoekers, met voorbeelden uit de landbouw- en milieuwetenschappen*. Wageningen Pers, Wageningen.
- Paradis, E., S.R. Baillie, W.J. Sutherland & R.D. Gregory, 1998. Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* 67: 518-536.
- Post, F. & J.P. Ongenae, 1990. Over de boomklever en andere zware jongens. In: Post, F., A. Braam & R. Buskens. *Vogels in Midden-Brabant*. Werkgroep voor Vogel- en Natuurbescherming Midden-Brabant. Oisterwijk.
- Pouwels, R. 2000. LARCH: een toolbox voor ruimtelijke analyses van een landschap. *Alterra Rapport* 043. Wageningen.
- Pulliam, H. R., 1988. Sources, sinks and population regulation. *The American Naturalist*, 132: 652-661.

- Reijnen, R. & R. Foppen, 1991. Effect of Road Traffic on the Breeding Site-tenacity of male Willow Warblers (*Phylloscopus trochilus*). *Journal für die Ornithologie*.
- Reijnen, R. & R. Foppen, 1995. The effects of car traffic on breeding bird populations. *Journal of Applied Ecology* 32: 187-202.
- Reijnen, R., R. Jochem, M. de Jong, M. de Heer & H. Sierdsema 2001. LARCH Vogels Nationaal; Een expertsysteem voor het beoordelen van de ruimtelijke samenhang en de duurzaamheid van broedvogelpopulaties in Nederland. Alterra-rapport 235. Wageningen.
- RIVM & Stichting dienst landbouwkundig onderzoek. 1999, 2000 & 2001. Natuurbalans 1999, 2000 & 2001. Samson BV. Alphen aan de Rijn.
- Schaffer, M.L., 1987. Minimum Viable Populations: coping with uncertainty. In: M.E. Soulé (ed.). *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge. p. 69-83.
- Schotman, A.G.M., P.F.M. Opdam & C.J.F ter Braak. 1994. Bosvogeldichtheden in Nederland: verschillen door klimaat, landschap of bosgeschiedenis? *Landschap* 11: 3-17.
- Schotman, A.G.M. & P.F.M. Opdam, 1994. Geographical variation in forest bird densities in the Netherlands. In: Hagemeyer & Verstrael 1994.
- Schotman, A.G.M. & H.A.M. Meeuwssen. 1994. Voorspelling van het effect van ontsnipperende maatregelen in het gebied Rolde-Gieten. IBN-rapport 118. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek. Wageningen.
- St. Claire, C. C., M. Bélisle, A. Desrochers & S. Hannon, 1998. Winter responses of forest birds to habitat corridors and gaps. *Conservation Ecology* [online] 2: 13. <http://www.conscol.org/vol2/iss2/art13>.
- Siefke, A., 1984. Zur Dismigration der Vögel als popularem Phänomen. I. Ein heuristisches Modell der Ansiedlerstreuung. *Zool. Jb. Syst.* III: 307-319.
- Sutherland, G.D., A.S. Harestad, K. Price & K.P. Lertzman, 2000. Scaling of natal dispersal distances in terrestrial bird and mammals. *Conservation Ecology* 4: 16 [online] <http://www.consecol.org/vol4/iss1/art16>.
- Tucker G.M. & Heath M.F. (eds), 1994. *Birds in Europe: their conservation status*. Birdlife Conservation Series 3. Birdlife International, Cambridge.
- Verboom, J., A. Schotman, P. Opdam, and J.A.J. Metz, 1991. European nuthatch metapopulations in a fragmented agricultural landscape. *Oikos*, 61: 149-156.

- Verboom, J. & A.G.M. Schotman, 1994. Responses of metapopulations to a changing landscape in: Hagemeijer & Verstrael 1994.
- Verboom, J., 1996. Modelling fragmented populations: between theory and application in landscape planning. IBN Scientific Contributions 3. Wageningen.
- Verboom, J., P.C. Luttikhuisen & J.T.R. Kalkhoven, 1997. Minimumarealen voor dieren in duurzame populatienetwerken. Instituut voor Bos- en natuuronderzoek. Wageningen.
- Verboom, J., J.M. Baveco, L. Dijkstra & R. Jochem 1998. METAPHOR user manual. Technisch rapport IBN-Wageningen.
- 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*. Vol 100 (1). pp. 89-100.
- Vos, C.C. 1999. A frog's-eye view of the landscape: Quantifying connectivity for fragmented amphibian populations. Proefschrift. Wageningen Universiteit, Wageningen.
- Vos, C.C. & P.F.M. Opdam (editors), 1992. Landscape ecology of a stressed environment. IALE-studies in Landscape Ecology, Vol. 1, Chapman & Hall, London.
- Vos, C.C., J. Verboom, P.F.M. Opdam & C.J.F. Ter Braak, 2001. Toward ecologically scaled landscape indices. *American Naturalist* Vol 157. pp. 24-41.
- Wieman, E.A.P., R.J.F. Bugter, E.A. van der Grift, A.G.M. Schotman, C.C. Vos & S.S.H. Ligthart. Beoordeling ecologische effecten reactivering 'IJzeren Rijn' op het gebied de Meinweg. Een toetsing in het kader van de EU-Vogelrichtlijn en de EU-Habitatrichtlijn. Alterra-rapport 81. Wageningen.
- Wiens, J.A., 1989. The Ecology of Bird Communities. Volume 1 Foundations and patterns. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wiens, J.A. 1997. Metapopulation Dynamics and Landscape Ecology in: Hanski & Gilpin 1997
- Winkel, W., 1989. Zum Dispersionsverhalten und Lebensalter des Kleibers (*Sitta europaea caesia*). *Die vogelwarte* 35: 39-48.
- Zang, H., 1980. Zum Geschlechterverhältnis beim Kleiber (*Sitta europaea*) *Vogelkundliche berichte aus Niedersachsen* 12: 52-55.
- Zoetebier, D., 1996. Boomkleverdispersie, een nieuwe aanpak. De invloed van habitatkwaliteit en connectiviteit. Stagerapport, Hogeschool Larenstein.

Bijlage I Verdeling van de waarnemingen voor Noordwest-Europese model

Verdeling van de waarnemingen voor Noordwest-Europese model over draagkracht en ruimtelijke samenhang (alfa = 0,14) in respectievelijk: eerste getal: hele onderzoeksgebied (N totaal is 593- 9 ontbrekende waarden=584); tweede getal: onderzoeksgebied exclusief Twente (N=483); derde getal: toepassinggebiedsgebied Twente (N=101).

Ln Ruimtelijke samenhang (alfa=0,14)		2-4			4-6			6-8			8-10		
Draagkracht:	1	7	7	-	88	72	16	206	165	41	-	-	-
	2	1	1	-	20	16	4	84	64	20	1	1	-
	3	-	-	-	5	4	1	34	31	3	1	1	-
	4-5	-	-	-	7	7	-	44	37	7	1	1	-
	6-10	-	-	-	2	2	-	29	27	2	12	10	2
	11-20	-	-	-	2	2	-	10	10	-	15	11	4
	21-40	-	-	-	-	-	-	1	1	-	11	10	1
	>40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3	-

Bijlage II Verdeling van de waarnemingen voor Twentse model

Verdeling van de waarnemingen voor Twentse model over draagkracht en ruimtelijke samenhang (alfa = 0,43) in respectievelijk: eerste getal: hele onderzoeksgebied (N totaal is 593- 9 ontbrekende waarden=584); tweede getal: onderzoeksgebied Twente (N=101); derde getal: toepassingsgebied Drenthe (N=66).

Ln Ruimtelijke samenhang (alfa=0,43)		1-3			3-5			5-7			7-9		
Draagkracht:	1 ⁹⁸	21	0	3	179	26	46	99	6	8	-	-	-
	2	2	-	-	58	6	12	46	7	12	-	-	-
	3	-	-	-	18	0	3	22	4	1	-	-	-
	4-5	1	-	-	20	1	1	31	8	6	-	-	-
	6-10	-	-	-	13	-	-	29	4	4	1	-	-
	11-20	-	-	-	4	-	-	33	3	4	-	-	-
	21-40	-	-	-	-	-	-	5	1	1	7	-	-
	>40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-

⁹⁸ Exclusief twee waarnemingen buiten Twente en Drenthe in categorie < 1.

