

OVER LEVEN IN NETWERKEN

Prof. dr. P.F.M. Opdam

*The promise of landscape ecology lies in its integrative powers
(John A. Wiens & Michael Moss 1999)*

De bijzondere leerstoel landschapsecologie is ingesteld door de Werkgemeenschap Landschapsecologisch Onderzoek (WLO).

cartoons Albert Beintema



WAGENINGEN UNIVERSITEIT

Inaugurale rede uitgesproken op 20 april 2000 bij de aanvaarding van het ambt van bijzonder hoogleraar in de Landschapsecologie met bijzondere aandacht voor de ruimtelijke populatie-ecologie aan de Universiteit Wageningen

OVER LEVEN IN NETWERKEN

Mijnheer de Rector Magnificus, Dames en Heren,

De ruimtedruk in Nederland neemt toe. In de aanloop naar de Vijfde Nota voor de Ruimtelijke Ordening wordt de ene ruimteclaim na de andere op tafel gelegd. Hoe passen we al die claims in onze schaarse ruimte, en hoe blijft er voldoende ruimte voor de gewenste kwaliteit van natuur en landschap? De landschapsecologie onderzoekt de voorwaarden waaraan de inrichting van de ruimte in Nederland moet voldoen opdat de volgende generaties kunnen leven in duurzaam functionerende landschappen. De producten van de landschapsecologie, ruimtelijke beelden, zijn een krachtig middel in het debat over de toekomst van ons landschap.

De landschapsecologie staat dus midden in de maatschappij. Dat is de eerste reden waarom de landschapsecologie voor mij een boeiend vak is.

De tweede reden is het interdisciplinaire karakter: ecologische, geografische en maatschappijwetenschappelijke disciplines komen in de landschapsecologie samen. Het is een vak waarin kenniscombinaties van disciplines steeds weer nieuwe verrassingen opleveren.

En landschapsecologie is ook nog eens een vak in opkomst waarmee veel nieuws valt te ontdekken, en waarvoor Nederland een inspirerende omgeving biedt door de sterke vraag naar ruimtelijke oplossingen.

Landschap

Het begrip landschap heeft tal van betekenissen, en landschappen zijn er in vele vormen. In Nederland kunnen we bijvoorbeeld onderscheid maken tussen nagenoeg natuur-

lijke landschappen, waarin natuurlijke processen domineren (bijvoorbeeld de kustduinen), landschappen waarin menselijke activiteiten interfereren met natuurlijke processen (bijvoorbeeld heidelandschappen en een deel van onze agrarische landschappen), en landschappen die geheel door de mens zijn gemaakt, waarin natuurlijke processen ondergeschikt zijn aan cultureel (bijvoorbeeld de stadslandschappen). Landschappen zijn af te grenzen op grond van landschapsvormende processen en kenmerken van landgebruik en begroeiingspatronen. Aan de samenstellende elementen en hun configuratie herken je het landschapstype.

Voor een landschapsecoloog is een landschap echter niet in de eerste plaats een patroon, maar een systeem. De elementen in het patroon hangen met elkaar samen door ruimtelijke relaties. Die relaties komen tot stand door ruimtelijke processen in het landschap, bijvoorbeeld waterstromen of bewegingen van dieren. Door die processen wordt het landschap een samenhangend geheel.

Wat is landschapsecologie?

Dames en heren, na de vaststelling van wat we onder *landschap* verstaan, is de vraag aan de orde wat we onder *landschapsecologie* verstaan en hoe deze WLO-leerstoel daarin staat. De IALE, de International Association for Landscape Ecology, omschrijft de landschapsecologie als "....the scientific basis for the analysis, planning and management of the landscapes of the world" (IALE Mission Statement 1998). Een oplossingsgerichte wetenschap dus, die zich bezig houdt met het begrijpen

van het functioneren van landschappen in ruimte en tijd en het oplossen van problemen met landschappen.

Landschapsecologie kwam tot bloei in de jaren tachtig van de vorige eeuw, als een fusie van de *ruimtelijke* benadering van de geografie en de *proces*benadering van de ecologie. Later zijn daar de sociaal-ruimtelijke wetenschappen aan toegevoegd.

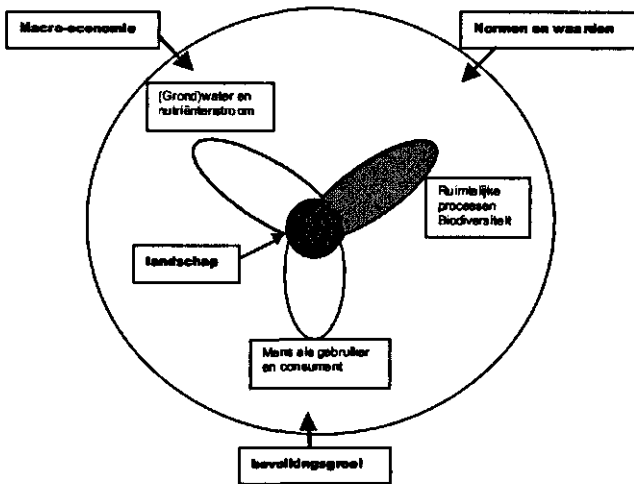
Landschapsecologie is ontstaan in Noordwest-Europa, voor het eerst gedefinieerd door de Duitse geograaf Troll in 1939, maar pas in de jaren zeventig tot leven gekomen. Net als biologen zijn begonnen met taxonomie, en ecologen met het beschrijven van ecosystemen, zijn landschapsecologen begonnen met het beschrijven van de variatie in de kenmerken van landschappen. Vooral in Europa lag in het begin van de ontwikkeling sterk de nadruk op patroonbeschrijving, in Nederland bijvoorbeeld de landelijke milieukartering (Kalkhoven et al. 1976). Nog altijd overheerst in Midden- en Oost-Europa de geografische benadering van het landschap. Het resultaat van een patroonbeschrijving is altijd een versimpelde voorstelling van het landschap. Op een kaart worden bepaalde kenmerken van een landschap naar voren gehaald, eventueel gekoppeld aan een waardering voor een bepaald soort landgebruik. Op die kaart wordt veel informatie weggelaten, afhankelijk van de onderliggende processen die de samensteller zichtbaar wil maken. Zo kennen we landschapskaarten gebaseerd op geomorfologische processen, op cultuurhistorische kenmerken, op begroeiingstypen, op vegetatieteksen, op natuurdoeltypen, of op de kenmerken van het leefgebied van een soort. Er zijn pogingen gedaan om verschillende van die kaarten te combineren tot een integrale beschrijving van het land-

schap (o.a. Opdam et al.1984), maar die lijn heeft nooit veel succes gehad. Wat we in een landschap als patronen herkennen is het resultaat van processen op tal van schalen in ruimte en tijd. Het in elkaar schuiven van die patronen is een nogal gekunstelde handeling, die weinig inzicht toevoegt aan de werking van het landschap. Om die werking te begrijpen moeten we de ruimtelijke processen onderzoeken. Daarmee kan de landschapsecologie ook een voorspellend vermogen ontwikkelen. In dit procesonderzoek zijn twee stromingen goed ontwikkeld: onderzoek aan abiotische processen (stromen van water, lucht en stoffen) en aan biotische processen (verplaatsingen van organismen, zoals dispersie en migratie). Het maatschappijwetenschappelijke onderzoek, bijvoorbeeld de beleving door en de gebruikswaarde voor mensen, is bezig zich een plaats binnen de landschapsecologie te verwerven.

Terwijl in Midden- en Oost-Europa de geografische benadering de boventoon voert, domineert in Noord-Amerika de ecologische procesbenadering. In Nederland is inmiddels een redelijk evenwicht aan het ontstaan tussen de geografische en ecologische benadering. Voor de landschapsecologie is dit een essentiële fase in het volwassen worden (Moss 1999), die in Nederland gunstig wordt beïnvloed door de sterke vraagsturing (Opdam 1992). In Noord-Amerika is de ontwikkeling tot een probleemoplossende wetenschap nog niet ver gevorderd. Daar staat tegenover dat Amerikaanse landschapsecologen meer aandacht besteden aan theorieontwikkeling, hypothesevorming en -toetsing.

Het landschap wordt dus vanuit drie wetenschapsrichtingen benaderd. Dat is in onderstaande bloemvorm verbeeld. De

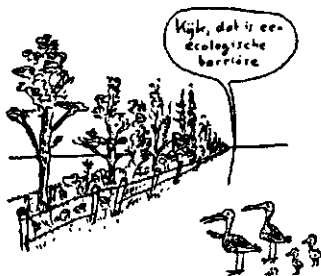
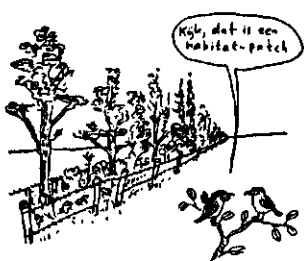
cirkel eromheen stelt de dominante maatschappelijke factoren voor: bevolking, economie en de maatschappelijke normen en waarden ten opzichte van natuur en duurzaam gebruik van het landschap (zie ook Anonymus 1997). Zonder deze context valt het landschap niet te begrijpen en evenmin te voorspellen.



De leeropdracht van deze WLO-leerstoel benadert het landschap vanuit de ruimtelijke processen in populaties van soorten planten en dieren. Het doel is aan te kunnen geven hoe het landschap eruit moet zien, en hoe het zou moeten veranderen indien we een bepaalde biodiversiteit willen behouden of terugkrijgen. De WLO-leerstoel in Utrecht (bezet door prof. dr. Dennis Whigham) bestrijkt de benadering vanuit de water- en stoffstromen.

Landschap: ieder heeft zijn eigen beeld

Van een landschap zijn vele voorstellingen te maken. De schilderkunst maakt dat duidelijk: Van Goyen, Van Gogh en Mondriaan verbeelden het landschap op totaal ver-



schillende wijze.

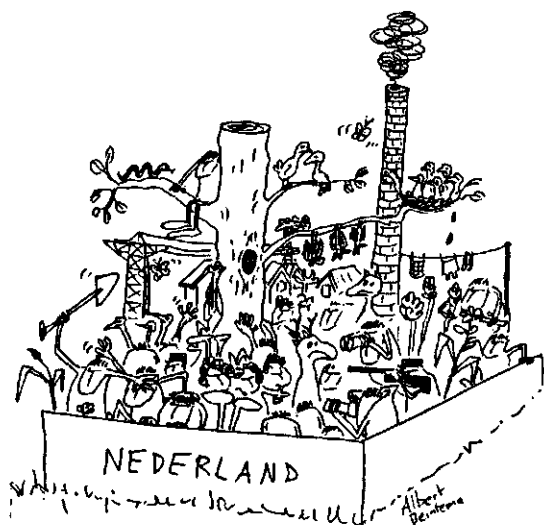
Mensen kijken heel verschillend tegen hetzelfde landschap aan, afhankelijk van hun belangstelling, culturele achtergrond, en belangen. Dat blijkt als je mensen naar hun favoriete landschap vraagt. En zo is het ook voor andere organismen: iedere soort heeft zijn eigen landschap, hetzelfde landschap is voor elke soort weer anders. Een houtwal is voor een zwartkop leefgebied, voor een boomkikker een verbindend element tussen voortplantingsgebieden, en voor een grutto met jongen een barrière.

Het is de opgave van de landschapsecologie die verschillen te kennen, maar ook en vooral te

zoeken naar overeenkomsten. Door op verschillen te letten, leren we hoe soorten reageren op veranderingen in de configuratie van hún landschap. Op grond van de overeenkomsten kunnen we groepen van soorten onderscheiden die, op dezelfde schaal, op dezelfde kenmerken reageren. Dat is nodig om te kunnen generaliseren op het niveau van biodiversiteit en landschap.

Kennis voor netwerken

Nederland is een van de dichtstbevolkte landen ter wereld, in de delta van de Rijn, Maas en Schelde, en onderdeel van de stedelijke agglomeratie van Noordwest-Europa. Nederlanders hebben een ruimteprobleem.



In dat dichtbevolkte land willen wij ruimte bieden aan biodiversiteit. Al die soorten waarvoor Nederland zich verantwoordelijk voelt, moeten hun specifieke landschap in voldoende oppervlakte kunnen vinden. Tegelijk vervult het landschap diverse functies voor de mens. Ook die kosten ruimte, ook die stellen eisen aan de structuur van het landschap. Een extra complicatie is dat de ruimte voor biodiversiteit in Nederland erg versnipperd is. Voor veel doelsoorten van het natuurbeleid zijn de natuurgebieden in Nederland niet groot genoeg voor duurzame populaties. Maar er is een oplossing voor dit probleem: schakel de gebieden in netwerken, in netwerken van leefgebieden.

Om die oplossing in de ruimtelijke ordening te implementeren speelt de landschapsecoloog de volgende drie rollen:

Rol 1. De analytische onderzoeker

- Kenmerkende vraag: hoe reageren populaties van soorten op veranderingen in de ruimtelijke samenhang van hun landschap?
- De landschapsecoloog doet analytisch onderzoek en modelonderzoek aan soorten in hun landschap.
- Kenmerkende producten zijn bijvoorbeeld regressie-modellen en mechanistische modellen waarin het voorkomen van soorten in verband wordt gebracht met kenmerken van het landschappelijk netwerk.
- Disciplines: ecologie, geografie, genetica en wiskunde komen samen.

Rol 2. De vertaler: van proceskennis naar condities

- Kenmerkende vraag: aan welke ruimtelijke voorwaarden moet het landschap voldoen voor duurzaam behoud van biodiversiteit?

- De landschapsecoloog generaliseert, aggregeert en vertaalt kennis van populatieprocessen in landschappelijke netwerken naar voorwaarden die aan de ruimte moet worden gesteld om duurzaam behoud van biodiversiteit te realiseren.
- Kenmerkende producten zijn ruimtelijke concepten, drempelwaarden voor oppervlakten van netwerken, of modellen waarin dergelijke regels tot een evaluerend instrument zijn samengebracht.
- In deze rol wordt kennis van tal van ecologische specialismen samengebracht in een geografische en maatschappelijke context. Modellen en kennissystemen, en dus informatica en geografische kennissystemen, spelen een belangrijke rol.

Rol 3. De probleemoplosser

- Kenmerkende opgave: het vinden van een landschappelijk patroon voor duurzaam behoud van een combinatie van soorten, binnen een context van abiotische condities en diverse vormen van ruimtegebruik.
- De landschapsecoloog is speler in het veld van de ruimtelijke planning. Zij, of hij, kent de werking van het landschap, en werkt samen met andere disciplines aan duurzame ruimtelijke oplossingen voor het combineren van functies in de ruimte.
- Kenmerkende producten zijn ruimtelijke plannen en schetsen.
- In deze rol werkt de landschapsecoloog aan het eind van de landschapsecologische kennisketen samen met andere wetenschapsgebieden en ontwerpers, in interactie met maatschappelijke groeperingen.

Populaties in netwerken: metapopulaties

In 1922 schilderde Paul Klee zijn *Schwankendes Gleichgewicht*. We zien een lappendeken van vlakken van ongelijke vorm en kleur, met hier en daar pijlen die vlakken verbinden. In mijn ogen verbeeldde Klee hiermee de metapopulatie. Metapopulaties bestaan immers uit een aantal ruimtelijk gescheiden deelpopulaties die met elkaar zijn verbonden door dispersie, bewegingen van individuen van soorten tussen leefgebieden. Door die uitwisseling kan een metapopulatie persistent zijn, ook al zijn de deelpopulaties dat niet. Stabiele metapopulaties verkeren namelijk in een dynamisch evenwicht (een *Schwankendes Gleichgewicht*), doordat deelpopulaties uitsterven en weer terugkomen. Terwijl de afzonderlijke deelpopulaties dus niet duurzaam zijn, kan de metapopulatie dat als geheel wel zijn, mits de frequentie van lokaal uitsterven gemiddeld niet groter is dan de frequentie waarmee nieuwe deelpopulaties worden gevormd. Als we dat dynamisch evenwicht in de netwerken van onze te kleine natuurgebieden kunnen instellen, hebben we een oplossing voor de versnippering.

We maken even een klein uitstapje in de historie van metapopulaties. In 1970 is de metapopulatie wiskundig gedefinieerd door Levins, met een extreem onrealistisch model van een netwerk van leefgebieden: een oneindig aantal plekken, allemaal even groot en even bereikbaar vanuit elke andere plek. Pas in de jaren negentig is deze theorie populair geworden in de ecologie. De definitie is geleidelijk wat breder geworden en daardoor realistischer, en men is empirisch onderzoek gaan doen aan metapopulaties (Hanski & Gilpin 1997). In de landschapsecologie is

het belang van de theorie al eerder ontdekt (Fahrig & Merriam 1985; Opdam 1987). Het gaat immers om een theorie die het mogelijk maakt te vragen hoe de dynamiek van populaties afhangt van het ruimtelijk patroon van leefgebieden.

Wat is kenmerkend voor metapopulaties? Door het afwisselend verschijnen en verdwijnen van lokale populaties in het netwerk ontstaat een knippereffect, als knipperende lampjes op een controlebord. Niet alle lampjes knipperen even vaak. Grote lampjes branden bijna altijd, kleine lampjes knipperen vaak, en vooral die aan de rand van het bord zijn vaak uit. In de natuur kunnen we het dynamisch gedrag van metapopulaties inderdaad waarnemen (Hanski & Gilpin 1997). In een tijdreeks van verspreidingspatronen in versnipperd landschap zien we inderdaad lokaal uitsterven en herkoloniseren. In Nederland is dit bijvoorbeeld gevonden voor de eekhoorn (Van Apeldoorn et al. 1994), roerdomp (Foppen 1996), boomklever (Verboom et al. 1991), boomkikker (Vos 1999), en heideblauwtje (Verspui in voorb.). De snelheid van de dynamiek hangt af van de frequentie waarmee lokale extinctie en herkolonisatie optreden, en varieert tussen soorten van enkele jaren tot decennia. Bij bosplanten zijn de processen zo traag, dat we op een tijdschaal van enkele decennia vaak nog heel weinig zien gebeuren. Grashof-Bokdam (1997) toonde aan dat in Twente herkolonisatie bij sommige bosplanten meer dan een eeuw kan duren, zelfs bij te overbruggen afstanden van slechts enkele honderden meters.

Kenmerkend voor metapopulaties in een netwerk van leefgebieden is dat elk jaar een deel van de leefgebieden onbewoond is. In een volgend jaar is dat nog steeds zo,

maar het patroon is verschoven. De metapopulatie loopt als het ware door het netwerk heen. Dit impliceert dat voor het voortbestaan van de metapopulatie het gehele netwerk in aanmerking moet worden genomen, en niet alleen de in een bepaald jaar bewoonde gebieden. Dit fenomeen toont ook aan dat versnippering leidt tot een inefficiënt gebruik van het beschikbare leefgebied.

Metapopulaties horen bij versnippering. Deze kan het gevolg zijn van natuurlijke processen, maar is in Nederland heel vaak het resultaat van het landgebruik door de mens. Bij toenemende versnippering valt het leefgebied van een soort uiteen in kleinere onderdelen, en naarmate dit proces voortschrijdt, beginnen populaties lokaal uit te sterven en ontstaan de voor metapopulaties kenmerkende verschijnselen. Als het netwerk verder versnipperd raakt, verzwakt de ruimtelijke samenhang in het netwerk, waardoor het aantal tegelijk bezette plekken in het netwerk daalt (Verboom 1996). De uitsterfkans van de metapopulatie neemt daardoor toe. Bij nog verdere versnippering wordt het contact tussen de deelgebieden uiteindelijk onmogelijk, en desintegreert de metapopulatie tot een losse verzameling geheel geïsoleerde populaties, die vroeg of laat zullen verdwijnen. Zo beschouwd, is de metapopulatie een aanwijzing voor een intermediaire versie van versnippering, een indicatie dat er een probleem met ruimtelijke samenhang aan het ontstaan is. Door onderzoek te doen aan metapopulaties kunnen we erachter komen bij welke mate van versnippering het voortbestaan van de soort in een landschap in gevaar komt.

Ruimtelijke samenhang en dispersie

Ruimtelijke samenhang ontstaat door de dispersie in de metapopulatie. Hoe sterker de dispersiestroom, hoe groter de samenhang. En omgekeerd: bij afnemende samenhang neemt het percentage onbewoonde leefplekken toe, en daarmee stijgt het uitsterfrisico van de gehele metapopulatie. Een vuistregel is: bij minder dan 50% van de plekken bezet is de metapopulatie niet duurzaam (Vos et al. in voorb.). De ruimtelijke samenhang van het landschap is dan niet voldoende voor duurzaam voortbestaan.

Bij dispersie verlaten (jonge) individuen van een soort hun geboortegrond en gaan op zoek naar een plek om zich voort te planten. In versnipperd landschap moeten ze daarbij hun weg zoeken door gebied dat ze niet kennen en ongeschikt is als leefgebied. Aan dispersie kleven daarom flinke risico's, en hoe ongeschikter het gebied dat ze moeten doorkruisen, en hoe groter de afstand, des te kleiner de kans dat ze ook werkelijk in een nieuw leefgebied arriveren. Herkolonisaties van leeggeraakte leefgebieden zijn daarom afhankelijk van afstand en doorlaatbaarheid van het landschap. Boomkickers bijvoorbeeld blijken effectiever in dispersie te zijn wanneer het landschap dooraderd wordt door houtwallen en braamstruwelen, terwijl kale bouwlanden een barrière voor ze zijn (Vos 1999). Een netwerk van voortplantingspoelen met daaromheen landhabitat in een landschap met een dooradering van houtwallen heeft daarom een grotere ruimtelijke samenhang. Het resultaat hiervan vinden we terug in de frequentie en de dichtheid waarmee soorten in de deelgebieden van een netwerk voorkomen. Met behulp van een ruimtelijke analyse van verspreidingspatronen is dit

onder meer vastgesteld voor eekhoorn (Verboom & Van Apeldoorn 1990), bosvogels (Van Dorp & Opdam 1987, Verboom & Schotman 1994) en met experimenten voor o.a. dagvlinders (Haddad & Baum 1999). Autowegen en spoorlijnen vormen een barrière voor soorten die zich over de grond voortbewegen. Hels (1999) heeft gevonden dat bij 15.000 auto's per etmaal (tien auto's per minuut) een verkeersweg voor zes soorten amfibieën een absolute barrière is, terwijl Vos en Chardon (1998) lieten zien dat dit effect ook in de verspreiding van de heikikker is aan te wijzen. Dit barrière-effect werkt extra negatief wanneer de dieren niet terugdeinzen bij de weg, maar oversteken en worden doodgereden. Dit extra effect van sterfte werkt sterk door in soorten met een lange levensduur en een lage voortplantingsnelheid, zoals de das (Lankester et al. 1991). Het wegennet in een landschap verlaagt de samenhang van netwerken, of kan zelfs grote duurzame netwerken verknippen in kleinere die niet duurzaam zijn.

Het is een grote opgave van de landschapsecologie de sturende rol van het landschap tussen de leefgebieden te kwantificeren, en de waarden in te bouwen in richtlijnen voor duurzame netwerken.

Metapopulaties herstellen trager van een storing in het milieu.

Een van de nadelen van versnippering, ook voor metapopulaties die aan de duurzaamheidsnorm voldoen, is dat het beschikbare leefgebied slecht benut wordt. Doordat een deel van de plekken elk jaar onbewoond is, en de verdeling over goede en matige leefgebieden niet optimaal,

is de groeipotentie van metapopulaties ten opzichte van continue populaties gereduceerd. Een metapopulatie herstelt zich dus langzamer van de gevolgen van strenge winters, natte zomers en andere voor de soort ongunstige periodes. Mijn promovendus Ruud Foppen heeft laten zien dat metapopulaties van rietzangers in gebieden met 15% habitat (hetgeen voor Nederlandse begrippen erg hoog is) zich binnen tien jaar herstellen van rampen veroorzaakt door droogte in Afrika, terwijl het herstel bij 1-3% habitat rond de twintig jaar duurt (Foppen et al. 1999). In deze herstelperiode is het percentage bezette plekken lager dan normaal, en is de metapopulatie dus kwetsbaarder voor uitsterven.

Voorwaarden stellen aan netwerken

Dames en heren, wanneer we begrijpen hoe metapopulaties afhangen van het landschapspatroon, kunnen we ook de voorwaarden formuleren waaraan het landschap moet voldoen. Deze omkering vraagt om methoden van generalisatie en aggregatie van kennis. Wiskundige modellen zijn daar een onmisbaar hulpmiddel bij.

Onze opgave is de soorten te classificeren in een aantal profielen, die verschillend reageren op ruimte in het landschap. Door een versnipperingsbril bekeken, lijkt een heivlinder meer op een noordse woelmuis dan op een heideblauwtje (Vos et al. in voorb.).

Tegelijk moeten we de enorme variatie aan landschappelijke patronen terugbrengen tot een aantal grondtypen die voor de soortprofielen essentieel verschillen. Met behulp

van modellen kunnen we dan een soort kaartenbak maken van modellschappen die duurzame voorwaarden bieden voor overleven. Ieder soortprofiel heeft dan zijn eigen kaartenbak.

Een voorbeeld van een grondregel voor ruimtelijke voorwaarden geeft de volgende tabel (naar Verboom et al. 2000). U kunt eruit afleiden bij hoeveel draagkracht van het leefgebied (uitgedrukt in het maximum aantal paartjes of territoria dat erin past) de (meta)populaties duurzaam zijn. Duurzaam is dan gedefinieerd als minder dan 5% kans op uitsterven in honderd jaar.

Tabel 1. Duurzame bescherming van biodiversiteit vraagt bij toenemende versnippering om grotere aantallen individuen, en dus om meer oppervlakte.

Minimumaantal territoria of reproductieve paartjes nodig voor een duurzame (meta)populatie in drie situaties en voor drie soortprofielen. Een grote eenheid is groot genoeg voor een sleutelpopulatie, dat is een aaneengesloten populatie met een kans op uitsterven van 5% in 100 jaar bij 1 immigrant per generatie. Uit: Verboom et al. 2000.

Soortprofiel (gewervelde dieren)	Grote eenheid, geringe immigratie vanuit andere grote eenheden	Geïsoleerd netwerk met grote eenheid	Geïsoleerd netwerk zonder grote eenheid
Langlevend, groot	20	80	120
Intermediair	40	120	200
Kortlevend, klein	100	150	200

Samenhang in de ruimtelijke inrichting

Nederland

Kunnen we nu, uitgaande van deze principes, inzien waar investeren in ruimtelijke samenhang het meeste rendement oplevert? Ik beschouw achtereenvolgens de Ecologische Hoofdstructuur (EHS) en het gebied daarbuiten.

1: Binnen de EHS kan het beste worden geïnvesteerd daar waar we met een minimum aan oppervlakte een maximum aan doelsoorten voldoende ruimtelijke samenhang kunnen bieden. Daar levert de investering de grootste verbetering van natuurkwaliteit. Dit is het geval in de moerasgebieden van de natte as en de rivieren: daar zijn het toevoegen van stapstenen en enkele grote eenheden met sleutelpopulaties een effectieve investering. Ook in de landschappelijke complexen met bossen en heide op de zandgronden heeft een investering in de ruimtelijke samenhang een hoog rendement. Ik denk daarbij aan het aan elkaar schakelen van deze complexen met lange, zwaar uitgevoerde verbindingzones, naast het inwendig versterken van deze complexen door kleinere verbindingzones en stapstenen. Dit geldt bijvoorbeeld voor Drenthe, Twente, omgeving Winterswijk, en delen in het zuiden van Brabant. Steeds geldt dat barrières die het gevolg zijn van zware infrastructuur permeabel moeten worden gemaakt. Deze visie is uitgewerkt in Pelk et al. 2000.

2. Buiten de EHS in agrarische landschappen zou ik willen investeren in netwerken van kleine elementen die niet voor de voedselproductie worden gebruikt: de groene dooradering bestaande uit bermen, houtsingels, perceelranden,

greppels, bosjes en poelen, in laag Nederland vaak blauw van de sloten en watergangen. Deze dooradering is de belangrijkste drager van biodiversiteit in het cultuurlandschap. Het hoogste rendement kan worden verwacht bij nog goede actuele waarden van biodiversiteit en nabij de EHS, met name daar waar de samenhang van de EHS nog versterkt moet worden. Door mee te koppelen met andere functies, bijvoorbeeld recreatie en waterberging, levert deze investering extra rendement op en kan ook economisch beter worden verankerd in de bedrijfseconomie van de boer.

Samen werken aan een hoger rendement van netwerken.

De uitvoering van de EHS omvat onder meer de aankoop van 150.000 ha reservaat en natuurontwikkelingsgebied. In 1998 moest nog ruim de helft hiervan worden aangekocht en ingericht, waarvoor een bedrag van 5,5 miljard werd begroot (Natuurbalans 1999). Na mijn uiteenzetting over netwerken begrijpt u dat het er bij de inrichting van de EHS op aankomt te sturen op een maximale ruimtelijke samenhang. Helaas gebeurt dat nog te weinig, en ik wil deze gelegenheid gebruiken voor een pleidooi om dat meer te gaan doen, want er is veel meer rendement uit te halen. Ik zal dat uitleggen.

De provincies bepalen waar, binnen de door het rijk aangegeven grenzen van de EHS, grond wordt aangekocht. Per provincie wordt ook bepaald waar welk type natuur komt. Maar de kans op een hoge kwaliteit van een bepaald natuurdoeltype verschilt regionaal sterk. Je moet dus niet overal weidevogels en moeras willen. En netwerken zijn vaak groter dan provincies, en dus kan het rendement van de netwerkbenadering alleen worden gerealiseerd wanneer

provincies en beheerders hun natuurdoelen en hun aankoopbeleid op elkaar afstemmen. Ik vind dat ze dat tot nu toe veel te weinig hebben gedaan. De politieke discussie over de uitvoering van de EHS heeft zich verengd tot het realiseren van de taakstelling aan oppervlakten. Welke natuurkwaliteit daarbij hoort is een vraag die tien jaar na het lanceren van het Natuurbeleidsplan op de politieke agenda begint te komen. Ik pleit ervoor ruimtelijke samenhang daarbij een grote rol te laten spelen.

Mijn verwachting is dat als we in Nederland zouden letten op een optimale locatie van verbindingzones, natuurdoeltypen binnen de EHS en natuurontwikkelingsgebied, er extra rendement ontstaat die ik schat op maximaal 25-30% meer duurzaam voorkomende soorten per EHS-gebied. Dus: met hetzelfde geld meer natuurkwaliteit! Een paar voorbeelden illustreren dat principe.

1. Van de geplande verbindingzones in laag Nederland bleek bij een steekproef (Bal & Reijnen 1997) dat 57%, indien uitgevoerd volgens plan, niet zou functioneren voor de soorten waarvoor ze bedoeld zijn. Dat komt doordat de inrichting niet is afgestemd op het versnipperingsprobleem dat moet worden opgelost. De plannen voor verbindingzones zijn nog onvoldoende afgestemd op de op te lossen versnipperingsproblemen. De provincie Gelderland heeft zich de vraag gesteld welke van de in de EHS geplande verbindingzones ook echt een probleem op zouden lossen. Van de 35 geplande verbindingzones bleken er 24 een bijdrage te leveren aan het duurzaam maken van netwerken (Reijnen & Koolstra 1998). De verbindingzones liggen lang niet altijd op de plekken met het grootste versnipperingsprobleem, en de uitvoering is vaak niet afgestemd op

de soorten waarvoor ze effectief zouden moeten zijn. Een herziening van de geplande verbindingzones levert veel natuurrendement op.

2. Zoals reeds eerder uiteengezet, is bij een toenemende versnippering meer oppervlakte leefgebied nodig voor duurzame (meta)populaties. Ter vergelijking: voor langlevende soorten vogels en zoogdieren geldt dat een duurzaam netwerk zonder grote eenheden 1,5 maal zoveel oppervlakte vraagt als een netwerk met een grote eenheid (zie tabel 1). Dus: hoe meer grote eenheden in netwerken worden geschakeld, des te hoger het natuurrendement.

3. Bij vergelijking van het aantal duurzame doelsoorten in grote eenheden van 500 en 1000 ha (die niet geheel geïsoleerd zijn), blijkt in de meeste ecosysteemttypen een toename van duurzame doelsoorten in de orde van 10-15% mogelijk (ongepubliceerd materiaal ALTERRA).

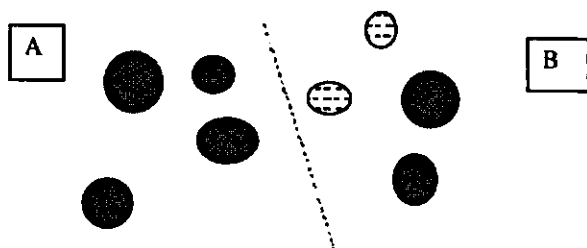
4. In vergelijking met de verwachte uitvoering van de EHS neemt bij een sterk accent op grote eenheden bij natuurontwikkeling van moerassen het aantal soorten moerasvogels met een hoge beschermingsgraad toe van 60% tot 85% (Foppen et al. 1998).

Het nieuwe natuurbeleid NBL 21, dat nu in de steigers staat, vraagt nadrukkelijk om samenwerking tussen de provincies. Voor het realiseren van een sterke blauwe as van moerasgebieden van Friesland naar Zeeland met uitlopers in het rivierengebied is bijvoorbeeld samenwerking tussen acht provincies vereist! Laten we dus met elkaar de kansen benutten die er nog zijn voor meer samenhang in de EHS.

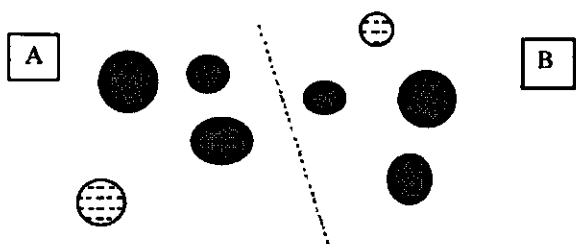
Ik noem er een aantal:

1) *Optimalisering van voorlopige bestemmingen van natuurontwikkeling m.b.v. criteria van minimale ruimtelijke samenhang.* Dat betekent dat niet elke provincie streeft naar maximale soortendiversiteit per provincie, maar dat de provincies samen, en in overleg met de terreinbeheerders, sturen naar een nationaal stelsel van sterke netwerken.

Situatie 1: iedere provincie voor zich



Situatie 2: provincies A en B werken samen



Figuur 4 Voorbeeld van kwaliteitswinst door afstemmen van natuurdoelen aan weerszijden van provinciegrenzen. In situatie 1 heeft provincie B twee doeltypen natuur geko-

zen, een zwart en een gearceerd. Voor soort S vormen de twee zwarte clusters in A en B geen duurzame netwerken. De 6 zwarte gebieden samen vormen geen samenhangend netwerk omdat S de afstand tussen de vier zwarte gebieden in A en de twee zwarte gebieden in B niet kan overbruggen. In situatie 2 is dit knelpunt opgeheven en is een duurzaam netwerk ontstaan.

2) *Alle speelruimte die er nog is bij grondverwerving (bijvoorbeeld de speelruimte die in ruilgrond zit) voor het versterken van grote eenheden benutten.* Op dit moment is rond 80% van de EHS begrensd, en vooral de verwerving van natuurontwikkelingsgebied is nog lang niet gerealiseerd.

3) *Het inzetten van middelen voor verbindingzones daar waar het hoogste rendement te verwachten is.* Dat betekent dat verbindingzones, vanuit nationale doelstellingen bezien, een verschillende prioriteit krijgen (Pelk et al. 2000).

4) *Uitbreiding van hectares natuurgebied maximaal inzetten op strategische plekken.* Nieuwe hectares zijn bijvoorbeeld te verwachten in het nieuwe natuurbeleid NBL 21, bij compensatie voor effecten van de aanleg van infrastructuur en bij het uitwerken van het beleid om meer ruimte voor waterberging te creëren.

Daarnaast wijs ik op kansen buiten de EHS:

5) *De ontwikkeling van het cultuurlandschap maximaal benutten voor het versterken van samenhang binnen de EHS.* Ik verwacht in het nieuwe natuurbeleid een impuls voor

een kwaliteitsverbetering van het cultuurlandschap met groenblauwe dooradering. Bij de uitvoering kan een flinke verbetering van de natuurkwaliteit in de EHS worden bereikt wanneer de groenblauwe dooradering daar wordt ingezet waar de samenhang tussen gebieden van de EHS het best wordt ondersteund. Voor de provincies zou het betekenen: samen doelen formuleren en zoekgebieden aanwijzen. Dat betekent trouwens ook dat provincies er dan voor kiezen dat de rijksgelden niet evenredig over provincies worden verdeeld, maar dat de provincies samen bepalen bij welke verdeling het hoogste natuurrendement wordt gehaald.

Netwerken in Europa

Wat voor Nederland geldt, geldt ook voor Europa. In grote delen van Europa is de natuur eveneens versnipperd. De ruimtedruk neemt er toe, en de economische assen die aan het ontstaan zijn, knippen de natuurcomplexen in stukken. Tegelijk wordt de verwachte klimaatsverandering steeds realistischer. Als onder invloed van het veranderende klimaat de arealen van soorten gaan verschuiven, zal de samenhang in het Europese landschap die verschuiving moeten kunnen toelaten. De grotere milieuvariatie die bij de klimaatsverandering zou kunnen gaan optreden, betekent grotere fluctuaties in populaties, en meer kans op regionaal uitsterven. Ook die verandering vraagt om voldoende samenhang in het Europese natuurnetwerk. Bovendien zijn er tientallen soorten die voor hun voortbestaan afhankelijk zijn van netwerken die grensoverschrijdend zijn, bijvoorbeeld wolf, beer, lynx, otter, roerdomp en schreeuwend. Er is weliswaar in Natura 2000 (het

natuurbeleid van de Europese Unie) als doel geformuleerd dat er een samenhangend natuurnetwerk in Europa moet komen, maar dat netwerk is nog in hoge mate virtueel. In veel landen ziet men het nut van een netwerk nog niet, en volstaat men met een beschermingsstatus voor gebieden waar zeldzame soorten voorkomen. Een functionele benadering zoals we die in Nederland inmiddels hebben ontwikkeld, biedt de kans de juiste ruimtelijke condities voor de Europese natuur te ontwikkelen. Hier ligt voor Nederland een opgave in Europees verband.

Drie uitdagende onderwerpen

Op welke onderzoekthema's ga ik mij als hoogleraar concentreren? Er zijn drie onderwerpen die ik een hoge prioriteit toeken.

1) Sturing van de dispersiestroom door het landschapspatroon

Dispersie is het sleutelproces in heterogene en versnipperde systemen. Zonder dispersie valt de metapopulatie uit elkaar tot een losse verzameling geïsoleerde populaties, die ten dode zijn opgeschreven. Door dispersie ontstaat samenhang. De oppervlakte en de configuratie van de leefgebieden zijn van invloed op de omvang van de dispersiestroom, en het tussenliggende landschap is van invloed op de richting van die stroom en de afstand waarover dispersie effectief is.

De uitdaging bij dispersieonderzoek zit in de reductie aan details: hoeveel kun je weglaten zonder de essentiële pro-

cessen te missen, hoeveel moet je weglaten om nog effectief te kunnen modelleren? De beste strategie lijkt om in het veld de belangrijkste parameters te meten, en deze in dispersiemodellen met elkaar in verband te brengen. Met die modellen kunnen dan algemene indicatoren voor de weerstand van een bepaald landschapstype worden berekend. Mijn promovenda Laura Bosschier volgt deze werkwijze bij haar onderzoek aan de wijze waarop met riet begroeiende oevers bijdragen aan de dispersie van moerasvogels tussen deelgebieden van een netwerk.

2) Andere ruimtelijke structuren: groene dooradering

Metapopulaties vooronderstellen netwerken van een archipelachtige structuur. Maar in de praktijk zien lang niet alle ruimtelijke netwerken eruit als een stelsel van eilanden en eilandjes in een zee van ongeschikt leefgebied. Voor de inrichting van het cultuurlandschap hebben wij het concept van groenblauwe dooradering voorgesteld (Opdam et al. 2000). Dat is het stelsel van niet voor de voedselproductie gebruikte landschapselementen, dat in onze intensief beheerde cultuurlandschappen de belangrijkste drager van biodiversiteit is. De ruimtelijke dynamiek van populaties binnen dit vlechtwerk wijkt vermoedelijk sterk af van die van metapopulaties. Ten eerste is de dynamiek van het vlechtwerk hoog, en dient de populatie steeds te herstellen van landschappelijke veranderingen. Ten tweede laat de vorm van het vlechtwerk niet toe dat deelpopulaties kunnen worden onderscheiden die in hun dynamiek grotendeels onafhankelijk zijn. Voor soorten met een beperkte actieradius die in het vlechtwerk leven, is er eerder spraken van op diffusie gebaseerde dynamiek, waardoor lokaal verdunningen (en wellicht uitsterven) en verdichtingen optre-

den. Ook het "weglekken" van individuen vanuit het vlechtwerk speelt een grote rol als sterftefactor, en dus is de werking van de grens tussen de dooradering en het productieperceel van groot belang.

Hier ligt een nieuwe opgave voor de ruimtelijke populatie-ecologie op landschapsniveau. Mijn promovenda Willemien Geertsema doet onderzoek aan planten in de groene dooradering van een akkerbouwgebied in Drenthe. Dat onderzoek is mede een geesteskind van collega Kropff van de leerstoelgroep Gewas- en Onkruidecologie.

Dat onderzoek heeft onlangs gezelschap gekregen van twee NWO-programma's in het Stimuleringsprogramma Biodiversiteit, waarin wordt samengewerkt met de collegae Van Lenteren van de leerstoelgroep Entomologie, Kropff van Gewas- en Onkruidecologie, Van Ierland van de leerstoelgroep Milieu-economie, en Berendse van Natuurbeheer en Plantenecologie. Daardoor krijgt het landschapecologisch onderzoek extra dimensie met economische en bedrijfskundige aspecten van het landbouwbedrijf.

3) Schakelen van netwerken: raakvlak met het areaal

Arealen van een soort zijn dynamisch in ruimte en tijd. Ze pulseren als een amoëbe en verschuiven van plaats onder invloed van variatie in het klimaat. In gebieden met veel samenhang tussen de leefgebieden komen hoge dichtheden voor en zijn soorten overal aanwezig. In versnipperde landschappen komen lage dichtheden voor, en in veel geschikte gebieden zijn veel soorten afwezig. In de gebieden met een zwakke samenhang (dus bij sterke versnippering) komt de soort alleen voor tijdens heel gunstige perioden: in de loop der jaren zien we de soort komen en gaan. In gebieden

met een sterke landschappelijke samenhang komt de soort altijd voor, en is het voorkomen veel stabiel. De sterke gebieden houden de zwakke gebieden in stand. De toekomst van het Europese voorkomen drijft op de kernen binnen het Europese landschap met grote ruimtelijke samenhang.

Deze notie levert ons de basis voor een ruimtelijke strategie die gericht is op het behoud van een netwerk van regio's met sterke ruimtelijke samenhang. Tussen die regio's moeten er voldoende verbindingen zijn, zodat de dynamiek zijn loop kan hebben, en niet vastloopt op grote barrières. Een strategie van schakelen van netwerken dus. Wanneer we voor een reeks van soorten de samenhang in het Europese landschap kunnen karakteriseren, komen de zwakke plekken in de ruimtelijke samenhang voor de Europese biodiversiteit te voorschijn. Wanneer dit beeld geconfronteerd wordt met de mogelijke toekomst van het Europese landschap, krijgen we de risico's in beeld van de mogelijke ruimtelijke ontwikkeling, en kan een ruimtelijke strategie worden ontworpen om die risico's te verminderen. De derde onderzoeklijn waar ik mij voor wil inspannen moet deze strategie richting geven en onderbouwen. Het doel is een brug te slaan tussen het metapopulationiveau en het niveau van de dynamiek van soortarealen.

Wageningen als centrum voor landschapsecologie

De inrichting van de groene ruimte is een hoofdthema van deze universiteit. Dat thema kan naar mijn mening niet zonder een sterk centrum voor landschapsecologie binnen de kenniseenheid groene ruimte. Landschapsecologie levert

immers de kennisbasis voor de planning van groene functies in de ruimte. In ons deel van de wereld, waar ruimte steeds schaarser wordt, zal immers steeds meer vraag komen naar oplossingsgericht en ruimtelijk denkende wetenschappers. We hebben wetenschappers nodig die over de grenzen van hun eigen specialisatie heen kunnen kijken, en die in de maatschappelijke discussies over ruimtegebruik duurzame oplossingen kunnen verzinnen. Wageningen heeft in ALTERRA een instituut dat internationaal aan de top staat met strategisch en toepassingsgericht onderzoek. Het fundamentele onderzoek verdient in Wageningen echter versterking, en het landschapsecologische onderwijs zou coherenter en herkenbaarder moeten zijn, met meer accent op interdisciplinariteit en probleemgerichtheid. Ik wil mij ervoor inzetten onze "universiteit van de groene ruimte" internationaal te profileren met een zichtbare leergang landschapsecologie, want nergens in Europa is de landschapsecologie zo ver ontwikkeld als in Nederland. Ik stel voor een interspecialisatie landschapsecologie mogelijk te maken.

Dames en heren, Nederland is de experimentele tuin voor oplossingen voor het samengaan van natuur en landschap in een verstedelijkende samenleving. We zijn vaak de eersten die methoden van kennisintegratie en toepassing ontwikkelen. De Nederlandse landschapsecologie is een exportproduct. Nu nog een centrum waar het product kan worden aangeboden. In Wageningen natuurlijk.

Dankzij...

Mijnheer de Rector, dames en heren, ik heb 25 jaar mogen bouwen aan de ontwikkeling van de landschapsecologie en ik wil daar graag op deze plaats mee verder.

In de eerste plaats wil ik dat samen met de Werkgemeenschap Landschapsecologisch Onderzoek doen. De WLO heeft het belang van hoogleraren voor de ontwikkeling en status van de landschapsecologie als vakgebied onderkend en adequate actie ondernomen; mijn leerstoel is door de WLO ingesteld. De toenmalige directeur van het IBN-DLO, Anton Sepers, heeft mij kandidaat gesteld. Zijn opvolgers, Ebbe Rost van Tonningen en André van der Zande, dank ik voor hun vertrouwen dat ik mijn verantwoordelijkheid voor de afdeling Ecologie en Ruimte van ALTEERRA weet te combineren met het bijzonder hoogleraarschap.

Maar de echte basis voor mijn benoeming ligt natuurlijk in die afdeling Ecologie en Ruimte. Dank zij de creativiteit en het enthousiasme van de mensen van die afdeling kon de kennis worden ontwikkeld die ik vandaag met u heb mogen delen. In die afdeling voel ik dagelijks de prikkelende spanning tussen kennisvernieuwing en kennis-toepassing. Daarbij spelen de gebruikers van onze kennis een hoofdrol, de mensen van de beleidsdirecties van LNV, van DLG, van Rijkswaterstaat en provincies en vele anderen: dankzij hun uitdagende vragen is de landschapsecologie in Nederland verder gekomen dan onderzoekers zelf hadden kunnen realiseren. De rol van het Natuurplanbureau wil ik daarbij speciaal vermelden.

Mijn nieuwe collega's van de leerstoelgroepen Natuurbeheer en Plantenecologie en van Natuurbeheer in

de Tropen en Ecologie van Vertebraten hebben mij met open armen ontvangen. Hun gastvrijheid en hun waardering voor mijn werk stel ik erg op prijs. Ik hoop dat we de kansen voor nieuwe kenniscombinaties zullen benutten.

Dames en heren, ik hoop dat ik u mijn enthousiasme voor de landschapsecologie heb kunnen overbrengen. Ik dank u allen hartelijk voor uw aandacht.

Literatuur

Anonymus 1997. Natuurverkenning 97. IKC-N, IBN-DLO, SC-DLO, RIVM. Samsom- H.D. Tjeenk Willink, Alphen a.d.Rijn.

Anonymus, 1999. Natuurbalans 1999. IBN, SC, RIVM, LEI. Samsom - H.D. Tjeenk Willink, Alphen a.d.Rijn.

Apeldoorn, R.C. van, Celada, C., Nieuwenhuizen, W.1994. Distribution and dynamics of the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in a landscape with fragmented habitat. *Landscape Ecology* 9: 227-235.

Bal, D. & Reijnen, R. 1997. Natuurbeleid in uitvoering. Achtergronddocument 8 Natuurverkenningen 1997. IKC-N/IBN-DLO, Wageningen.

Dorp, D. van & Opdam, P.F.M. 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landscape ecology* 1: 59-73.

Fahrig, L. & Merriam, G. 1985. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology* 66: 1762-1768.

Foppen, R.1996. Fragmentation of marshland habitats, consequences for birds? In: E.J.M. Hagemeyer & T.J.Verstaël (eds.), *Bird numbers 1992. Distribution, monitoring and ecological aspects. Proceedings of the 12th International Conference of IBCC and EOAC, Noordwijkerhout, The Netherlands.*, Statistics Netherlands, Voorburg/Heerlen & SOVON, Beek-Ubbergen, poster appendix 35-40.

- Foppen, R., Graveland, J., Jong, M. de & Beintema, A. 1998. Naar levensvatbare populaties moerasvogels. IBN-DLO rapport 393.
- Foppen, R., Braak, C.J.F. ter, Verboom, J. & Reijnen, R. 1999. Dutch sedge warblers *Acrocephalus schoenabaenus* and West-African rainfall: empirical data and simulation modelling show low population resilience in fragmented marshlands. *Ardea* 87:113-127.
- Grashof-Bokdam, C. 1997. Colonization of forest plants: the role of fragmentation. Proefschrift RU Leiden / IBN Scientific Contributions 5.
- Haddad, N. M. & Baum K.A. 1999. An experimental test of corridor effects on butterfly densities. *Ecological applications* 9: 623-633.
- Hanski, I. & Gilpin, M.E. (eds.) 1997. Metapopulation biology; ecology, genetics, and evolution. Academic Press, San Diego, USA.
- Hels, T. 1999. Effects of roads on amphibian populations. PhD thesis, University of Copenhagen.
- International Association of Landscape Ecology 1998. IALE Mission Statement. *IALE Bulletin* 16:1.
- Kalkhoven, J.T.R., Stumpel, A.H.P, Stumpel-Rienks, S.E. 1976. Landelijke milieukartering. Rapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer/Rijksplanologische Dienst, Staatsuitgeverij, Den Haag.

Lankester, K., Apeldoorn, R.C. van, Meelis, E. & Verboom, J. 1991. Management perspectives for populations of the Eurasian badger (*Meles meles*) in a fragmented landscape. *Journal of Applied Ecology* 28: 561-573.

Levins, R. 1970. Extinction. In: M. Gerstenhaber (ed.), *Some mathematical questions in biology. Lectures on mathematics in life sciences. Volume 2*, Am. Math. Soc. Providence, Rhode Island, 77-107.

Moss, M.R. 1999. Fostering academic and institutional activities in landscape ecology. In: J. A. Wiens & M.R. Moss (eds) *Issues in landscape ecology*, pp. 138-144. IALE Vth World Congress, Snowmass Colorado, USA.

Opdam, P.F.M. 1987. De metapopulatie, model van een populatie in een versnipperd landschap. *Landschap* 4: 289-306.

Opdam, P.F.M. 1992. Van patroon naar proces en terug. De relatie tussen landschapsecologisch onderzoek en toepassing. *Verslag WLO lustrumcongres, Utrecht*, pp. 11-18.

Opdam, P.F.M., Kalkhoven, J.T.R., Philippona, J. 1984. Verband tussen broedvogelgemeenschappen en begroeiing in een landschap bij Amerongen. *Reeks Landschapsstudies* 5. Pudoc, Wageningen.

Opdam, P., Grashof, C. & Wingerden, W. van 2000. Groene dooradering. Een ruimtelijk concept voor functiecombinaties in het agrarische landschap. *Landschap* (in druk).

Pelk, M., Vos, C.C., Reijnen, M.J.S.M., Etteger, R. van, Bal, D., 2000. Kwaliteit door verbinden. ALTERRA en IKC-Natuurbeheer, Wageningen.

Reijnen, R. & Koolstra, B. 1998. Evaluatie van de ecologische verbindingszones in de provincie Gelderland. IBN-rapport 372.

Troll, C. 1939. Luftbildplan und Ökologische Bodenforschung. Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin, 241-298.

Verboom, B. & Apeldoorn, R. van 1990. Effects of habitat fragmentation on the red squirrel *Sciurus vulgaris*. *Landscape ecology* 4: 171-176.

Verboom, J. 1996. Modelling fragmented populations: between theory and application in landscape planning. Proefschrift Rijksuniversiteit Leiden / IBN Scientific Contributions 3.

Verboom, J. & Schotman, A.G.M. 1994. Responses of metapopulations to a changing landscape. In: E.J.M. Hagemeyer & T.J.Verstael (eds), *Bird numbers 1992. Distribution, monitoring and ecological aspects. Proceedings of the 12th International Conference of IBCC and EOAC, Noordwijkerhout, The Netherlands*. Statistics Netherlands, Voorburg/Heerlen & SOVON, Beek-Ubbergen, pp. 117-121.

Verboom, J., Schotman, A, Opdam, P. & Metz, J.A.J. 1991. European nuthatch metapopulations in a fragmented agricultural landscape. *Oikos* 61: 149-156.

Verboom, J., Foppen, R., Chardon, P., Opdam, P., & Luttikhuisen, P. 2000. Standards for persistent habitat networks for vertebrate populations: the key patch approach. An example for marshland bird populations. *Biological Conservation* (in druk).

Vos, C.C. 1999. A frog's-eye view of the landscape. Quantifying connectivity for fragmented amphibian populations. Proefschrift Wageningen University / IBN Scientific Contributions 18.

Vos, C.C. & Chardon, J.P. 1998. Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frog *Rana arvalis*. *Journal of Applied Ecology* 35: 44-56.

Vos, C.C., Verboom, J., Opdam, P.F.M. & Braak, C.J.F. ter (in voorb.). Towards ecologically scaled landscape indices. Aangeboden aan *American Naturalist*.

Wiens, J. & Moss, M. (eds.) 1999. Issues in landscape ecology. IALE Vth World Congress, Snowmass Colorado, USA.