

Robuuste Verbindingen: een nadere onderbouwing van de ontwerpregels

Robuuste Verbindingen

Een nadere onderbouwing van de ontwerpregels

C.C. Vos

J.M. Baveco

M. van der Veen

Alterra-rapport 1206

Alterra, Wageningen, 2005

REFERAAT

C.C. Vos, J.M. Baveco, M. van der Veen 2005. Robuuste Verbindingen; *een nadere onderbouwing van de ontwerpregels*. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1206. 124 blz. .40 fig.; .28 tab.; 80 ref.

Dit rapport geeft een nadere onderbouwing van de ontwerpregels voor robuuste verbindingen en voor ecologische verbindingszones uit het Handboek Robuuste Verbindingen. In hoofdstuk 2 wordt een literatuurstudie gepresenteerd naar de mate waarin soorten gedurende dispersie gestuurd worden door de aard van het landschap. In hoofdstuk 3, 4 en 5 worden de resultaten van veldwerk gepresenteerd. Uit de literatuurstudie en het veldonderzoek blijkt dat veel soorten gestuurd worden door de aard van het landschap. Voor deze soorten vormt intensief agrarisch en verstedelijkt gebied een barrière. Deze soorten hebben een verbinding met een ononderbroken dispersiecorridor nodig: de zogenaamde Corridorverbinding. In hoofdstuk 6 geeft een gevoeligheidsanalyse aan dat de ontwerpregels uit het Handboek Robuuste Verbindingen voldoen. Wel dient er nog een nadere uitwerking gemaakt te worden van de ontwerprichtlijnen voor soorten die slechts matig aan een dispersiecorridor zijn gebonden. Voor de matig gebonden soorten dient ook de sterfte in het landschap grenzend aan de verbinding te worden beperkt, bijvoorbeeld door aanleg van voldoende natuurlijke elementen (groenblauwe dooradering).

Trefwoorden: EHS, Ecologische Hoofdstructuur, robuuste verbindingen, ecologische verbindingszones, ruimtelijke planvorming, corridor, dispersie.

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door € 30,- over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 1206. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2005 Alterra

Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland

Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: info.alterra@wur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden veeleelvoudigd 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	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	15
1.1 Waarom zijn (robuuste) verbindingen nodig?	15
1.2 Waarom nader onderzoek aan Robuuste Verbindingen?	17
1.3 Opbouw van het rapport	25
2 Literatuurstudie wanneer is de Corridorverbinding een effectieve maatregel?	29
2.1 Onderzoeksmethoden	30
2.1.1 Studies op regionale schaal	30
2.1.2 Studies op locale schaal	31
2.2 Een overzicht van de literatuur	31
2.2.1 Dagvlinders	31
2.2.2 Zoogdieren	33
2.2.3 Amfibieën	36
2.3 Overige soortgroepen	38
2.4 Conclusies over de inrichting van verbindingen	38
2.4.1 Dagvlinders	39
2.4.2 Zoogdieren	40
2.4.3 Amfibieën	41
3 Verplaatst de bosmuis zich bij voorkeur door de houtwal?	43
3.1 Inleiding	43
3.2 Werkwijze en analyse	43
3.3 Resultaten	44
3.4 Conclusies voor verbindingen	46
4 Een veldexperiment naar de verplaatsingen van de bruine kikker in agrarisch landschap	49
4.1 Inleiding	49
4.2 Werkwijze en analyse	50
4.3 Resultaten	51
4.4 Conclusies voor verbindingen	52
5 Relatie tussen het voorkomen van de bosmuis en de rosse woelmuis en de structuur en breedte van de verbinding	55
5.1 Inleiding	55
5.2 Werkwijze en analyse	56
5.3 Resultaten	57
5.4 Conclusies voor verbindingen	57
6 Gevoeligheidsanalyse van de ontwerprichtlijnen uit het Handboek Robuuste Verbindingen	61
6.1 Werkwijze en gevoeligheidsanalyse	63

6.1.1	De Stapsteenverbinding	63
6.1.2	De Corridorverbinding	64
6.2	Resultaten gevoeligheidsanalyse	64
6.2.1	De Stapsteenverbinding	64
6.2.2	De Corridorverbinding	67
6.3	Conclusies en aanbevelingen voor verbindingen	73
6.3.1	Zijn de ontwerpregels van het Handboek effectief?	73
6.3.2	Hebben ontwerpers de vrijheid om van het basisontwerp af te wijken?	74
7	Integratie van de resultaten en aanbevelingen voor de praktijk	77
7.1	Interactie tussen soorteigenschappen en de aard van het landschap	77
7.2	Generalisatie naar ecoprofielen en type verbindingen	80
7.3	Voldoen de ontwerpregels van het Handboek Robuuste Verbindingen?	81
7.3.1	De Stapsteenverbinding	81
7.3.2	De Corridorverbinding	82
7.3.3	De Leefgebiedverbinding	83
7.4	Vrijheid om van het ontwerp af te wijken?	83
7.5	Consequenties voor de Robuuste Verbindingen	84
7.6	Nadere Onderzoeksvragen	85
	Literatuur	87
 <i>Bijlagen</i>		
1	Overige publicaties Project ‘Onderbouwing Richtlijnen Verbindingen’	93
2	Achtergrond hoofdstuk 3	95
3	Achtergrond hoofdstuk 4	103
4	Achtergrond hoofdstuk 5	107
5	Achtergrond hoofdstuk 6	111

Woord vooraf

De realisatie van verbindingen staat in toenemende mate onder druk in landschappen waar ruimte schaars is. De planningsopgave voor verbindingen is gecompliceerd, vergelijkbaar met de aanleg van wegen. Net als bij wegen geldt dat het functioneren van een verbinding afhangt van de zwakste schakel.

Het is daarom belangrijk te weten of verbindingen inderdaad nodig zijn en bij welk ontwerp ze goed functioneren. Dit rapport is een verdere onderbouwing van het Handboek Robuuste Verbindingen. Met literatuurstudie, veldexperimenten in het Nederlandse landschap en modelsimulaties is aangetoond dat voor veel soorten corridorverbindingen nodig zijn, omdat de agrarische en verstedelijkte gebieden anders een onneembare barrière vormen. Echter niet alle soorten hebben in ieder landschap een verbinding nodig. Dit hangt af van het gedrag van soorten en de aard van het landschap.

Uit het onderzoek blijkt dat verbindingen bijdragen aan het duurzaam voorkomen van soorten: de uitwisseling tussen leefgebieden wordt gestimuleerd, verbonden gebieden zijn vaker bezet, hebben een grotere kolonisatiekans en herbergen grotere populaties.

Dit onderzoek heeft plaatsgevonden in het kader van het LNV

Onderzoeksprogramma Natuurlijke Biodiversiteit en soortenbeheer (383).

Samenvatting

Dit rapport is een weergave van het onderzoek dat in de periode 2000-2004 in het project 'Onderbouwing richtlijnen verbindingen' is uitgevoerd. Bij de totstandkoming van het Handboek Robuuste Verbindingen (Broekmeyer & Steingröver 2001) is benadrukt dat behoefte bestond aan een verbetering en nadere onderbouwing van de ontwerpregels voor verbindingen. Er werd een grote leemte gesignaleerd in de kennis over de mate waarin s literatuurstudie oorten gestuurd worden door bepaalde landschapselementen. De Corridorverbinding, die is gebaseerd op deze sturende werking, kan alleen functioneren als soorten daadwerkelijk door een vijandig landschap heen worden geleid. Deze vraag is beantwoord met een en experimenteel onderzoek in het Nederlandse agrarische landschap.

Daarnaast was er behoefte aan een onderbouwing van de ontwerpregels zoals deze in het Handboek en de bijbehorende cd-rom TOVER zijn geformuleerd. Dragen de ontwerpregels voldoende bij aan de uitwisseling tussen leefgebieden en aan de duurzame overleving van soorten? Ook wilde men weten in welke mate ontwerpers de vrijheid hebben om van de richtlijnen af te wijken, zonder dat dit ten koste gaat van het functioneren van de verbinding.

Dit rapport hanteert de terminologie uit het Handboek Robuuste Verbindingen. Voor wie niet vertrouwd is met deze terminologie is het raadzaam eerst kader 1 te lezen: 'Ontwerpregels voor verbindingen'

Is de Corridorverbinding een effectieve maatregel om soorten door ongeschikt landschap te geleiden?

In het Handboek Robuuste Verbindingen wordt onderscheid gemaakt tussen de Stapsteenverbinding en de Corridorverbinding. De Stapsteenverbinding bestaat uit een snoer van kleinere en grotere leefgebieden en wordt aangelegd wanneer de afstand tussen de te verbinden gebieden groter is dan de afstand die een soort gedurende zijn leven kan overbruggen (de dispersieafstand). Een Corridorverbinding is een uitbreiding van de Stapsteenverbinding, waaraan een 'dispersiecorridor' is toegevoegd, een strook waarlangs soorten zich bij voorkeur bewegen (zie kader 1 voor een nadere uitleg). Deze verbinding is bedoeld voor soorten die niet in staat zijn het landschap tussen de leefgebieden, de zogenaamde 'matrix', te overbruggen. Randvoorwaarde voor het functioneren van een dispersiecorridor is dat dieren tijdens dispersie inderdaad een voorkeur vertonen voor de dispersiecorridor en hiermee richting de geschikte leefgebieden worden geleid.

Veel soorten worden gestuurd door bepaalde landschapselementen

De literatuurstudie geeft vele voorbeelden voor diverse taxa waaruit blijkt dat soorten gestuurd worden door het landschap, waarbij bepaalde elementen de voorkeur hebben terwijl andere elementen worden vermeden (hoofdstuk 2). Positieve effecten van een dispersiecorridor zijn aangetoond voor dagvlinders, amfibie en, zoogdieren, vogels, planten en reptielen. De mate van sturing verschilt echter en hangt enerzijds af van soortspecifieke eigenschappen en anderzijds van de aard van het landschap tussen leefgebieden, de zogenaamde 'matrix'. In een experimentele studie op landschapsschaal (Tewksbury et al. 2002) is aangetoond dat een verbinding een positieve doorwerking heeft op meerdere trofische niveau's: evertrebraten, planten en vogels.

Van de 7 inheemse *vlindersoorten* waarvan onderzoeksresultaten naar de sturing van het landschap beschikbaar waren, zijn er 3 sterk afhankelijk, 2 matig afhankelijk en 2 niet afhankelijk van een dispersiecorridor (zie tabel 1).

Voor de 5 onderzochte inheemse *zoogdieren* geldt dat er 3 soorten sterk afhankelijk zijn en 2 soorten matig afhankelijk zijn van een dispersiecorridor (zie tabel 2).

Voor de 6 onderzochte inheemse *amfibieën* geldt dat er 3 sterk afhankelijk zijn, 2 matig afhankelijk en 1 waarschijnlijk niet afhankelijk is van een dispersiecorridor.

Sturing is een interactie tussen soorteigenschappen en de aard van het landschap

De interactie tussen soorteigenschappen en de eigenschappen van het landschap bepaalt of een soort gestuurd wordt en dus baat heeft bij een dispersiecorridor (zie figuur 22 en 23, hoofdstuk 7). Een algemene vuistregel is dat een soort een dispersiecorridor nodig heeft als het landschap in de matrix te sterk afwijkt van het optimale bewegingslandschap van een soort. Voor sterk gespecialiseerde soorten, die maar een beperkte range van habitattypen accepteren, wordt dit punt snel bereikt. Deze soorten zullen in bijna alle cultuurlandschappen een dispersiecorridor nodig hebben. Naarmate de matrix vijandiger wordt zal een grotere groep soorten niet langer geneigd zijn de matrix in te gaan. Of als zij de matrix ingaan, zal de sterfte hoog zijn. Bij toenemende versnippering zal de succesvolle uitwisseling steeds verder afnemen, de sturende werking van een dispersiecorridor kan dan de fractie van de dieren die daadwerkelijk aankomt in een ander leefgebied doen toenemen.

Bosmuis en bruine kikker zijn gebaat bij een Corridorverbinding

Uit een vangst terugvangstexperiment van individueel gemerkte bosmuizen blijkt dat de muizen zich gedurende dispersie niet willekeurig door het agrarische landschap verplaatsten (hoofdstuk 3). De bosmuis vertoont een voorkeur voor opgaande begroeiing (houtwallen) en vermijdt akkers en grasland. Deze voorkeur is zeer groot voor de jonge dieren, die circa 6 keer vaker in de opgaande begroeiing werden teruggevangen dan in de omringende matrix (akker en grasland). Voor de volwassen bosmuizen is het verschil in voorkeur geringer: 1.5 keer vaker in de opgaande begroeiing dan in de matrix. Hieruit blijkt dat jonge en volwassen dieren van dezelfde soort verschillend reageren op het landschap. Omdat de jonge dieren de grootste rol spelen bij het koloniseren van nieuwe leefgebieden, is vooral het gedrag van deze groep gedurende dispersie belangrijk voor de uitwisseling tussen leefgebieden.

Het experiment aan de bruine kikker laat een duidelijke voorkeur zien voor extensief grasland rijk aan kruiden en hoge grassen. Daarnaast hebben de dieren ook een voorkeur voor houtwallen (hoofdstuk 4). Het productieve deel van het agrarische landschap, akkers en gemaaide graslanden, worden vermeden. Deze voorkeur is zeer sterk voor de jonge dieren, die slechts in zeer geringe aantallen in akkers en gemaaid grasland terechtkomen. Deze resultaten geven aan dat de uitwisseling tussen leefgebieden gestimuleerd kan worden door de aanleg van een dispersiecorridor met kruidenrijk grasland, gecombineerd met houtwallen.

Uit deze resultaten blijkt dat ook relatieve habitatgeneralisten als de bosmuis en de bruine kikker gebaat zijn bij een Corridorverbinding door het agrarische landschap. Het is niet aannemelijk dat zonder verbindingen het agrarische gebied een absolute barrière zal zijn voor deze soorten. Echter de uitwisseling van dieren tussen leefgebieden die verbonden zijn door een dispersiecorridor zal veel groter zijn omdat de dieren door deze voorkeur als het ware naar de geschikte gebieden heen geleid worden. Landschappen met uitgestrekte akkers en kort gemaaide graslanden vormen in het bijzonder voor de jonge dieren een vijandige matrix en dus een barrière in een netwerk van leefgebieden. De dieren lopen een groter risico op sterfte door een gebrek aan voedsel en schuilmogelijkheden.

De optimale breedte en inrichting van de verbinding

De dichtheden bosmuizen en rosse woelmuizen die zijn aangetroffen in de verbindingen zijn vooral gerelateerd aan de vegetatiestructuur (hoofdstuk 5). De dichtheden bosmuizen nemen toe bij een hogere bedekking van de moslaag, de lage struiklaag en het strooisel. Voor de rosse woelmuis geldt dat de dichtheden toenemen bij een hogere bedekking van de lage struiklaag en het aantal stobben

Er is voor beide soorten geen relatie gevonden met de breedte van de zone. Dit betekent dat een optimale vegetatiestructuur zowel in brede als in smalle zones mogelijk is. Wel is het zo dat in absolute zin een bredere verbinding ruimte biedt aan meer bosmuizen en rosse woelmuizen en daardoor ook meer bij zal dragen aan de uitwisseling van individuen binnen het netwerk van leefgebieden.

Voldoen de ontwerpregels voor verbindingzones?

- *Uitwisseling tussen populaties bevordert de duurzame instandhouding van soorten in habitatnetwerken.*

Uit het literatuuronderzoek (hoofdstuk 2) komt naar voren dat een verbinding niet alleen de uitwisseling tussen leefgebieden bevordert, maar dat bovendien de kolonisatiekansen en de populatiedichtheden hoger zijn in verbonden leefgebieden. Hogere populatiedichtheden verminderen de kans op extinctie van een lokale populatie. Een hoge kolonisatiekans en een lage extinctiekans zijn beide belangrijk voor de overleving van soorten in netwerkpopulaties (metapopulaties). Hiermee is aangetoond dat verbindingen bijdragen aan de duurzame overleving van soorten in habitatnetwerken.

De Stapsteenverbinding

De gevoeligheidsanalyse (hoofdstuk 6) heeft aangetoond dat de ontwerpregels van het Handboek Robuuste Verbindingen (Broekmeyer & Steingröver 2001) voor dit type verbinding voldoen. De verbinding zorgt voor voldoende uitwisseling tussen de brongebieden, waardoor een duurzaam netwerk van leefgebieden ontstaat.

De Stapsteenverbinding, bestaat uit stapstenen en sleutelgebieden en is geschikt voor ecoprofielen die niet gestuurd worden door het tussenliggende landschap: de zogenaamde ‘dispersiehabitat generalisten’. Dit geldt voor de meeste vogels, de mobielere vliegende insecten en planten met een groot dispersievermogen. Voor deze groep geldt dat een Stapsteenverbinding nodig is, wanneer de afstanden tussen leefgebieden het dispersievermogen van de soort overschrijden. Hierbij is de aard van de matrix niet belangrijk en er is dan ook geen dispersiecorridor nodig.

De Corridorverbinding

Op basis van de resultaten van dit rapport dient bij de Corridorverbinding onderscheid gemaakt te worden tussen twee groepen soorten: de dispersiehabitat specialisten die sterk worden gestuurd door het landschap en de matig gestuurde soorten. Dit vraagt om een verdere uitwerking van het ecoprofielensysteem uit het Handboek Robuuste Verbindingen

- *Groep 1 Dispersiehabitat specialisten hebben een Corridorverbinding met een brede ononderbroken dispersiecorridor nodig.*

Een Corridorverbinding, waarbij de stapstenen en sleutelgebieden van de verbinding verbonden zijn met een dispersiecorridor, is voor zogenaamde ‘dispersiehabitat specialisten’ een zeer effectieve en efficiënte methode om de uitwisseling tussen leefgebieden te stimuleren. Echter de modelsimulaties laat zien dat slechts bij een kleine kans om de dispersiecorridor te verlaten, gecombineerd met een kans op sterfte in de matrix, de uitwisseling tussen leefgebieden stagneert (hoofdstuk 6). Dispersiehabitat specialisten zijn zeer gevoelig voor onderbrekingen in de corridor. Bij een onderbreking stagneert de dispersie, omdat soorten nauwelijks geneigd zijn de dispersiecorridor te verlaten.

Het succes van de Corridorverbinding hangt af van het succes om de soort ‘vast te houden’. De dispersiecorridor dient daarom zo goed mogelijk met het bewegingshabitat van de soort overeen te komen. Ook een brede corridor is gunstig omdat dit het aantal confrontaties met de rand van de corridor vermindert, zodat ook de kans om de corridor te verlaten zal verminderen. Ook wordt de effectiviteit bevorderd door de corridor niet te lang te maken voordat een nieuw leefgebied (stapsteen of sleutelgebied) wordt bereikt. Voorbeelden uit deze groep zijn de boomkikker, de hazelmuis en het koevinkje.

- *Groep 2 Gematigde dispersiehabitatspecialisten hebben een Corridorverbinding nodig gecombineerd met voldoende groenblauwe dooradering in de aangrenzende matrix.*

Deze groep werd tot nu toe in het Handboek Robuuste Verbindingen niet apart onderscheiden. Deze soorten worden wel degelijk gestuurd door een dispersiecorridor, wat de uitwisseling tussen leefgebieden zal bevorderen. Daarnaast zal echter een deel van de individuen de corridor verlaten. Het is belangrijk dat deze

dieren niet verloren gaan voor de populatie. Voor deze groep dient daarom de sterfte in de matrix zo laag mogelijk te blijven. Dit kan worden bereikt door de dispersiecorridor te flankeren door een landschapszone met een goede doorlaatbaarheid. In deze zone zorgt voldoende groenblauwe dooradering dat er voedsel en schuilgelegenheden in de matrix aanwezig is, wat de sterfte zal beperken. Ook sterfte door autoverkeer dient beperkt te worden.

Voorbeelden uit deze groep zijn de bosmuis, de bruine kikker en de das.

De Leefgebiedverbinding

De resultaten voor een Leefgebiedverbinding zijn goed vergelijkbaar met de Corridorverbinding. De Leefgebiedverbinding is functioneel gezien een variant op een Corridorverbinding. Dit type verbinding is zeer geschikt voor dispersiehabitat specialisten, zeker als met de verbinding grotere afstanden afgelegd dienen te worden. De corridor, die bestaat uit leefgebied, is aantrekkelijk omdat deze door de soort als geschikt reproductiehabitat wordt herkend. Dit zal de neiging om in de corridor te blijven vergroten. De reproductie van nakomelingen vormt een extra bron van dispersers, die bijdragen aan de uitwisseling tussen leefgebieden. Om voldoende habitatkwaliteit in de verbinding te realiseren, zal deze verbinding in veel gevallen wat breder zijn, wat tevens de kans om de verbinding te verlaten vermindert. Een onderbreking van de Leefgebiedverbinding gaat ten koste van de effectiviteit.

Voorbeelden uit deze groep zijn de hazelmuis en weging mobiele reptielen.

Welke vrijheid hebben ontwerpers om van het basisontwerp af te wijken?

Op basis van de gevoeligheidsanalyse zijn vuistregels opgesteld, waarmee van het basisontwerp kan worden afgeweken zonder dat dit ten koste gaat van het ecologisch functioneren van de verbinding (zie hoofdstuk 7).

De vuistregels betreffen:

- variatie in de oppervlakte van de stapstenen en sleutelgebieden
- variatie in de afstanden tussen de sleutelgebieden en stapstenen
- variatie in de ruimtelijke configuratie van de stapstenen en sleutelgebieden.

Extrapolatie naar het ontwerp van de Robuuste Verbinding.

De gevoeligheidsanalyse heeft laten zien dat de ontwerpregels voor de ecoprofielverbindingen voldoen. Omdat het ontwerp van een Robuuste Verbinding gebaseerd is op deze ecoprofielen, (zie kader 1 voor een nadere uitleg) kan op basis van de resultaten worden geconcludeerd dat ook de ontwerpregels voor een Robuuste Verbinding zullen voldoen. Op basis van de resultaten van de ecoprofielverbindingen zijn een aantal vuistregels voor de knopen en schakels van de Robuuste Verbindingen geformuleerd (zie hoofdstuk 7)

1 Inleiding

1.1 Waarom zijn (robuuste) verbindingen nodig?

Verbindingen dragen bij aan de ruimtelijke samenhang

Versnippering, het in kleinere geïsoleerde eenheden uiteenvallen van leefgebieden, wordt als één van de belangrijkste oorzaken gezien waardoor soorten in ons land achteruit zijn gegaan. In het natuurbeleid is het probleem van versnippering onderkend (LNV 1990). Het aanpakken van de problematiek is gestart met het uitvoeren van de Ecologische Hoofdstructuur (EHS), een samenhangend netwerk van bestaande natuurgebieden, nieuwe natuur en verbindingszones. Evaluaties van de EHS (Natuurplanbureau 2000) hebben laten zien dat de ruimtelijke samenhang van de EHS nog onvoldoende was voor het realiseren van de beoogde natuurkwaliteit. Nieuwe natuur ligt te versnipperd, verbindingszones kregen te beperkte afmetingen (Beentjes & Koopman 2000) en infrastructuur vormt nog te veel barrières (Reijnen et al. 2000). In de nota 'Natuur voor mensen, mensen voor natuur' is daarom besloten de EHS uit te breiden met een aantal Robuuste Verbindingen (LNV 2000). De Robuuste Verbindingen zijn vervolgens uitgewerkt in het Handboek Robuuste Verbindingen (Broekmeyer & Steingröver 2001). Het doel van de EHS en de Robuuste Verbindingen is het creëren van netwerken van leefgebieden, van een zodanige ruimtelijke samenhang dat duurzame overleving van soorten gewaarborgd is.

Ruimtelijke samenhang wordt bepaald door de draagkracht van het netwerk, de ruimtelijke verdeling, de afstand tussen leefgebieden en de aard van het tussenliggende landschap, de zogenaamde 'matrix'. De doorlaatbaarheid van de matrix wordt bepaald door o.a. barrières, verbindingszones, landgebruik e.d. Bij onvoldoende samenhang noemen we een netwerk niet duurzaam: de kans op voortbestaan van de doelsoorten ligt beneden een aanvaardbare grens. Er zijn verschillende strategieën voor de realisatie van duurzame habitatnetwerken: vergroten van de oppervlakte van netwerken, het verbeteren van de kwaliteit van leefgebieden, de aanleg van nieuwe leefgebieden (verdichten van het netwerk) en het verbinden van leefgebieden of zelfs van netwerken (Opdam et al. 2003). Deze strategieën verbeteren de ruimtelijke samenhang en daardoor daalt de kans op uitsterven van soorten in de regio, wordt een groter percentage van leefgebieden ook werkelijk bewoond en wordt de hersteltijd na een grootschalige verstoring (bijvoorbeeld een periode van extreme droogte) verkort (Vos et al. 2001; Foppen et al. 1999).

Versnippering van het landschap werkt op elke soort specifiek uit: niet alle soorten zijn even gevoelig voor versnippering. Kwetsbaar voor versnippering zijn soorten met een gering dispersievermogen, een sterke plaatstrouw en specialisatie voor voedsel of habitat. Daarnaast zijn soorten met grote oppervlaktebehoefte, zoals grote zoogdieren, gevoelig voor het uiteenvallen van natuurgebieden in kleinere eenheden. Het hangt ook van de eigenschappen van de soort af op welke schaal het probleem speelt. Voor een soort die op dispersie afstanden van tientallen kilometers kan afleggen, zoals de das, dient de versnipperingproblematiek op een regionale schaal te worden bekeken. Voor soorten die zelden verder dan enkele kilometers trekken,

speelt het effect van versnippering zich af op een lokale schaal. Soorten die zich over de grond bewegen zijn gevoeliger voor barrières dan vliegende soorten.

De verbindingzones van het oorspronkelijke EHS beleid (LNV 1990), ook wel ecologische verbindingzones genoemd, zijn primair bedoeld voor de uitwisseling van een of enkele doelsoorten op lokaal of regionaal schaalniveau. De ruimtelijke samenhang wordt verbeterd door middel van de strategie ‘verbinden’. Robuuste Verbindingen daar en tegen combineren meerdere strategieën voor het verbeteren van de ruimtelijke samenhang van netwerken: vergroten, verbinden en verdichten. Daardoor kunnen ze over grotere afstanden effectief zijn en verbeteren zij de ruimtelijke samenhang tussen regio’s op nationaal niveau. Robuuste Verbindingen bestaan dus uit een combinatie van nieuwe leefgebieden en verbindingzones en worden ingericht voor een groot aantal doelsoorten van meerdere ecosysteemttypen.

In welke situaties zijn verbindingen nodig?

Verbindingen zijn bedoeld om de uitwisseling van soorten tussen leefgebieden mogelijk te maken. Aanleg van verbindingen is vooral wenselijk in een van de volgende situaties (Opdam et al. 2003):

1. Het landschap tussen leefgebieden (ook wel de matrix genoemd) is ongeschikt. Bij soorten die zich over het land of door het water bewegen wordt de uitwisseling belemmerd door barrières zoals wegen, spoorwegen, stuwen e.d. Ook kan het landgebruik in de matrix de uitwisseling bemoeilijken, zoals intensief gebruikte agrarische gebieden en bebouwing.
2. Afzonderlijke gebieden zijn te klein voor de duurzame bescherming van een soort. Verbindingen zijn dan nodig om uitwisseling tussen leefgebieden binnen een netwerk mogelijk te maken.
3. De afstanden tussen leefgebieden zijn te groot om te overbruggen. Soorten verschillen sterk in de afstanden die zij kunnen overbruggen. Te grote afstanden speelt als probleem vooral voor soorten met een beperkt dispersievermogen zoals kleine zoogdieren, amfibieën, reptielen en vele insecten.

Bovengenoemde situaties kunnen zowel voor ecologische als voor Robuuste Verbindingen gelden. Daarnaast hebben Robuuste Verbindingen nog een extra functie doordat zij bijdragen aan het herstelvermogen van soorten en daarmee aan de veerkracht van habitatnetwerken:

4. Het bevorderen van het herstelvermogen van soorten. Wanneer een soort door onvoorziene omstandigheden zoals, ziekte, een strenge winter, een mislukte reproductie uitsterft, dan kan een gebied met behulp van Robuuste Verbindingen opnieuw vanuit de omliggende regio gekoloniseerd worden.
5. Aanpassen van het habitatnetwerk aan de effecten van klimaatverandering. Door klimaatverandering zullen de geschikte omstandigheden voor soorten gaan verschuiven, waarbij koude minnende soorten zich verder naar het noorden zullen terugtrekken en warmte minnende soorten met nu nog een relatief zuidelijke verspreiding hun areaal naar het noorden zullen uitbreiden. Robuuste Verbindingen zijn dan belangrijk om deze verschuivingen van arealen van soorten mogelijk te maken.

Verskillende typen verbindingen

Verbindingen bestaan uit een stelsel van landschapselementen (dispersiecorridors) en leefgebieden (stapstenen en sleutelgebieden), waarlangs de dispersie van soorten tussen leefgebieden wordt bevorderd. Verbindingen hebben de functie om de uitwisseling van soorten tussen leefgebieden mogelijk te maken. We hanteren hiermee een functionele benadering van de verbinding. Dit houdt in dat een verbinding niet altijd als een ononderbroken structuur in het landschap zichtbaar hoeft te zijn. Dit is afhankelijk van de eisen die een soort aan een verbinding stelt. Voor sommige soorten functioneert een kralensnoer van losse leefgebieden als verbinding terwijl voor andere soorten dit kralensnoer aaneengeregen dient te zijn door een aaneengesloten strook: de dispersiecorridor. Soorten hebben dus een verschillende inrichting van de verbinding nodig, afhankelijk van hun habitateisen, dispersievermogen, wijze van dispersie en hun oppervlaktebehoefte.

Er zijn 4 basisonwerpen voor de inrichting van verbindingzones ontwikkeld: de Stapsteenverbinding, de Corridorverbinding en twee typen Leefgebiedverbindingen (zie kader 1). Deze basismodellen zijn geschikt voor een of enkele doelsoorten (ecoprofielen) en zijn bedoeld als ontwerprichtlijn voor de inrichting van de ecologische verbindingen. De Robuuste Verbindingen bestaan uit een optelsom van een groot aantal van deze ecoprofiel-verbindingen. In kader 1 worden de ontwerp-regels voor verbindingen, zoals deze zijn ontwikkeld in het Handboek Robuuste Verbindingen (Broekmeyer & Steingröver 2001) verder toegelicht.

1.2 Waaronder nader onderzoek aan Robuuste Verbindingen?

De ontwerpregels uit Handboek Robuuste Verbindingen zijn gebaseerd op onderzoek van Alterra en expertinschattingen. Bij het verschijnen van het handboek is destijds benadrukt dat de ontwerpregels een afspiegeling zijn van de stand van de kennis op dat moment en dat via de LNV onderzoeksprogramma's gewerkt wordt aan een nadere onderbouwing. Door de korte tijd waarin het Handboek geproduceerd moest worden was geen tijd om de ontwerpregels te toetsen aan de internationale literatuur. Daarnaast werden er een aantal belangrijke kennislacunes gesignaleerd.

Er werd een grote kennisleemte gesignaleerd op het gebied van de sturing van soorten door bepaalde landschapselementen. De Corridorverbinding is gebaseerd op de aanname dat soorten zich bij voorkeur langs bepaalde landschapselementen bewegen en daarmee een matrix van ongeschikt habitat kunnen overbruggen. Een hiermee samenhangende vraag is in welke landschappen een soort een dergelijke corridorstructuur nodig heeft. Met andere woorden wanneer is de matrix, het landschap tussen leefgebieden, ongeschikt om doorheen te bewegen? Deze vragen zijn nader onderzocht door het bestuderen van de internationale literatuur en het doen van experimenteel onderzoek in het Nederlandse agrarische landschap.

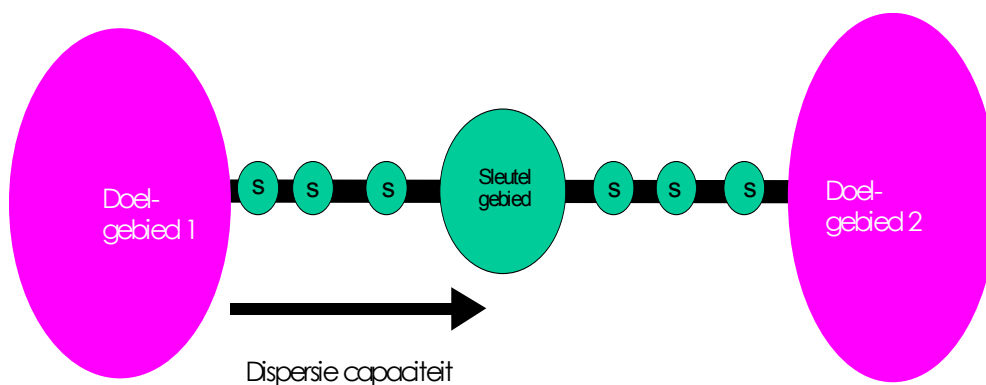
Daarnaast was er behoefte om de vraag te beantwoorden of de ontwerpregels voor verbindingen inderdaad voldoende zullen bijdragen aan de uitwisseling tussen leefgebieden en aan de duurzame overleving van soorten. Deze vraag is met model-simulaties onderzocht.

Het project ‘Onderbouwing Richtlijnen Verbindingen’ heeft door middel van empirisch onderzoek, modelsimulaties en literatuurstudie bijgedragen aan het beantwoorden van deze vragen. In dit rapport worden de resultaten van het onderzoek samengevat en vertaald naar aanbevelingen voor de praktijk. Daarnaast geeft bijlage 1 een overzicht van de overige publicaties die in dit project zijn verschenen.

Kader 1. Ontwerpregels voor verbindingen volgens het Handboek Robuuste Verbindingen en de cd-rom TOVER (Broekmeijer en Steingröver 2001).

Opbouw verbinding (figuur 1)

Doelgebied 1 en 2 zijn verbonden door een verbinding, die is opgebouwd uit: een dispersiecorridor, stapstenen en een sleutelgebied. Een sleutelgebied is nodig wanneer de afstand tussen de doelgebieden groter is dan de dispersiecapaciteit van een soort. Een sleutelgebied heeft een zodanige omvang dat een soort in staat is een stabiele populatie te vormen. De grootte van het sleutelgebied hangt af van de individuele oppervlaktebehoefte van een soort en de 'life history' eigenschappen (Verboom et al. 2001). Een soort is door de aanwezigheid van sleutelgebieden in de verbinding in staat om via meerdere generaties afstanden af te leggen die groter zijn dan het dispersievermogen. De doelgebieden zijn verbonden door een dispersiecorridor voor soorten die specifieke landschapselementen nodig hebben voor dispersie door intensief gebruikt landschap (zwarte lijn). De dispersie wordt verder gestimuleerd door de aanleg van 'stapstenen' (s), zogenaamde kleine leefgebieden.

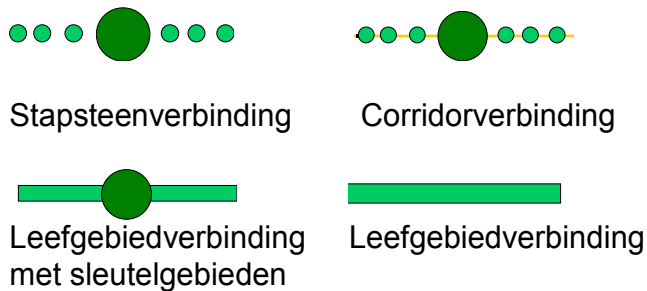


Figuur 1. De opbouw van een verbindingszone.

Ontwerpregels voor ecoprofiel verbindingen

Doelsoorten met vergelijkbare eisen t.a.v. de inrichting van verbindingen zijn samengevoegd in zogenaamde 'ecoprofielen'. Hiermee wordt de totale variatie aan ruimtelijke en kwalitatieve eisen die doelsoorten stellen, ondergebracht in een beperkter aantal ecoprofielen (zie voor een nadere toelichting Pouwels et al. 2002). Er zijn 4 basismodellen, waarmee de uitwisseling van alle ecoprofielen gerealiseerd kan worden (figuur 2). Hoewel ecoprofielen verschillen in de benodigde dimensies en aard van de onderdelen van een effectieve verbindingszone, kan elke verbindingszone teruggevoerd worden tot één van deze basismodellen.

Ecoprofiel-verbindingen



Figuur 2. Vier basismodellen voor de inrichting van verbindingen.

1. Stapsteenverbinding

Deze verbindingszone is opgebouwd uit stapstenen en sleutelgebieden. Voor vogels, de mobielere vliegende insecten en planten met een groot dispersievermogen is het vaak voldoende om een Stapsteenverbinding aan te leggen. Het gaat om soorten die voor een succesvolle dispersie naar nieuwe leefgebieden geen speciale landschapselementen (dispersiecorridor) nodig hebben. Wanneer de te overbruggen afstand het dispersievermogen van de soort overschrijdt, hebben deze soorten echter wel extra leefgebied nodig. In de sleutelgebieden kunnen zich stabiele populaties vestigen, zodat een soort in meer generaties in staat is de afstand tussen de doelgebieden te overbruggen. Daarnaast zijn op 25% van de totale dispersieafstand, kleine leefgebieden, of stapstenen, nodig om de dispersiestroom voldoende op gang te houden. Figuur 3 geeft de ontwerpregels voor de Stapsteenverbinding voor het ecoprofiel 'Boomklever'.

2. Corridorverbinding

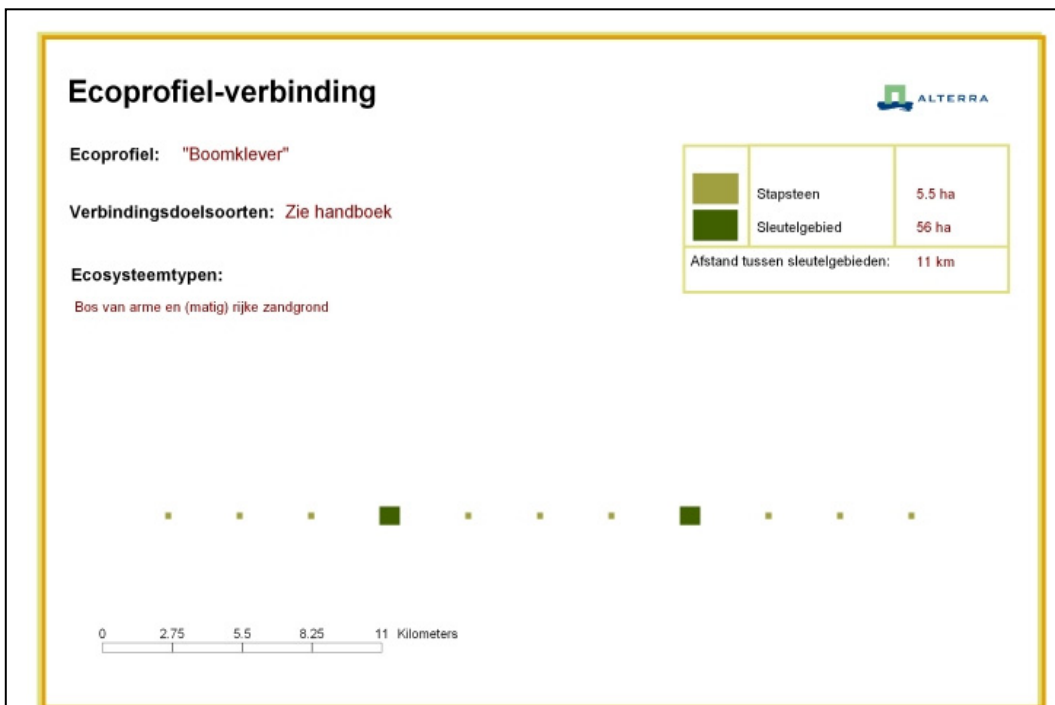
In een Corridorverbinding zijn de stapstenen en sleutelgebieden verbonden door een dispersiecorridor. Een dispersiecorridor is een zone die zodanig is ingericht dat soorten zich bij voorkeur langs deze zone verplaatsen. De begroeiing biedt voldoende schuilmogelijkheden en voedsel. Dit type verbinding is geschikt voor zoogdieren, sommige amfibieën en vlinders. Figuur 4 geeft de ontwerpregels voor de Corridorverbinding voor het ecoprofiel 'Boomkikker'.

3. Leefgebiedverbinding met sleutelgebieden

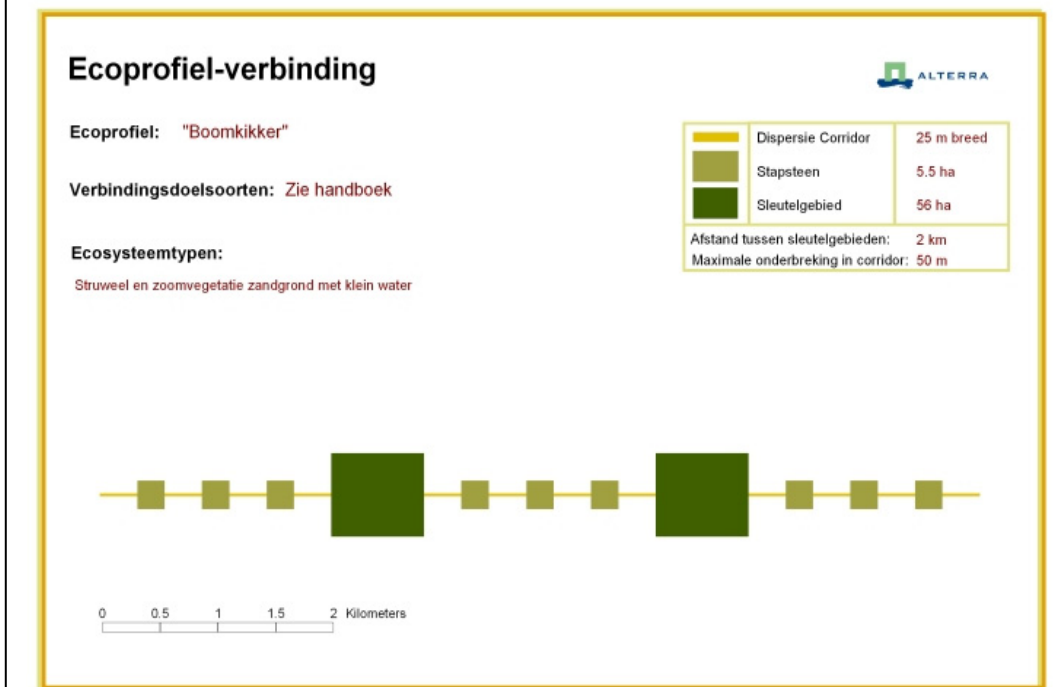
Soorten met een gering dispersievermogen ($< 1\text{km}$) kunnen grotere afstanden alleen overbruggen wanneer de verbinding uit continu leefgebied bestaat. De leefgebied-corridor bestaat uit een strook leefgebied waar enige reproductie mogelijk is. Daarnaast zijn sleutelgebieden nodig waar zich stabiele populaties kunnen vestigen. Op deze wijze kunnen weinig mobiele soorten, zoals planten, reptielen en sommige amfibieën, in opeenvolgende generaties grotere afstanden overbruggen.

4. Leefgebiedverbinding

Dit is een variant van model 3, de Leefgebiedverbinding met sleutelgebieden, en is speciaal bestemd voor vissen. Deze verbinding is geheel opgebouwd uit een leefgebied-corridor, geschikt voor reproductie



Figuur 3. Voorbeeld van een Stapsteenverbinding voor het ecoprofiel 'Boomklever'(cd-rom TOVER).



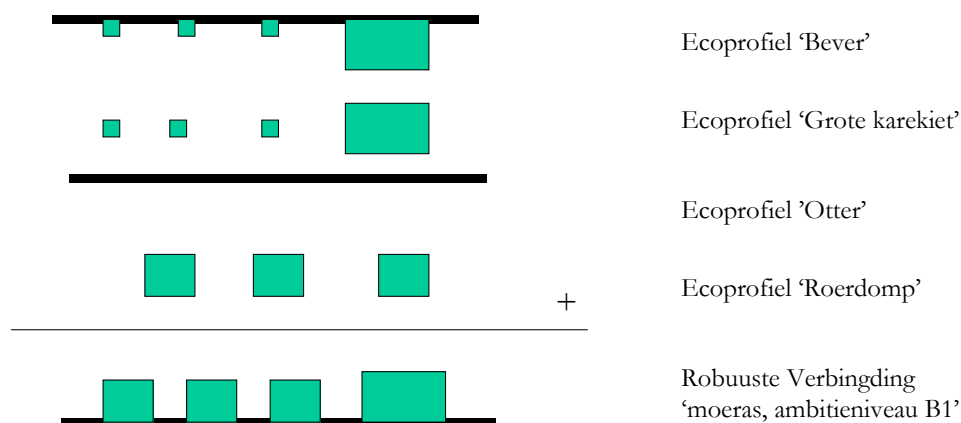
Figuur 4. Voorbeeld van een Corridorverbinding voor het ecoprofiel 'Boomkikker'(cd-rom TOVER).

Robuuste Verbindingen

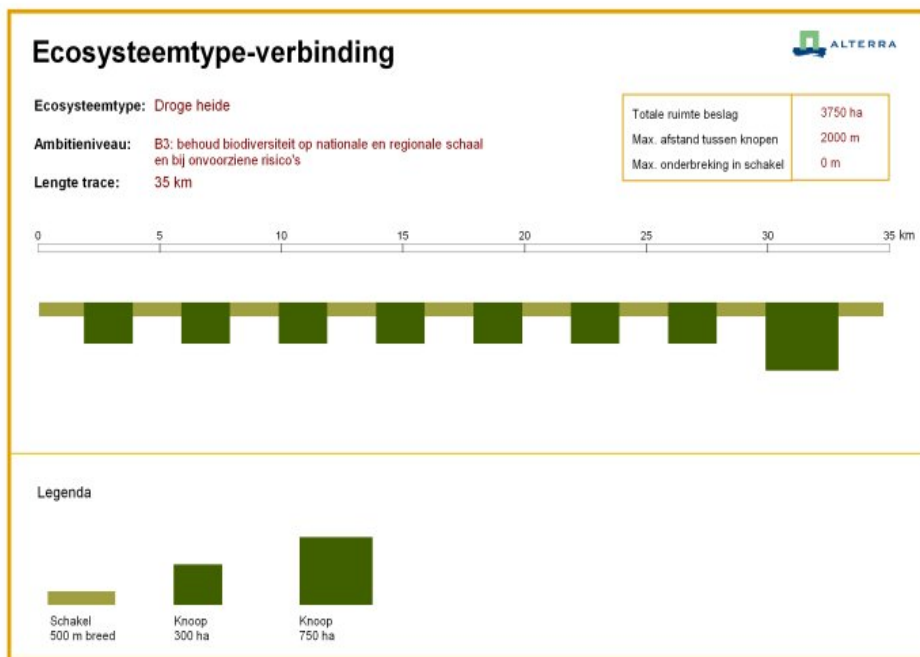
Robuuste Verbindingen zijn een integratie van de inrichtingseisen van afzonderlijke ecoprofielen, waarbij de selectie van ecoprofielen wordt bepaald door het te verbinden ecosysteemtype en het ambitieniveau (zie voor details Broekmeyer en Steingröver 2001 en de cd-rom TOVER). Door de ontwerpregels van de afzonderlijke ecoprofielen te integreren, kan een belangrijke winst behaald worden in de totale benodigde oppervlakte van de verbinding die nodig is. Binnen eenzelfde ecosysteemtype is het mogelijk de leefgebieden van verschillende ecoprofielen geheel of gedeeltelijk samen te laten vallen. Hierbij dient aan de voorwaarde te worden voldaan dat de ecoprofielen met een kleine dispersiecapaciteit voldoende frequent een leefgebied tegenkomen. Daarnaast dient de omvang van de leefgebieden te voldoen aan het ecoprofiel met de grootste oppervlakte behoefte. Deze geïntegreerde verbindingzone wordt een 'Robuuste Verbinding' genoemd. Een Robuuste Verbinding bestaat uit één of meer ecosysteemtypen, afhankelijk van het aantal ecosysteemtypen in de brongebieden dat verbonden dient te worden.

In figuur 5 is de integratie uitgewerkt voor een verbinding van het ecosysteemtype 'Moeras, struweel en groot water' met het ambitieniveau B1 en een lengte van 25 km. Er zijn 4 ecoprofielen waarvoor de verbinding geïntegreerd dient te worden: 'Bever', 'Grote karekiet', 'Otter' en 'Roerdomp'. Wanneer de benodigde oppervlakte van de 4 ecoprofielen wordt geïntegreerd, levert dit een reductie op van 40%.

Figuur 6 geeft een voorbeeld van een Robuuste Verbinding van het ecosysteemtype droge heide met het ambitieniveau B3 voor een lengte van 35 km. In deze verbinding zijn de volgende ecoprofielen geïntegreerd: 'Aardbeivlinder', 'Boomleeuwerik', 'Gladde slang', 'Heivlinder', 'Vals heideblauwtje', 'Zandhagedis' en 'Goede' 'Redelijk goede', en 'Matige verspreiders planten'.



Figuur 5. Voorbeeld van de oppervlakte reductie die ontstaat bij de integratie van verschillende ecoprofiel-verbindingen tot een Robuuste Verbinding.



Figuur 6. Voorbeeld van een Robuuste Verbinding voor het ecosysteemtype droge heide met het hoogste ambitieniveau B3 voor een lengte van 35 km (cd-rom TOVER). In deze verbinding zijn de volgende ecoprofielen geïntegreerd: 'Aardbeinvlinder', 'Boomleeuwerik', 'Gladde slang', 'Heinvlinder', 'Vals heideblaauwtje', 'Zandhagedis' en 'Goede' 'Redelijk goede', en 'Matige verspreiders planten'.

1.3 Opbouw van het rapport

Het project heeft tot doelstelling om te komen tot een verdere onderbouwing en verbetering van de ontwerpregels voor verbindingen. De in hoofdstuk 1.2. geconstateerde kennislacunes hebben geleid tot onderstaande onderzoeksvragen.

Wanneer is een Corridorverbinding effectief?

In het Handboek Robuuste Verbindingen wordt onderscheid gemaakt tussen de Stapsteenverbinding, de Corridorverbinding en de Leefgebiedverbinding. De Corridorverbinding is in feite een uitbreiding van de Stapsteenverbinding met een strook waarlangs soorten bij voorkeur bewegen: de dispersiecorridor (zie kader 1). De Corridorverbinding is gebaseerd op de aanname dat soorten zich bij voorkeur langs bepaalde landschapselementen bewegen, de zogenaamde dispersiecorridor, en daarmee een matrix van ongeschikt habitat kunnen overbruggen. Er bestaat echter een grote kennisleemte op het gebied van de mate van sturing van soorten door bepaalde landschapselementen. Randvoorwaarde voor een effectieve dispersiecorridor is dat dieren tijdens dispersie inderdaad een voorkeur vertonen voor bepaalde landschapselementen terwijl andere elementen vermeden worden. Deze voorkeur leidt tot 'sturing' van dieren en heeft een ongelijke verdeling over het landschap tot gevolg. Een dispersiecorridor is dan een zone met deze voorkeurselementen, waarmee een matrix van ongunstig landschap kan worden overbrugd.

Een hiermee samenhangende vraag is in welke landschappen een soort een dergelijke corridorstructuur nodig heeft. Met andere woorden wanneer is de matrix, het landschap tussen leefgebieden, ongeschikt om doorheen te bewegen? Deze vragen zijn nader onderzocht door het bestuderen van de internationale literatuur en het doen van experimenteel onderzoek in agrarisch landschap.

Internationale Literatuurstudie

De laatste jaren heeft er internationaal een sterke toename van onderzoek naar de effectiviteit van verbindingen plaatsgevonden. Door deze onderzoeksresultaten van uiteenlopende soorten en landschappen op een rij te zetten ontstaat een beeld welke eigenschappen van soorten en welke landschapskarakteristieken bepalend zijn voor nut en noodzaak van verbindingen. We hebben een uitgebreide literatuurstudie gedaan om de volgende vragen te beantwoorden (zie hoofdstuk 2):

- *Welke soorten zijn afhankelijk van een dispersiecorridor?*
- *In wat voor soort landschappen zijn soorten gebaat bij een dispersiecorridor?*
- *In welke mate worden soorten gestuurd door bepaalde landschapselementen?*
- *Welke landschapselementen hebben de voorkeur en welke worden vermeden?*

Sturing van bewegingen door landschapselementen: twee Nederlandse casestudies.

We hebben via experimenteel onderzoek de eventuele voorkeur en afkeur voor landschapselementen getoetst in het Nederlandse agrarische landschap voor kleine zoogdieren (zie hoofdstuk 3) en amfibieën (zie hoofdstuk 4). Hierbij stonden de volgende vragen centraal:

- *Vinden verplaatsingen van kleine zoogdieren vaker plaats door de verbinding in vergelijking tot het omringende agrarische landschap?*
- *Vertonen amfibieën bij het verlaten van het voortplantingswater een voorkeur voor bepaalde landschapselementen en worden andere gemedend?*

De optimale breedte en inrichting van de verbinding.

Vanuit de praktijk komen veel vragen over het belang van de breedte en structuur van een verbinding. Een belangrijk aspect daarbij is de optimale breedte van de zone. Gezien de kosten voor aankoop en beheer van verbindingen is het wenselijk dat de zones zo smal mogelijk te zijn, zonder dat zij echter hun functie als verbindend element verliezen. De invloed van breedte en structuur op het gebruik van verbindingen is onderzocht voor kleine zoogdieren (zie hoofdstuk 5):

- *In hoeverre wordt het gebruik van de zone beïnvloed door de breedte en structuur van de verbinding?*

Gevoeligheidsanalyse van de ontwerpregels voor verbindingen

In het Handboek Robuuste Verbindingen en de bijbehorende cd-rom TOVER zijn ontwerpregels opgesteld voor ecoprofiel-verbindingen bestemd voor een of enkele doelsoorten, de 'Stapsteenverbinding', de 'Corridorverbinding' en de 'Leefgebiedverbinding' als ook voor geïntegreerde ecosysteemverbindingen de 'Robuuste Verbindingen'. Bepalend voor het gebruik in de praktijk is de 'ecologische juistheid' van de ontwerpregels. Bovendien is het voor de realisatie van verbindingen in de praktijk belangrijk aan te geven binnen welke bandbreedte ontwerpers vrij kunnen opereren, zonder dat daarmee het functioneren van de verbinding vermindert.

Een daadwerkelijke toetsing van de effectiviteit van verbindingen kan pas plaatsvinden door het gebruik van de zone door de doelsoorten na aanleg te monitoren (zie het rapport Monitoring Robuuste Verbindingen, Vos & Smulders 2004).

Met modelsimulaties is het echter wel mogelijk om de ontwerpregels door te rekenen op de mate van uitwisseling en de invloed van de verbinding op de duurzame overleving van de doelsoorten. Door stapsgewijs de inrichtingsregels van de verbinding te variëren ontstaat een indruk of de ontwerpregels voldoen en bij welke drempelwaarde een verbindingszone niet langer functioneert. Met het simulatiemodel 'Corridorgame' is een gevoeligheidsanalyse uitgevoerd op de ontwerpregels voor een 'Stapsteenverbinding' en een 'Corridorverbinding' (zie hoofdstuk 6). Vervolgens zijn de resultaten geëxtrapoleerd naar de consequenties voor de ontwerpregels van Robuuste Verbindingen (zie hoofdstuk 7). Hierbij stonden de volgende vragen centraal:

- *Voldoen de ontwerpregels voor verbindingzones van de cd-rom TOVER?*
- *Welke vrijheid hebben ontwerpers om van de richtlijnen af te wijken?*

Integratie van de resultaten en aanbevelingen voor de praktijk.

De resultaten en conclusies van de afzonderlijke onderdelen van dit rapport worden in hoofdstuk 7 geïntegreerd besproken. De consequenties van de resultaten voor het natuurbeleid staan hierbij centraal:

- *Welke soorten zijn gebaat bij welk type verbinding?*
- *In welke landschappen zijn verbindingen met een dispersiecorridor nodig?*
- *Een nadere specificatie van de ontwerpregels voor (robuuste) verbindingen.*

2 Literatuurstudie wanneer is de Corridorverbinding een effectieve maatregel? ♥

Randvoorwaarde voor een effectieve Corridorverbinding is dat dieren tijdens dispersie inderdaad een voorkeur vertonen voor bepaalde landschapselementen terwijl andere elementen vermeden worden. Deze voorkeur leidt tot ‘sturing’ van dieren en heeft een ongelijke verdeling over het landschap tot gevolg. Een dispersiecorridor is dan een zone met deze voorkeurselementen, waarmee een matrix van ongunstig landschap kan worden overbrugd.

Een hiermee samenhangende vraag is in welke landschappen een soort een dergelijke corridorstructuur nodig heeft. Met andere woorden wanneer is de matrix, het landschap tussen leefgebieden, ongeschikt om doorheen te bewegen? Deze vragen zijn nader onderzocht door het bestuderen van de internationale literatuur (zie ook hoofdstuk 4 en 5).

De laatste jaren heeft er internationaal een sterke toename van onderzoek naar de effectiviteit van verbindingen plaatsgevonden. Dit onderzoek heeft zich enerzijds geconcentreerd op de vraag of er sprake is van sturing van soorten door landschapselementen. Daarnaast zijn er studies die het effect van verbindingen op het overleven van populaties hebben onderzocht. Door deze onderzoeksresultaten van uiteenlopende soorten en landschappen op een rij te zetten ontstaat een beeld welke eigenschappen van soorten en welke landschapskarakteristieken bepalend zijn voor nut en noodzaak van verbindingen.

We hebben een uitgebreide literatuurstudie gedaan om de volgende vragen te beantwoorden:

- *In welke mate worden soorten gestuurd door bepaalde landschapselementen?*
- *Welke landschapselementen hebben de voorkeur en welke worden vermeden?*
- *Welke soorten zijn afhankelijk van een dispersiecorridor?*
- *In wat voor soort landschappen zijn soorten gebaat bij een dispersiecorridor?*

In dit hoofdstuk wordt een overzicht gegeven van recente onderzoeksresultaten gepubliceerd in internationaal gerefereerde tijdschriften en wordt een vertaling van de resultaten gemaakt naar de consequenties voor de effectiviteit en inrichting van verbindingen.

De studies hebben zowel betrekking op inheemse soorten als ook op niet in Nederland voorkomende soorten. Indien beschikbaar, zijn onderzoeksresultaten van

♥ De literatuurreview is samengesteld door Claire Vos met bijdragen van Bart de Knecht en Roel van de Graaf

Nederlandse (doel)soorten in beschouwing genomen. Echter ook onderzoek naar niet inheemse soorten kan bruikbare informatie opleveren, wanneer men dit extrapoleert naar inheemse soorten met vergelijkbare eigenschappen d.m.v. zogenaamde 'ecoprofielen'. Een ecoprofiel bestaat uit een combinatie van soorten met vergelijkbare eigenschappen wat betreft gevoeligheid voor versnippering van hun leefgebied en de inrichting van verbindingen (zie voor een nadere toelichting Kader 1 en Pouwels et al. 2002; Vos et al. 2001). Zo verschaft onderzoek aan een bepaalde Amerikaanse vlindersoort, informatie over het corridorgebruik van een 'habitat specialist van open habitat met een gering dispersie vermogen'.

Gezien de beschikbare tijd heeft de literatuurstudie zich beperkt tot drie soortgroepen waarvan voldoende informatie beschikbaar was en waarvan gezien hun wijze van dispersie verwacht mag worden dat zij gebaat zijn bij een Corridorverbinding: dagvlinders, amfibieën en zoogdieren. Daarnaast zijn de overige soortgroepen beknopt besproken. Alvorens in te gaan op de onderzoeksresultaten wordt eerst een overzicht gegeven van de verschillende onderzoeksmethoden, die in de literatuur worden aangetroffen

2.1 Onderzoeksmethoden

De vraag naar sturing door het landschap en de effectiviteit van verbindingen kan op verschillende niveau's worden benaderd: op individuniveau en op populatieniveau. Op individuniveau wordt nagegaan of een soort zich tijdens dispersie willekeurig door het landschap beweegt of dat er voorkeur of afkeur voor bepaalde habitattypen bestaat. Op het populatieniveau wordt de vraag beantwoord of verbonden leefgebieden vaker bezet zijn door een soort of dat de soort in grotere dichtheden voorkomt.

Een tweede opdeling van de studies is mogelijk op basis van de schaal waarop de studie plaatsvindt. Studies op de schaal van het landschap vergelijken verbonden en niet verbonden leefgebieden. Studies op lokale schaal zijn gericht op de verbindende habitatelementen zelf. Een combinatie van onderzoeksmethoden geeft vaak de beste onderbouwing of een soort is gebaat bij een Corridorverbinding hoe deze verbinding eruit zou moeten zien (Vos et al. 2002).

2.1.1 Studies op regionale schaal

In een studie op landschapsniveau wordt onderzocht of er een verband bestaat tussen de aanwezigheid van bepaalde habitattypen in de matrix en de bezetting, of kolonisatie van leefgebieden. In deze benadering wordt vaak onderscheid gemaakt in twee soorten habitattypen: typen met een hoge doorlaatbaarheid of connectiviteit versus typen met juist een hoge weerstand of barrièrewerking. De eerste habitattypen bevorderen de uitwisseling van individuen tussen leefgebieden; de laatste bemoeilijken deze uitwisseling zoals intensieve agrarische gebieden of stedelijke gebieden. Habitattypen met een hoge doorlaatbaarheid, geven informatie over geschikte habitattypen voor een verbinding.

In een tweede benadering worden leefgebieden die verbonden zijn, vergeleken met niet verbonden leefgebieden. In deze studies wordt de kolonisatiekans of de uitwisseling van individuen vergeleken tussen verbonden en niet verbonden plekken. Wanneer empirisch wordt aangetoond dat de verbonden plekken vaker bezet zijn, meer uitwisseling hebben dan wel een hogere kolonisatiekans hebben, is dit een onderbouwing van het nut van verbindingen. Dit levert tevens informatie op over de habitattypen waaruit de verbinding dient te bestaan.

Ook zijn er enkele voorbeelden van experimenten op landschapsschaal waarbij wordt ingegrepen in het landschap om vervolgens te bekijken of dit invloed heeft op de mate van uitwisseling tussen leefgebieden. Wanneer in dergelijke experimenten een verschil in uitwisseling tussen wel en niet door een verbinding verbonden plekken wordt gevonden, geeft dit een sterke empirische onderbouwing over het effect van deze verbindingen.

2.1.2 Studies op locale schaal

In dit type onderzoek wordt het gebruik van de dispersiecorridor zelf bepaald. De bewegingen van individuen worden gevolgd, door middel van het volgen van gezenderde dieren, vangst-terugvangst van individueel gemerkte dieren of het volgen van bewegingen door directe observaties (zie ook hoofdstuk 3 en 4).

Het sterkste empirische bewijs van het gebruik van een dispersiecorridor wordt verkregen wanneer bewegingen door de corridor worden geregistreerd van een leefgebied naar een ander, terwijl de rest van de matrix wordt vermeden. Dit type onderzoek geeft sluitende informatie of verbindingen de uitwisseling tussen leefgebieden bevorderen en hoe deze verbinding eruit dient te zien.

Omdat dispersie bij dieren een zeldzame gebeurtenis is, is de hoeveelheid bruikbare gegevens van dit type onderzoek vaak schaars. Daarom wordt in een alternatieve benadering het dispersiegedrag nagebootst door dieren te verplaatsen, waarna het bewegingspatroon wordt gevolgd. Op deze wijze kan ook een voorkeur of afkeur voor bepaalde habitattypen worden geregistreerd.

2.2 Een overzicht van de literatuur

2.2.1 Dagvlinders

Vlinders zijn uitgebreid onderzocht in het bijzonder in het buitenland. In de 8 geanalyseerde studies aan (voorheen) Nederlandse soorten is voor 5 van de 7 soorten een effect van sturing door het landschap gevonden.

Koevinkje

Uit een studie naar dispersie van het Koevinkje (*Aphantopus hyperantus*) blijkt een zeer sterke gebondenheid aan open gebied, terwijl bos wordt vermeden. 98% van de dieren verlieten een open plek door een smalle open strook, terwijl slechts 2% door het bos vertrok (Sutcliffe & Thomas 1996). Ook in agrarisch landschap is de

dispersie niet random, maar wordt sterk gestuurd door de structuur van het landschap. Hier blijken kruidenrijk grasland, moeras en grazige bermen de uitwisseling te bevorderen terwijl akkers, intensief bemest grasland, bebouwing en bos worden vermeden (Sutcliffe et al. 2003).

Bontzandoogje

In een onderzoek naar het voorkomen van het bont zandoogje (*Pararge aegeria*) in relatie tot de afstand tot een bronpopulatie blijkt opgaande begroeiing een relatief hoge doorlaatbaarheid te hebben, terwijl grasland, akkers, wegen, kassen en bebouwing een hoge weerstand hebben (Chardon et al. 2003). De neiging om open gebied in te trekken blijkt zelfs een genetische component te bevatten (Merckx et al. 2003). Vlinders afkomstig van ouders uit boshabitat waren vaker bereid open plekken over te steken dan vlinders afkomstig van ouders uit agrarisch landschap. De verklaring voor dit resultaat is dat het hoge risico op sterfte wanneer in agrarisch gebied geschikt habitat wordt verlaten, heeft geleid tot selectie van risicovermijdend gedrag.

Bruin en oranje zandoogje

In een verplaatsingsexperiment bleken zowel het bruin zandoogje (*Maniola jurtina*) als het oranje zandoogje (*Pyronia tithonus*) in staat zich tot op een afstand van 100-150 m te oriënteren richting geschikt habitat (Conradt et al. 2000; Conradt et al. 2001). Oriëntatie vond plaats doordat de dieren vanuit het loslaatpunt in open agrarisch gebied, in steeds grotere lussen vlogen, steeds terugkerend naar het loslaatpunt, totdat ze het geschikte habitat hadden opgemerkt en daar gericht heen vlogen.

Dambordje, groot geaderd witje en dwergblauwtje

Dambordje (*Melanargia galathea*) en groot geaderd witje (*Aporia crataegi*) lijken niet afhankelijk te zijn van een dispersiecorridor door bosgebied. In een studie naar kalkgraslanden (het leefgebied) omgeven door bosgebied, die al dan niet door een open corridor waren verbonden, bleek geen verschil in de mate van uitwisseling (Baguette et al. 2000). In dezelfde studie werd voor een derde soort, het dwergblauwtje (*Cupido minimus*), wel een positief effect van open corridors op de uitwisseling tussen leefgebieden gevonden. Het dwergblauwtje is sinds 1985 niet meer waargenomen in Nederland.

Niet inheemse soorten

In een aantal studies is de uitwisseling van vlinders tussen geschikte leefgebieden in het landschap gemeten. De aard van het tussenliggende landschap blijkt daarbij belangrijk te zijn. Sutcliffe et al. (2003) vonden dat de vlinder morgenrood, (*Heodes virgaurea*), intensief agrarisch gebied vermijdt. De aanwezigheid van moerasjes, grazige bermen en kruidenrijk (vochtig) grasland in het agrarische gebied bevorderden de uitwisseling. Daarnaast vonden Dover & Fry (2001) dat de uitwisseling van deze soort door agrarisch landschap bevorderd werd door het plaatsen van kunstmatige heggen.

Verbindingen zijn effectief zowel op individuniveau als op populatieniveau

In een aantal Noord-Amerikaanse studies zijn grootschalige experimenten gedaan op landschapsschaal. In dergelijke studies worden habitatplekken en dispersiecorridors gecreëerd door open plekken en stroken te kappen in voorheen aaneengesloten bos (Haddad 1999a, Haddad 1999b; Haddad & Baum 1999, Tewksbury et al. 2002). Vervolgens wordt voor verschillende vlindersoorten van open habitat de mate van uitwisseling, verschillen in dichtheden en de kolonisatiekans vergeleken tussen door een open corridor verbonden en niet verbonden plekken. Deze aanpak levert zeer overtuigende empirische onderbouwing van het effect van verbindingen. In deze studies is aangetoond dat meer uitwisseling plaatsvindt wanneer leefgebieden verbonden zijn. Ook hebben verbonden plekken een grotere kolonisatiekans, vergeleken met niet verbonden plekken. Tenslotte zijn ook positieve effecten op populatieniveau aangetoond: vlinderdichtheden zijn hoger in de verbonden plekken.

Verschillen tussen soorten

Omdat in deze experimenten vaak naar meerdere soorten in hetzelfde landschap is gekeken kon worden aangetoond dat soorten verschillen in de mate van gebondenheid aan de dispersiecorridor. Er zijn 20 sterke dispersiehabitat specialisten, gematigde dispersiehabitat specialisten als ook dispersiehabitat generalisten die niet afhankelijk zijn van de verbinding. Zo blijkt de uitwisseling tussen verbonden en niet verbonden plekken voor *Junonia coenia* en *Eurema nicippe* 3-4 keer hoger, en voor *Eutoieta claudia* 2 keer hoger voor verbonden plekken. Voor *Papilio triolus* was de mate van uitwisseling gelijk tussen verbonden of niet verbonden plekken.

Duidelijke verschillen tussen soorten in de doorlaatbaarheid van de matrix voor dispersie blijkt ook uit de studie van Ricketts (2001). Ricketts bestudeerde de doorlaatbaarheid van een matrix bestaande uit wilgenstruweel en naaldbos voor 21 vlindersoorten van graslandhabitat (verdeeld over 6 taxa). Voor 4 van de 6 taxa vormde naaldbos een 3 tot 12 keer grotere barrière voor dispersie dan wilgenstruweel. Voor 1 taxon, met sterke dispersiehabitat specialisten vormde zowel wilgenstruweel als naaldbos een zeer sterke barrière. Tenslotte bestond 1 taxon uit dispersiehabitat generalisten, waarvoor de matrix van wilgenstruweel en naaldbos geen belemmering voor uitwisseling betekende.

Breedte en lengte van de dispersiecorridor

Uit de studie van Haddad en Baum (1999) blijkt dat een open verbinding door bos optimaal functioneert bij een breedte van 50m. In een smallere zone maken minder vlinders gebruik van de zone terwijl een zone breder dan 50m geen extra gebruik meer oplevert.

Uit de studie van Haddad (1999a) en Haddad en Baum (1999) blijkt dat de verbinding over een lengte van 384m, de maximaal geteste lengte, nog steeds functioneert.

2.2.2 Zoogdieren

Er zijn 11 studies aan 5 in Nederland voorkomende soorten geanalyseerd. In al deze studies werd een effect van het landschap op de bewegingen van dieren aangetoond.

Hazelmuis

De hazelmuis (*Muscardinus arvellanarius*) is voor dispersiebewegingen door agrarisch landschap zeer sterk afhankelijk van opgaande begroeiing zoals houtwallen. Dispersie vindt alleen plaats via houtwallen door landschap dat anders niet doorlaatbaar is (Bright & Morris 1996). Zelfs een minimale onderbreking van de houtwal vermindert de doorlaatbaarheid. Onderbrekingen in de houtwal van 1 m werden in 55% van de gevallen overbrugd. Bij een confrontatie met een onderbreking van 3 m werd deze slechts in 6% van de gevallen overgestoken (Bright 1998).

Eekhoorn

Voor de eekhoorn (*Sciurus vulgaris*) is in verschillende studies aangetoond dat de kans op aanwezigheid in een bosje afhankelijk is van de hoeveelheid houtwallen in de omgeving (Verboom & Apeldoorn 1990; Apeldoorn et al. 1992a; Celada et al. 1994). Bos, bosstroken, bomenrijen, tuinen en braakliggend gebied met struiken blijken een relatief hoge doorlaatbaarheid te hebben terwijl agrarisch- en stedelijk gebied, wegen, spoorlijnen en kanalen een hoge weerstand hebben (Verbeylen et al. 2003).

Noordse woelmuis

Het gedrag van de Noordse woelmuis (*Microtus oeconomus*) is onderzocht in experimentele (micro)-landschappen, waarbij grasplekken al dan niet zijn verbonden door een dispersiecorridor van hoog gras. Het blijkt dat tussen plekken verbonden door een corridor meer uitwisseling plaatsvindt dan tussen niet verbonden plekken (Aars & Ims 1999). Ook uit een veldexperiment in agrarisch landschap met gezenderde dieren blijkt een voorkeur voor sloten met hoge grasvegetatie terwijl gemaaid grasland wordt vermeden (Mauritzen et al. 1999).

Breedte en onderbreking van de corridor

Een onderbreking van de verbinding van 4 m heeft een negatief effect op de uitwisseling (Andreassen et al. 1996b). De breedte van de corridor beïnvloedt de bewegingssnelheid door de corridor. Over korte afstanden zijn bewegingen door een 1 m brede corridor sneller dan door een 3m brede corridor, terwijl een grasstrook van 40 cm wordt vermeden (Andreassen et al. 1996a). In een 3 m brede corridor vinden meer zijwaartse bewegingen plaats. Hier is waarschijnlijk sprake van een interactie tussen een corridor als leefgebied en een dispersiecorridor. Over korte afstanden kan een smalle corridor effectief zijn. Deze leidt tot snelle gerichte bewegingen. Snelheid is echter niet zonder meer een criterium voor een effectieve verbinding. Het gaat er eveneens om dat de sterfte gedurende dispersie zo gering mogelijk is. Voedsel en schuilplaatsen tegen predatie zijn hierbij eveneens belangrijk en worden belangrijker naarmate de te overbruggen afstand groter wordt. Een zeer smalle corridor biedt echter geen permanente bescherming en daarom zullen stapstenen van leefgebied na enige afstand nodig zijn. Een bredere corridor combineert dispersiehabitat en leefgebied. Ook door een bredere corridor vinden bewegingen plaats. Daarnaast zal reproductie tot een constante stroom van dispersers leiden. Over grotere afstanden zal een Leefgebiedverbinding daarom effectiever zijn.

Rosse woelmuis

Voor de rosse woelmuis (*Clethrionomus glareolus*) is aangetoond dat de hoeveelheid houtwallen in de omgeving een gunstige invloed heeft op de bezettingskans van een bosje (Van Apeldoorn et al. 1992b).

Bosmuis

Ook voor een habitatgeneralist als de bosmuis (*Apodemus sylvaticus*) is aangetoond dat deze in agrarisch landschap een voorkeur heeft voor houtwallen. Uit een vangst-terugvangst experiment blijkt dat bosmuizen gedurende dispersie significant vaker terug worden gevangen in de houtwal vergeleken met een aangrenzende akker en grasland. Voor juvenielen is de voorkeur voor de houtwal 6x zo groot (hoofdstuk 3, dit rapport).

Niet inheemse soorten

Uit onderzoek met gezenderde poema's (*Felis concolor*) blijkt dat verstedelijkte gebieden worden vermeden. Dispersie tussen leefgebieden werd alleen waargenomen door corridors van circa 1 km breed waarin geen menselijke activiteiten plaatsvonden (Beier 1995).

Uit zenderonderzoek in agrarisch landschap bleek de witvoetmuis (*Peromyscus leucopus*) een sterke voorkeur te hebben voor houtwallen en akkers en grasland te vermijden (Merriam & Lanoue 1990).

Verschillen tussen soorten

Er zijn vele voorbeelden van studies op (micro)landschapschaal waarbij door kaalkap in bos of het maaien van gras verbonden en niet verbonden leefgebieden met elkaar zijn vergeleken. Sommige experimenten zijn op een dergelijk klein schaalniveau uitgevoerd dat het onduidelijk is wat deze resultaten betekenen voor reële landschappen (b.v. Wolff et al. 1997; Davis-Brown & Wolff 2000; Coffman et al. 2001). Deze studies worden daarom verder buiten beschouwing gelaten.

Meer grootschalige experimentele landschapstudies laten wisselende resultaten zien. Deze studies zijn een duidelijke illustratie dat niet alle soorten in elk landschap een verbinding nodig hebben. In een studie waar habitatplekken en dispersiecorridors werden gecreëerd door open plekken en stroken te kappen in een bos, werd aangetoond dat voor uitwisseling geen verbinding nodig was (Mabry & Barrett 2002). Hieruit blijkt dat het tussenliggende bos geen absolute barrière vormt. Wel was de uitwisseling door de matrix (het tussenliggende bos) groter voor de habitatgeneralist (*Peromyscus gossypinus*) dan voor de 2 habitat specialisten (katoenrat *Peromyscus polionotus* en oude veldmuis *Sigmodon hispidus*).

Met genetisch onderzoek is de mate van verwantschap onderzocht, als maat voor de uitwisseling tussen populaties, tussen al dan niet door een dispersiecorridor verbonden populaties (Mech & Hallett 2001). Populaties van de habitat generalist *Peromyscus maniculatus* zijn genetisch net zo verwant ongeacht het tussenliggende landschap. Voor de habitat specialist *Clethrionomys gapperi* blijken de door een corridor verbonden populaties meer verwant te zijn dan de niet verbonden populaties. Een matrix van kaalkap vormt voor de ene bossoort een barrière en voor de andere niet.

In een verplaatsingsexperiment blijkt dat Amerikaanse eekhoornsoorten die werden verplaatst naar agrarisch gebied, een voorkeur vertoonden voor opgaande begroeiing. De afstand waarover deze eekhoornsoorten zich nog konden oriënteren richting geschikt habitat bleek verschillend te zijn (Zollner 2000). De Amerikaanse grondeekhoorn (*Tamias striatus*) wist tot op 120 m een bosrand te detecteren, de grijze eekhoorn (*Sciurus carolinensis*) tot op 300 m en de Amerikaanse voseekhoorn (*Sciurus niger*) tot op 400 m. Het blijkt dat naarmate het dier groter is de afstand waarop een dier zich nog kan oriënteren eveneens toeneemt. Deze afstanden geven een indicatie over de maximaal toelaatbare onderbreking van een dispersiecorridor voor deze soorten.

2.2.3 Amfibieën

Er zijn 12 studies over 6 inheemse soorten geanalyseerd. In 11 studies werd een effect van sturing door het landschap gevonden. Het meeste onderzoek is uitgevoerd in agrarische gebieden.

Boomkikker

In een onderzoek op landschapsschaal werd aangetoond dat poelen een grotere kans hebben om bezet te zijn door de boomkikker (*Hyla arborea*) naarmate de hoeveelheid struweel en ruigte in een straal van 1000 m rond de poel toeneemt (Vos & Stumpel 1996). Voor de boomkikker (Vos 1999; Opdam et al. 2002, Vos et al submitted) werd met gezenderde dieren een sterke voorkeur voor houtwallen gevonden terwijl akkers en in mindere mate grasland werden vermeden.

Kamsalamander

Gezenderde kamsalamanders (*Triturus cristatus*) vertonen bij het verlaten van de poel een voorkeur voor struweel (Jehle & Arntzen 2000). In een oriëntatie experiment blijkt dat dieren die op 25 m en 50 m afstand van een houtwal worden losgelaten in grasland zich in de richting van de houtwal bewegen (Zaborowska et al. in prep). In een met maïs begroeide akker is een dergelijke oriëntatie niet gevonden. De dieren bewegen hier sneller en ongericht, wat erop zou kunnen duiden dat de dieren zich hier niet kunnen oriënteren. Het feit dat een houtwal op 50 m gedetecteerd wordt, geeft aan dat een onderbreking van een dispersiecorridor met 50 m nog overbrugbaar is, mits het dier zich kan oriënteren.

In een onderzoek in een extensief agrarisch landschap met relatief veel loofbosjes, werd geen relatie gevonden tussen de bezettingskans van poelen en houtwallen (Joly et al. 2001). De hoeveelheid loofbos was echter wel een belangrijke factor. Als een agrarisch gebied bestaat uit een kleinschalig landschap met voldoende loofbos zijn geen verbindende elementen nodig. Dit is echter geen karakteristieke situatie voor de Nederlandse agrarische landschappen, zodat in veel gevallen houtwallen en loofbosjes nodig zullen zijn voor de doorlaatbaarheid van het landschap. Dit wijst in de richting dat de noodzaak van verbindingen een interactie is tussen de eigenschappen van de soort en de eigenschappen van het landschap. Als de matrix te sterk afwijkt van het bewegingshabitat van een soort dan zijn verbindingen tussen leefgebieden nodig.

Alpenwatersalamander

In een onderzoek naar de bezetting van poelen door de alpenwatersalamander (*Triturus alpestris*) blijken loofbos, struweel en pioniervegetatie een relatief hoge doorlaatbaarheid te hebben, terwijl grasland, akkers, wijngaarden, wegen en bebouwing een hoge weerstand hebben (Ray et al. 2002).

Bruine kikker

Uit genetisch onderzoek blijkt dat bruine kikkerpopulaties (*Rana temporaria*) waarvan het tussenliggende landschap verstedelijkt is minder verwant zijn aan elkaar dan wanneer de matrix uit agrarisch landschap bestaat (Hitchings & Beebee 1997). Dit betekent dat verstedelijkt gebied een sterkere barrière vormt voor de uitwisseling van individuen tussen populaties, dan agrarisch gebied. Uit een vangstexperiment aan volwassen en jonge bruine kikkers (zie hoofdstuk 4 dit rapport, Van der Sluis et al 2003, Vos et al in prep.) blijkt dat dieren akkers vermijden en een voorkeur hebben voor extensief grasland (kruidenrijke vegetatie met hoge grassen) en houtwallen. Voor jonge dieren is deze voorkeur sterker dan voor volwassen dieren.

Gewone pad

In een onderzoek naar de bezettingskans van poelen door de gewone pad (*Bufo bufo*) blijkt dat loofbos, struweel en pioniervegetatie een hoge doorlaatbaarheid hebben, grasland en akkers hebben een gemiddelde doorlaatbaarheid, terwijl de barrièrewerking van wijngaarden, bebouwing en wegen zeer hoog is (Ray et al 2002). Jonge padden blijken bij het verlaten van de poel een sterke voorkeur te hebben voor houtwallen, greppels sloten en loofbos, terwijl akkers en wegen worden vermeden (Mueller & Steinwarz 1987).

Rugstreeppad

In een arena experiment is de bewegingssnelheid van rugstreeppadden (*Bufo calamita*) in verschillende habitattypen gemeten (Stevens et al. 2004). Het blijkt dat dieren sneller bewegen op open zand en beton, terwijl de bewegingen in akkers, grasland en vooral bos langzamer zijn. Het is echter niet duidelijk of rugstreeppadden ook een voorkeur voor deze habitattypen vertonen bij een overgang tussen deze habitattypen. Het is nog niet duidelijk hoe deze gegevens geïnterpreteerd moeten worden in relatie tot verbindingzones. Snelheid van bewegen kan ook een indicatie zijn dat dieren dit landschapstype zo snel mogelijk willen verlaten (Vos 1999). De rugstreeppad is een redelijk mobiele pioniersoort van open habitat. Op grond van deze eigenschappen is geen sterke gebondenheid aan een dispersiecorridor te verwachten.

Niet inheemse soorten

Verschillen tussen soorten

Er zijn duidelijke voorkeuren voor bepaalde habitattypen aangetoond terwijl andere werden vermeden. Jonge Amerikaanse padden (*Bufo Americanus*) en gevlekte salamanders (*Ambystoma maculatum*) vertonen een duidelijke voorkeur voor bos terwijl ze open gebied vermijden (Rothermel & Semlitsch 2002). In hetzelfde experiment vertonen smalbek salamanders (*Ambystoma texacum*) geen voorkeur, wat duidelijk aangeeft dat soorten verschillende toleranties vertonen ten aanzien van de doorlaatbaarheid van de matrix.

In twee studies werd geen voor- of afkeur voor habitattypes aangetoond (*Ensalina eschscholtzii*, Rosenberg et al. 1998; *Rana aurora deaytonii*, Bulger et al. 2003).

2.3 Overige soortgroepen

Het was gezien de beschikbare tijd niet mogelijk ook voor de overige soortgroepen een overzicht van de literatuur te bespreken. Hieronder volgen enkele voorbeelden, waaruit blijkt dat ook voor vogels en planten dispersie gestuurd kan worden door het landschap.

Bowne en Brown (2004) hebben een metastudie gedaan naar de invloed van verbindingszones op de uitwisseling van individuen tussen populaties op de populatieomvang voor diverse soortgroepen (waaronder ook evertrebraten en reptielen). In 64% van de studies had de extra uitwisseling van individuen tussen populaties zowel een positief effect op de populatiegrootte als op de overlevingskans van de populaties, in 32% was het effect neutraal en in 4% was het effect van extra uitwisseling negatief. Hiermee toont Bowne het belang van voldoende dispersie aan. Uitwisseling tussen populaties bevordert de duurzame instandhouding van soorten in habitatnetwerken.

In verschillende verplaatsingsexperimenten op landschapsschaal van gezenderde kleine karekieten blijkt dat de soort gestuurd wordt door het landschap. De kleine karekiet vermijdt onderbrekingen in het riet groter dan 50m (Bosschiet & Goedhart in druk). Een analyse van waargenomen verplaatsingen van individueel gemerkte grote karekieten laat zien dat de grote karekiet tijdens dispersie bij voorkeur langs de rietoever vliegt. (Bosschiet & Goedhart submitted). Ook voor bosvogels is aangetoond dat zij tijdens dispersie bij voorkeur door een bosstrook vliegen en open plekken als gevolg van gekapt bos vermijden (Machtans et al. 1996, Desrochers Desrochers & Hannon 1997).

In een experimentele studie op landschapsschaal (Tewksbury et al. 2002) is aangetoond dat een verbinding een positieve doorwerking heeft op meerdere trofische niveau's: evertrebraten, planten en vogels. Een open verbinding door gesloten bos stimuleerde niet alleen de uitwisseling van vlinders en vogels maar ook de plant-dier interacties werden gestimuleerd. Planten in door een corridor verbonden plekken werden vaker bezocht door insecten, met een hogere kans op bestuiving tot gevolg. Vervolgens vond in verbonden plekken meer uitwisseling van zaden door vogels plaats tussen de leefgebieden, wat een positief effect heeft op de verspreiding van planten.

2.4 Conclusies over de inrichting van verbindingen

De vele studies tonen aan dat soorten gestuurd worden door bepaalde landschapselementen. Sommige landschapselementen hebben de voorkeur terwijl andere worden vermeden. Positieve effecten zijn aangetoond voor dagvlinders, zoogdieren, vogels, amfibieën, reptielen en planten. Soorten verschillen in de mate waarin ze worden gestuurd. Dit wordt vooral duidelijk wanneer het gedrag van

meerdere soorten in hetzelfde landschap wordt gemeten. Op basis van deze verschillen in gedrag kunnen drie typen soorten worden onderscheiden:

- Dispersiehabitatspecialisten. Deze soorten vertonen een sterke voorkeur voor bepaalde habitattypen, terwijl andere habitattypen worden vermeden. Deze soorten zijn sterk afhankelijk van een dispersiecorridor.
- Gematigde dispersiehabitat specialisten, deze soorten vertonen weliswaar een voorkeur voor bepaalde habitattypen, maar deze voorkeur is niet absoluut. Deze soorten zijn gematigd afhankelijk van een dispersiecorridor.
- Dispersiehabitat generalisten. Deze soorten vertonen geen voorkeur voor bepaalde habitattypen. Deze soorten hebben geen dispersiecorridor nodig.

2.4.1 Dagvlinders

Het internationale onderzoek aan dagvlinders heeft aangetoond dat een dispersiecorridor niet alleen de uitwisseling tussen leefgebieden bevordert, maar dat bovendien de kolonisatiekansen en de populatiedichtheden hoger zijn in verbonden leefgebieden. Hogere populatiedichtheden verminderen de kans op extinctie van een lokale populatie. Een hoge kolonisatiekansen en een lage extinctiekansen zijn beide belangrijk voor de overleving van soorten in netwerkpopulaties (metapopulaties). Hiermee is aangetoond dat verbindingen bijdragen aan de duurzame overleving van soorten in habitatnetwerken.

De vele studies aan niet-inheemse vlinders maken duidelijk dat veel soorten in meer of mindere mate gebaat zijn bij een Corridorverbinding. In algemene zin kan gesteld worden dat soorten een dispersiecorridor nodig hebben, wanneer het landschap in de matrix te veel afwijkt van het habitat van de soort.

Ook soortspecifieke eigenschappen spelen een rol, waardoor in hetzelfde landschap de ene soort sterker afhankelijk is van verbindingen dan de andere. Daarnaast zijn er ook dispersiehabitat generalisten, die niet of in veel mindere mate afhankelijk zijn van verbindende elementen.

Tabel 1 geeft een samenvatting van de mate waarin de inheemse vlindersoorten afhankelijk zijn van een dispersiecorridor.

De onderzochte inheemse vlindersoorten kunnen afhankelijk van hun habitatkeuze in twee groepen worden onderverdeeld.

- Groep 1 Soorten van open habitat.

Voor deze soorten vormt aaneengesloten bos een barrière. Deze soorten zijn gebaat bij open stroken door bossen. Uit de experimentele studies blijkt dat een strook van 50m breedte door bosgebied optimale resultaten geeft. In het agrarische landschap zijn deze soorten gebaat bij zones met (vochtige) kruidenrijke vegetatie.

- Groep 2 soorten van bos(randen).

Deze soorten hebben opgaande begroeiing zoals struweel, houtwallen en bosjes nodig voor uitwisseling door open agrarisch gebied.

Tabel 1. Samenvatting van de onderzochte inheemse dagvlinders. De afhankelijkheid van een dispersiecorridor is weergegeven en de geschikte habitattypen voor een dispersiecorridor.

Soort	Afhankelijk van dispersiecorridor	Geschikte habitattypen voor dispersiecorridor	Referentie
Koevinkje	Sterk afhankelijk	Open stroken door bos	Sutcliffe & Thomas 1996
Dwergblauwtje (laatst waargenomen in 1985)	Sterk afhankelijk	Open stroken door bos	Baguette et al. 2000
Bruin zandoogje	Matig afhankelijk	Kruidenrijke vegetatie in agrarisch gebied	Conradt et al. 2000
Oranje zandoogje	Matig afhankelijk	Kruidenrijke vegetatie in agrarisch gebied	Conradt et al. 2001
Bont zandoogje	Sterk afhankelijk	Houtwal, struweel, bosjes door agrarisch gebied	Merckx et al. 2003
Dambordje	Niet afhankelijk	-	Baguette et al. 2000
Groot geaderd witje	Niet afhankelijk	-	Baguette et al. 2000

2.4.2 Zoogdieren

Alle studies aan in Nederland voorkomende soorten, laten zien dat zoogdieren gebaat zijn bij een Corridorverbinding (tabel 2). De mate van gebondenheid aan bepaalde landschapselementen is sterker bij jonge dieren dan bij volwassenen. Omdat jonge dieren over het algemeen de belangrijkste groep zijn voor de dispersie, is het belangrijk dat rekening wordt gehouden met het gedrag van deze leeftijdsgroep. Open agrarisch gebied wordt vermeden en vermindert de ruimtelijke samenhang. De aard van de dispersiecorridor is afhankelijk van de habitatkeuze van de soort.

- Groep 1 Soorten van bos(randen)

De hazelmuis en de eekhoorn, beide soorten die weinig op de grond komen, zijn zeer sterk afhankelijk van opgaande begroeiing. Ook de rosse woelmuis en een habitat generalist als de bosmuis zijn in open agrarisch landschap gebaat bij houtwallen en andere opgaande begroeiing.

- Groep 2 Soorten van (vochtig) grasland en moeras.

De noordse woelmuis een soort van moerassen, vermijdt ook open gebied. Voor deze soort bestaat een dispersiecorridor uit een strook met hoge grassen, gecombineerd met een sloot en oevervegetatie.

Tabel 2. Samenvatting van de onderzochte inheemse zoogdieren. De afhankelijkheid van een dispersiecorridor is weergegeven en de geschikte habitattypen voor een dispersiecorridor.

Soort	Afhankelijk van dispersiecorridor	Geschikte habitattypen voor dispersiecorridor	Referentie
Hazelmuis	Sterk afhankelijk	Houtwallen	Bright & Morris 1996; Bright 1998
Eekhoorn	Sterk afhankelijk	Houtwallen, bomenrijen	Verboom & van Apeldoorn 1990; van Apeldoorn et al. 1992a; Verbeylen et al 2003
Noordse woelmuis	Sterk afhankelijk	Hoge grassen, sloten met oevervegetatie	Andeassen et al. 1996a, 1996b; Aars & Ims 1999; Mauritzen et al. 1999
Rosse woelmuis	Matig afhankelijk	Houtwallen	Van Apeldoorn et al. 1992b
Bosmuis	Matig afhankelijk	Houtwallen	Hoofdstuk 3

2.4.3 Amfibieën

In alle studies aan soorten die in Nederland voorkomen (met uitzondering van de rugstreeppad) zijn effecten gevonden die het nut van een Corridorverbinding aannemelijk maken (tabel 3). Ook voor deze soortgroep geldt dat de jonge dieren een uitgesprokener voorkeur vertonen voor bepaalde landschapselementen. Omdat jonge dieren de belangrijkste dispersiegroep zijn, is het belangrijk dat rekening wordt gehouden met het gedrag van deze leeftijdsgroep.

Een algemeen beeld is dat intensief agrarisch gebied een barrière vormt voor de meeste amfibieën. Vooral akkers en in mindere mate intensief grasland worden vermeden, terwijl er een voorkeur bestaat voor struweel, houtwallen en extensief grasland met hoge kruiden. De mate van gebondenheid aan bepaalde landschapselementen is sterker bij jonge dieren dan bij volwassenen.

De onderzochte amfibieën vertonen een sterke overeenkomst in de habitattypen die in aanmerking komen voor de dispersiecorridor. Geschikte habitattypen zijn opgaande begroeiing zoals struweel, houtwallen en loofbos(jes). Daarnaast dragen voor sommige soorten ook kruidenrijk extensief grasland, ruigte, greppels en sloten bij aan de verbindende werking.

Tabel 3. Samenvatting van de onderzochte inheemse *Amfibieën*. De afhankelijkheid van een dispersiecorridor is weergegeven en de geschikte habitattypen voor een dispersiecorridor.

Soort	Afhankelijk van dispersiecorridor	Geschikte habitattypen voor dispersiecorridor	Referentie
Boomkikker	Sterk afhankelijk	houtwal, struweel, ruigte	Vos & Stumpel 1996; Vos 1999; Opdam et al. 2002; Vos et al submitted
Kamsalamander	Sterk afhankelijk	houtwal, struweel, loofbos	Jehle & Arntzen 2000; Joly et al. 2001; Zabarowska et al. in prep.
Alpenwatersalamander	Sterk afhankelijk	loofbos, struweel, houtwal, pioniervegetatie	Ray et al. 2002
Bruine kikker	Matig afhankelijk	grasland met hoge kruiden, houtwal, struweel	Hitchings & Beebee 1997; Hoofdstuk 4; van der Sluijs et al 2003; Vos et al in prep.
Gewone pad	Matig afhankelijk	loofbos, struweel, houtwal, pioniervegetatie, greppels, sloten	Muller & Steinwars 1987; Ray et al 2002
Rugstreeppad	Niet afhankelijk?	-	Stevens et al. 2004

3 Verplaatst de bosmuis zich bij voorkeur door de houtwal? *

3.1 Inleiding

Een dispersiecorridor bestaat uit bepaalde landschapselementen die de uitwisseling van soorten tussen leefgebieden bevorderen, door een landschap dat ongeschikt is voor bewegende dieren, de zogenaamde ‘matrix’. Een randvoorwaarde voor het functioneren van een dispersiecorridor is dat soorten tijdens dispersie een voorkeur vertonen voor bepaalde landschapselementen terwijl andere elementen vermeden worden. Een verbinding is dan een zone met voorkeurselementen die wordt aangelegd tussen leefgebieden, waarmee een matrix van ongunstig landschap kan worden overbrugd. We hebben via experimenteel onderzoek de eventuele voorkeur en afkeur voor landschapselementen getoetst in het Nederlandse agrarische landschap voor de bosmuis (*Apodemus sylvaticus*). Hierbij stonden de volgende vraag centraal:

- *Vinden verplaatsingen vaker plaats door de dispersiecorridor in vergelijking tot het omringende agrarische landschap?*

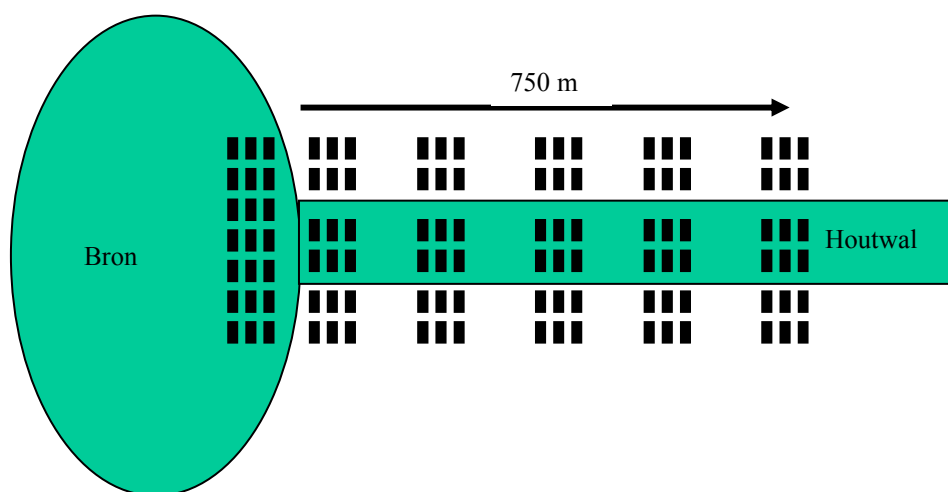
Muizen zijn geschikte soorten om het gebruik van een dispersiecorridor door kleine zoogdieren te testen, omdat ze gemakkelijk te vangen zijn en omdat ze niet te zeldzaam zijn. Het leefgebied van de bosmuis bestaat uit opgaande begroeiing zoals bossen en houtwallen. De bosmuis staat bekend als een habitat generalist, dat wil zeggen dat de soort een vrij brede habitatkeuze heeft, in vergelijking met bijvoorbeeld de hazelmuis (Bright & Morris 1996, Bright 1998). Van de hazelmuis is bekend dat deze soort zeer sterk gebonden is aan houtwallen en dat een onderbreking in een houtwal van 3 m al een onoverbrugbare barrière vormt (zie hoofdstuk 2). Het is belangrijk om te weten of de intensieve agrarische gebieden ook voor minder gespecialiseerde soorten, zoals de bosmuis, relatieve barrières vormen gedurende dispersie, omdat daarmee het belang van verbindingen voor een veel breder spectrum aan soorten aannemelijk gemaakt kan worden. Oorspronkelijk was het de bedoeling ook de rosse woelmuis (*Clethrionomys glareolus*) te onderzoeken, een soort die sterker gebonden is aan opgaande begroeiing, om eventuele verschillen in dispersiegedrag te onderzoeken. Helaas bleek de rosse woelmuis in de twee studiegebieden bijna verdwenen te zijn, terwijl deze soort een jaar eerder hier in hoge dichtheden voorkwam (zie hoofdstuk 5).

3.2 Werkwijze en analyse

In de volgende paragrafen worden de onderzoeksopzet en de resultaten beknopt besproken. Voor een gedetailleerde beschrijving wordt verwezen naar bijlage 2.

* Aan dit project hebben meegewerkt: Evelien de Bie, Marie-Claire Boerwinkel, Cajo ter Braak, Wim Dimmers, Arjan Goutbeek, Dennis Lammertsma, Marja van der Veen en Claire Vos

In 2003 heeft in twee houtwallen een vangst-terugvangst experiment plaatsgevonden. De dieren werden gevangen in lifetraps en individueel gemerkt met vachtknipjes. Na terugvangst kan worden bepaald of het dier zich heeft verplaatst en of het dier zich buiten de houtwal heeft begeven. Vallen werden geplaatst in het bos, het brongebied, in de houtwal en in het omringende akkers en weilanden, de matrix (zie figuur 7). De vallen zijn in raaen op verschillende afstanden (10, 50, 250, 500 en 750 meter) in de houtwal en in het omliggende agrarische landschap geplaatst. De gemiddelde grootte van het leefgebied van een muizenpaar, ook wel de 'homerange' genoemd, bedraagt 100 m² en de dispersieafstand wordt geschat op maximaal 1500m (Kozakiewicz 1993, Liro & Szacki 1995). Hiermee is het aannemelijk dat het bij een verplaatsing tussen de raaen om dispersie gaat en niet om een beweging binnen de 'homerange'.



Figuur 7. Schematische weergave van het studiegebied. Vallen werden geplaatst in raaen in het brongebied (bos), de dispersiecorridor (houtwal) en in de matrix (akkers en weilanden).

3.3 Resultaten

Er zijn in totaal 195 bosmuizen individueel gemerkt. Tabel 4 geeft een overzicht van de vangsten. De 195 bosmuizen zijn in totaal 317 keer (terug)gevangen. 56 bosmuizen werden slechts één keer gevangen, 45 bosmuizen hebben zich niet verplaatst, deze dieren werden teruggevangen binnen dezelfde raai. Het gaat hierbij waarschijnlijk om permanente bewoners die de houtwal als leefgebied gebruiken. Daarnaast zijn er 88 dieren teruggevangen binnen dezelfde raai maar wel in een ander habitattyp. Hier gaat het waarschijnlijk om exploratieve bewegingen, ook van deze dieren mag worden aangenomen dat ze permanent leefgebied in de houtwal hebben. In 128 gevallen was sprake van een verplaatsing tussen de raaen. Gezien de afstand die daarbij werd afgelegd, is het aannemelijk dat het hier om dispersiebewegingen gaat. Deze verplaatsingen zijn vervolgens verder geanalyseerd.

Tabel 4. Overzicht van de verdeling van aantallen gevangen bosmuizen over de verschillende categorieën.

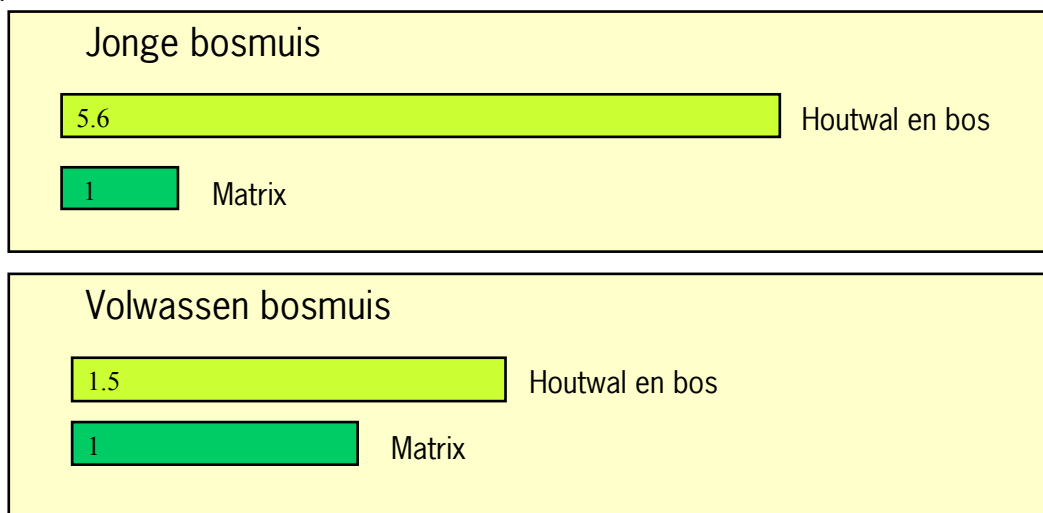
Categorie	Toelichting	Maarn	Wolfheze	totaal
1 keer gevangen	Niet geschikt voor verdere analyse	15	41	56
Niet verplaatst	Teruggevangen binnen dezelfde raai en in hetzelfde habitatype	22	23	45
Exploratieve beweging	Teruggevangen binnen dezelfde raai maar in een ander habitatype.	38	50	88
Verplaatsing	Teruggevangen in een andere raai	77	51	128
Totaal	Totaal aantal gevangen muizen	152	165	317

Voor de verdere analyse zijn de habitattypen verdeeld in twee categorieën ‘opgaande begroeiing’ houtwal en bos, en de ‘matrix’. De leefgebiedzone bestaat uit de opgaande begroeiing van de verbinding en het bos. De matrix bestaat uit de productieve onderdelen van het agrarische gebied: de akkers en het grasland. In tabel 5 zijn de 128 verplaatsingen binnen en tussen deze categorieën in percentages weergegeven.

Tabel 5. Aantal verplaatsingen tussen de opgaande begroeiing en de matrix.

Van/Naar	Matrix	Leefgebied	Totaal
Matrix	13	22	35
Opgaande begroeiing	20	46	65
Totaal	32	68	100

De verplaatsingen tijdens dispersie binnen en tussen de categorieën zijn vervolgens statistisch geanalyseerd. Het blijkt dat er significant vaker verplaatsingen plaatsvinden in de richting van de opgaande begroeiing dan naar de matrix. De voorkeur voor de opgaande begroeiing gedurende dispersie is veel sterker voor jonge bosmuizen dan voor volwassen dieren. De jonge bosmuizen hebben een 5.6 keer zo grote kans om zich naar opgaande begroeiing te verplaatsen. Voor de volwassen dieren is de kans 1.5 keer groter om zich naar de opgaande begroeiing te verplaatsen dan naar de matrix (zie figuur 8).



Figuur 8. De kans om gedurende dispersie teruggevangen te worden in de opgaande begroeiing (houtwal of bos) of in de matrix (het omringende agrarische gebied dat bestaat uit akkers en grasland). Jonge bosmuizen hebben een grotere voorkeur voor de opgaande begroeiing (5.6 keer zo groot) dan volwassen bosmuizen (1.5 keer zo groot) vergeleken met de matrix.

3.4 Conclusies voor verbindingen

Bosmuis gebaat bij dispersiecorridor

Uit de analyse blijkt dat de bosmuis gedurende dispersie zich niet willekeurig door het agrarische landschap verplaatst. De bosmuis vertoont een voorkeur voor de opgaande begroeiing van de verbindingzone en vermijdt akkers en grasland. Deze voorkeur is zeer groot voor de jonge dieren, die 5.6 keer vaker in de opgaande begroeiing teruggevangen werden dan in de omringende matrix (akker en grasland). Voor de volwassen bosmuizen is het verschil in voorkeur geringer: 1.5 keer vaker in de opgaande begroeiing dan in de matrix.

Hieruit blijkt dat jonge en volwassen dieren van dezelfde soort verschillend reageren op het landschap. Omdat de jonge dieren het belangrijkste zijn voor het koloniseren van nieuwe leefgebieden, is vooral het gedrag van deze groep gedurende dispersie belangrijk voor de uitwisseling tussen leefgebieden. Uit deze resultaten blijkt dat ook een relatieve habitat generalist als de bosmuis gebaat is bij een dispersiecorridor in het agrarische landschap. Het is niet aannemelijk dat zonder een dispersiecorridor het agrarische gebied een absolute barrière zal zijn voor bosmuizen. Echter de uitwisseling van dieren tussen leefgebieden die verbonden zijn door opgaande begroeiing zal veel groter zijn omdat de dieren door deze voorkeur als het ware naar de geschikte gebieden heengeleid worden. Dispersie door een matrix zonder opgaande begroeiing is ongericht, waardoor de kans dat dieren geschikt leefgebied zullen vinden kleiner is. Bovendien lopen dieren in een matrix van akkers en grasland een groter risico's op sterfte door een gebrek aan voedsel en schuilmogelijkheden.

Leefgebiedverbinding of Corridorverbinding?

Een Corridorverbinding bestaat uit stapstenen en sleutelgebieden die zijn verbonden door een dispersiecorridor. In een Leefgebiedverbinding zijn de sleutelgebieden verbonden door een corridor van leefgebied (zie Kader 1).

Uit deze analyse blijkt dat de strook van bomen, struiken en opgaande begroeiing voor de bosmuis zowel een rol speelt als permanent leefgebied als ook een rol sturende rol speelt bij dispersie. Dit komt overeen met de Leefgebiedverbinding uit het Handboek Robuuste Verbindingen (zie Kader 1). De Leefgebiedverbinding is belangrijk voor soorten met een gering dispersievermogen. In veel gevallen zijn de afstanden tussen leefgebieden die dienen te worden afgelegd groter dan de dispersieafstand. Overbrugging is dan alleen via meerdere generaties mogelijk en soorten zijn afhankelijk van reproductie binnen de verbinding

4 Een veldexperiment naar de verplaatsingen van de bruine kikker in agrarisch landschap*

4.1 Inleiding

In een Corridorverbinding zijn de stapstenen en sleutelgebieden verbonden door een dispersiecorridor (zie kader 1). Een dispersiecorridor bestaat uit bepaalde landschapselementen die de uitwisseling van soorten tussen leefgebieden bevorderen, door een landschap dat ongeschikt is voor bewegende dieren de zogenaamde ‘matrix’. Uitgangspunt hierbij is dat dieren tijdens dispersie een voorkeur vertonen voor bepaalde landschapselementen terwijl andere elementen vermeden worden. Een dispersiecorridor is dan een zone met voorkeurselementen die in combinatie met stapstenen en sleutelgebieden wordt aangelegd tussen leefgebieden, waarmee een matrix van ongunstig landschap kan worden overbrugd. In het vorige hoofdstuk is aangetoond dat de bosmuis in het agrarische landschap inderdaad een voorkeur vertoont voor opgaande begroeiing en akkers en grasland vermijdt. In dit hoofdstuk is onderzocht hoe amfibieën zich bewegen door het agrarische landschap.

- *Vertonen amfibieën bij het verlaten van het voortplantingswater een voorkeur voor bepaalde landschapselementen?*

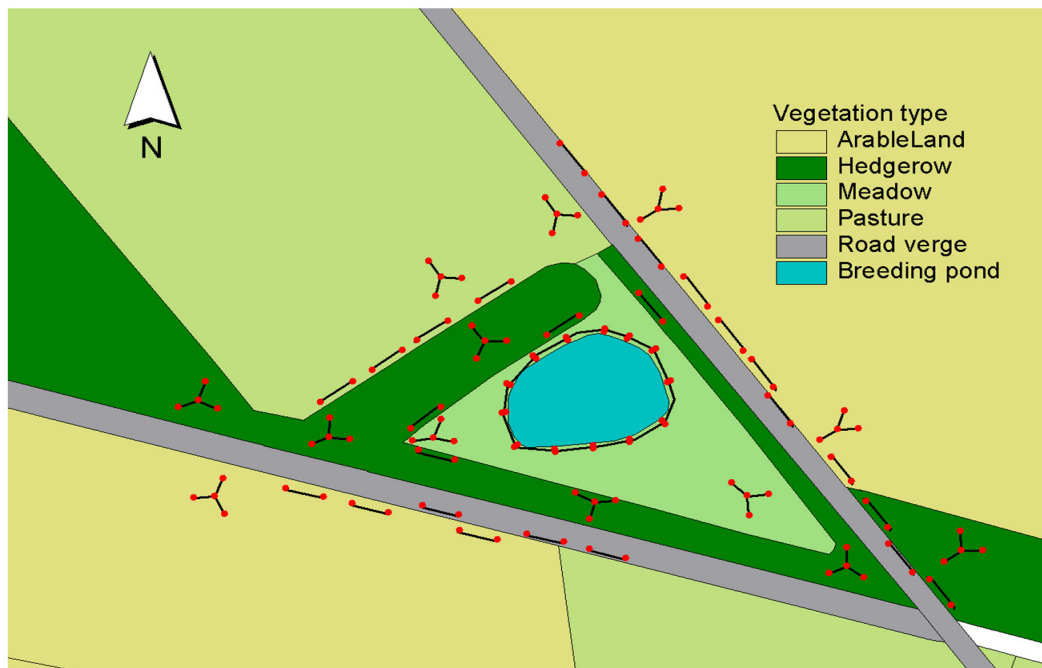
In 2002 heeft een veldexperiment plaatsgevonden aan de bruine kikker (*Rana temporaria*). De bruine kikker is een habitat generalist met een brede verspreiding. Echter ook de bruine kikker is als gevolg van de intensivering van het landgebruik in het agrarische gebied achteruit gegaan (Stumpel 2004). Er is nagegaan in hoeverre de bewegingen van bruine kikkers worden gestuurd door de aard van het agrarische landschap. Door de aanleg van gunstige landschapselementen kan de ruimtelijke samenhang binnen een poelennetwerk voor amfibieën worden verbeterd. Het kwantificeren van de doorlaatbaarheid (of juist de weerstand) van de verschillende onderdelen van het agrarische landschap kan bijdragen aan de kennis over effectieve verbindingen. In dit onderzoek zijn de bewegingen van een habitat generalist, de bruine kikker, in het agrarische landschap nader onderzocht.

Amfibieën hebben in het algemeen een beperkte mobiliteit ten opzichte van andere vertebraten (Sinsch 1990). Amfibieën zijn grondgebonden dieren met een beperkte dispersiecapaciteit. Voor deze soorten hangt de ruimtelijke samenhang in het netwerk van leefgebieden niet alleen af van de afstand tussen de voortplantingswateren maar ook van de relatieve weerstand van het landschap (o.a. Forman & Godron 1986, Bennett 1999). Sturing door het landschap is al aangetoond voor zeer kritische

* Aan dit onderzoek hebben meegewerkt: Dennis Lammertsma, Marc Mazerolle, Annemarieke van der Sluijs, Paul Goedhart en Claire Vos.

We willen de heer Holzik en de heer Olink, aangesloten bij de Agrarische Natuurvereniging STALES, bedanken voor de ruimte die zij hebben gegeven aan het onderzoek.

soorten, zoals de boomkikker (Vos 1999) en de kamsalamander (o.a. Jehle & Arntzen 2000). In dit onderzoek waren we geïnteresseerd of voor een minder kritische soort met een brede habitat keuze, zoals de bruine kikker, ook sturing door het landschap plaatsvindt. Daarbij waren we benieuwd of er verschillen zijn tussen volwassen dieren en jonge dieren die na hun metamorfose het land op trekken. Voor deze dieren is het landschap nog onbekend. Daarnaast is het denkbaar dat de dieren door hun geringe afmetingen andere keuzes maken en bijvoorbeeld een kale akker eerder zullen vermijden.



Figuur 9. Vallen zijn geplaatst in het agrarische landschap rond een voortplantingspoel van de bruine kikker. Verklaring legenda eenheden: Arable land = akker; Hedgerow = houtwal, Meadow = extensief grasland; Pasture = intensief grasland; Road verge = wegberm; Breeding pond = voortplantingswater.

4.2 Werkwijze en analyse

In de volgende paragrafen worden de onderzoeksopzet en de resultaten beknopt besproken. Voor een gedetailleerde beschrijving wordt verwezen naar bijlage 3. In het gebied de 'Zuid-Eschmarke' nabij Enschede zijn de bewegingen van kikkers die na de voortplanting de poel verlieten gevolgd. Figuur 9 geeft een schematisch beeld van het onderzoeksgebied.

Er werden vijf habitattypen onderscheiden: het extensieve grasland rond de poel (hoge grassen en kruiden), de houtwallen, de akkers, gemaaid en bemest grasland en de wegbermen.

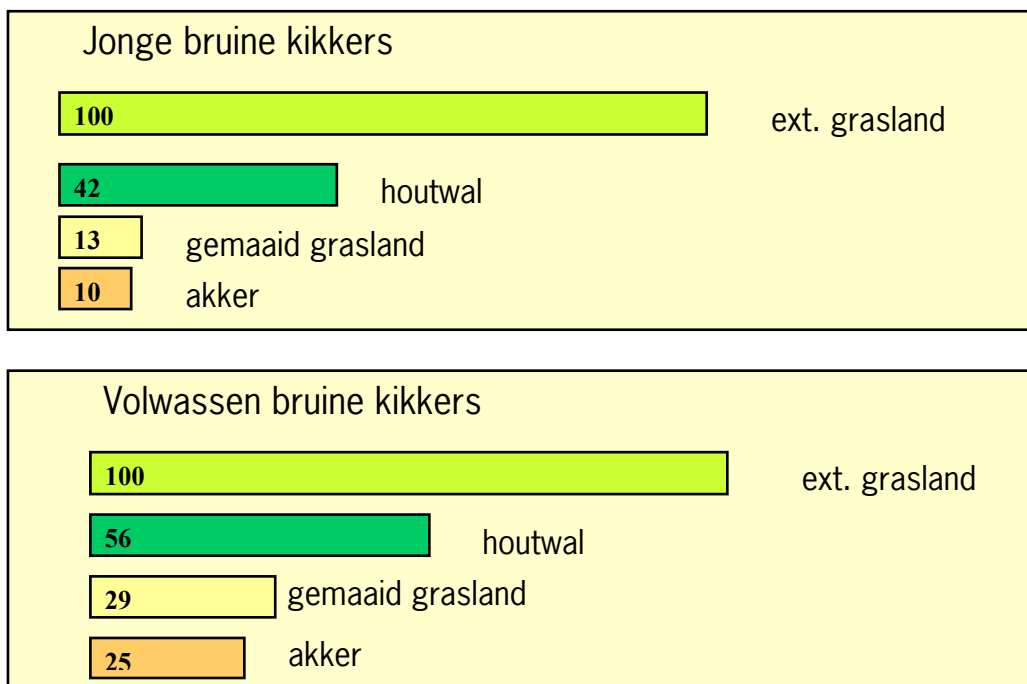
De poel werd afgezet met een 'scherm' van ingegraven zwart plastic van ongeveer 50 cm hoog. Aan beide kanten van het hek werden emmers geplaatst, waarin de dieren die van of naar de poel trokken werden gevangen. Ook in de omringende habitattypen werden vallen geplaatst in de buurt van overgangen tussen habitattypen. De vallen stonden op 5 tot 90 meter afstand van de poel (figuur 9).

De vallen werden dagelijks geleege. De volwassen dieren werden individueel gemerkt met een transponder. Het aantal gevangen dieren per val per dag werd statistisch geanalyseerd. Hierbij werd getest of de aantallen dieren verschilden per habitatype.

4.3 Resultaten

In totaal werden er 696 volwassen bruine kikkers gevangen bij het verlaten van de poel, waarvan er 481 werden gemerkt. 233 individuen (48%) werden niet meer teruggevangen. De overige 248 kikkers werden 400 keer teruggevangen in het omringende landschap. De dispersie van de juvenielen begon op 28 mei 2002. Vanaf die datum tot aan 20 juni werden 41.905 juvenielen gevangen bij het verlaten van de poel. Hiervan werden 14.251 juvenielen teruggevangen in het omringende landschap.

Uit de statistische analyse blijkt dat zowel de volwassen dieren als de jonge dieren significant vaker in bepaalde habitattypen worden teruggevangen. In deze analyse is rekening gehouden met de afstand van de val ten opzichte van het water. Dicht bij het water is de kans om gevangen te worden namelijk altijd groter omdat de dichtheden hier veel hoger zijn. Uit de resultaten blijkt dat zowel de volwassen als de jonge dieren een grote voorkeur vertonen voor extensief grasland met hoge grassen en kruiden. Daarnaast vertonen de dieren een duidelijke voorkeur voor houtwallen, terwijl akkers en kort gemaaid grasland vermeden worden. Deze voorkeuren zijn voor de jonge dieren veel uitgesprokener dan voor de volwassen kikkers, zoals blijkt uit figuur 10. Voor iedere 100 jonge bruine kikkers gevangen in het extensief beheerde grasland worden er 42 in de houtwal en slechts 10 exemplaren in de akker gevangen. Voor iedere 100 volwassen dieren gevangen in het extensieve grasland worden er 56 in de houtwal en 25 in de akker teruggevangen.



Figuur 10 Voorkeur voor de habitattypen voor jonge en volwassen bruine kikkers. 'Ext. Grasland' bestaat uit grasland met hoge grassen en kruiden.

4.4 Conclusies voor verbindingen

Bruine kikker gebaat bij Corridorverbinding

Bruine kikkers laten een duidelijke voorkeur zien voor extensief grasland rijk aan kruiden en hoge grassen en hebben daarnaast ook een voorkeur voor houtwallen. Het productieve deel van het agrarische landschap, akkers en gemaaide graslanden, worden vermeden. Deze voorkeur is zeer sterk voor de jonge dieren, die slechts in zeer geringe aantallen in akkers en gemaaid grasland terecht komen. Als gevolg van deze voor- en afkeur voor habitat typen wordt de bruine kikker in hun bewegingen gestuurd door de ruimtelijke samenstelling van landschapselementen in het agrarische landschap.

Deze resultaten geven aan dat de uitwisseling tussen leefgebieden (poelen) gestimuleerd kan worden door de aanleg van zones met kruidenrijk grasland, gecombineerd met houtwallen. Met andere woorden ook een habitat generalist als de bruine kikker is gebaat bij de aanleg van een dispersiecorridor voor het overbruggen van agrarische gebieden. Landschappen met uitgestrekte akkers en kort gemaaide graslanden vormen, in het bijzonder voor de jonge dieren, een vijandige matrix en dus een barrière in een netwerk van leefgebieden.

Opmerkelijk is dat de jonge dieren sterker dan volwassen dieren reageren op de configuratie van het landschap. De jonge dieren zijn bij amfibieën een zeer belangrijke bron van dispersers (Gill 1978, Berven & Grudzien 1990) en onontbeerlijk voor de kolonisatie van nieuwe leefgebieden. Bij de effectieve bescherming van een soort, dient rekening gehouden te worden met de eisen die een soort stelt in zijn meest kwetsbare levensstadium.

Hoewel de voorkeuren minder sterk zijn als voor een dispersie habitat specialist als de boomkikker, blijkt ook een generalist als de bruine kikker in intensieve agrarische gebieden gestuurd te worden door bepaalde habitattypen.

Op basis van de resultaten wordt voor de bruine kikker een dispersiecorridor van extensief grasland, met hoge grassen en kruiden in combinatie met een houtwal geadviseerd. De habitattypen voor de dispersiecorridor komen overeen met de ontwerpregels zoals deze zijn beschreven in het Handboek Robuuste Verbindingen voor het ecoprofiel 'Boomkikker' en 'Poelkikker'.

5 Relatie tussen het voorkomen van de bosmuis en de rosse woelmuis en de structuur en breedte van de verbinding♥

5.1 Inleiding

Vanuit de praktijk komen veel vragen over de optimale breedte en structuur van een verbinding. Gezien de kosten voor aankoop en beheer van verbindingen is het wenselijk dat de zones zo smal mogelijk zijn, zonder dat zij echter hun functie als verbindend element verliezen. De invloed van breedte en structuur op het gebruik van verbindingen is onderzocht voor kleine zoogdieren:

- *In hoeverre wordt het gebruik van de zone beïnvloed door de breedte en structuur van de verbinding?*

Hiervoor is gekeken naar de dichtheden van twee kleine zoogdiersoorten: de bosmuis (*Apodemus sylvaticus*; figuur 11) en de rosse woelmuis (*Clethrionomys glareolus*, figuur 12) in diverse typen verbindingen. De bosmuis is een habitat generalist met een brede habitatkeuze. De rosse woelmuis is een habitatspecialist, sterker gebonden aan opgaande begroeiing. Uit eerder onderzoek is gebleken dat de rosse woelmuis gevoelig is voor versnippering van zijn leefgebied (Van Apeldoorn et al. 1992b).

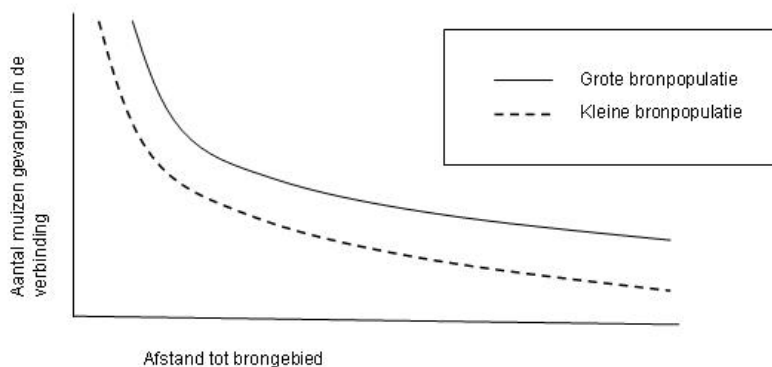
Daarnaast is onderzocht of de verbinding functioneert als permanent leefgebied. De verwachting is dat verbindingen die bestaan uit opgaande begroeiing voor deze muizen niet alleen zullen functioneren als dispersiecorridor maar tevens als leefgebied, waar ook reproductie kan plaatsvinden. Deze combinatie van functies wordt gevonden in de Leefgebiedverbinding (zie Kader 1). Het is daarbij de vraag of de zone permanent als leefgebied functioneert of dat in het voorjaar kolonisatie van de verbinding vanuit een brongebied plaatsvindt. Wanneer er geen permanente bezetting van de verbinding is maar deze vanuit een brongebied wordt opgevuld dan zou omvang en afstand tot dit brongebied van invloed kunnen zijn op de dichtheden aan muizen in de verbinding. Het is de verwachting dat dicht bij het brongebied hogere dichtheden gevonden zullen worden dan verderop in de verbinding. Ook zal bij een sterke relatie met het brongebied, de hoeveelheden gevangen muizen afhankelijk zijn van de grootte van het brongebied (zie figuur 13). Dit leidt tot de volgende onderzoeksvragen:

- *Bestaat er een relatie tussen het aantal muizen in de zone en de afstand tot en grootte van het brongebied?*

♥ Aan dit onderzoek hebben meegewerkt: Bastiaan Beentjes, Cajo ter Braak, Pauline van der Horst, Daphne Landewee, Pytrik Reidsema, Robbert Snep, Alex Tabak, Marja van der Veen, Claire Vos en Mike Wallink



Figuur 11. De bosmuis (*Apodemus sylvaticus*) Figuur 12. De rosse woelmuis (*Clethrionomys glareolus*).



Figuur 13. Relatie tussen het aantal muizen en de grootte van de bronpopulatie en de afstand tot de bronpopulatie

5.2 Werkwijze en analyse

In de volgende paragrafen worden de onderzoeksopzet en de resultaten beknopt besproken. Voor een gedetailleerde beschrijving wordt verwezen naar bijlage 4.

Er zijn 19 verbindingen onderzocht, verspreid over de hogere zandgronden. De verbindingen bestaan uit lineaire stroken van opgaande begroeiing die voldeden aan de volgende criteria:

- De verbinding is aan één kant verbonden aan een bosgebied van minimaal 10 ha, het zogenaamde brongebied. Het brongebied kan bestaan uit naaldbos, loofbos of gemend bos.
- De bosmuis en de rosse woelmuis zijn aanwezig in de brongebieden.
- De verbinding is minimaal 750 meter lang.
- De verbindingen variëren in breedte en vegetatiestructuur.
- De vegetatiestructuur van een verbinding is homogeen in de lengterichting van de zone.
- Er zijn geen onderbrekingen in de verbinding (zoals verharde wegen, bebouwing e.d.)

In de verbinding werden vallen geplaatst op 50, 250, 500 en 750 meter afstand van het brongebied. De afstanden tussen de vangstlocaties zijn enerzijds groter dan de homerange, die wordt geschat op 100 m², anderzijds kleiner dan de maximale dispersieafstand van beide muizensoorten die wordt geschat op 1.5 km.

(Kozakiewicz 1993, Liro & Scacki 1995). Op elke afstand werden vallen geplaatst in een grid dat bestond uit drie rijen met een onderlinge afstand tussen de vallen van 5m. Elke val-locatie binnen het grid bestond uit 2 vallen, zodat het in principe mogelijk was beide soorten te vangen. Iedere verbinding werd 4 nachten geïnventariseerd. Gevangen muizen werden gedetermineerd, de sekse werd bepaald evenals het gewicht en de leeftijd (adult of juveniel). De vangsten vonden plaats in de periode maart tot juni 2002.

Allereerst werd met een statistische analyse de relatie tussen de dichtheden gevangen muizen per val en de lokale vegetatiestructuur van de verbindingzone onderzocht. In een tweede stap is geanalyseerd of de factoren die alleen tussen verbindingen verschillen zoals de omvang van het brongebied, de afstand tot het brongebied en de breedte van de verbinding invloed hebben op de aantallen gevangen muizen.

5.3 Resultaten

Bosmuis

De dichtheden bosmuizen in een verbinding hangen significant samen met de volgende structuurvariabelen. Hoe hoger de bedekking van de moslaag, de bedekking van de lage struiklaag en de bedekking van de strooisellaag hoe hoger de dichtheden gevangen muizen. Daarnaast is de dikte van de humuslaag negatief gecorreleerd met dichtheden bosmuizen.

Het blijkt dat de afstand tot het brongebied, de breedte van de verbinding en de omvang van de bronpopulatie geen invloed hebben op het aantal bosmuizen.

Rosse woelmuis.

De dichtheden van rosse woelmuisen in de verbinding hangen significant samen met de hoeveelheid stobben en de bedekking van de lagere struiklaag. Hoe meer stobben en hoe hoger de bedekking van de lagere struiklaag hoe meer rosse woelmuisen er zijn gevangen. Daarnaast blijken er aan de rand van de verbindingzone significant meer woelmuisen voor te komen dan in het centrum van de verbinding.

De afstand tot het brongebied, breedte van de verbinding en grootte van de bronpopulatie hebben geen invloed op de dichtheden woelmuisen.

5.4 Conclusies voor verbindingen

De optimale vegetatiestructuur van de verbinding

De lokale vegetatiestructuur is de bepalende factor voor het voorkomen van zowel de bosmuis als de rosse woelmuis in de verbinding. De dichtheden bosmuizen nemen toe bij een hogere bedekking van de moslaag, de lage struiklaag en het strooisel. Deze resultaten komen overeen met de resultaten van Fernandez et al. (1994), die vond dat de bosmuis een voorkeur heeft voor lage struiken, heide of struweel. Daarnaast heeft de dikte van de humuslaag een negatief effect op de dichtheden. Dit zou verklaard kunnen worden door het feit dat bedekking van struiken en dikte humuslaag negatief gecorreleerd zijn ($P = -0.27$). Voor de rosse woelmuis geldt dat de dichtheden toenemen bij een hogere bedekking van de lage

struiklaag en het aantal stobben. Ook andere studies laten hogere dichtheden rosse woelmuizen zien bij hoge bedekking van de struiklaag en de kruidlaag (Ylonen et al. 1991, Van Apeldoorn et al. 1992b, Fitzgibbon 1997).

Breedte verbinding

Er is voor beide soorten geen relatie gevonden met de breedte van de zone. Dit betekent dat een optimale vegetatiestructuur zowel in brede als in smalle zones mogelijk is. Wel is het zo dat in absolute zin een bredere verbinding ruimte biedt aan meer bosmuizen en rosse woelmuizen en daardoor ook meer bij zal dragen aan de uitwisseling van individuen binnen het netwerk van leefgebieden.

Voor de rosse woelmuis is gevonden dat de muizen gegeven de optimale vegetatiestructuur hogere dichtheden bereiken in de randen van de verbinding dan in het centrum. Dit zou erop kunnen wijzen dat bepaalde omstandigheden in de randzone beter zijn dan in het centrum van de zone. Het is voor de rosse woelmuis belangrijk dat een zone een goed ontwikkelde zoomvegetatie heeft. Ook in andere studies werden hogere dichtheden rosse woelmuizen gevonden in de randen van bosjes en houtwallen (Fitzgibbon 1997, Fernandez et al. 1994). In deze studies bevatte de randzone een dichtere kruidlaag, terwijl deze vaak afwezig was in het centrum.

Lengte verbinding

Zowel de bosmuis als de rosse woelmuis is op 750m vanaf de bronpopulatie aangetroffen in de verbinding. Voor muizen met een vergelijkbaar dispersievermogen, (1-3 km: ecoprofiel 'Dwergmuis' en 'Waterspitsmuis') geldt volgens de ontwerprichtlijnen van het Handboek Robuuste Verbindingen een Corridorverbinding met een dispersiecorridor lengte van maximaal 500m, waarna een stapsteen wordt geplaatst (zie kader 1). Uit deze studie blijkt dat deze afstand in ieder geval door de bosmuis en de rosse woelmuis, soorten met een vergelijkbaar dispersievermogen, overbrugd kan worden.

Verbinding permanent leefgebied?

Wanneer er geen permanente bezetting van de verbinding zou zijn maar deze vanuit een brongebied wordt opgevuld, dan zou omvang en afstand tot dit brongebied van invloed kunnen zijn op de dichtheden aan muizen in de verbinding (figuur 13). Er is voor beide soorten echter geen relatie gevonden met de grootte van de bronpopulatie en de afstand tot de bronpopulatie. Dit kan erop wijzen dat de zone functioneert als permanent leefgebied. Echter de resultaten van het muizenonderzoek uit 2003 (zie hoofdstuk 2) wijzen erop dat de aantallen van de rosse woelmuis tussen jaren sterk kunnen variëren. Zones die in 2002 hoge aantallen rosse woelmuizen bevatten waren in 2003 zo goed als leeg. Deze waarneming is een indicatie dat voor de rosse woelmuis de aantallen in de verbindingszone na een ongunstige winter sterk terug kunnen vallen, wat wijst op semi-permanent habitat. Een dergelijke zone zou dan vanuit stabiele bronpopulaties opnieuw gekoloniseerd dienen te worden. De fluctuaties van de rosse woelmuis zijn een extra argument voor bredere zones. Bij lage dichtheden zal de populatie in de zone eerder inklappen, wat ongunstig is voor

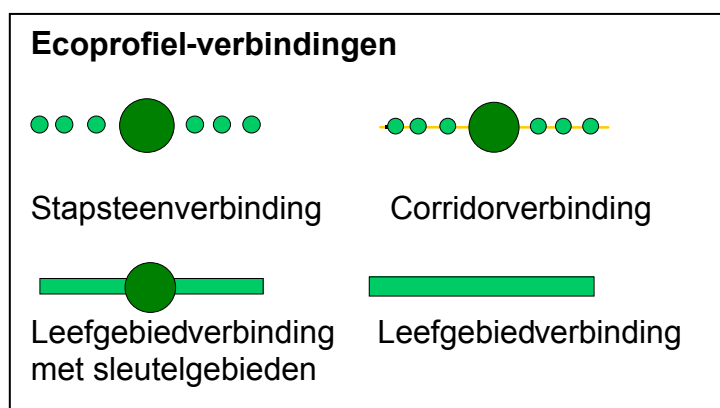
de verbindingsfunctie. Bredere zones geven grotere en daardoor stabielere populaties.

Op basis van de resultaten van hoofdstuk 2 kan voor de bosmuis worden geconcludeerd dat de verbinding niet alleen functioneert als een dispersiecorridor maar ook als leefgebied. Deze combinatie van functies wordt aangetroffen in de Leefgebiedverbinding (zie Kader 1).

6 Gevoeligheidsanalyse van de ontwerprichtlijnen uit het Handboek Robuuste Verbindingen[♦]

Inleiding

In het Handboek Robuuste Verbindingen en de bijbehorende cd-rom TOVER zijn ontwerpregels opgesteld voor zowel ‘Ecoprofiel-verbindingen’, verbindingen voor een of enkele doelsoorten, als voor ‘Robuuste Verbindingen’, geïntegreerde ecosysteemverbindingen (zie Kader 1). Alle verbindingen zijn terug te voeren tot een van de 4 basisontwerpen voor ecoprofielen (zie figuur 14).



Figuur 14. De vier basisontwerpen voor de inrichting van verbindingen

Bepalend voor het gebruik in de praktijk is de ‘ecologische juistheid’ van de ontwerpregels. Dragen de verbindingen inderdaad voldoende bij aan de uitwisseling tussen leeggebieden en aan de duurzame overleving van soorten? Met het simulatiemodel *Corridorgame* is het mogelijk de ontwerpregels van de cd-rom TOVER door te rekenen op hun ecologische effectiviteit. Het model voorspelt de mate van uitwisseling tussen leefgebieden en de invloed van de verbinding op de duurzame overleving van de doelsoorten.

Daarnaast is het voor de realisatie van verbindingen in de praktijk belangrijk aan te geven binnen welke bandbreedte ontwerpers vrij kunnen opereren, zonder dat daarmee het functioneren van de verbinding vermindert. Door stapsgewijs de inrichtingsregels van de verbinding te variëren ontstaat een indruk bij welke drempelwaarde een verbindingszone niet langer functioneert.

Met het simulatiemodel ‘Corridorgame’ is een gevoeligheidsanalyse uitgevoerd op de ontwerpregels voor een Stapsteenverbinding en een Corridorverbinding (zie figuur 14). Hierbij stonden de volgende vragen centraal:

- *Voldoet het basisontwerp voor verbindingen van de cd-rom TOVER?*

[♦] Aan dit onderzoek hebben meegewerkt: Hans Baveco, Paul Goedhart, Daniëlle van Putten, Pytrik Reidsma en Claire Vos

- *Welke vrijheid hebben ontwerpers om van de richtlijnen af te wijken, zonder dat daarmee het functioneren van de verbinding vermindert?*

Allereerst heeft een gevoeligheidsanalyse plaatsgevonden op het ecologisch functioneren van een Stapsteenverbinding volgens de ontwerpregels van het handboek Robuuste Verbindingen (zie figuur 15), in het navolgende aangeduid als ‘het basisontwerp’.

Voldoende ecologisch functioneren is als volgt gedefinieerd:

1. Door het verbinding van 2 netwerken die elk afzonderlijk niet duurzaam zijn ontstaat een duurzaam netwerk.
2. Door de verbinding vindt een continue uitwisseling van individuen tussen de brongebieden plaatsvindt

Vervolgens is de ruimte onderzocht waarin kan worden afgeweken van het basisontwerp, zonder dat dit ten koste gaat van het ecologisch functioneren. Door stapsgewijs onderdelen van het ontwerp te veranderen, kunnen drempelwaarden worden bepaald, waaronder de verbinding niet langer functioneert.

In paragraaf 6.3.2 is het effect van het toevoegen van een dispersiecorridor aan de verbinding (de zogenaamde Corridorverbinding zie figuur 17) op het ecologisch functioneren onderzocht. Een dispersiecorridor is nodig voor soorten waarvoor het landschap tussen leefgebieden (de zogenaamde matrix) ongeschikt is voor uitwisseling. Dit geldt bijvoorbeeld voor grondgebonden soorten in verstedelijkte of intensief gebruikte agrarische gebieden (zie ook hoofdstuk 2, 3 en 4). Een dispersiecorridor bestaat uit een zone met landschapselementen waar de soort zich bij voorkeur langs verplaatst. In de gevoeligheidsanalyse is onderzocht hoe het ecologisch functioneren van de Corridorverbinding afhangt van de mate van gebondenheid aan de dispersiecorridor en de kans op sterfte in de matrix.

Een belangrijk element van de effectiviteit van een dispersiecorridor is de sturende werking van de zone en de mate van ‘vijandigheid’ van de matrix. Het is bekend dat soorten verschillen in de mate waarin zij gebonden zijn aan een corridor. In hoofdstuk 2 is op basis van een literatuurstudie het onderscheid gemaakt tussen sterk aan corridors gebonden soorten, matig gebonden en niet gebonden soorten. Sterk aan opgaande begroeiing gebonden soorten zijn bijvoorbeeld alleen bereid zich door opgaande begroeiing te verplaatsen, een landschap zonder deze elementen vormt een onneembare barrière. Als een soort toch in de matrix terecht komt is de kans op sterfte groot.

Daarnaast zijn er matig gebonden soorten, die weliswaar een voorkeur vertonen voor opgaande begroeiing, maar deze voorkeur is niet absoluut. Vaak hebben dit type soorten in de matrix ook een redelijke overlevingskans, echter deze overlevingskans zal afhangen van de mate van ‘vijandigheid’ van de matrix. Een sterk verstedelijkte matrix met drukke verkeerswegen zal voor een hoge sterfte zorgen.

Er heeft geen gevoeligheidsanalyse plaatsgevonden op de ontwerpregels voor de Leefgebiedverbinding. In een Leefgebiedverbinding zijn de dispersiecorridor en de stapstenen van de Corridorverbinding vervangen door een strook leefgebied. Een Leefgebiedverbinding is wat betreft de geleidende functie, in feite een bijzondere variant van de Corridorverbinding, omdat kan worden aangenomen dat continu leefgebied van de soort een optimale sturende werking zal hebben op de dispersie.

Omdat een Robuuste Verbinding bestaat uit de integratie van een groot aantal ecoprofiel-verbindingen, kunnen de resultaten van de gevoeligheidsanalyse van de ecoprofiel-verbindingen worden geëxtrapoleerd naar de Robuuste Verbinding (zie hoofdstuk 7).

6.1 Werkwijze en gevoeligheidsanalyse

In de volgende paragrafen worden de werkwijze en resultaten van de gevoeligheidsanalyse beknopt besproken. Voor een gedetailleerde beschrijving wordt verwezen naar bijlage 5.

6.1.1 De Stapsteenverbinding

De analyse is uitgevoerd voor drie ecoprofielen, gekarakteriseerd door een toenemende oppervlakte behoefte en dispersiecapaciteit: de 'Heivlinder', de 'Boomklever' en de 'Roerdomp'. Het basisontwerp van deze ecoprofielen volgens de cd-rom TOVER staat weergegeven in tabel 6. In de gevoeligheidsanalyse is stapsgewijs gevarieerd in deze ontwerpregels en zijn de uitkomsten vergeleken met de basisconfiguratie (zie tabel 8 voor een overzicht).

De gevoeligheidsanalyse is uitgevoerd met het simulatiemodel Corridorgame. Corridorgame is een interactief model waarmee het ecologisch functioneren van een verbindingszone wordt doorgerekend. Corridorgame berekent de volgende parameters voor de effectiviteit van de verbinding:

Duurzaam voorkomen

De kans dat de soort uitsterft in het netwerk van leefgebieden, dat bestaat uit de twee te verbinden gebieden en de verbinding. Als de netwerkpopulatie uitsterft, functioneert de zone in zijn geheel niet meer.

De bezettingskans van het middelste Sleutelgebied

De bezettingskans van het middelste sleutelgebied in de verbindingszone, is een maat voor de continuïteit van het functioneren van de verbinding. Hoe hoger de bezettingskans hoe beter de zone functioneert.

De dispersie-effectiviteit

Het aantal individuen dat tussen gebieden uitwisselt is een belangrijke maat voor het herstelvermogen van een habitatnetwerk na een grote verstoring. De dispersie-effectiviteit is het totale aantal immigranten in de gebieden in de zone, gedeeld door het maximaal mogelijke aantal emigranten dat theoretisch mogelijk zou zijn, als alle dieren die uit een gebied vertrekken ook in een ander gebied aan zouden komen. In werkelijkheid is het niet realistisch dat alle individuen die op dispersie gaan er ook in zullen slagen om een nieuw leefgebied te bereiken. Een hogere dispersie-effectiviteit geeft echter wel aan dat de effectiviteit van de verbinding toeneemt.

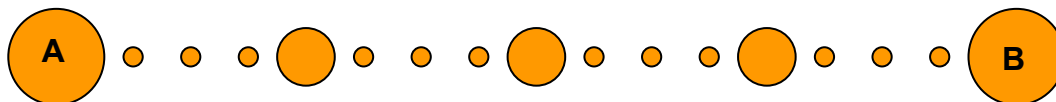
6.1.2 De Corridorverbinding

In het basisontwerp van de Corridorverbinding is een dispersiecorridor aan de verbinding toegevoegd, verder is het ontwerp van de verbinding gelijk aan de Stapsteenverbinding (vergelijk figuur 16 en figuur 17).

Het model Corridorgame is aangepast zodat ook bewegingen door een lijnvormige dispersiecorridor berekend kunnen worden. De neiging om de corridor te verlaten en de kans om dood te gaan in de matrix op het functioneren van de verbinding zijn onderzocht. Voor de gevoeligheidsanalyse van de Corridorverbinding hebben twee type ecoprofielen model gestaan: de 'Das' en de 'Boomkikker'. De Boomkikker staat voor een sterk aan de corridorgebonden soort, een zogenaamde dispersiehabitat specialist. De Das staat voor een soort die weliswaar gebruik maakt van corridors maar zich ook verplaatst door het omliggende landschap, een zogenaamde gematigde dispersiehabitat specialist.

6.2 Resultaten gevoeligheidsanalyse

6.2.1 De Stapsteenverbinding



Figuur 15. Het basisontwerp van een Stapsteenverbinding uit het Handboek Robuuste Verbindingen en de cd-rom TOVER. In de gevoeligheidsanalyse is de afstand tussen de te verbinden gebieden A en gebied B zodanig gekozen dat 3 sleutelgebieden en 12 stapstenen nodig zijn (zie Kader 1 voor een uitleg van opbouw van verbindingen).

Voldoet het basisontwerp van de cd-rom TOVER?

Tabel 6 geeft een overzicht van de inrichting van het basisontwerp voor de ecoprofielen 'Roerdomp', 'Boomklever' en 'Heivlinder', zoals opgenomen op de cd-rom TOVER.

Tabel 6. Inrichting van de Stapsteenverbinding voor de ecoprofielen 'Roerdomp', 'Boomklever' en 'Heivlinder' volgens het basisontwerp van de cd-Rom TOVER.

	Roerdomp	Boomklever	Heivlinder
Oppervlakte sleutelgebied (ha)	750	56	56
Oppervlakte stapsteen (ha)	75	5.5	5.5
Afstand tussen twee sleutelgebieden (km)	30	11	5

Uit de simulatieresultaten blijkt dat bij uitvoering van het basisontwerp een duurzaam netwerk ontstaat. Dit wil zeggen dat de soort in de brongebieden en de verbindingszone niet uitsterft. Daarnaast is er sprake van een continue uitwisseling tussen de beide brongebieden. In tabel 7 staan de dispersie-effectiviteit en de bezettingskansen van het sleutelgebied weergegeven dat zich in het midden van de verbindingszone bevindt. De resultaten van de gevoeligheidsanalyse zijn steeds met deze effectiviteitsmaten vergeleken.

Tabel 7. Waarden van de effectiviteitsmaten voor het ecologisch functioneren van het basisontwerp voor de ecoprofielen Roerdomp, Boomklever en Heivlinder.

	Roerdomp	Boomklever	Heivlinder
Dispersie-effectiviteit D_{eff} (%)	8.83	8.61	12.83
Bezettingskans middelste sleutelgebied J_0	0.936	0.948	0.870

Welke vrijheden hebben ontwerpers om van het basisontwerp af te wijken?

In tabel 8 is samengevat welke onderdelen van het basisontwerp in de gevoeligheidsanalyse zijn gevarieerd.

Tabel 8. Overzicht van de gevoeligheidsanalyse van de Stapsteenverbinding.

Onderdeel Stapsteenverbinding	Grenzen onderzochte variatie
Oppervlakte Sleutelgebieden en Stapstenen	50% tot 150% t.o.v. de oppervlakten van het basisontwerp
Oppervlakte Stapstenen	Geen stapstenen tot stapstenen maximaal 5 keer groter dan in het basisontwerp
Verhouding oppervlakte Stapstenen en Sleutelgebieden	Bij een gelijk blijvende totale oppervlakte is de verhouding gevarieerd van 10:1 (het basis ontwerp) tot (1:1) alle gebieden even groot.
Aantal Stapstenen	Van geen tot maximaal 5 stapstenen tussen elke 2 sleutelgebieden
Afstand tussen Sleutelgebieden	50% tot 150% t.o.v. de afstanden van het basisontwerp
Ruimtelijke configuratie Stapstenen en Sleutelgebieden	Afwijking van het ontwerp in rechte lijn van het basisontwerp, waardoor stapstenen en sleutelgebieden meer verspreid in het landschap komen te liggen

Variatie in oppervlakte van Sleutelgebieden en Stapstenen

De oppervlakte van alle gebieden in de zone is gevarieerd van 50-150% ten opzichte van de oppervlakte van het basisontwerp. Hierbij is de verhouding in oppervlakte tussen sleutelgebieden: stapstenen van 10:1 gelijk gehouden.

Uit de modelsimulaties blijkt dat bij een verkleining van de oppervlakte van de stapstenen en sleutelgebieden de dispersie-effectiviteit afneemt, tot een drempelwaarde wordt bereikt waarbij de zone helemaal niet meer functioneert. Onder deze drempelwaarde vindt er geen uitwisseling meer plaats tussen de brongebieden.

Vuistregel: Reductie van de oppervlakte heeft altijd een negatief effect op het aantal dieren dat uitwisselt tussen de brongebieden en op de bezettingskans van het middelste sleutelgebied. Variatie in de oppervlakte van de sleutelgebieden tot maximaal 10% is toegestaan, mits de totale oppervlakte in de zone niet minder wordt.

Variatie in de oppervlakte van de Stapstenen

De oppervlakte van de stapstenen is gevarieerd van geen stapstenen tot stapstenen die vijfmaal zo groot zijn. De oppervlakte van de sleutelgebieden blijft gelijk. De stapstenen dienen als hulpmiddel om de oversteek tussen de sleutelgebieden te maken.

Uit de modelsimulaties blijkt dat verbindingzones ook zonder stapstenen duurzaam functioneren. Wel neemt de dispersie-effectiviteit af met afnemende oppervlakte van stapstenen.

Vuistregel: Variatie in oppervlakte van stapstenen is geen probleem, zolang de totale oppervlakte in de zone niet minder wordt.

Variatie in de verhouding oppervlakte Sleutelgebieden: Stapstenen

Bij een gelijkblijvende totale oppervlakte is de verhouding tussen de oppervlaktes van de sleutelgebieden en de stapstenen gevarieerd.

De verhouding tussen oppervlakte stapstenen en sleutelgebieden blijkt niet zo strikt als aangenomen in het basisontwerp (10:1). Een verbinding met alleen middelgrote gebieden, dus met de stapstenen die flink vergroot en sleutelgebieden die zijn verkleind (en daarmee geen sleutelgebieden meer volgens de definitie) – is zelfs effectiever dan de basisconfiguratie. Enige voorzichtigheid ten aanzien van deze modelresultaten is nodig. Het model houdt namelijk geen rekening met een afname van de kwaliteit van kleinere gebieden (als gevolg van randeffecten).

Vuistregel: Variatie in oppervlakte tussen stapstenen en sleutelgebieden is toegestaan, zolang de totale oppervlakte gelijk blijft en de grote gebieden relatief groot blijven (niet meer dan ongeveer 10% in oppervlakte laten afnemen).

Variatie in aantal Stapstenen

Het aantal stapstenen is gevarieerd van 0 tot 5 stapstenen tussen elke twee sleutelgebieden.

Uit de modelsimulaties blijkt dat de verbindingzone ook duurzaam is in een verbinding zonder stapstenen. De bezettingskans van het middelste sleutelgebied neemt slechts enkele procenten af bij afwezigheid stapstenen. Echter de stapstenen zijn wel belangrijk voor het aantal individuen dat door de verbinding gaat. De effectieve dispersie neemt toe met het aantal stapstenen tussen de bron- en sleutelgebieden.

Vuistregel: zoveel mogelijk stapstenen om de uitwisseling in de zone groot te houden. Minder dan de standaard aantallen is toegestaan, mits de totale oppervlakte niet kleiner wordt.

Variatie in de afstand tussen Sleutelgebieden

De afstand tussen de sleutelgebieden is gevarieerd van 50%-150% van de afstand in de basisconfiguratie. Er blijft sprake van drie sleutelgebieden, de afstand tussen de brongebieden wordt daardoor ook groter.

Uit de modelsimulaties blijkt dat er een sterke exponentiele relatie bestaat tussen de dispersie-effectiviteit en de afstand tussen sleutelgebieden. Bij het vergroten van de afstanden worden de afstanden zodanig dat de zone niet meer functioneert. Er vindt dan geen uitwisseling meer plaats van dieren tussen de brongebieden. De drempelwaarde waaronder de verbinding niet langer functioneert, ligt voor de Heivlinder al bij 10% grotere afstanden, voor de Roerdomp ligt de drempelwaarde bij 40% en voor de Boomklever bij 60% toename van de afstanden. Het blijkt dat het

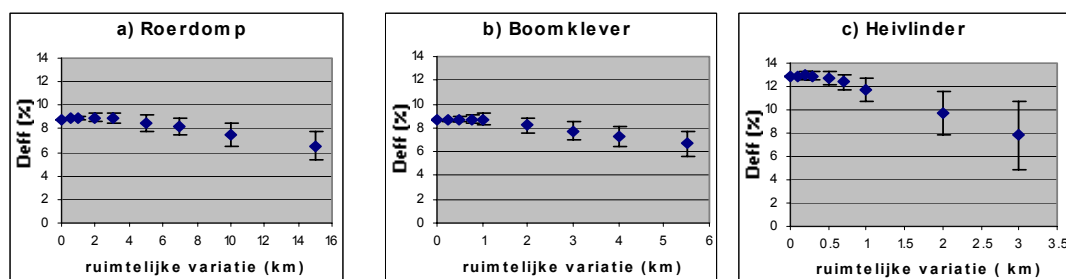
basisontwerp, in het bijzonder voor de Heivinder, relatief gevoelig is voor het vergroten van de afstanden.

Vuistregel: Een toename van de gemiddelde afstand tussen de Sleutelgebieden in de verbindingzones is niet toegestaan. Wel is enige variatie (maximaal 10%) acceptabel voor de individuele afstanden. Dit betekent dus dat wanneer de afstand tussen Brongebied A en sleutelgebied 1 tot maximaal 110% van basisontwerp mag zijn, mits dit wordt gecompenseerd door de afstand van sleutelgebied naar een volgend sleutelgebied of brongebied B relatief kleiner te maken (90% van het basisontwerp).

Variatie in de ruimtelijke configuratie

In het basisontwerp liggen de sleutelgebieden en stapstenen op één lijn. In de praktijk is dit vaak niet realistisch. Door te variëren in de ruimtelijke configuratie van de gebieden wordt duidelijk hoe belangrijk het is vast te houden aan het op één lijn liggen van het ontwerp. Onderzocht is wat het effect is van beperkte random veranderingen in de ligging van alle gebieden, met uitzondering van de twee brongebieden. Een groot aantal configuraties zijn doorgerekend. Zoals figuur 16 laat zien, is een beperkte variatie in ligging geen probleem en zelfs gunstig door een kleinere kans op zogenaamde schaduweffecten: gebieden die zodanig liggen dat ze individuen invangen die anders andere gebieden bereikt zouden hebben. De optimale variatie in de configuratie blijkt samen te hangen met de dispersieafstand van een ecoprofiel.

Vuistregel: variatie in de ligging van gebieden dwars op de verbindingsrichting is toegestaan tot maximaal 15% van de dispersieafstand van het betreffende ecoprofiel.

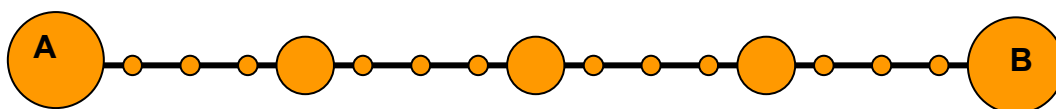


Figuur 16. De invloed van een ruimtelijke variatie in het ontwerp van de verbinding op de dispersie-effectiviteit voor de ecoprofielen a) 'Roerdomp,' b) 'Boomklever' en c) 'Heivinder.'

6.2.2 De Corridorverbinding

Een dispersiecorridor is nodig voor soorten waarvoor het landschap tussen leefgebieden (de zogenaamde matrix) ongeschikt is voor uitwisseling. Een dispersiecorridor bestaat uit een zone met landschapselementen waar de soort zich bij voorkeur langs verplaatst. In de gevoeligheidsanalyse is onderzocht hoe het ecologisch functioneren van de Corridorverbinding afhangt van de mate van gebondenheid van een soort aan de dispersiecorridor en de kans op sterfte in de matrix.

Voor de gevoeligheidsanalyse van de Corridorverbinding (figuur 17) zijn de ecoprofielen Boomkikker en Das gekozen. De Boomkikker staat voor een sterk corridorgebonden soort, een zogenaamde dispersiehabitat specialist (zie hoofdstuk 2). Het ecoprofiel Boomkikker heeft een dispersiecorridor van opgaande begroeiing, een habitattype waar de soort een sterke voorkeur voor vertoont, terwijl agrarisch gebied (de matrix) wordt vermeden. Als dit type soorten toch in de matrix terecht komen is de kans op sterfte groot. Het ecoprofiel Das staat voor een soort die weliswaar gebruik maakt van dispersiecorridors maar zich ook verplaatst door het omliggende landschap. (gematigd afhankelijk van een dispersiecorridor). Vaak hebben dit type soorten in de matrix ook een redelijke overlevingskans, echter deze overlevingskans zal afhangen van de mate van 'vijandigheid' van de matrix. Een sterk verstedelijkte matrix met drukke verkeerswegen zal voor een hoge sterfte zorgen. De ontwerpregels van het basisontwerp voor de ecoprofielen Boomkikker en Das staan weergegeven in tabel 9.



Figuur 17. Het basisontwerp van een Corridorverbinding uit het Handboek Robuuste Verbindingen en de cd-rom TOVER. In de gevoeligheidsanalyse is de afstand tussen de te verbinden gebieden A en gebied B zodanig gekozen dat 3 sleutelgebieden en 12 stapstenen nodig zijn. De zwarte lijn geeft de dispersiecorridor aan (zie Kader 1 voor een uitleg van de opbouw van verbindingen).

Tabel 9. Basisontwerp inrichting ecoprofiel Boomkikker en Das volgens het Handboek Robuuste Verbindingen en cd-rom TOVER.

	Boomkikker	Das
Oppervlakte sleutelgebied (ha)	56	3000
Oppervlakte stapsteen (ha)	5.5	300
Afstand tussen twee Sleutelgebieden (km)	2	30
Breedte dispersiecorridor (m)	25	100

Relatie tussen de sturende werking van de dispersiecorridor en de 'vijandigheid' van de matrix

De effectiviteit van de dispersiecorridor wordt in sterke mate bepaald door twee processen:

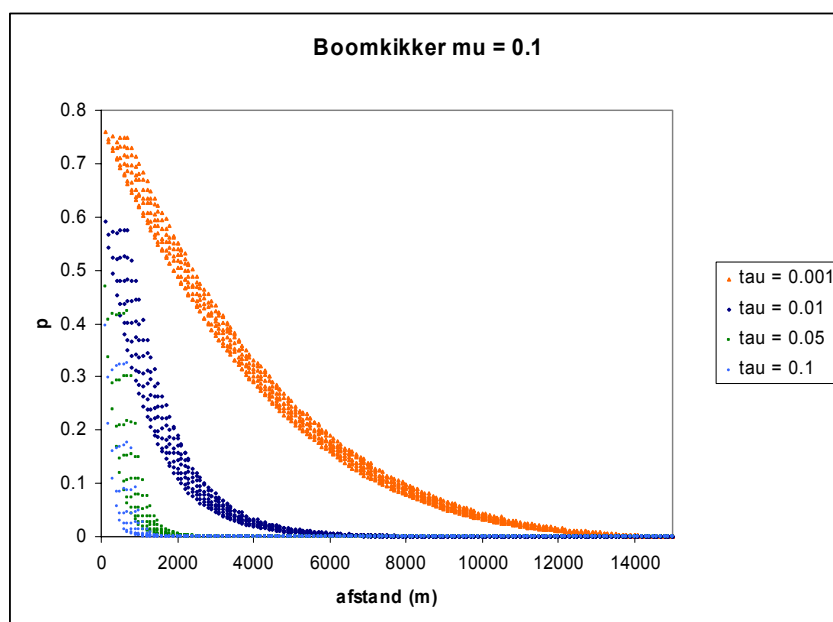
- de mate van gebondenheid aan de dispersiecorridor
- de kans op sterfte in de matrix.

Een sterk gestuurde soort zoals de Boomkikker heeft slechts een geringe kans om de dispersiecorridor te verlaten. Terwijl een Das weliswaar een voorkeur vertoont voor bepaalde habitattypen, maar omdat deze voorkeur minder sterk is zal de Das de dispersiecorridor vaker verlaten. Omdat weinig empirische data beschikbaar zijn over de mate van gebondenheid enerzijds en de kans op sterfte anderzijds, is een uitgebreide analyse uitgevoerd naar het effect op het functioneren van de corridor over een range van waarden.

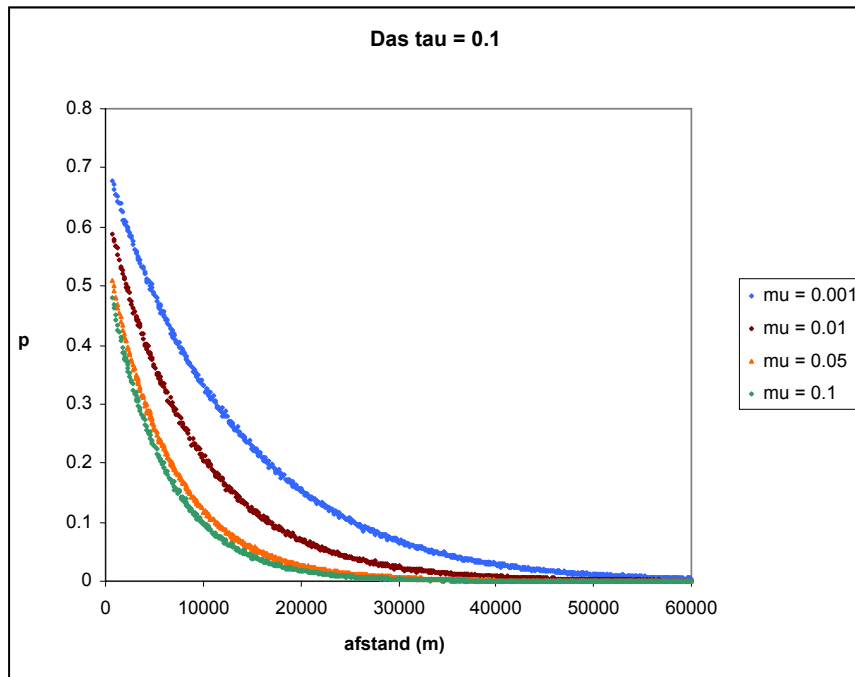
Figuur 18 geeft de kans voor de Boomkikker aan om een door een dispersiecorridor verbonden gebied te bereiken. Hierbij is de gebondenheid aan de corridor gevarieerd, terwijl de kans op sterfte in de matrix constant is gehouden op een hoge waarde ($\mu = 0.1$). Hoe groter de gebondenheid aan de corridor hoe effectiever de

Corridorverbinding. Kijkend naar een afstand van 2km, de afstand tussen twee sleutelgebieden van het basisontwerp (zie tabel 9) is er een grote kans om aan te komen: ca. 60% van de individuen komt aan. Deze kans neemt echter sterk af bij grotere uittreedkansen en is nagenoeg 0 bij een uittreedkans van 10% ($\tau = 0.1$) per tijdstap.

Figuur 19 geeft de kans voor de Das om een door een dispersiecorridor verbonden gebied te bereiken. Voor de Das zijn we uitgegaan van een grotere kans om de dispersiecorridor te verlaten. Deze is constant gehouden op 10% ($\tau = 0.1$) terwijl de sterfte in de matrix is gevarieerd. Voor de veel mobielere Das zijn de afgelegde afstanden veel groter dan voor de Boomkikker. Een gebied op 30 km afstand, de afstand tussen twee sleutelgebieden in het basisontwerp (zie tabel 9), wordt bij een sterftekans van 0.001 per stap door ongeveer 7% bereikt. Dit percentage neemt sterk af tot $< 0.1\%$ bij een kans op sterfte in de matrix van > 0.05 per dag. Hiermee wordt geïllustreerd dat voor een effectieve uitwisseling van de Das een deel van de dispersie via de matrix dient te verlopen en dat de sterfte in de matrix daarbij niet te hoog mag zijn.



Figuur 18. Invloed van de kans op het verlaten van de corridor (τ) per tijdstap op de kans om een leefgebied te bereiken bij een sterfte in de matrix (μ) van 0.1 per tijdstap voor het looppatroon van de Boomkikker. De bandbreedte in de resultaten wordt veroorzaakt doordat de simulaties gebaseerd zijn op een range van diameters (100 tot 1200 m) voor het leefgebied.



Figuur 19. Invloed van de sterftekans in de matrix per tijdstap (μ) op de kans een leefgebied te bereiken, bij een kans om de matrix te verlaten (τ) van 0.1 voor het looppatroon van de Das. De afgebeelde waarden zijn gebaseerd op een leefgebied diameter van 1200 m.

Voldoet het basisontwerp?

Het basisontwerp voor het ecoprofiel Boomkikker leidt, binnen bepaalde randvoorwaarden, tot een levensvatbare populatie met voldoende uitwisseling tussen de verbonden leefgebieden. De dispersie-effectiviteit wordt in belangrijke mate bepaald doordat de individuen in de dispersiecorridor blijven. In figuur 20 is de dispersie-effectiviteit van het basisontwerp weergegeven bij variatie in de kans om de corridor te verlaten (τ) en de kans op sterfte in de matrix (μ).

Realistische waarden van μ en τ voor de Boomkikker liggen waarschijnlijk bij een lage τ (<0.01) en een hoge μ (>0.001), met een dispersie-effectiviteit van ongeveer 8%. Een kleine toename van τ leidt in dit gebied van de figuur al tot een aanzienlijke afname in dispersie-effectiviteit. De dispersie-effectiviteit is een belangrijke maat voor het functioneren van de verbinding, zowel vanuit oogpunt van uitwisseling als van de daarvan afhankelijke levensvatbaarheid van de metapopulatie. Voor de Boomkikker hebben we de drempel in dispersie-effectiviteit, waaronder metapopulatie niet meer levensvatbaar is, niet expliciet vastgesteld. Wel blijkt een dispersie-effectiviteit van 2% een absolute drempel waaronder geen samenhangende metapopulatie meer kan bestaan. Dit betekent voor de Boomkikker dat de verbinding alleen functioneert wanneer de kans om de corridor te verlaten zeer gering is. De sterfte in de matrix heeft een zeer negatief effect op de dispersie-effectiviteit. Omdat de Boomkikker een dispersiehabitatspecialist is, is de neiging om in het voorkeurs habitat te blijven gelukkig ook groot.

Ook voor het basisontwerp voor het ecoprofiel Das geldt dat de configuratie een duurzame situatie op kan leveren (figuur 21). Realistische waarden van μ en τ voor de Das liggen waarschijnlijk bij een grote τ (>0.1) en niet al te grote μ , dus

aan de uiterst rechtse kant van figuur 21. Zelfs voor een relatief grote μ (>0.01), is de geschatte dispersie-effectiviteit voldoende voor een levensvatbare populatie. De relatief hoge dispersie-effectiviteit is deels te herleiden tot de grote kans om stapstenen te bereiken. Hier geldt de randvoorwaarde dat de sterfte in de matrix niet te hoog mag zijn. De Das staat voor een ecoprofiel dat matig is gebonden aan de dispersiecorridor. Dit betekent dat altijd een deel van de populatie door de matrix bij stapstenen en sleutelgebieden zal moeten aankomen. Een zeer onaantrekkelijke matrix zal te veel sterfte tot gevolg hebben, waardoor de verbinding niet langer functioneert.

Op basis van deze resultaten hebben we een aantal vuistregels voor Corridorverbindingen geformuleerd.

Sterk aan de dispersiecorridor gebonden soorten

De effectiviteit van de Corridorverbinding is zeer sterk afhankelijk van de geneigdheid van de soort om in de corridor te blijven. De connectiviteit gaat snel omlaag naarmate er meer verlies optreedt van individuen die de corridor verlaten om de vijandige matrix in te gaan. Modelberekeningen laten zien dat een kans om de corridor te verlaten van groter dan 1 % per stap, bij de gebruikte ruimtelijke schalen van verbindingszone en looppatroon, al leidt tot een te lage connectiviteit. Dit is enerzijds een soortspecifieke eigenschap. Anderzijds kan het vasthouden van dieren in de corridor worden bevorderd door het ontwerp van de dispersiecorridor zo aantrekkelijk mogelijk te maken. Dit betekent dat de corridor dient te bestaan uit het optimale dispersiehabitat van de soort en dat onderbrekingen in de corridor vermeden dienen te worden. Bij een onderbreking van de corridor zal altijd een deel van de individuen de dispersiecorridor niet meer terug vinden, waardoor de effectiviteit van de verbinding sterk afneemt.

Vuistregel: Voor dispersiehabitatspecialisten zoals het ecoprofiel Boomkikker voldoet het basisontwerp, mits de individuen in voldoende mate geneigd zijn in de dispersiecorridor te blijven. Dit kan worden bereikt wanneer de dispersiecorridor overeenkomt met het voorkeurs habitat van de soort.

Vuistregel: Dispersiehabitatspecialisten hebben een dispersiecorridor van het optimale dispersiehabitat nodig zonder onderbrekingen. Voor soorten met een grote kans op sterfte in de matrix is dit de enige effectieve verbinding.

Matig aan de dispersiecorridor gebonden soorten

Als soorten van nature toch een zekere neiging hebben om de dispersiecorridor te verlaten dan wordt de sterftetekans in de matrix zeer bepalend voor de effectiviteit van de verbinding. Bij een niet te hoge kans op sterfte in de matrix functioneert de verbinding nog steeds, omdat een deel van de dieren die door de matrix bewegen ook de stapstenen en sleutelgebieden zullen bereiken.

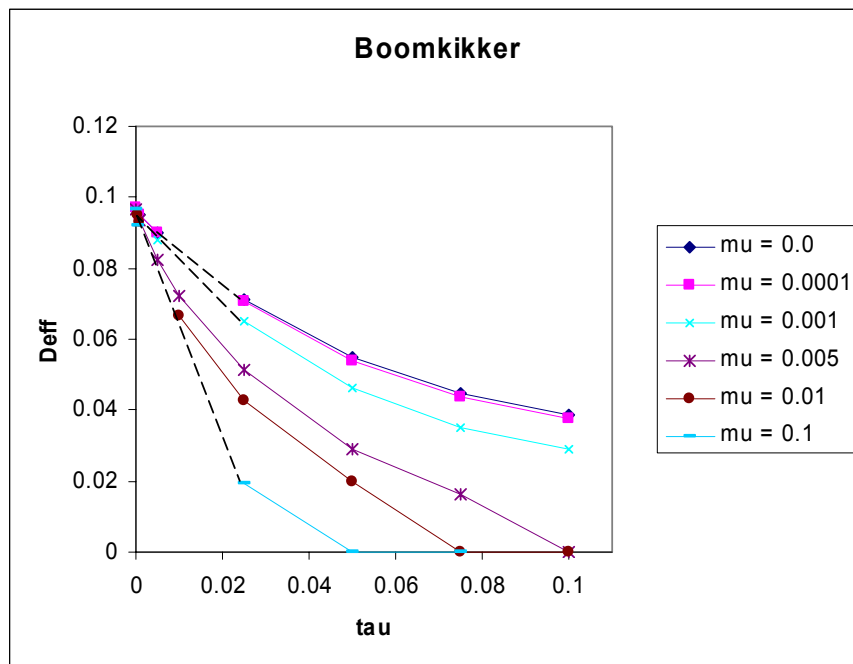
De dispersie-efficiëntie is echter altijd geringer dan bij een goede dispersiecorridor geleiding. Daarom zal de effectiviteit van de verbinding voor deze soorten ook toenemen naarmate de dispersiecorridor breder is, waardoor de kans om deze te verlaten geringer wordt.

Is de kans op sterfte in de matrix te hoog dan functioneert de verbinding niet meer. Het is belangrijk om de sterfte in de matrix zo gering mogelijk maken, bijvoorbeeld door voldoende groenblauwe dooradering in het agrarisch landschap en voorzieningen bij wegen.

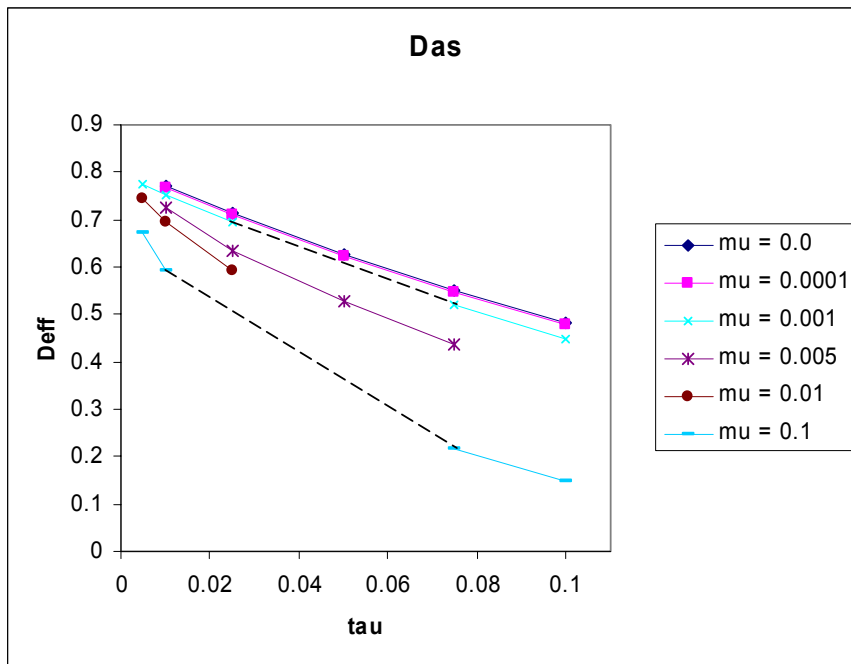
Vuistregel: voor matig aan de corridor gebonden soorten zoals het ecoprofiel Das voldoet het basisontwerp, mits het sterfte risico in het gebied rondom de dispersiecorridor laag is. Daarnaast zullen maatregelen die de aantrekkelijkheid van de dispersiecorridor voor deze soorten verhogen de effectiviteit verhogen.

Vuistregel: Het is belangrijk om de sterfte in de matrix te verlagen. Dit is de enige effectieve manier om soorten die van nature een zekere neiging hebben om de corridor te verlaten effectief te verbinden.

Vuistregel: Om de kans zo klein mogelijk te maken dat een soort de dispersiecorridor verlaat is een brede corridor aan te bevelen.



Figuur 20. Dispersie-effectiviteit (D_{eff}) van het basisontwerp van de Corridorverbinding voor het ecoprofiel Boomkikker wanneer wordt gevarieerd in de kans om per tijdstap de dispersiecorridor te verlaten (τ) en de kans op sterfte in de matrix (μ). Stippellijnen overbruggen de hiaten in de uitvoer data set (vanwege beperkingen in de toegepaste statistische modellen).



Figuur 21 Dispersie-effectiviteit (D_{eff}) van het basisonwerp van de Corridorverbinding voor het ecoprofiel Das wanneer wordt gevarieerd in de kans om per tijdstap de dispersiecorridor te verlaten (τ) en de kans op sterfte in de matrix (μ).

Stippellijnen overbruggen de hiaten in de uitvoer data set (vanwege beperkingen in de toegepaste statistische modellen).

6.3 Conclusies en aanbevelingen voor verbindingen

6.3.1 Zijn de ontwerpregels van het Handboek effectief?

Stapsteenverbinding

Op basis van de gevoeligheidsanalyse van de Stapsteenverbinding kan worden geconcludeerd dat de ontwerpregels van het Handboek Robuuste Verbindingen en de cd-rom TOVER voldoen. Dat wil zeggen dat de verbinding zorgt voor voldoende uitwisseling tussen de brongebieden en dat de verbinding ecologisch effectief is.

Corridorverbinding

Ook het basisonwerp van de Corridorverbinding voldoet. Er worden hier echter wel randvoorwaarden aan de kwaliteit van de dispersiecorridor en de kwaliteit van de matrix gesteld. Het blijkt dat de soorten die een dispersiecorridor nodig hebben in twee groepen verdeeld kunnen worden: de sterk aan de corridor gebonden soorten en de minder sterk gebonden soorten. De aanbevelingen voor deze soorten zijn voor een deel verschillend:

Voor dispersiehabitatspecialisten zoals het ecoprofiel Boomkikker voldoet het basisonwerp, mits de individuen in voldoende mate geneigd zijn in de dispersiecorridor te blijven. Dit kan worden bereikt wanneer de dispersiecorridor

overeenkomt met het voorkeurshabitat van de soort. Dispersiehabitatspecialisten hebben een dispersiecorridor van het optimale dispersiehabitat nodig zonder onderbrekingen. Voor soorten met een grote kans op sterfte in de matrix is dit de enige effectieve verbinding.

Voor matig aan de corridor gebonden soorten zoals het ecoprofiel Das voldoet het basisontwerp, mits het sterfte risico in het gebied rondom de dispersiecorridor laag is. Het is belangrijk om de sterfte in de matrix zo gering mogelijk maken, bijvoorbeeld door voldoende groenblauwe dooradering in het agrarisch landschap en voorzieningen bij wegen. Om de kans zo klein mogelijk te maken dat een soort de dispersiecorridor verlaat is een brede corridor aan te bevelen.

Overige verbindingen

Een Leefgebiedverbinding zal voor een dispersiehabitat specialist een effectieve verbinding opleveren omdat een soort voor uitwisseling het leefgebied niet hoeft te verlaten. Voor soorten met een zeer gering dispersievermogen is dit een effectieve maatregel, mits de habitatkwaliteit in de verbinding voldoende is.

Voor de extrapolatie van de resultaten naar de Robuuste Verbinding wordt verwezen naar hoofdstuk 7.

6.3.2 Hebben ontwerpers de vrijheid om van het basisontwerp af te wijken?

Op basis van de gevoeligheidsanalyse zijn de volgende vuistregels opgesteld, waarmee van het basisontwerp kan worden afgeweken zonder dat dit ten koste gaat van het ecologisch functioneren van de zone.

Variatie in oppervlakte

1. De totale oppervlakte leefgebied in de verbinding die wordt verdeeld over sleutelgebieden en stapstenen dient gelijk te zijn aan het basisontwerp.
2. Binnen deze randvoorwaarde kan de oppervlakte van de afzonderlijke gebieden wel worden gevarieerd.
3. Voor de sleutelgebieden is een afwijking van maximaal 10% acceptabel.
4. De flexibiliteit voor de stapstenen is groter. Er kan in de oppervlakte en de aantallen stapstenen worden gevarieerd (mits wordt voldaan aan de randvoorwaarde dat de totale oppervlakte leefgebied in de verbinding gelijk blijft).

Variatie in de afstanden

1. De afstand tussen de sleutelgebieden in de verbinding dient overeen te komen met het basisontwerp.
2. Binnen deze randvoorwaarde kan de afstand tussen de afzonderlijke gebieden wel worden gevarieerd.
3. Voor de sleutelgebieden is een afwijking van maximaal 10% acceptabel.
4. De stapstenen kunnen op vrije afstanden hiertussen worden geplaatst.

Variatie in de ruimtelijke configuratie

1. Variatie in de configuratie van de stapstenen en sleutelgebieden ten opzichte van een rechte lijn is toegestaan tot maximaal 15% van de afstand tussen Sleutelgebieden van het betreffende ecoprofiel.

7 Integratie van de resultaten en aanbevelingen voor de praktijk

7.1 Interactie tussen soorteigenschappen en de aard van het landschap

Uit het literatuuronderzoek komt naar voren dat een verbinding niet alleen de uitwisseling tussen leefgebieden bevordert, maar dat bovendien de kolonisatiekansen, de kans dat een gebied bezet is en de populatiedichtheden hoger zijn in verbonden leefgebieden. Hogere populatiedichtheden verminderen de kans op extinctie van een lokale populatie. Een hoge kolonisatiekans en een lage extinctiekans zijn beide belangrijk voor de overleving van soorten in netwerkpopulaties (metapopulaties). Hiermee is aangetoond dat verbindingen bijdragen aan de duurzame overleving van soorten in habitatnetwerken.

De resultaten uit hoofdstuk 2, 3 en 4 maken duidelijk dat veel soorten in meer of mindere mate gestuurd worden door de aard van het landschap. Bepaalde landschapselementen hebben de voorkeur terwijl andere landschapselementen worden vermeden. Door deze sturing is het mogelijk soorten door een vijandige matrix heen te geleiden door middel van een dispersiecorridor, die de stapstenen en de sleutelgebieden van een verbinding met elkaar verbindt: de zogenaamde Corridorverbinding.

De mate waarin soorten worden gestuurd is verschillend tussen soorten. Een positief effect van een dispersiecorridor is aangetoond voor uiteenlopende taxa: vlinders, zoogdieren, amfibieën, reptielen maar ook vogels en planten. In een experimentele studie op landschapsschaal (Tewksbury et al. 2002) is aangetoond dat een verbinding een positieve doorwerking heeft op meerdere trofische niveau's: evertebraten, planten en vogels. Een open verbinding door gesloten bos stimuleerde niet alleen de uitwisseling van vlinders en vogels maar ook de plant-dier interacties werden gestimuleerd. Planten in door een corridor verbonden plekken werden vaker bezocht door insecten, met een hogere kans op bestuiving tot gevolg. Vervolgens vond in verbonden plekken meer uitwisseling van zaden door vogels plaats tussen de leefgebieden, wat een positief effect heeft op de verspreiding van planten.

Soortspecifieke eigenschappen spelen een rol, waardoor in hetzelfde landschap de ene soort sterk afhankelijk is van een dispersiecorridor terwijl een andere soort geen dispersiecorridor nodig heeft. De interactie tussen soorteigenschappen en de eigenschappen van het landschap bepaalt of een soort gebaat is bij een dispersiecorridor (figuur 22). Een algemene vuistregel is dat naarmate het landschap in de matrix sterker afwijkt van het optimale bewegingslandschap van een soort een dispersiecorridor noodzakelijk is. Voor sterk gespecialiseerde soorten, die maar een beperkte range van habitattypen accepteren, wordt dit punt snel bereikt. Deze soorten zullen in bijna alle cultuurlandschappen een dispersiecorridor nodig hebben. Naarmate de matrix intensiever wordt gebruikt zal de ruimtelijke samenhang verminderen voor een grotere groep soorten. In sterk verstedelijkte gebieden en intensieve agrarische gebieden met weinig groenblauwe dooradering, zijn daarom

dispersiecorridors voor een grotere groep soorten noodzakelijk (de verticale as in figuur 22). Naarmate de matrix vijandiger wordt zal een grotere groep soorten niet langer geneigd zijn de matrix in te gaan. Daarnaast zal de sterfte in de matrix toenemen, door het ontbreken van voedsel en schuilgelegenheden.

Ook de mate van versnippering van het leefgebied bepaalt wanneer een soort gebaat is bij een dispersiecorridor (de horizontale as in figuur 22). De mate van uitwisseling tussen leefgebieden is afhankelijk van de afstand tussen leefgebieden in relatie tot het dispersievermogen van de soort en de grootte van de populaties. Bij toenemende versnippering zal de succesvolle uitwisseling steeds verder afnemen, de sturende werking van een dispersiecorridor kan dan de fractie van de dieren die daadwerkelijk aankomt in een ander leefgebied doen toenemen. Dit komt enerzijds door de sturende werking van een dispersiecorridor, waardoor dieren in de goede richting worden geleid en anderzijds doordat de sterfte gedurende dispersie in een corridor minder groot is, dan in de matrix.

De dispersiehabitat specialisten zijn sterk afhankelijk van een dispersiecorridor en hebben bij een geringe versnippering van hun leefgebied en in weinig intensief gebruikte landschappen al een Corridorverbinding nodig (het lichtpaarse vlak in figuur 22).

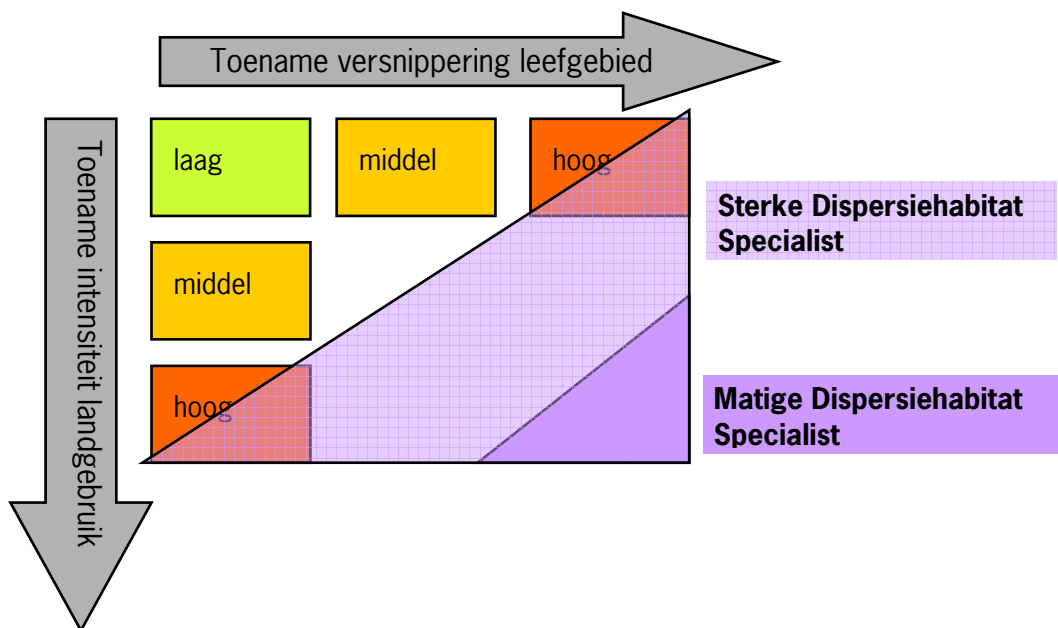
De matige dispersiehabitat specialisten, vertonen wel een voorkeur voor bepaalde habitattypen maar deze is niet absoluut. Deze soorten hebben alleen bij het overbruggen van grotere afstanden in relatie tot hun dispersievermogen, en in intensiever gebruikte landschappen een Corridorverbinding nodig (het donkerpaarse vlak in figuur 22). Omdat de leefgebieden vaak sterk versnipperd zijn en onze agrarische gebieden relatief intensief gebruikt zijn en in toenemende mate verstedelijken, is dit in grote delen van Nederland het geval.

Uit de modelsimulaties van hoofdstuk 6 blijkt dat voor de matig gestuurde soorten niet alleen een dispersiecorridor belangrijk is, maar dat ook de sterfte in de matrix niet te hoog mag zijn. Een matrix met voldoende groenblauwe dooradering en voorzieningen bij infrastructurele barrières is nodig om ervoor te zorgen dat een deel van de dieren die de dispersiecorridor verlaten alsnog via de matrix een nieuw leefgebied bereikt.

Voor de dispersiehabitat generalisten geldt dat zij niet worden gestuurd door bepaalde habitattypen. Deze soorten hebben over het algemeen geen dispersiecorridor nodig en zal een Stapsteenverbinding zal voldoende zijn. Echter wanneer het om grondgebonden soorten gaat zal ook voor deze groep een punt worden bereikt waarin de matrix niet langer doorlaatbaar is, bijvoorbeeld in sterk verstedelijkte gebieden.

In een modelstudie van Hudgens & Haddad (2003) is onderzocht wanneer verbindingzones nuttig zijn. In deze studie wordt eveneens geconcludeerd dat de interactie tussen soorteigenschappen en landschapskarakteristieken bepalend is voor het nut en noodzaak van verbindingen. Het positieve effect van een dispersiecorridor op de overleving van de soort neemt toe:

- naarmate de kans op sterfte in de dispersiecorridor laag is vergeleken met de matrix,
- er een sterke gebondenheid is aan de dispersiecorridor
- naarmate de afstand tussen de leefgebieden toeneemt.



Figuur 22. De afhankelijkheid van een soort aan een Corridorverbinding is een interactie tussen soortspecifieke eigenschappen en de eigenschappen van het landschap. Een sterk aan bepaalde landschapselementen gebonden soort, een zogenaamde dispersiehabitat specialist, zal in veel landschappen een dispersiecorridor nodig hebben om een effectieve uitwisseling van individuen tussen leefgebieden mogelijk te maken. Naarmate de versnippering en de intensiteit van het landgebruik verder toenemen zullen ook minder uitgesproken dispersiehabitat specialisten een dispersiecorridor nodig hebben.

→ Eigenschappen landschap ↓ Eigenschappen soort	Leefgebied: matig versnipperd Matrix: landgebruik matig intensief	Leefgebied: sterk versnipperd Matrix: landgebruik zeer intensief	Voorbeelden soorten
	Corridorverbinding	Leefgebiedverbinding	
Dispersiehabitat specialisten			Boomkikker Hazelmuis
Gematigde dispersiehabitat specialisten	Stapsteenverbinding gecombineerd met groen-blauwe dooradering in de matrix	Corridorverbinding gecombineerd met groen-blauwe dooradering in de matrix	Das Bruine kikker Bosmuis
Dispersiehabitat generalisten	Stapsteenverbinding	Stapsteenverbinding	Roerdomp Boomklever

Figuur 23 De relatie tussen soorteigenschappen en de eigenschappen van het landschap bepaalt welke voorzieningen er nodig zijn voor de uitwisseling tussen leefgebieden.

7.2 Generalisatie naar ecoprofielen en type verbindingen

Onderzoek naar het gedrag van soorten gedurende dispersie is arbeidsintensief en noodgedwongen soortspecifiek en landschapsspecifiek. Het is onmogelijk om alle soorten (en interacties tussen soorten) in landschappen die verschillen in mate van versnippering en intensiteit van gebruik te onderzoeken. Een belangrijke stap naar een effectieve natuurbescherming is daarom de integratie van deze specifieke kennis, naar generieke aanbevelingen voor verbindingen, gezien de eigenschappen van soorten en de aard van het landschap. Het ecoprofiel-systeem uit het Handboek Robuuste Verbindingen is een voorbeeld van een dergelijke integratie. In dit hoofdstuk wordt het systeem van ecoprofielen een stap verder gedifferentieerd door de verschillende mate van sturing van het landschap die voor afzonderlijke soorten zijn gevonden hierin te verwerken.

Op basis van de mate waarin soorten afhankelijk zijn van een dispersiecorridor kunnen 3 typen ecoprofielen worden onderscheiden. De relatie tussen soorteigenschappen, de aard van het landschap en de optimale verbinding is samengevat in figuur 23.

- *Groep 1 Dispersiehabitat specialisten: strikt gebonden aan een dispersiecorridor*

De ecoprofielen van deze groep zijn sterk afhankelijk van een dispersiecorridor. De dispersiebewegingen worden sterk gestuurd door de aard van het tussenliggende landschap (de matrix). Sommige habitattypen hebben een hoge doorlaatbaarheid, terwijl andere habitattypen een sterke barrière vormen. De dispersie wordt sterk gereduceerd wanneer geen verbindende elementen aanwezig zijn. Voor deze groep zijn verbindingen met een ononderbroken dispersiecorridor van het voorkeurshabitat tussen de stapstenen en de sleutelgebieden, de zogenaamde *Corridorverbinding*, essentieel voor duurzame overleving in habitatnetwerken. Wanneer het habitat zeer sterk versnipperd is of de matrix zeer vijandig is de *Leefgebiedverbinding* de enige effectieve mogelijkheid voor uitwisseling. (zie Kader 1 voor een beschrijving van de Corridorverbinding en de Leefgebiedverbinding).

Voorbeelden uit deze groep zijn de boomkikker die een sterke voorkeur heeft voor opgaande begroeiing en akkers vermijdt; de hazelmuis die een onderbreking van de houtwal van enkele meters nog nauwelijks oversteekt en het Koevinkje waarvoor gesloten bos een barrière vormt (zie hoofdstuk 2).

Groep 2 Matige dispersiehabitat specialisten: dispersiecorridor nodig in combinatie met groenblauwe dooradering in de matrix.

Dit zijn ecoprofielen met minder uitgesproken voorkeuren, die zich door een breder scala van habitattypen bewegen. Het is niet aannemelijk dat zonder dispersiecorridor het agrarische gebied een absolute barrière zal zijn voor deze soorten. Echter de uitwisseling van dieren in een verbinding waar de stapstenen en sleutelgebieden verbonden zijn door een dispersiecorridor zal altijd groter zijn omdat de dieren door deze voorkeur als het ware naar de geschikte leefgebieden heengeleid worden. Omdat deze soorten altijd een kans lopen om de dispersiecorridor te verlaten is het belangrijk dat de sterfte in de matrix beperkt blijft, zodat ook dieren die door de matrix bewegen een kans hebben om nieuw leefgebied te bereiken. Een goede

doorlaatbaarheid van de matrix kan bereikt worden wanneer natuurlijke elementen voor voldoende voedsel en schuilgelegenheden zorgen, de zogenaamde groenblauwe dooradering (Opdam et al. 2000). In feite hebben deze soorten twee strategieën en profiteren daarom zowel van een Corridorverbinding als van een Stapsteenverbinding, mits de sterfte in de matrix beperkt blijft (zie Kader 1 voor een beschrijving van de Stapsteenverbinding). Naarmate het landgebruik in de matrix intensiever wordt is een Corridorverbinding nodig omdat daarmee de efficiëntie van de uitwisseling altijd groter is omdat de dieren in de goede richting worden geleid en de sterfte gedurende dispersie geringer is. Echter omdat deze soorten altijd voor een deel de corridor zullen verlaten dient dit gecombineerd te worden met een matrix met voldoende groenblauwe dooradering.

Voorbeelden uit deze groep zijn de bosmuis (zie hoofdstuk 3) en de bruine kikker (zie hoofdstuk 4), maar bijvoorbeeld ook het oranje zandoogje en de kleine karekiet (zie hoofdstuk 2). Opvallend is dat zowel voor de bosmuis als voor de bruine kikker is aangetoond dat de jonge dieren open agrarisch gebied sterker vermijden dan volwassen dieren. De jonge dieren hebben dus meer baat bij een dispersiecorridor dan de volwassen dieren. Omdat de jonge dieren het belangrijkste zijn voor het koloniseren van nieuwe leefgebieden dient met name rekening gehouden te worden met het gedrag van deze groep gedurende dispersie.

Groep 3 Dispersiehabitat generalisten: geen dispersiecorridor nodig

De dispersie wordt niet gestuurd door de aard van het tussenliggende landschap (de matrix). Deze soorten hebben geen dispersiecorridor nodig voor de uitwisseling tussen leefgebieden. Bij afstanden tussen leefgebieden die het dispersievermogen overschrijdt hebben deze soorten een Stapsteenverbinding nodig. Echter ook hier geldt dat de sterfte in de matrix een effectieve uitwisseling niet onmogelijk moet maken.

Voorbeelden zijn vele vogels zoals de Roerdomp en de Boomklever (hoofdstuk 6) en bijvoorbeeld een mobiele vlinder als het dambordje (hoofdstuk 2).

7.3 Voldoen de ontwerpregels van het Handboek Robuuste Verbindingen?

De gevoeligheidsanalyse (hoofdstuk 6) heeft laten zien dat de ontwerpregels uit het handboek Robuuste Verbindingen voldoen. De verbinding zorgt voor voldoende uitwisseling tussen de brongebieden, waardoor een duurzaam netwerk van leefgebieden ontstaat.

7.3.1 De Stapsteenverbinding

De Stapsteenverbinding is geschikt voor ecoprofielen die niet gestuurd worden door het tussenliggende landschap. Dit geldt voor de meeste vogels, de mobielere vliegende insecten en planten met een groot dispersievermogen. Voor deze groep geldt dat een Stapsteenverbinding nodig is, wanneer de afstanden tussen leefgebieden het dispersievermogen van de soort overschrijden. Hierbij is de aard van de matrix

niet belangrijk en er is dan ook geen dispersiecorridor nodig. De gevoeligheidsanalyse (hoofdstuk 6) heeft aangetoond dat de ontwerpregels van het Handboek Robuuste Verbindingen voor dit type verbinding voldoen. De verbinding is ecologisch effectief en zorgt voor voldoende uitwisseling tussen de brongebieden, waardoor een duurzaam netwerk van leefgebieden ontstaat.

7.3.2 De Corridorverbinding

Op basis van de resultaten dient bij de Corridorverbinding onderscheid gemaakt te worden tussen: sterk gestuurde soorten (dispersiehabitat specialisten) en matig gestuurde soorten. Dit vraagt om een verdere uitwerking van het ecoprofielensysteem uit het Handboek Robuuste Verbindingen.

Dispersiehabitat specialisten hebben een brede ononderbroken dispersiecorridor nodig

De modelsimulaties voor de Corridorverbinding laten zien hoe de interactie tussen de mate waarin een soort gestuurd wordt door de dispersiecorridor en de aard van de vijandigheid van de matrix, zeer belangrijk zijn voor het succes van dit type verbinding. In feite is een Corridorverbinding voor dispersiehabitat specialisten een zeer effectieve en efficiënte methode om de uitwisseling tussen leefgebieden te bevorderen. Echter de gevoeligheidsanalyse laat zien dat slechts bij een kleine kans om de dispersiecorridor te verlaten, gecombineerd met een kans op sterfte in de matrix, de uitwisseling tussen leefgebieden stagneert. In de praktijk zullen er weinig soorten zijn die absoluut gebonden zijn aan de dispersiecorridor, zelfs voor dispersiehabitat specialisten geldt dat ze altijd een kleine kans hebben om de corridor te verlaten. Het succes van de Corridorverbinding hangt dan dus af van hoe goed de corridor de soort weet ‘vast te houden’. Je zou kunnen zeggen dat voor dit type soorten een sterk contrast tussen de corridor en de matrix gunstig is, omdat dit de kans om de corridor te verlaten minimaliseert. Dit betekent een zeer aantrekkelijke corridor grenzend aan een onaantrekkelijke matrix. Ook een brede dispersiecorridor is gunstig omdat dit het aantal confrontaties met de rand van de corridor vermindert, zodat ook de kans om de corridor te verlaten zal verminderen. Ook wordt de effectiviteit bevorderd door de corridor niet te lang te maken voordat een nieuw leefgebied (stapsteen of sleutelgebied) wordt bereikt. Dispersiehabitat specialisten zijn zeer gevoelig voor onderbrekingen in de corridor. Bij een onderbreking stagneert de dispersie, omdat soorten niet geneigd zijn de dispersiecorridor te verlaten. Als ze dit toch doen en ze komen in de matrix terecht, dan neemt de kans op sterfte toe. Bovendien gaat bij een onderbreking al snel het sturende effect van de dispersiecorridor verloren, wanneer de corridor niet opnieuw wordt gevonden.

Gematigde dispersiehabitatspecialisten hebben een dispersiecorridor gecombineerd met voldoende groenblauwe dooradering in de matrix nodig.

Voor soorten die niet absoluut gebonden zijn aan de dispersiecorridor maar er wel van profiteren, de zogenaamde gematigde dispersiehabitat specialisten, zoals de das geldt dat de matrix juist niet te vijandig moet zijn. Deze groep wordt wel degelijk gestuurd door een dispersiecorridor, wat de uitwisseling tussen leefgebieden zal bevorderen. Daarnaast zal echter een deel van de individuen de corridor verlaten, het

is dan van belang dat deze dieren door sterfte in de matrix niet verloren gaan voor de populatie. Voor deze groep dient daarom de sterfte in de matrix zo laag mogelijk te blijven. Een dispersiecorridor dient dan geflankeerd te worden door een landschapszone met voldoende natuurlijke elementen, zogenaamde groenblauwe dooradering. Groenblauwe dooradering zorgt dat er voldoende voedsel en schuilgelegenheden in de matrix aanwezig zijn.

7.3.3 De Leefgebiedverbinding

De resultaten voor een Leefgebiedverbinding zijn goed vergelijkbaar met de Corridorverbinding. De Leefgebiedverbinding is functioneel gezien een variant op een Corridorverbinding. Dit type verbinding is zeer geschikt voor dispersiehabitat specialisten, vooral als met de verbinding grote afstanden afgelegd dienen te worden, in verhouding tot het dispersievermogen van de soort. De corridor is optimaal aantrekkelijk omdat deze door de soort als geschikt reproductiehabitat wordt herkend. Dit zal de neiging om in de corridor te blijven vergroten. De reproductie van nakomelingen vormt een extra bron van dispersers, die bijdragen aan de uitwisseling tussen leefgebieden. Om voldoende habitatkwaliteit in de verbinding te realiseren, zal deze verbinding in veel gevallen wat breder zijn, wat tevens de kans om de verbinding te verlaten vermindert. Een onderbreking van de Leefgebiedverbinding gaat, in nog sterkere mate als bij de Corridorverbinding, ten koste van de effectiviteit. Bij een onderbreking stagneert de dispersie, omdat soorten niet geneigd zijn de dispersiecorridor te verlaten. In het geval van een Leefgebiedverbinding voor vissen is geen enkele onderbreking mogelijk.

7.4 Vrijheid om van het ontwerp af te wijken?

De ontwerper heeft bij de vormgeving van de verbinding enige bewegingsvrijheid wat betreft de grootte en de ligging van de stapstenen en de sleutelgebieden. Deze bewegingsvrijheid geldt voor de stapstenen en sleutelgebieden in de Stapsteenverbinding, de Corridorverbinding en de Leefgebiedverbinding.

Variatie in oppervlakte

1. De totale oppervlakte leefgebied in de verbinding die wordt verdeeld over sleutelgebieden en stapstenen dient gelijk te zijn aan het basisontwerp.
2. Binnen deze randvoorwaarde kan de oppervlakte van de afzonderlijke gebieden wel worden gevarieerd.
3. Voor de sleutelgebieden is een afwijking van maximaal 10% acceptabel.
4. De flexibiliteit voor de stapstenen is groter. Er kan in de oppervlakte en de aantallen stapstenen worden gevarieerd (mits wordt voldaan aan de randvoorwaarde dat de totale oppervlakte leefgebied in de verbinding gelijk blijft).

Variatie in de afstanden

5. De afstand tussen de sleutelgebieden in de verbinding dient overeen te komen met het basisontwerp.
6. Binnen deze randvoorwaarde kan de afstand tussen de afzonderlijke gebieden wel worden gevarieerd.
7. Voor de sleutelgebieden is een afwijking van maximaal 10% acceptabel.
8. De stapstenen kunnen op vrije afstanden hiertussen worden geplaatst.

Variatie in de ruimtelijke configuratie

9. Variatie in de configuratie van de stapstenen en sleutelgebieden ten opzichte van een rechte lijn is toegestaan tot maximaal 15% van de afstand tussen Sleutelgebieden van het betreffende ecoprofiel.

7.5 Consequenties voor de Robuuste Verbindingen

Wat hebben de resultaten over de effectiviteit van de drie typen ecoprofiel verbindingen nu voor consequenties voor de Robuuste Verbinding? Een Robuuste Verbinding is immers een optelsom van de afzonderlijke ecoprofielen, waarvoor de verbinding is bestemd. In deze optelsom bepalen de ecoprofielen met het geringste dispersievermogen de afstanden tussen de knopen, terwijl het ecoprofiel met de grootste oppervlaktebehoefte de grootte van de schakels bepaalt (zie Kader 1). De gevoeligheidsanalyse heeft laten zien dat de ontwerpregels voor de ecoprofielverbindingen voldoen. Omdat het ontwerp van een Robuuste Verbinding gebaseerd is op deze ecoprofielen, kan op basis van deze resultaten worden geconcludeerd dat ook de ontwerpregels voor een Robuuste Verbinding zullen voldoen. Op basis van de resultaten van de ecoprofielverbindingen kunnen een aantal vuistregels voor de Robuuste Verbindingen worden geformuleerd.

De knopen van de Robuuste Verbinding

De aanbevelingen die gelden voor de afstand en grootte van de sleutelgebieden kunnen worden geëxtrapoleerd naar de knopen.

- De grootte van de knopen wordt bepaald door het ecoprofiel met de grootste oppervlakte behoefte. Kijkend naar de resultaten van de gevoeligheidsanalyse mag de oppervlakte van de knopen 10% variëren ten opzichte van de ontwerpregels, mits de totale oppervlakte van de knopen gelijk blijft.
- De afstand tussen de knopen wordt bepaald door het ecoprofiel met het geringste dispersievermogen. Ook voor de afstanden tussen de knopen geldt dat deze enigszins gevarieerd kunnen worden. Kijkend naar de resultaten van de gevoeligheidsanalyse mag de afstand tussen de knopen maximaal 10% afwijken van het basisontwerp. Ook hier geldt dat de totale afstand tussen de knopen gemiddeld gezien gelijk dient te blijven: wanneer ergens de afstand wordt opgerekt dient dit elders weer gecompenseerd te worden.

De schakels van de Robuuste Verbinding

De resultaten van de gevoeligheidsanalyse van de Corridorverbinding kunnen worden geëxtrapoleerd naar de schakels van de Robuuste Verbinding.

Uit het optimaal functioneren van de Corridorverbinding kwamen twee dispersie strategieën naar voren afhankelijk van het type ecoprofiel: de strikte dispersiehabitat specialist en de gematigde dispersiehabitat specialist. Een Robuuste Verbinding zal in veel gevallen voor beide typen geschikt dienen te zijn. Om aan de inrichtingseisen voor beide groepen tegemoet te komen zijn de volgende vuistregels belangrijk.

- Om tegemoet te komen aan de dispersiehabitat specialist dient een schakel niet onderbroken te worden. Een onderbreking in de schakel, vormt al snel de zwakste schakel in de verbinding, waarmee het functioneren van de verbinding voor dispersiehabitat specialisten verloren gaat.
- Ook geldt dat hoe breder de schakel is, hoe minder verlies van individuen aan de matrix optreedt. Voor de ecoprofielen met een gering dispersievermogen zal over het algemeen een schakel vele malen breder zijn dan de dispersiecorridor voor een afzonderlijk ecoprofiel. Bovendien zal bij de hogere ambitieniveaus de schakel vaak uit aaneengesloten leefgebied bestaan. Dit is gunstig voor het functioneren van de Robuuste Verbinding, omdat dit de kans om in de matrix terecht te komen vermindert.
- Voor de gematigde dispersiehabitat specialisten geldt dat de omgeving van de Robuuste Verbinding niet te onaantrekkelijk mag zijn. Dit geldt in sterkere mate voor de mobielere ecoprofielen, omdat voor deze soorten de schakel nooit breed genoeg zal zijn om regelmatige confrontaties met de matrix te vermijden. Wanneer de sterfte in de matrix voor deze groep beperkt kan worden, door een landschap met voldoende groenblauwe dooradering grenzend aan de schakel, dan zal een deel van de dispersie door de matrix kunnen verlopen.
- In feite dient hier een optimalisatie bereikt te worden tussen de inrichtingseisen van strikte dispersiehabitat specialisten en de soorten die niet strikt gebonden zijn aan de corridor. Een brede schakel zonder onderbrekingen ingebed in een landschap met voldoende groenblauwe dooradering voldoet het beste aan deze twee strategieën. Dit vraagt echter nog wel om een nadere uitwerking om inzicht te krijgen in de optimale combinatie van deze strategieën.
- Op basis van de onderzoekresultaten is het niet mogelijk uitspraken te doen over variatie in de breedte van de schakels in de Robuuste Verbinding. De soort met de breedste eisen ten aanzien van de dispersiecorridor is bepalend voor de breedte van de gehele schakel.

7.6 Nadere Onderzoeksvragen

Op basis van het onderzoek blijkt dat de soorten die gestuurd worden door het landschap in twee groepen opgedeeld dienen te worden: de strikte dispersiehabitat specialisten en de matige dispersiehabitat specialisten. Deze groepen hebben een verschillend ontwerp van de verbinding en de aangrenzende matrix nodig. Dit vraagt om een nadere uitwerking van de Corridorverbinding uit het Handboek Robuuste Verbindingen. Dit leidt tot de volgende onderzoeksvragen.

1. Welke soorten uit het ecoprofielsysteem behoren tot de strikte en welke tot de matige dispersiehabitat specialisten?

2. Wat is de optimale inrichting van de matrix voor matig gestuurde soorten? Kwantificeren van de benodigde hoeveelheid groenblauwe dooradering.
3. Hoe zijn de inrichtingseisen van sterk en matig gestuurde soorten het best te combineren, bijvoorbeeld in een Robuuste Verbinding?
4. Onderzoek naar de optimale inrichting van verbindingen in stedelijk gebied waar contrast tussen verbinding en matrix sterker is als in agrarisch gebied. Het onderzoek naar de sturing van landschapselementen heeft zich tot nu toe echter voornamelijk afgespeeld in agrarische gebieden en bosgebieden
5. Op basis van de onderzoekresultaten is het niet mogelijk uitspraken te doen over de breedte van de schakels in de Robuuste Verbinding. De breedte van de schakel wordt in veel gevallen bepaald door het edelhert en bedraagt dan 1000m. Het verdient aanbeveling om met soortexperts na te gaan in hoeverre het ontwerp van de schakel flexibiliteit toelaat om daarmee de inpassing in het landschap beter mogelijk te maken.
6. Het monitoren in het veld van gebruik van de verbinding en de bezettingsgraad van verbonden leefgebieden blijft een belangrijke toets van de effectiviteit (zie aanbevelingen in het rapport monitoring effectiviteit van verbindingzones; Vos en Smulders 2004).

Literatuur

- Aars, J., en Ims, R. A. 1999. The effect of habitat corridors on rates of transfer and inbreeding between vole demes. *Ecology* 80:1648-1655.
- Andreassen, H. P., Halle, S., en Ims, R. A. 1996a. Optimal width of movement corridors for root voles: Not too narrow and not too wide. *Journal of Applied Ecology* 33(1): 63-70.
- Andreassen, H. P., Ims, R. A., en Steinset, O. 1996b. Discontinuous habitat corridors: Effects on male root vole movements. *Journal of Applied Ecology* 33:555-560.
- Apeldoorn, R. C. van, Celada, C., en Nieuwenhuizen, W. 1992a. Distribution and dynamics of the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in a landscape with fragmented habitat. *Landscape Ecology* 9:227-235.
- Apeldoorn, R. C. van, Oostenbrink, W. T., van Winden, A., en van der Zee, F. F. 1992b. Effects of habitat fragmentation on the bank vole, (*Clethrionomys glareolus*), in an agricultural landscape. *Oikos* 65: 265-274.
- Baguette, M., Petit, S., en Queva, F. 2000. Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation. *Journal of Applied Ecology* 37:100-108.
- Beentjes, R. A., en Koopman, J. C. M. 2000. Kloppende aders; een impuls aan de realisatie van Ecologische Verbindingszones in Nederland. Projectgroep Ecologische Verbindingszones.
- Beier, P. 1995. Dispersal of juvenile cougars in fragmented habitat. *Journal of Wildlife Management* 59(2): 228-237.
- Bennett, A. F. 1999. Linkages in the Landscape. The World Conservation Union (IUCN) Forest Conservation Programme, Gland, Switzerland and Cambridge, United Kingdom.
- Bergers, P., en La Haye, M. 2000. Kleine zoogdieren betrouwbaarder en efficiënter inventariseren. *De Levende Natuur*: 52-57.
- Berven, K. A., en Grudzien, T. A. 1990. Dispersal in the Wood frog (*Rana sylvatica*): implications for genetic population structure. *Evolution* 44:2047-2056.
- Bosschieter, L., en Goedhart, P. W. in druk. Gap crossing decisions by reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) in agricultural landscapes. *Landscape Ecology*.
- Bosschieter, L., en Goedhart, P. W. submitted. Estimation of dispersal of the great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) in a fragmented landscape.
- Bowne, D., en Bowers, M. 2004. Interpatch movements in spatially structured populations: a literature review. *Landscape Ecology* 19:1-20.
- Bright, P. W. 1998. Behaviour of specialist species in habitat corridors: arboreal dormice avoid corridor gaps. *Animal Behaviour* 56:1485-1490.
- Bright, P. W., en Morris, P. A. 1996. Why are dormice rare? A case study in conservation biology. *Mammal Review* 26.
- Broekmeyer, M., en Steingröver, E. 2001. Handboek Robuuste Verbindingen, ecologische randvoorwaarden (editors). Alterra, Wageningen.

- Bulger, J. B., Scott, J. N. J., en Seymour, R. B. 2003. Terrestrial activity and conservation of adult California red-legged frogs *Rana draytonii* in coastal forests and grasslands. *Biological Conservation* 110:85-95.
- Celada, C., Bogliani, G., en Gariboldi, A. 1994. Occupancy of isolated woodlots by the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in Italy. *Biological Conservation* 69:177-183.
- Chardon, J. P., Adriaensen, F., en Matthysen, E. 2003. Incorporating landscape elements into a connectivity measure: a case study for the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.). *Landscape Ecology* 18:561-573.
- Coffman, C. J., Nichols, J. D., en Pollock, K. H. 2001. Population dynamics of *Microtus pennsylvanicus* in corridor-linked patches. *Oikos* 93:3-21.
- Conradt, L., Bodsworth, E. J., Roper, T. J., en Thomas, C. D. 2000. Non-random dispersal in the butterfly *Maniola jurtina*: implications for metapopulation models. *Proc. R. Lond. Bulletin* 267:1505-1510.
- Conradt, L., Roper, T. J., en Thomas, C. D. 2001. Dispersal behavior of individuals in metapopulations of two British butterflies. *Oikos* 95:416-424.
- Davis-Brown, R., en Wolff, J. O. 2000. Age and sex-specific responses of the gray-tailed vole, *Microtus canicaudus*, to connected and unconnected habitat patches. *Can J Zool* 78:864-870.
- Desrochers, A., en Hannon, S. J. 1997. Gap crossing decisions by forest songbirds during the post-fledging period. *Conservation Biology* 11:1204-1210.
- Dover, J. W., en Fry, G. 2001. Experimental simulation of some visible and physical components of a hedge and the effects on butterfly behaviour in an agricultural landscape. *Entomo. Exp. Appl.* 100:221-233.
- Fernandez, F. A. S., Evans, P. R., en Dunstone, N. 1994. Local variation in rodent communities of Sitka spruce plantations : the interplay of succesional stage and site-specific habitat parameters. *Ecography* 17:305-313.
- Fitzgibbon, C. D. 1997. Small mammals in farm woodlands: the effect of habitat, isolation and surrounding landuse patterns. *Journal of Applied Ecology* 34:530-539.
- Foppen, R., Ter Braak, C. J. F., Verboom, J., en Reijnen, M. J. S. M. 1999. Dutch Sedge Warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) and West-African rainfall: empirical data and simulation modelling show low population resilience in fragmented marshlands. *Ardea* 87:113-127.
- Forman, R. T. T., en Godron, M. 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley and Sons: New York.
- Gill, D. E. 1978. The metapopulation ecology of the red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens* (Rafinesque). *Ecological Monographs* 48:145-166.
- Haddad, N. M. 1999a. Corridor and distance effects on interpatch movements: a landscape experiment with butterflies. *Ecological Applications* 9:612-622.
- Haddad, N. M. 1999b. Corridor use predicted from behavior at habitat boundaries. *The American Naturalist* 153:215-227.
- Haddad, N. M., en Baum, K. A. 1999. An experimental test of corridor effects on butterfly densities. *Ecological Applications* 9:623-633.
- Hitchings, S. P., en Beebe, T. J. C. 1997. Genetic substructuring as a result of barriers to gene flow in urban *Rana temporaria* (common frog) populations: implications for biodiversity conservation. *Heredity* 79:117-127.

- Hudgens, B., en Haddad, N. 2003. Predicting which species will benefit from corridors in fragmented landscapes from population growth models. *The American Midland Naturalist* 161:808-820.
- Jehle, R., en Arntzen, J. W. 2000. Post-breeding migrations of newts (*Triturus cristatus* and *T. marmoratus*) with contrasting ecological requirements. *Journal of Zoology* 251: 297-306.
- Joly, P., Miaud, C., Lehmann, A., en Grolet, O. 2001. Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. *Conservation Biology*: 239-248 15:239-248.
- Kozakiewicz, M. 1993. Habitat isolation and ecological barriers - the effect on small mammal populations and communities. *Acta Theriologica* 38:1-30.
- Lange, R., Twisk, P., Winden, A., en Diepenbeek, A. 1994. *Zoogdieren van West-Europa*, KNNV, Utrecht.
- Liro, A., en Scacki, J. 1995. Movement of small mammals along two ecological corridors in suburban Warsaw. *Polish Ecological Studies*:227-231.
- LNV. 1990. *Natuurbeleidsplan, regeringsbeslissing*. Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit. SDU, Den Haag. 272p.
- LNV. 2000. *Natuur voor mensen, mensen voor natuur. Nota natuur, bos en landschap in de 21e eeuw*. Ministerie van Landbouw Natuur en Voedselkwaliteit. SDU, Den Haag.
- Mabry, K. E., en Barrett, G. W. 2002. Effects of corridors on home range sizes and interpatch movements of three small mammal species. *Landscape Ecology* 17:629-636.
- Machtans, C. S., Villard, M. A., en Hannon, S.J. 1996. Use of riparian buffer strips as movement corridors by forest birds. *Conservation-biology*. oct 1996; 10 (5) : 1366-1379.
- Mauritzen, M., Bergers, P. J. M., Andreassen, H. P., Bussink, H., en Barendse, R. 1999. Root vole movement patterns: do ditches function as habitat corridors? *Journal of Applied Ecology* 36:215-222.
- Mech, S. G., en Hallett, J. G. 2001. Evaluating the effectiveness of corridors: a genetic approach. *Conservation Biology* 15:467-474.
- Merckx, T., Van Dyck, H., Karlsson, B., en Leimar, O. 2003. The evolution of movements and behaviour at boundaries in different landscapes: a common arena experiment with butterflies. *Proc. R. Soc. Lond.* 270:1815-1821.
- Merriam, G., en Lanoue, A. 1990. Corridor use by small mammals: field measurements for three experimental types of *Peromyscus leucopus*. *Landscape Ecology* 4: 123-131.
- Mueller, H., en Steinwarz, D. 1987. Landschaftsoekologische Aspekte der Jungtierwanderung. Untersuchungen an einer Erdkroetenpopulation *Bufo bufo* (L.) im Siebengebirge. *Natur und Landschaft* 62:472-476.
- Natuurplanbureau 2000. *Natuurbalans 2000*. Samson H.D. Tjeenk Willink, Alphen aan den Rijn.
- Opdam, P., Foppen, R., en Vos, C. C. 2002. Bridging the gap between ecology and spatial planning in landscape ecology. *Landscape Ecology* 16:767-779.
- Opdam, P., Grashof, C., en Van Wingerden, W. 2000. Groene dooradering een ruimtelijk concept voor functiecombinaties in het agrarisch landschap. *Landschap* 17:45-51.

- Opdam, P., Verboom, J., en Pouwels, R. 2003. Landscape cohesion: an index for the conservation potential of landscapes for biodiversity. *Landscape Ecology* 18:113-126.
- Pouwels, R., Reijnen, M. J. S. M., Kalkhoven, J. T. R., en Dirksen, J. 2002. Ecoprofielen voor soortanalyses van ruimtelijke samenhang. Alterra. Rapport nr 493, Wageningen.
- Ray, N., Lehmann, A., en Joly, P. 2002. Modelling spatial distribution of amphibian populations: a GIS approach based on habitat matrix permeability. *Biodiversity and Conservation* 11:2143-2165.
- Reijnen, M. J. S. M., Van der Grift, E., Van der Veen, M., Pelk, M., Lüchtenburg, A., en Bal, D. 2000. De weg mét de minste weerstand. Opgave ontsnippering. Alterra & Expertisecentrum-LNV, Wageningen.
- Ricketts, T. H. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* 158:87-99.
- Rosenberg, D. K., Noon, B. R., en Megahan, J. W. 1998. Compensatory behavior of *Ensatina eschscholtzii* in biological corridors: a field experiment. *Canadian Journal of Zoology* 76:117-133.
- Rothermel, B. B., en Semlitsch, R. D. 2002. An experimental investigation of landscape resistance of forest versus old-field habitats to emigrating juvenile amphibians. *Conservation Biology* 16:1324-1332.
- Sinsch, U. 1990. Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethology Ecology and Evolution*. 2:65-79.
- Stevens, V. M., Polus, E., Wesselingh, R. A., Schtickzelle, N., en Baguette, M. 2004. Quantifying functional connectivity: experimental evidence for patch-specific resistance in the Natterjack toad (*Bufo calamita*). *Landscape Ecology*:1-14.
- Stumpel, A. H. P. 2004. Reptiles and amphibians as targets for nature management. Ph.D.Thesis, Wageningen University, Wageningen.
- Sutcliffe, O. L., Bakkestuen, V., Fry, G., en Stabbertorp, O. E. 2003. Modelling the benefits of farmland restoration: methodology and application to butterfly movement. *Landscape and Urban Planning* 63:15-31.
- Sutcliffe, O. L., en Thomas, C. D. 1996. Open corridors appear to facilitate dispersal by ringlet butterflies (*Aphantopus hyperantus*) between woodland clearings. *Conservation Biology* 10:1359-1365.
- Tewksbury, J. J., Levey, D. J., Haddad, N. M., Sargent, S., Orrock, J. L., Weldon, A., Danielson, B. J., Brinkerhoff, J., Damschen, E. I., en Townsend, P. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *PNAS* 99:12923-12926.
- Verbeylen, G., De Bruyn, L., Adriaensen, en E., M. 2003. Does matrix resistance influence red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecology* 18:791-805.
- Verboom, B., en van Apeldoorn, R. 1990. Effects of habitat fragmentation on the red squirrel, *Sciurus vulgaris* L. *Landscape Ecology* vol.4(2/3):171-176.
- Verboom, J., Foppen, R., Chardon, P., Opdam, P., en Luttikhuizen, P. 2001. Introducing the key patch approach for habitat networks with persistent populations: an example for marshland birds. *Biological Conservation* 100:89-101.

- Vos, C. C. 1999. A frog's-eye view of the landscape; quantifying connectivity for fragmented amphibian populations. Ph.D. Thesis Wageningen University. Also published as IBN Scientific Contributions 18. DLO Institute for Forestry and Nature Research, Wageningen. 144 pp.
- Vos, C.C., Baveco, H.M., Chardon, J.P. en Goedhart, P. Modelling movements in agricultural landscape mosaics; calibrating a movement model on radio tracking data. Submitted.
- Vos, C. C., Baveco, H. M., en Grashof Bokdam, C. J. 2002. Corridors and species dispersal. Pages 84-104 in K. J. Gutzwiller, editor. Applying Landscape Ecology in Biological Conservation. Springer, New York.
- Vos, C.C., Goedhart, P.W., Lammertsma, D.R., Mazerolle, M.J. en van der Sluijs, A. Matrix permeability of agricultural landscapes: an analysis of movements of the common frog (*Rana temporaria*). in prep.
- Vos, C. C., en Smulders, M. J. M. 2004. Monitoring ecologische effectiviteit van verbindingzones; Een inventarisatie van de mogelijkheden voor de opzet van een integraal monitoringsprogramma voor provinciale en robuuste verbindingen. Rapport nr 830. Alterra & Plant Research International, Wageningen.
- Vos, C. C., en Stumpel, A. H. P. 1996. Comparison of habitat-isolation parameters in relation to fragmented distribution patterns in the tree frog (*Hyla arborea*). Landscape Ecology 11:203-214.
- Vos, C. C., Verboom, J., Opdam, P. F. M., en Ter Braak, C. J. 2001. Towards ecologically scaled landscape indices. American Naturalist 157: 24-51.
- Wolff, J., Schaubert, E. M., en Edge, W. D. 1997. Effects of habitat loss and fragmentation on the behavior and demography of grey-tailed voles. Conservation Biology 11:945-956.
- Ylonen, H., Altner, H. J., en Stubbe, M. 1991. Seasonal Dynamics of Small Mammals in an Isolated Woodlot and Its Agricultural Surroundings. Ann. Zool. Fenn. 28:7-14.
- Zaborowska, A., Vos, C. C., Gorecki, G., Bugter, R., en Goedhart, P. in prep. Orientation experiment with crested newts (*Triturus cristatus*) in an agricultural landscape mosaic.
- Zollner, P. A. 2000. Comparing the landscape level perceptual abilities of forest sciurids in fragmented agricultural landscapes. Landscape Ecology 15:523-533.

Bijlage 1 Overige publicaties Project ‘Onderbouwing Richtlijnen Verbindingen’

Ten behoeve van het Nederlandse natuurbeleid

Broekmeyer, M.E.A., 2001. Robuust beleid robuust ontsloten! Landschap 18 (2001) 4:291-295

Opdam, P. R. Reijnen en C. Vos (2003) Robuuste verbindingen: nieuwe wegen naar natuurkwaliteit. Landschap 20: 31-37.

Reijnen, R., M. Broekmeyer, B. Koolstra, P. Opdam E. Steingrover en C. Vos (2003) Realisatie van robuuste verbindingen, van kennis naar praktijk. De Levende Natuur 104: 254-260.

Van der Sluijs, A.M., C.C. Vos & D.R. Lammertsma (2003). *Zijn bruine kikkers gebaat bij verbindingszones?; een onderzoek naar de bewegingen in een agrarisch landschap*. RAVON 16: 10-13. (RAVON is de organisatie van mensen die zich bezighouden met reptielen, amfibieën en vissen onderzoek in Nederland).

Wetenschappelijke verantwoording

Baveco, J. M. Corridor-Game, Website met modelbeschrijving, waar tevens het model gedownload kan worden. WWW.corridor.alterra.nl

Jespen, J.U., J.M. Baveco, C.J. Topping, J. Verboom en C.C. Vos (2005). Evaluating the effect of corridors and landscape heterogeneity on dispersal success: a comparison of tree spatially explicit modeling approaches. Ecological Modeling 181:445-459.

Vos, C.C. H.M. Baveco, J.P. Chardon & P. Goedhart ‘Modelling movements in agricultural landscape mosaics; calibrating a movement model on radio tracking data’, (in review).

Vos, C.C., H. Baveco & C.J. Grashof-Bokdam (2002). Corridors and species dispersal. In: K.J. Gutzwiller (ed.) Applying landscape ecology in biological conservation. pp. 84- 104. Springer-Verlag New York.

Vos, C.C., P. Goedhart, D. Lammertsma, M. Mazarolle & A. van der Sluijs ‘Effects of landscape composition on movements of adult and juvenile common frogs in an agricultural landscape’, (in review).

Vos, C.C., P. Opdam, E. Steingrover en R. Reijnen (2005). The role of Landscape Ecology in sustainable landscape planning; case study robust ecological corridors In: J. Wu & R.J. Hobbs (eds.) Key topics and perspectives in landscape ecology (in press).

Bijlage 2 Achtergrond hoofdstuk 3

Onderzoekslocaties

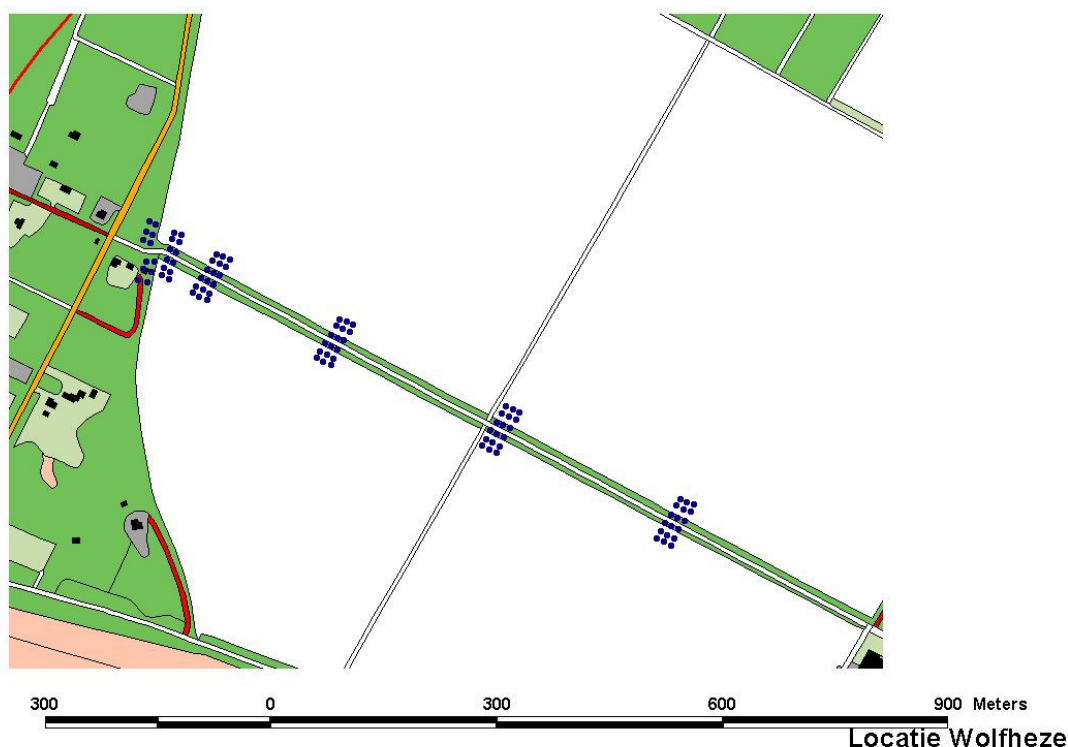
De zones van Maarn en Wolfheze liggen beide op zandgrond, de lengte is minimaal 750 meter, het brongebied ten minsten 10 ha groot en de begroeiing is over de gehele lengte homogeen. Ook komen er geen barrières in de zone voor; dit zijn wegen, sloten of dijken breder dan 4 meter. De verbindingen en de omliggende omgeving kunnen als volgt ingedeeld worden: Er is een bosgebied van tenminste 10 ha waaruit een verbindingszone van minstens 10 meter breed met opgaande begroeiing komt. Deze twee landschapstypen zijn voor de bosmuis en rosse woelmuis habitat. Rond de zone ligt agrarisch gebied. Dit kan kaal/braak liggend gebied zijn, opkomende tarwe, grasland en braakliggend ruigte gebied zijn. Omdat de begroeiing op deze akkers tijdens het onderzoek altijd laag was, is de verwachting dat het gebied minder geschikt voor de muizen zal zijn om in te bewegen. De kans om door roofvogels en marterachtigen in onbedekt gebied opgemerkt te worden is veel groter.

Wolfheze

Figuur 24 laat het onderzoeksgebied zien gelegen ten oosten van De Bunderkamp, en nabij Wolfheze, met de coördinaten x 181,3 en y 447,5. De verbinding heeft een breedte van 15-20m. Dit is een verhard fietspad met daarnaast een onverharde weg. Aan weerskanten van deze weg ligt een houtwal. De verwachting is dat de houtwallen zowel als verbindingszone voor de muizen vanuit het bosgebied als ook als leefgebied zullen fungeren. Het bos gebied bestaat uit Zomereik met vrijwel geen ondergroei. De verbindingszone bestaat uit Zomereik en wat Beuken met een struiklaag van Lijsterbes, Braam en Amerikaanse Vogelkers en een kruidlaag van Gestreepte Witbol, Bochtige Smele en Grote Brandnetel.



Figuur 24. Onderzoeksgebied Wolfheze



Figuur 25. Overzicht van de geplaatste vallen in het onderzoeksgebied Wolfheze

Figuur 25 is een overzichtskaart met de geplaatste vallen. De ruigte bevindt zich tot op ongeveer 300 meter en bestaat uit afgestorven tarwe. Een akker met opkomende tarwe bevindt zich langs de gehele lengte van de zone en is gedurende het onderzoek van ongeveer 10 cm tot 20 cm gegroeid.

Maarn

Figuur 26 laat het onderzoeksgebied zien boven Maarn met de coördinaten: x 154,3 en y 453,5. De verbinding heeft een breedte van 20-25 m. Het bosgebied bestaat uit Zomereik, Beuk en Berk met een ondergroei van Blauwe Bosbes, Lijsterbes en Klimop. De verbinding bevat dezelfde soorten, met af en toe een struik Braam. De structuur van de zone is afwisselend, van nauwelijks ondergroei tot een behoorlijke ondergroei van de kruiden en struiken.

Figuur 27 is een overzichtskaart van de zone. In het weiland hebben een tijdje koeien gestaan, deze hebben echter geen probleem gevormd. Het grasgebied was nog niet een lange tijd geleden ingezaaid. Dit gras is dan ook gedurende de vangperiode geen dichte structuur gaan vormen. Langs de waterkant stonden geen bomen of struiken.



Figuur 26. Onderzoeksgebied Maarn



300 0 300 Meters

Locatie Maarn

Figuur 27. Overzicht van de geplaatste vallen in het onderzoeksgebied Maarn

Vangstprocedure

Voor het vangen van de muizen zijn life-traps van het type Long-Worth gebruikt. In de val is hooi gelegd en aas materiaal van haveremout, kattenvoer, pindakaas en appel. Dit trekt de meeste muizensoorten aan en verspreidt een sterke geur (Lange et al

1994). De vallen zijn eerst in het veld op locatie gezet zonder te vangen (pre-baiten). Dit is om de muizen te laten wennen aan de vreemde voorwerpen in hun omgeving (Lange et al 1994). Het hooi en het voer zijn regelmatig ververs.

Figuur 25 en 27 laten de vallenstructuur zien. De vallen zijn op verschillende afstanden (10, 50, 250, 500 en 750 meter) van het einde van het bosgebied geplaatst in de zone en in het omliggende agrarische landschap. De vallen zijn in een raai van 10 meter tussenruimte geplaatst in kolommen van 3. Deze afstand en aantal zijn bepaald aan de hand van de homerange van muizen. De vallen staan in duplo zodat als de bosmuis en de rosse woelmuis beide op een bepaalde plak voorkomen, beide soorten gevangen kunnen worden.

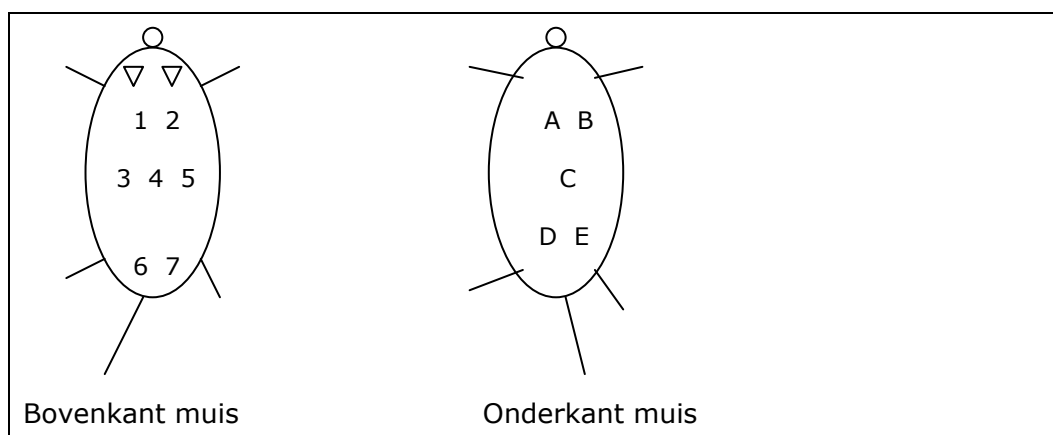
Controle vallen

De zones zijn beide vier weken achtereenvolgens gecontroleerd. In Wolfheze heeft het onderzoek plaatsgevonden van 31 maart tot en met 25 mei en in Maarn van 1 mei tot en met 23 mei 2003. Controles van de vallen vonden om de zes tot acht uur plaats, s' morgens en s'avonds. De gevangen muizen werden gemerkt, gewogen, het geslacht werd bepaald en of het adulte of juveniele dieren betrof.

Merken van muizen

Om de muizen te kunnen volgen in het landschap zijn de muizen individueel gemerkt door middel van vachtknipjes. Hierbij wordt een stukje van de bovenvacht weggeknip, zodat de donkere ondervacht zichtbaar wordt. Wij hebben 12 verschillende merkplaatsen op een muis toegekend. De merkpunten zijn te zien in figuur 28.

Per soort en individu wordt een combinatie van vachtknipjes gegeven die een code vormt. Een code wordt slechts één keer gebruikt per soort en verbindingszone.



Figuur 28: Schematische muizen met de mogelijke vachtknipplekken

Statistische analyse

De verplaatsingsdata zijn geanalyseerd met een poissonregressie en een logistische regressie met het programma GENSTAT 6.1. Er is gekeken of er verschil is in de mate van verplaatsingen door de verbindingszone of door het omringende agrarische

grasland of akker. Daarnaast is gekeken of de leeftijd (adult of subadult) of het geslacht of het gewicht van de muis invloed had op de mate van verplaatsing door het landschap.

De analyse is gebaseerd op muizen die zich verplaatst hebben. Dit betekent dat de muizen meer dan 1 keer gevangen zijn en een afstand hebben afgelegd en zich naar een andere raai hebben verplaatst.

Algemene resultaten

In de twee verbindingen zijn in totaal 12 rosse woelmuizen en 195 bosmuizen gevangen. Gezien het gering aantal vangsten van de rosse woelmuis was een analyse van de resultaten niet mogelijk.

Tabel 10. Overzicht van de verdeling van aantallen muizen over de verschillende categorieën.

Categorie	Toelichting	Maarn	Wolfheze	totaal
1 keer gevangen	Niet geschikt voor verdere analyse	15	41	56
Niet verplaatst	Teruggevangen binnen dezelfde raai en in hetzelfde habitatype	22	23	45
Exploratieve beweging	Teruggevangen binnen dezelfde raai maar in een ander habitatype.	38	50	88
Verplaatst	Teruggevangen in een andere raai	77	51	128
Totaal	Totaal aantal gevangen muizen (inclusief terugvangsten)	152	165	317

Er zijn in totaal 195 individuele bosmuizen een of meerdere keren gevangen, wat een in totaal 317 vangsten oplevert (tabel 10). De vangsten over de locaties zijn bijna gelijk. Van de 195 bosmuizen die gevangen zijn, hebben 128 zich verplaatst. 56 Bosmuizen werden slechts één keer gevangen, deze zijn bijna allemaal in Wolfheze gevangen (73 %). 45 Bosmuizen hebben zich niet verplaatst (geen afstand afgelegd en zijn in hetzelfde habitat gevangen). Er zijn 88 exploratieve bewegingen waargenomen.

Verplaatsingen tussen de verschillende habitattypen

Tabel 11 geeft de verplaatsingen van muizen weer binnen de verschillende habitattypen. Verticaal staan de habitattypen waar de bosmuis vandaan komt en horizontaal het habitatype waar hij werd teruggevangen.

Tabel 11. Verplaatsingen tussen de verschillende habitattypen.

Van/Naar	Akker	Opgaande begroeiing	Grasland	Totaal
Akker	6	17	2	25
Opgaande begroeiing	10	58	16	84
Grasland	2	11	6	19
Totaal	18	86	24	128

Tweederde van de muizen 86 (67 %) verplaatste zich naar de opgaande begroeiing (verbindingszone en bos), ongeacht het habitatype waar ze vandaan kwamen. Relatief weinig dieren (14%) werden teruggevangen in de akker en 19% werd teruggevangen in het grasland.

De gemiddelde afgelegde afstand verschilt weinig tussen de habitattypen (tabel 12). Vijf procent van de bewegingen vonden over grote afstanden plaats (meer dan 700 meter), waarvan eveneens 66% van de bewegingen gericht was naar opgaande begroeiing.

Tabel 12. De gemiddelde afgelegde afstand.

Van/Naar	Akker	Opgaande begroeiing	Grasland
Akker	366,7	263,5	370,0
Opgaande begroeiing	361,0	282,2	301,9
Grasland	470,0	311,8	375,0

De aantallen gevangen muizen per habitattype waren te klein om de afzonderlijke habitatcategorieën afzonderlijk te analyseren. Daarom zijn de habitattypen als volgt samengevoegd. Voor de verdere analyse zijn de habitattypen verdeeld in twee categorieën 'leefgebied' en de 'matrix'. Het leefgebied bestaat uit de opgaande begroeiing van het bos en de verbinding. De matrix bestaat uit de productieve onderdelen van het agrarische gebied: de akkers en het grasland. In tabel 13 zijn de 128 bewegingen binnen en tussen deze categorieën in percentages weergegeven.

Tabel 13. Het aantal verplaatsingen binnen en tussen de matrix en het leefgebied. Tussen haakjes zijn de percentages weergegeven.

Van/Naar	Matrix	Leefgebied	Totaal
Matrix	16 (13%)	28 (22%)	44 (35%)
Leefgebied	26 (20%)	58 (46%)	83 (65%)
Totaal	41 (32%)	86 (68%)	128 (100%)

Statistische analyse

In tabel 14 zijn de resultaten weergegeven van een chikwadraattoets. Hiermee wordt getoetst of de aantallen verplaatsingen van en naar matrix (akker en grasland) significant verschilt van de aantallen verplaatsingen van en naar het leefgebied (zone en brongebied). Het blijkt dat er circa 2x zoveel verplaatsingen plaatsvinden naar het leefgebied, vergeleken met de matrix. Dit verschil is significant. De interactieterm is niet significant ($P = 0.476$). Dit betekent dat het voor de kans om in matrix of leefgebied teruggevangen te worden niet uitmaakt waar de muizen vandaan kwamen.

Tabel 14. Chikwadraattoets van de kruistabel met verplaatsingen van en naar de matrix en het leefgebied. Bij een P -waarde < 0.05 is de variabele significant.

	d.f.	Deviance	Mean deviance	Significantie
Van habitat	1	12.1721	12.1721	$P < .001$
Naar habitat	1	16.2965	16.2965	$P < .001$
Residual 1		0.5081	0.5081	
Interactieterm	1	0.5081	0.5081	$P = 0.476$
Totaal	3	28.9767	9.6589	

Vervolgens zijn de individuele verplaatsingen geanalyseerd met een logistische regressie. Hiermee is het mogelijk om te bepalen of bepaalde eigenschappen van de muizen een rol spelen bij de keuze om zich naar de matrix dan wel naar het leefgebied te verplaatsen. In tabel 15 is de variabele 'locatie' (Wolfheze of Maarn) als

vaste term in het model opgenomen. De locatie maakt geen significant verschil voor de verplaatsingen van en naar de matrix of habitat. ($P > 0.05$). Vervolgens zijn de variabelen leeftijd (adult of sub-adult), gemiddeld gewicht (gemiddelde van het gewicht van de muis bij de terugvangsten), sekse en afgelegde afstand aan het model toegevoegd.

Tabel 15. Logistische regressie, waarmee is getoetst of de variabelen locatie, sekse, leeftijd afstand een rol spelen bij de kans om naar de zone dan wel naar de matrix te verplaatsen.

Variabelen	df	deviance	Significantie
Vaste term	1	3.52	$P = 0.0605$
Vrije effect met 1 element	4	9.06	$P = 0.0596$
Vrije effect met 2 elementen	3	1.05	$P = 0.7886$
Residual	118	146.13	$P = 0.0405$

De analyse laat zien dat de kans om naar de matrix of naar de habitatzone te verplaatsen significant verschillend is voor jonge dieren vergeleken met volwassen dieren. De overige variabelen: sekse, gewicht, afgelegde afstand en interactietermen zijn niet significant (tabel 16).

Tabel 16. P waarde < 0.05 geeft significant effect, n.s. = niet significant.

Toegevoegde variabele in logistische regressie	Significantie
Leeftijd	$P = 0.0497$
Sekse	n.s.
Gewicht	n.s.
Afgelegde afstand	n.s.

Met behulp van het regressiemodel kan de kans om naar de zone te verplaatsen tijdens dispersie worden berekend voor jonge en voor volwassen bosmuizen (tabel 17). Het blijkt dat volwassen bosmuizen zich 1.5 keer vaker naar de habitatzone verplaatsen dan naar de matrix. Voor de jonge bosmuizen geldt dat 5.6 keer zoveel dieren zich naar de leefgebiedzone verplaatsen dan naar de matrix.

Tabel 17. De voorspelde kans op terugvangst in het leefgebied voor jonge en volwassen dieren.

	Kans op terugvangst in leefgebied $\pm$ standaard afwijking	Ratio terugvangst in de habitatzone
Adult	0.6128 ± 0.0597	$0.61/(1-0.61) = 1.5$
Subadult	0.8560 ± 0.0599	$0.85/(1-0.85) = 5.6$

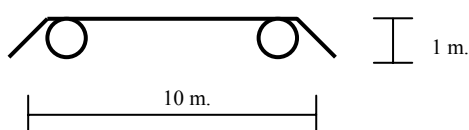
Bijlage 3 Achtergrond hoofdstuk 4

Methoden

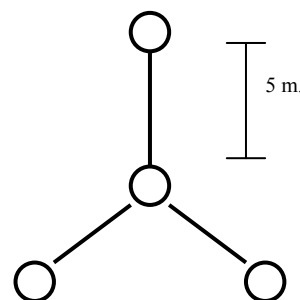
In het gebied de ‘Zuid-Eschmarke’ nabij Enschede zijn de bewegingen van kikkers die na de voortplanting de poel verlieten gevolgd. De poel heeft een wateroppervlakte van ongeveer 1500 m² en is ongeveer 2 meter diep. Het gras rond de poel wordt slechts éénmaal per jaar een korte periode begraasd door koeien. De poel is omgeven door houtwallen van verschillende breedtes. Figuur 9 geeft een schematisch beeld van het onderzoeksgebied. Er werden vijf habitat typen onderscheiden: het extensieve grasland rond de poel, de houtwallen, de akkers, het intensieve grasland en de wegbermen.

De vegetatie van het extensieve grasland rond de poel is vrij uniform met soorten als kropbaar, kweek, brandnetel, straatgras en beemdgras. De houtwallen verschilden met name in lengte en breedte van elkaar. De dominante soorten waren eik, meidoorn, els, hazelaar, lijsterbes, braam, berk en rozenbottel. De houtwallen hebben vrij weinig ondergroei. In de omringende akkers werd wintergraan en maïs geteeld. In het intensieve grasland liepen koeien en ook werd dit grasland regelmatig gemaaid.

De poel werd afgezet met een ‘scherm’ van ingegraven zwart plastic van ongeveer 50 cm hoog dat de migrerende dieren in de ingegraven emmers (vallen) rondom de poel leidde. Aan beide kanten van het hek werden emmers geplaatst. In totaal werden 26 vallen rondom de poel geplaatst. Ook in de omringende habitattypen werden vallen geplaatst in verschillende constructies. Zo werden grensvallen (figuur 29) geplaatst op vegetatieovergangen en werden kruisvallen (figuur 30) wat verder in een bepaald habitat type geplaatst om de dichtheden van de dieren in de verschillende habitat typen te kunnen schatten. In totaal werden er 13 kruisvallen en 25 grensvallen geplaatst. De vallen stonden op 5 tot 90 meter afstand van de poel.



Figuur 29. Voorbeeld van een grensval.



Figuur 30. Voorbeeld van een kruisval.

Van 20 maart – 20 juni 2002 werden dagelijks alle vallen gelegeerd en de vangsten genoteerd. De volwassen dieren werden individueel gemerkt met een transponder. Het aantal gevangen dieren per val per dag werd geanalyseerd met een loglineair

regressie model. Hierbij werd getest of er verschillende aantallen werden gevangen in de verschillende habitat typen. Dit werd getest na te corrigeren voor het verschil tussen de dagen (o.a. weersomstandigheden), voor het verschil in valtypes (kruisval of grensval), en afstand tot de poel (ver weg van de poel worden minder dieren gevangen dan dichtbij).

Resultaten

In totaal werden er 696 volwassen bruine kikkers gevangen bij het verlaten van de poel, waarvan er 481 werden gemerkt. 233 individuen (48%) werden niet meer teruggevangen. De overige 248 kikkers werden 400 keer teruggevangen in het omringende landschap. De pas gemetamorfoseerde kikkers verlieten vanaf 28 mei de poel, ongeveer twee maanden na de adulte dieren. De dispersie van de juvenielen begon op 28 mei 2002. Vanaf die datum tot aan 20 juni werden 41.905 juvenielen gevangen bij het verlaten van de poel. Hiervan werden 14.251 juvenielen teruggevangen in het omringende landschap. Wanneer geen rekening wordt gehouden met het vaker vangen van hetzelfde individu, dan betekent dit een terugvangst van 34%.

Uit de regressiemodellen voor de volwassen en juveniele dieren blijkt dat na correctie voor datum, valtype en afstand habitattype een significante verklaring geeft voor het aantal gevangen dieren ($P < 0.001$; tabel 18). Tabel 19 geeft de geschatte ratio's tussen habitattypes voor adulte dieren, waarbij de ratio's die significant afwijken van 1 met een asterisk zijn aangegeven ($P < 0.05$). Uit de resultaten blijkt dat zowel de volwassen als de juvenielen een voorkeur vertonen voor extensief grasland met hoge grassen en kruiden. Daarnaast hebben de dieren een voorkeur voor houtwallen, terwijl akkers en kort gemaaid grasland vermeden worden. Er werden bijna 10 keer zoveel juvenielen en 4 keer zoveel volwassen dieren gevangen in extensief grasland vergeleken met akkers. Er bestaat ook een voorkeur voor houtwallen met bijna 4 keer zoveel juvenielen en 2.2 meer gevangen volwassen dieren vergeleken met akkers.

De voorspelde verdeling van volwassen en juveniele bruine kikkers over de habitattypen houtwal, grasland en akker staan weergegeven in figuur 10. Voor iedere 100 juveniele dieren gevangen in het extensief beheerde grasland (hoge grassen en kruiden) worden er 42 in de houtwal en 10 in de akker gevangen. Voor iedere 100 volwassen dieren gevangen in het extensief grasland worden er 56 in de houtwal en 25 in de akker teruggevangen.

Tabel 18a. Regressieanalyse volwassen bruine kikkers.

Verklarende variabelen	d.f.	Deviance change	Mean deviance	Significantie
+ Datum	75	462.64	6.17	< 0.001
+ Val-type	1	16.84	16.84	< 0.001
+ Afstand-exponentieel	2	35.29	17.65	<0.001
+ Habitat type	4	18.05	4.51	0.001
Residual	2805	474.65	0.17	

Tabel 18b. Regressieanalyse juveniele bruine kikkers.

Verklarende variabelen	d.f.	Deviance change	Mean deviance	Significantie
+ Datum	23	829.75	36.08	< 0.001
+ Val-type	1	177.50	177.50	< 0.001
+ Afstand-exponentieel	2	87.95	43.98	< 0.001
+ Habitat type	4	869.94	34.71	< 0.001
Residual	881	2103.96	0.99	

Verklarende variabelen: 'Datum': vangst datum; 'Val-type': grensval of kruisval; 'Afstand-exponentieel': afstand tot de poel; 'Habitatype': akker, grasland, extensief grasland, houtwal en wegberm.

Tabel 19. De voorspelde ratio's voor de volwassen bruine kikkers (a) en voor de juveniele bruine kikkers (b) voor alle paren van habitattypen. Het linker getal in de ratio correspondeert met het habitatype in de linker kolom. Het rechter getal in de ratio correspondeert met bovenstaande habitatype. De ratio's die significant afwijken van 1 ($P < 0.05$) zijn aangegeven met een asterisk.

a. Volwassen bruine kikkers.

Habitat type	Akker	Extensief grasland	Houtwal	Grasland	Wegberm
Akker	-				
Extensief grasland	3.99:1*	-			
Houtwal	2.22:1*	0.56:1	-		
Grasland	1.17:1	0.29:1*	0.52:1	-	
Wegberm	1.39:1	0.35:1*	0.62:1	1.19:1	-

b. Juveniele bruine kikkers.

Habitat type	Akker	Extensief grasland	Houtwal	Intensief grasland	Wegberm
Akker	-				
Extensief grasland	9.59 : 1*	-			
Houtwal	4.00 : 1*	0.42 : 1*	-		
Grasland	1.24 : 1	0.13 : 1*	0.31 : 1*	-	
Wegberm	1.41 : 1*	0.15 : 1*	0.35 : 1*	1.14 : 1	-

Bijlage 4 Achtergrond hoofdstuk 5

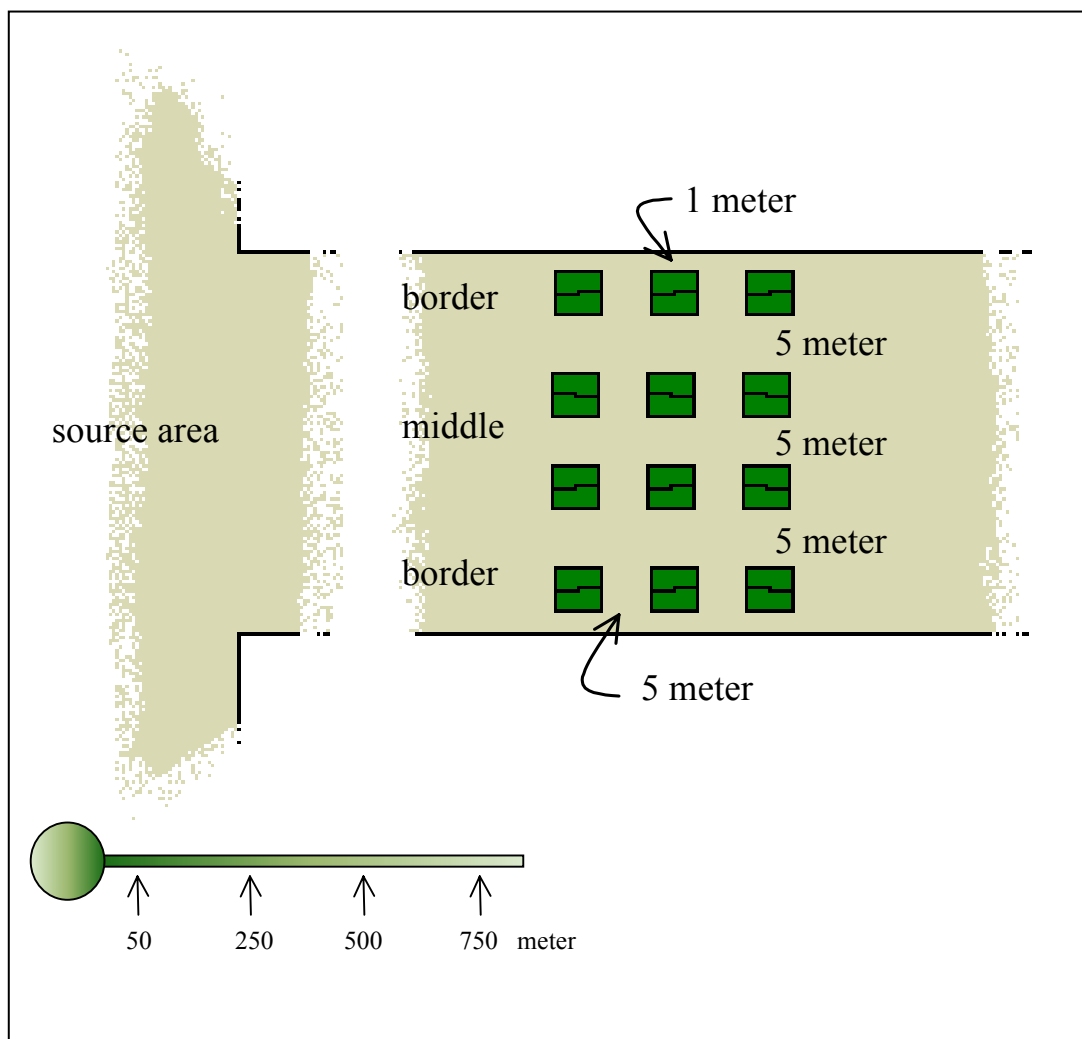
Onderzoekslocaties

Er zijn 19 verbindingen geselecteerd, verspreid over de hogere zandgronden. De verbindingen bestaan uit lineaire stroken van opgaande begroeiing die voldeden aan de volgende criteria:

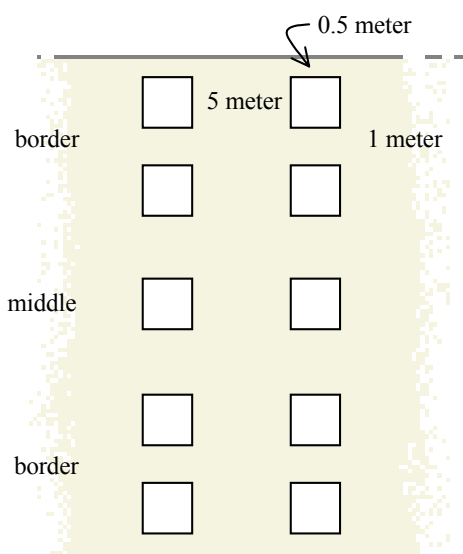
- De verbinding is aan één kant verbonden aan een bosgebied van minimaal 10 ha, het zogenaamde brongebied. Het brongebied kan bestaan uit naaldbos, loofbos of gemend bos.
- De bosmuis en de rosse woelmuis zijn aanwezig in de brongebieden.
- De verbinding is minimaal 750 meter lang.
- De verbindingen variëren in breedte en vegetatiestructuur.
- De vegetatiestructuur van een verbinding is homogeen in de lengterichting van de zone.
- Er zijn geen onderbrekingen in de verbinding (zoals verharde wegen, bebouwing e.d.)

Vangstprocedure

In de verbinding werden vallen geplaatst op 50, 250, 500 en 750 meter afstand van het brongebied (figuur 31). De afstanden tussen de vangstlocaties zijn enerzijds groter dan de homerange, die wordt geschat op 100 m², anderzijds kleiner dan de maximale dispersieafstand van beide muizensoorten die wordt geschat op 1.5 km. (Kozakiewicz 1993, Liro & Scacki 1995). Op elke afstand werden vallen geplaatst in een grid patroon (Longworth life-traps) (zie figuur 31). Het grid bestond uit drie rijen met een onderlinge afstand tussen de vallen van 5m. Het aantal vallen in een rij was afhankelijk van de breedte van de verbinding. Elke val-locatie binnen het grid bestond uit 2 vallen, zodat het in principe mogelijk was beide soorten te vangen. Iedere verbinding werd 4 nachten geïnventariseerd. De eerste 2 nachten werd gebruikt voor 'pre-bating', terwijl de 3^e en 4^e nacht de dieren gevangen werden (zie voor verdere details over de methode Bergers & La Haye 2000). Gevangen muizen werden gedetermineerd, de sekse werd bepaald evenals het gewicht en de leeftijd (adult of juveniel). De vangsten vonden plaats in de periode maart tot juni 2002. In figuur 32 is een overzicht van de plots voor de vegetatieopnamen die in de verbindingzones werden gemaakt.



Figuur 31. Rangschikking van de vallen array in de verbindingszone. De vallen array werd op 50, 250, 500 en 750 m afstand van het brongebied in de verbindingszone geplaatst.



Figuur 32. Rangschikking subplots voor de vegetatiestructuur

Statistische analyse

In een eerste stap is de relatie tussen de dichtheden gevangen muizen per val en de lokale structuurvariabelen van de verbindingzone onderzocht met een logistische regressie analyse. In deze analyse is de factor 'corridor' steeds als een vaste factor in de analyse meegenomen. In een tweede stap is een multi-level model gebruikt om factoren aan het model toe te kunnen voegen, die alleen tussen verbindingen verschillen (REML, Restricted Maximum Likelihood): de omvang van het brongebied, de afstand tot het brongebied en de breedte van de verbinding.

Resultaten

In de 19 verbindingen werden in totaal 397 bosmuizen en 382 rosse woelmuizen gevangen. In de meeste verbindingen zijn de bosmuizen abundanter dan de rosse woelmuizen. In zone 21 werden 200 van de 382 rosse woelmuizen gevangen. In de regressieanalyse bleek deze zone een onevenredig grote invloed te hebben op de resultaten (high leverage) en is daarom in de analyse verder niet meegenomen.

Bosmuis

In de eerste stap van de analyse blijkt de dichtheden van bosmuizen af te hangen van een aantal locale structuurvariabelen (tabel 20). Hoe hoger de bedekking van de moslaag ($P = 0.008$), de bedekking van de lage struiklaag ($P = 0.047$), en de bedekking van de strooisellaag ($P = 0.016$) hoe hoger de dichtheden gevangen muizen. Daarnaast is de dikte van de humuslaag negatief gecorreleerd met dichtheden bosmuizen ($P = 0.049$). In de tweede stap van de analyse is een multi-level model gebruikt om factoren aan het model toe te kunnen voegen, die alleen tussen verbindingen verschillen. Het blijkt dat de afstand tot het brongebied de breedte van de verbinding en de omvang van de bronpopulatie geen invloed hebben op het aantal bosmuizen (tabel 20).

Rosse woelmuis.

In de eerste stap van de analyse zijn de dichtheden van rosse woelmuizen positief gecorreleerd met de hoeveelheid stobben ($P = 0.016$) en de bedekking van de lagere struiklaag ($P = 0.014$; tabel 21). Daarnaast is er een indicatie voor een significantie van de bedekking van de moslaag ($P = 0.062$). In de tweede analyse stap is een multi-level model gebruikt om factoren aan het model toe te kunnen voegen, die alleen tussen verbindingen verschillen. Het blijkt dat er aan de rand van de verbindingzone significant meer woelmuizen voorkomen dan in het centrum van de verbinding. De overige variabelen, afstand tot het brongebied, breedte van de verbinding en grootte van de bronpopulatie hebben geen invloed op de dichtheden woelmuizen (tabel 21).

Tabel 20. REML-model (Restricted Maximum Likelihood) met 'verbinding' als random factor en de lokale vegetatie structuur variabelen die significant waren in de multiple logistische regressie van analyse stap 1 als gefixeerde variabelen. n.s. betekent niet significant.

	Bosmuis	Rosse woelmuis
Analyse stap 1		
Gefixeerde factoren	Bedekking moslaag Bedekking lage struiklaag Bedekking strooisellaag Dikte humuslaag	Dichtheid stobben Bedekking lage struiklaag Bedekking moslaag
Analyse stap 2		
Afstand tot brongebied	n.s.	n.s.
Breedte verbinding	n.s.	n.s.
Rand of centrum verbinding	n.s.	P= 0.003 (Estimate - 0.667 ± 0.227)
Grootte bronpopulatie binnen 1 km	n.s.	n.s.
Grootte bronpopulatie binnen 5 km	n.s.	n.s.

Bijlage 5 Achtergrond hoofdstuk 6

Beschrijving simulatiemodel Corridorgame

Voor het uitvoeren van de gevoeligheidsanalyse op de inrichtingsmodellen voor verbindingzones, is gebruik gemaakt van het model CorridorGame (zie ook Jepsen et al. 2005 voor vergelijkbare toepassing). CorridorGame is een ruimtelijk-expliciet metapopulatiemodel, vergelijkbaar met het incidence-function model (Hanski 1994), waarmee de bezettingskansen (incidence) van leefgebieden geschat kunnen worden. Het model is gebaseerd op drie belangrijke aannames:

1. De bezettingskans van een gebied is gerelateerd aan de extinctie- en kolonisatie kans van de lokale populatie
2. De lokale extinctiekans is afhankelijk van de grootte van het habitatfragment (welke gerelateerd is aan de draagkracht van dit fragment, het aantal reproductieve eenheden per oppervlakte eenheid).
3. De lokale kolonisatiekans is gerelateerd aan het verwachte aantal immigranten.

De stromen van individuen tussen verschillende gebieden bepalen de immigratie. In de context van de problematiek rond verbindingzones zijn deze stromen tevens interessant als maat voor de verbondenheid en dus ook de effectiviteit van een verbindingzone. De algemene vergelijking die de verwachte immigratiestroom F van gebied j naar gebied i beschrijft is de volgende:

$$F_{j \rightarrow i} = J_j \cdot R_{j \rightarrow i} \cdot \beta \cdot A_j$$

De factor β bepaalt het aantal emigranten dat per oppervlakte-eenheid (ha) uit een gebied vertrekt. Het totale aantal emigranten dat uit een gebied vertrekt is βA_j , waarbij A_j de oppervlakte van het (bezette) gebied is. Voor het lange termijn gemiddelde dient er vermenigvuldigd te worden met de bezettingskans J_j . De fractie dispersers die gebied j verlaat en aankomt in gebied i is $R_{j \rightarrow i}$. Deze $R_{j \rightarrow i}$ kunnen we op zich ook weer gebruiken als een maat voor de connectiviteit. Het totale aantal immigranten in gebied i wordt daarmee:

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

De bezettingskans J_i van een gebied is gerelateerd aan de lokale kolonisatie C en de extinctiekans E (Hanski 1994, Ter Braak et al. 1998) volgens:

$$J_i = \frac{C_i}{C_i + E_i}$$

De extinctiekans E_i is afhankelijk van de gebiedsgrootte,

$$E_i = \frac{A_h}{A_h + A_i}$$

waarbij de constante A_h , de ‘half survival area’, de oppervlakte is waarbij de extinctiekans 0.5 bedraagt. De kolonisatiekans C_i is een functie van F_i , het aantal immigranten in gebied i per jaar. Het is een sigmoïde verband, met een Allee-effect (Ovaskainen en Hanski 2001).

$$C_i = \frac{F_i^2}{F_i^2 + y^2}$$

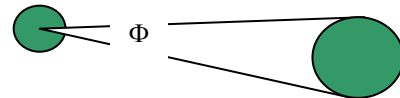
Hierbij staat y voor de ‘colonisation threshold’, het aantal immigranten waarbij de kolonisatiekans 0.5 is (figuur 35).

Het aantal immigranten is afhankelijk van het aantal emigranten wat vertrekt uit ieder gebied. De matrix $R_{j \rightarrow i}$ bevat de kansen van individuen om aan te komen in gebied i , wanneer ze vertrokken zijn uit gebied j . CorridorGame probeert zo dicht mogelijk bij het verplaatsingspatroon wat bij een soort hoort, te blijven, echter zonder rekening te houden met de aard van het landschap. Voor het berekenen van de R_{ij} waarden, gezamenlijk ook wel aangeduid als de connectiviteit of connectiviteits-matrix van het landschap, hanteren we verschillende benaderingen, afhankelijk van de aard van de verbindingszone.

Berekening van de connectiviteit van een Stapsteenverbinding

Voor de Stapsteenverbinding nemen we aan dat dispersers een maximale dispersieafstand hebben en het bewegingspatroon gekenmerkt wordt door een vaste (‘kompas’) oriëntatie. Dit wil zeggen dat de vertrekdirichting willekeurig is, en individuen in de eenmaal gekozen richting blijven bewegen. Voor een dergelijk bewegingspatroon worden de aankomstkansen, voor afstanden binnen de maximale dispersieafstand, gegeven door

$$R_{i \rightarrow k}^* = \frac{\Phi_{i \rightarrow k}}{2\pi}$$



Figuur 33. De pie-slice hoek Φ .

waarbij Φ de taartpunt (pie-slice) hoek is in radialen (figuur 33). Het is mogelijk om in de maximale dispersieafstand de dispersiemortaliteit op te nemen (de sterftetekans per meter voor een individu op dispersie). Voor cirkelvormige gebieden kan Φ berekend worden met behulp van de gebiedsgrootte als

$$\Phi_{i \rightarrow k} = 2 \arcsin \left(\frac{r_k}{d_{ik}} \right) = 2 \arcsin \left(\frac{\sqrt{\frac{A_k}{\pi}}}{d_{ik}} \right)$$

waarbij d_{ik} verwijst naar de afstand tussen de twee centra, r_k is de straal en A_k is de oppervlakte van het opvangende gebied. De uiteindelijke aankomstkansen zijn daardoor:

$$R_{i \rightarrow k}^* = \frac{1}{\pi} \arcsin\left(\frac{r_k}{d_{ik}}\right).$$

Dit geldt voor de situatie zonder ‘interactie’ tussen gebieden. Elk gebied vangt mogelijkwerwijs dispersers in die anders andere gebieden bereikt zouden kunnen hebben. Een correctiefactor is nodig om te corrigeren voor de kans dat een individu dat gebied i verlaat en gebied k via gebied j zou hebben bereikt, al wordt ingevangen door gebied j . In de hier gepresenteerde analyse wordt een voorlopige correctiefactor toegepast:

$$R_{i \rightarrow k} = \left(1 - \sum_{j \neq k} R_{i \rightarrow j} R_{j \rightarrow k}\right) \cdot R_{i \rightarrow k}^*$$

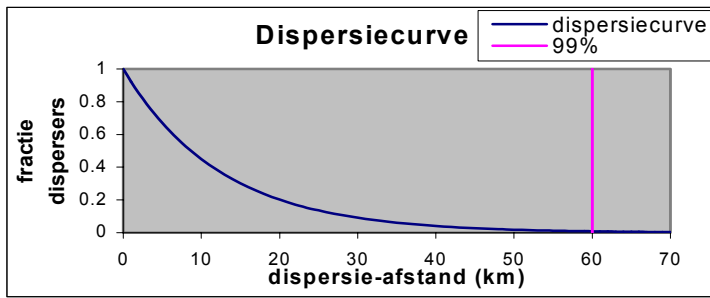
Deze vergelijking wordt numeriek opgelost met de aankomstkansen zonder interactie (R^*) als initiële waarden voor $R_{i \rightarrow j}$ en $R_{j \rightarrow k}$ te nemen. In Baveco en Goedhart (in prep.) wordt een algemenere versie van deze formule onderbouwd.

Modelparameters

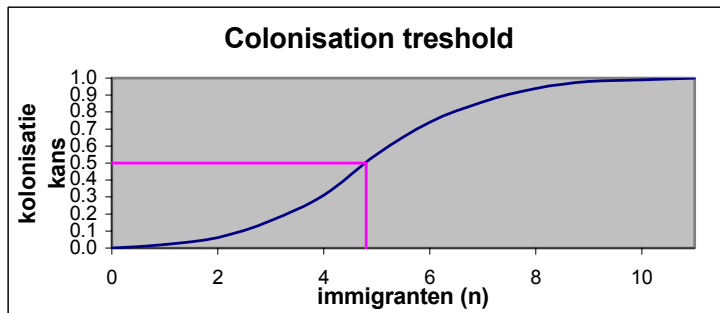
Om een analyse uit te voeren met CorridorGame, zijn er twee soorten input nodig. Ten eerste de landschapsconfiguratie. In dit onderzoek zijn de basisconfiguraties gebaseerd op de TOVER inrichtingsmodellen voor verbindingzones met aan weerszijden twee brongebieden. Elk gebied heeft een oppervlakte (A_i) en x- en y-coördinaten, waardoor ook de straal (r_k) van een gebied en de afstand tussen de gebieden (d_{ik}) bekend zijn. Bij de gevoeligheidsanalyse zullen deze waarden worden gevarieerd en geanalyseerd.

Ten tweede moet er een schatting gemaakt van de soortspecifieke parameters in het model. Dit betreft vijf parameters:

1. Emigranten/ha (β) - het aantal geproduceerde emigranten per ha per reproductieperiode.
2. Maximale dispersieafstand - de afstand waarbinnen 99% van de soort blijft na dispersie (99% van de oppervlakte onder de dispersiecurve, figuur 34).
3. Dispersiemortaliteit - de sterftekans per meter tijdens dispersie
4. Half survival area (A_h) - de oppervlakte waarbij de extinctiekans 0.5 is (de vorm van de extinctiecurve is hetzelfde als de dispersiecurve).
5. Colonisation threshold (y) - het minimum aantal immigranten dat nodig is voor een kolonisatiekans van 0.5 (figuur 35).



Figuur 34. De dispersiecurve waaruit de maximale dispersieafstand kan worden afgeleid. Per afstand staat de fractie dispersers aangegeven die deze dispersieafstand afstand overschrijdt.



Figuur 35. De curve met kolonisatiekansen (blauw), waarbij de colonisation threshold is aangegeven (paars). De kolonisatiekans is uitgezet tegen het aantal benodigde immigranten (n).

Modeluitvoer

CorridorGame geeft verschillende maten om de effectiviteit van een verbindingszone mee te kwantificeren. Er is geen enkele maat die alle denkbare aspecten in beschouwing neemt. Echter, wat we definiëren als dispersie-effectiviteit komt het meest in de richting van zo'n algemene maat.

Dispersie-effectiviteit

De belangrijkste maat die CorridorGame berekent om de effectiviteit te bepalen is de dispersie-effectiviteit (D_{eff}). Dit is het totaal aantal succesvolle immigraties in de zone, gedeeld door het maximaal mogelijke aantal emigranten (als de bezettingskans overal 1.0 is). De dispersie-effectiviteit wordt als percentage weergegeven, dus vermenigvuldigd met 100.

$$\text{Dispersie-effectiviteit } (D_{\text{eff}}) = \frac{\sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^m F_{j \rightarrow i}}{\beta \sum_{i=1}^m A_i} \times 100.$$

Deze maat voor dispersie-effectiviteit beschrijft een belangrijke eigenschap van verbindingszones: de mate waarin individuen succesvol uitgewisseld worden tussen verschillende gebieden. De maat is niet gevoelig voor een 'oppervlakte-effect' of de waarde van de parameter 'emigranten per ha' (β). A_j en β staan zowel in de teller als in de noemer van de breuk. D_{eff} is daardoor vooral afhankelijk van $R_{j \rightarrow i}$ en J_i . Ten

tweede reageert deze maat consistent op een verandering in de ruimtelijke configuratie (een homogene stijging bij een grotere gebiedsgrootte of kleinere afstand). Een nadeel van de dispersie-effectiviteit als maat is dat zij vrij abstract is. Om de resultaten te verduidelijken, worden de uitkomsten van een aantal andere variabelen ook gegeven.

Duurzaamheid

Volgens de formule van Frank en Wissel (2002) is een zone duurzaam als de kans op uitsterven in 100 jaar minder is dan 5%. In de resultaten wordt alleen vermeld of de zone duurzaam is of niet.

Immigratiestroom

Het totaal aantal immigranten in alle gebieden in de zone per jaar. Voor elk gebied i staat de immigratie $F_{j \rightarrow i}$ vanuit gebied j in een immigratiematrix. De som van deze immigraties per gebied is de immigratiestroom (de teller van de Deff). Deze output is minder abstract dan de Deff, maar is natuurlijk afhankelijk van de oppervlakte en de keuze van de parameter β .

Bezettingskansen

De bezettingskans J_i per gebied. De bezettingskans voor in het bijzonder het middelste sleutelgebied (J_m) is een index die we in de analyse gebruiken.

Berekening van de connectiviteit van een dispersiecorridor

In het tweede deel van de analyse gaan we uit van een verbindingszone waarbij de gebieden in de zone met elkaar verbonden zijn door een lijnvormige dispersiecorridor. En we beschouwen soorten die bij hun verplaatsingen door het landschap relatief gebonden zijn aan dergelijke elementen. Dit betekent dat voor wat betreft het bewegingspatroon het accent komt te liggen op verplaatsingen door lijnvormige elementen. In tegenstelling tot het 2-dimensionale patroon van bewegingen door de matrix (wat voor de Stapsteenverbinding samengevat kon worden in het taartpunt algoritme), hebben we nu dus te maken met een voornamelijk 1-dimensionaal patroon van verplaatsingen.

In een verkennende studie naar de connectiviteit via lijnvormige elementen is afgeleid wat de relatie is tussen de connectiviteit ($R_{j \rightarrow i}$) en de afstand tussen deze twee gebieden, gemeten via de dispersiecorridor. Deze connectiviteit is afhankelijk van het gekozen bewegingspatroon. Voor sterk aan een dispersiecorridor gebonden soorten nemen we aan dat we te maken hebben met een variant op het willekeurige ("random") bewegingspatroon, namelijk de "persistent random walk" verder afgekort als PRW. Een individu dat beweegt volgens een PRW heeft ieder moment (d.w.z. per bewegingsstap) een vaste omdraaikans. Omdraaien betekent in de tegenovergestelde richting verder gaan. Met een omdraaikans van 0.5 verandert dit patroon in een zuivere random walk.

Het verband tussen connectiviteit (dus de $R_{j \rightarrow i}$) en de afstand en grootte van gebieden leiden we af met behulp van simulaties van paden volgens het gedefinieerde bewegingspatroon. Vanwege de toevalsfactor hebben we een groot aantal paden nodig om de relatie te kunnen kwantificeren. De simulaties gaan uit van een lijnvormige corridor, waarover individuen zich volgens het PRW patroon

verplaatsen, in een landschapsmatrix waarin individuen zich volgens een ‘correlated random walk’ (CRW) kunnen verplaatsen. CRW is weer een variant op de random walk in twee dimensies, waarbij er een zekere correlatie is in de richting van de verplaatsing, tussen twee opeenvolgende stappen. De simulaties combineren dus twee bewegingspatronen (zie tabel 21 voor de parameters). Aangezien individuen verondersteld worden te starten in de corridor, zit de link tussen de twee patronen in de grootte van de kans (tau) om de lijnvormige corridor te verlaten.

Tabel 21. De parameters van gecombineerde PRW/CRW looppatronen.

Kans corridor te verlaten (tau)	De kans per stap dat een individu dat zich in de corridor bevindt, deze verlaat
Omdraaikans	De kans dat een individu dat zich in een corridor bevindt van richting verandert.
Snelheid c.q. stapgrootte	De snelheid of stapgrootte per tijdseenheid van een individu op dispersie
Sterftekans (mu)	De sterftekans per stap, bij verplaatsing in de matrix
Draaihoekverdeling STDEV	Standaarddeviatie van de draaihoekverdeling (CRW)
Tijdsduur c.q. aantal stappen	Duur van de dispersie-periode (in aantal stappen)

Resultaten

Onzekerheidsanalyse Stapsteenverbinding

De invoerparameters voor de drie soorten zijn gebaseerd op literatuur en expert-judgement en zijn weergegeven in tabel 22 (zie ook Pytrik 2002).

Tabel 22. Invoerparameters van het model corridorgame voor de ecoprofielen Roerdomp, Boomklever en Heivlinder.

	Roerdomp	Boomklever	Heivlinder
Emigranten/ha (aantal)	0.0083	0.23	2.2
Max. dispersieafstand (km)	60	22	10
Dispersiemortaliteit (per m)	0	0	0
Colonisation threshold (aantal)	1	2	30
Half survival area (ha)	10	2.22	1.5

De invloed van de invoerparameters op de resultaten is beoordeeld met een onzekerheidsanalyse. Voor de onzekerheidsanalyse is gebruik gemaakt van de Latin Hypercube methode (Jansen et al. 1997). Deze berekeningen zijn uitgevoerd voor de basisconfiguraties, waarbij is berekend in hoeverre Deff procentueel verandert bij een verhoging van 10% van de invoerparameter.

Tabel 23. Resultaten van de onzekerheidsanalyse op de invoerparameters in de basisconfiguratie. β is het aantal emigranten/ha, A_h is de 'half survival area' en y is de 'colonisation threshold'. De regressielijn geeft aan in hoeverre een variatie in de parameter een verandering in de Deff teweegbrengt. Hoe sterker de correlatie, des te meer is de Deff afhankelijk van deze parameter. Met behulp van de formule is berekend in hoeverre Deff procentueel verandert bij een verhoging van 10% van de invoerparameter x .

	Parameter x	Waarde x	Regressielijn	Correlatie (r^2)	Verandering D_{eff} bij +10% van x
Roerdomp	β	0.0083	$6.371 + 294.992x$	0.639	+ 2.77%
	A_h	10	$10.202 - 0.14x$	-0.362	- 1.59%
	Y	1	$11.364 - 2.541x$	-0.668	- 2.88%
Boomklever	β	0.23	$6.690 + 8.329x$	0.667	+ 2.22%
	A_h	2.22	$9.693 - 0.5x$	-0.383	- 1.29%
	Y	2	$10.492 - 0.946x$	-0.643	- 4.86%
Heivlinder	β	2.2	$5.88 + 3.120x$	0.674	+ 5.38%
	A_h	1.5	$16.599 - 2.53x$	-0.355	- 2.96%
	Y	30	$19.577 - 0.227x$	-0.646	- 5.33%

De analyse laat zien dat de dispersie effectiviteit Deff hooguit enkele procenten af- of toeneemt (tabel 23). De hoogste correlatie vinden we tussen Deff en de parameters 'aantal emigranten/ha' en 'colonization threshold' (R: 0.639 & -0.668; B: 0.667 & -0.643; H: 0.647 & -0.646). Ecoprofiel Heivlinder laat de grootste verandering in Deff zien bij 10% toename van deze parameters (5.4% & -5.3%) – deze verandering is nogal beperkt. De conclusie is dat de gekozen parameterwaarden voor de standaard configuratie een robuuste uitkomst geven. Bij configuraties die op de grens liggen wat betreft de resulterende duurzaamheid, kan een kleine verandering in parameter waarden natuurlijk wel een groot effect hebben. De parameter 'maximale dispersieafstand' heeft een relatief kleine invloed op de uitkomst, maar kan wel leiden tot stapsgewijze veranderingen door dat bij verandering ervan sleutelgebieden opeens wel of juist niet meer binnen de overbrugbare afstand komen te liggen.

Gevoeligheidsanalyse Stapsteenverbinding

In tabel 24 is de inrichting van het basisontwerp voor de ecoprofielen Roerdomp, Boomklever en Heivlinder weergegeven.

Tabel 24. Inrichting van de Stapsteenverbinding voor de ecoprofielen Roerdomp, Boomklever en Heivlinder volgens de TOVER ontwerpregels.

	Roerdomp	Boomklever	Heivlinder
Oppervlakte leutelgebied (ha)	750	56	56
Oppervlakte stapsteen (ha)	75	5.5	5.5
Afstand tussen twee sleutelgebieden (km)	30	11	5

Uit de simulatieresultaten blijkt dat bij uitvoering van het basisontwerp een duurzaam netwerk ontstaat. Dit wil zeggen dat er sprake is van voldoende uitwisseling tussen de beide brongebieden en dat de verbindingszone dus voldoende functioneert. In tabel 25 staan de dispersie-effectiviteit (Deff), de immigratiestroom (F) en de bezettingskans van het sleutelgebied dat zich in het midden van de verbindingszone bevindt (J9) weergegeven. De dispersie-effectiviteit is het totaal aantal immigranten in de gebieden in de zone, gedeeld door het maximaal mogelijke aantal emigranten, weergegeven in het percentage. De immigratiestroom is de som van alle immigraties

uit de immigratiematrix en geeft het totaal aantal verplaatsingen in de verbindingszone aan.

Tabel 25. Waarden van de effectiviteitsmaten voor het basisontwerp.

	Roerdomp	Boomklever	Heivlinder
Dispersie-effectiviteit D_{eff} (%)	8.83	8.61	12.83
Immigratiestroom F (immigranten)	5.06	16.4	145.2
Bezettingskans middelste sleutelgebied J_9	0.936	0.948	0.870

Variatie in oppervlakte van Sleutelgebieden en stapstenen

De oppervlakte van alle gebieden in de zone is gevarieerd van 50-150% van de oorspronkelijke oppervlakte. De verhouding sleutelgebieden: stapstenen van 10:1 blijft gelijk.

Uit de modelsimulaties blijkt dat bij een verkleining van de oppervlakte van de stapstenen en sleutelgebieden de dispersie-effectiviteit D_{eff} ongeveer lineair afneemt met de afname van de oppervlakte, tot een drempelwaarde wordt bereikt waarbij de zone niet meer functioneert. Onder deze drempelwaarde vindt er geen uitwisseling meer plaats tussen de brongebieden.

Voor de Boomklever ligt deze drempelwaarde bij een oppervlaktereductie van 50% ten opzichte van het basisontwerp. Voor de Roerdomp ligt de drempelwaarde bij een reductie van 30% en voor de Heivlinder ligt deze drempelwaarde al bij een oppervlakte reductie van 25%. De bezettingskans van het middelste sleutelgebied J_m neemt sterker dan lineair af naarmate de oppervlakte afneemt, hierbij komt de bezettingskans van dit sleutelgebied al snel onder de 95%.

Variatie in de oppervlakte van de Stapstenen

De oppervlakte van de stapstenen is gevarieerd van 0-500%, geen stapstenen tot stapstenen die vijfmaal zo groot zijn. De oppervlakte van de sleutelgebieden blijft gelijk. De verhouding sleutelgebieden: stapstenen van het basisontwerp 10:1 varieert hierdoor.

De stapstenen dienen als hulpmiddel om de oversteek tussen de sleutelgebieden te maken. Uit de modelsimulaties blijkt dat de verbindingzones ook zonder stapstenen duurzaam functioneren. Wel neemt de D_{eff} ongeveer lineair af met afnemende oppervlakte van stapstenen.

Vuistregel: Variatie in oppervlakte stapstenen is geen probleem, zolang de totale oppervlakte in de zone niet minder wordt.

Variatie in de verhouding oppervlakte sleutelgebieden: stapstenen

Bij een gelijkblijvende totale oppervlakte is de verhouding tussen de oppervlaktes van de sleutelgebieden en de stapstenen gevarieerd. Bij een kleinere verhouding is de oppervlakte van de sleutelgebieden kleiner en de oppervlakte van de stapstenen groter.

De verhouding tussen oppervlakte stapstenen en sleutelgebieden blijkt niet zo strikt als aangenomen in het basisontwerp. Een verbinding met alleen middelgrote gebieden – dus met de stapstenen flink vergroot en de sleutelgebieden verkleind (en daarmee geen sleutelgebieden meer volgens de definitie) – is zelfs effectiever dan de

configuratie van het basisontwerp. Enige voorzichtigheid ten aanzien van deze modelresultaten is nodig. Het model houdt namelijk geen rekening met een afname van de kwaliteit van kleinere gebieden (als gevolg van randeffecten).

Variatie in aantal stapstenen

Het aantal stapstenen is gevarieerd van 0 tot 5 stapstenen tussen elke twee sleutelgebieden.

Uit de modelsimulaties blijkt dat de verbindingszone ook duurzaam is in een verbinding zonder stapstenen. De bezettingskans van het middelste sleutelgebied neemt slechts enkele procenten af bij afwezigheid stapstenen. Echter de stapstenen zijn wel belangrijk voor het aantal dieren dat door de verbinding gaat, de effectieve dispersie $Deff$ neemt ongeveer lineair toe met het aantal stapstenen tussen de bron- en sleutelgebieden.

Variatie in de afstand tussen sleutelgebieden

De afstand tussen de sleutelgebieden is gevarieerd van 50%-150% van de afstand in de basisconfiguratie. Er blijft sprake van drie sleutelgebieden, de afstand tussen de brongebieden wordt daardoor ook groter.

Uit de modelsimulaties blijkt dat er een ongeveer negatief exponentiele relatie tussen bestaat tussen de dispersie-effectiviteit ($Deff$) en de afstand tussen sleutelgebieden. Bij grotere afstanden (H: factor 1.1; B: 1.6; R: 1.4) worden de afstanden zodanig dat de zone niet meer functioneert (absolute drempelwaarden). De drempelwaarde waaronder de verbinding niet langer functioneert, ligt voor de Heivlinder al bij 10% grotere afstanden, voor de Roerdomp ligt de drempelwaarde bij 40% toename van de afstanden en voor de Boomklever bij 60% toename van de afstanden. Hiermee is het basisontwerp, met name voor de heivlinder, relatief gevoelig voor het vergroten van de afstanden.

Variatie in de ruimtelijke configuratie

In het basisontwerp liggen de sleutelgebieden en stapstenen op één lijn. In de praktijk is dit vaak niet realistisch. Door te variëren in de ruimtelijke configuratie van de gebieden wordt duidelijk hoe belangrijk het is vast te houden aan het op één lijn liggen van het ontwerp.

Onderzocht is wat het effect is van beperkte willekeurige veranderingen in de ligging van alle gebieden, met uitzondering van de twee brongebieden. Een groot aantal configuraties zijn doorgerekend, voor verschillende waarden van de standaard deviatie van een Normale verdeling die de x- en y-positie ten opzichte van de standaard configuratie definieert. Zoals figuur 16 laat zien, is een beperkte variatie in ligging geen probleem en kan zelfs gunstig zijn door een kleinere kans op z.g. schaduweffecten: gebieden die zodanig liggen dat ze individuen invangen die anders andere gebieden bereikt zouden hebben. De ruimtelijke variatie die niet tot een vermindering van de effectiviteit leidt kunnen we relateren aan de dispersieafstand van het ecoprofiel: voor de Roerdomp 6/30km, voor de Boomklever 2/11km en voor de Heivlinder 0.5/5km.

Gevoeligheidsanalyse Corridorverbinding

Voor de Corridorverbinding zijn de ecoprofielen Boomkikker en Das gekozen. De Boomkikker staat voor een sterk corridorgebonden soort, oftewel een dispersiehabitat specialist; de Das staat voor een soort die weliswaar gebruik maakt van corridors maar zich ook verplaatst door het omliggende landschap (gematigd afhankelijk van een dispersiecorridor). De ontwerpregels van het basisontwerp voor de ecoprofielen Boomkikker en Das staan weergegeven in tabel 26. Tabel 27 geeft een overzicht van de waarden van de invoerparameters die zijn gebruikt voor het model Corridorgame. In tabel 28 staan de bewegingsparameters, waarmee de bewegingen door de dispersiecorridor en de matrix zijn gesimuleerd.

Tabel 26. Basisontwerp inrichting ecoprofiel Boomkikker en Das volgens het Handboek Robuuste Verbindingen en cd-rom TOVER.

	Boomkikker	Das
Oppervlakte sleutelgebied (ha)	56	3000
Oppervlakte stapsteen (ha)	5.5	300
Afstand tussen twee Sleutelgebieden (km)	2	30
Breedte dispersiecorridor (m)	25	100

Tabel 27. Invoerparameters voor het model corridorgame voor de ecoprofielen Boomkikker en Das.

Parameter	Boomkikker	Das
Emigranten/ha (β)	4.55	0.04
Half survival area (A_h) (ha)	0.37	150
Colonisation threshold (aantal ind.)	4	2

Tabel 28. Bewegingsparameters van de ecoprofielen Boomkikker en Das. Tussen haakjes de waarden gedefinieerd als de standaard parameter set.

Parameter	Boomkikker	Das
Kans verlaten corridor (τ)	0-0.1 (0)	0-0.15 (0.1)
Omdraaikans (PRW)	0.0045	0.0062
Stapgrootte (km/stap)	0.0135	0.532
Sterftekans in matrix (μ)	0-0.1	0-0.1
Draaihoekverdeling St. Dev. (CRW)	1.04	1.1
Duur dispersie (stappen)	1000	500

De connectiviteit is sterk afhankelijk van de combinatie van μ - en τ -waarden. Omdat weinig empirische data beschikbaar zijn m.b.t. deze parameters, is een uitgebreide analyse uitgevoerd naar het effect van deze parameters over een range van waarden. In de eerste plaats richtte deze analyse zich op de kans om een gebied op een bepaalde afstand en van een bepaalde omvang te bereiken. In de tweede plaats is onderzocht hoe μ en τ de ecologische effectiviteit van de verbindingszone beïnvloeden, in het bijzonder de dispersie-effectiviteit $Deff$.

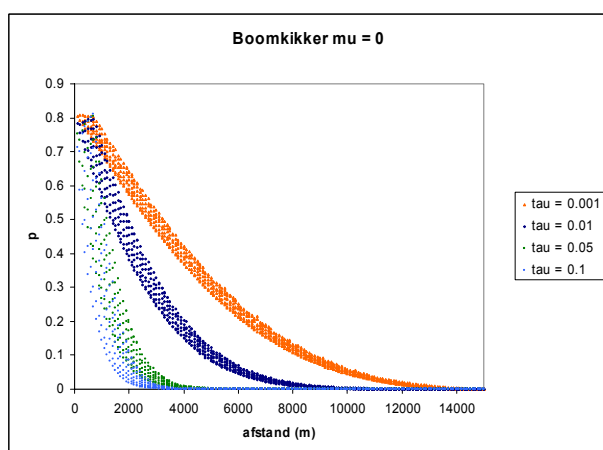
Connectiviteit afhankelijk van μ en τ

De volgende figuren geven een indruk van de mate waarin parameters μ en τ de kans om een gebied te bereiken bepalen. De overige parameter instellingen komen overeen met tabel 28. Voor de Boomkikker zijn resultaten voor een range van gebiedsdiameters (100 tot 1200 m) weergegeven; voor de Das zijn enkel de resultaten voor een diameter van 1200 m weergegeven (NB de diameters voor sleutelgebieden

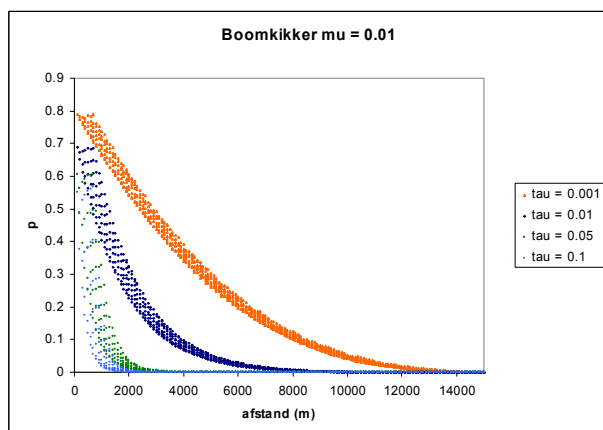
en stapstenen zijn nog aanmerkelijk groter dan deze waarde). De afstanden (de x-as) zijn de afstanden tot het middelpunt van het gebied; voor de afstanden tot de rand van het gebied dient de halve diameter er vanaf getrokken te worden.

Boomkikker

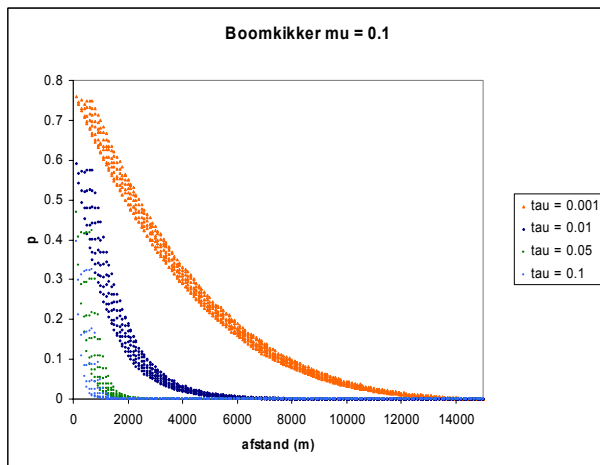
De figuren 36, 37 en 38 laten zien dat de kans via de dispersiecorridor in een gebied aan te komen ongeveer exponentieel afneemt naarmate de afstand toeneemt. Daarnaast is er een groot effect van tau. Een tau waarde groter dan 0.001 leidt tot een duidelijke reductie in de kans, zelfs wanneer de sterfte kans in de matrix nul is. Wanneer er geen sterfte zou zijn in de matrix hebben gebieden op een afstand van bijna 4 km via de corridor nog met een 50% kans bezocht worden (figuur 36). Voor de 2 km afstand tussen twee sleutelgebieden volgens de TOVER normen, zal de connectiviteit naar verwachting hoog zijn. Wanneer rekening wordt gehouden met sterfte in de matrix neemt de afstand waarover het leefgebied wordt bereikt duidelijk af. Bij een sterfte van 0.1 per tijdstap zijn de kansen om het brongebied te bereiken gehalveerd (figuur 38).



Figuur 35. Invloed van de kans op het verlaten van de corridor (tau) per tijdstap op de kans om een leefgebied te bereiken bij een sterfte in de matrix (mu) van 0 voor het looppatroon van de Boomkikker.



Figuur 36. Invloed van de kans op het verlaten van de corridor (tau) per tijdstap op de kans om een leefgebied te bereiken bij een sterfte in de matrix (mu) van 0.01 voor het looppatroon van de Boomkikker.



Figuur 37. Invloed van de kans op het verlaten van de corridor (τ) per tijdstap op de kans om een leefgebied te bereiken bij een sterfte in de matrix (μ) van 0.1 voor het looppatroon van de Boomkikker.

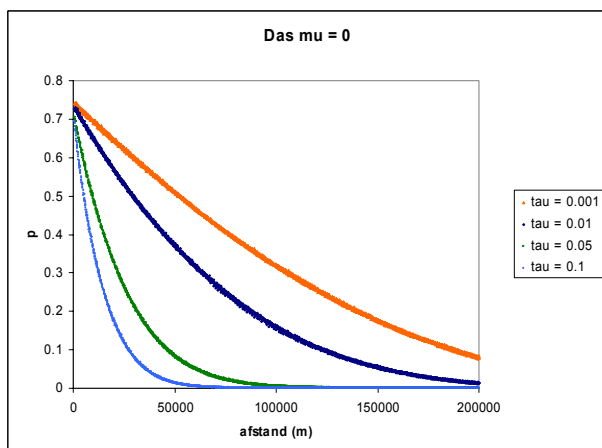
Das

De figuren 39, 40 en 41 laten de kans zien dat de Das het brongebied via de dispersiecorridor bereikt. Voor de Das zijn de uitkomsten op een grotere ruimtelijke schaal, gezien het looppatroon van de Das. In theorie worden gebieden op ruim 50 km afstand nog bezocht met een kans van 50 %, bij een lage waarde van τ (kleiner dan 0.001). Voor de Das gaan we echter uit van een grotere kans om de dispersiecorridor te verlaten. In de standaard parameterset is een τ van 0.15 aangehouden (tabel 28). Voor een τ waarde van 0.1 varieert de afstand (via de corridor) die nog met een kans van 10% overbrugd wordt van 28 km ($\mu=0$, figuur 39) tot 16 km ($\mu=0.01$, figuur 40) tot 9 km ($\mu=0.1$, figuur 41). Hiermee wordt het belang van een lage sterfte in de matrix geïllustreerd.

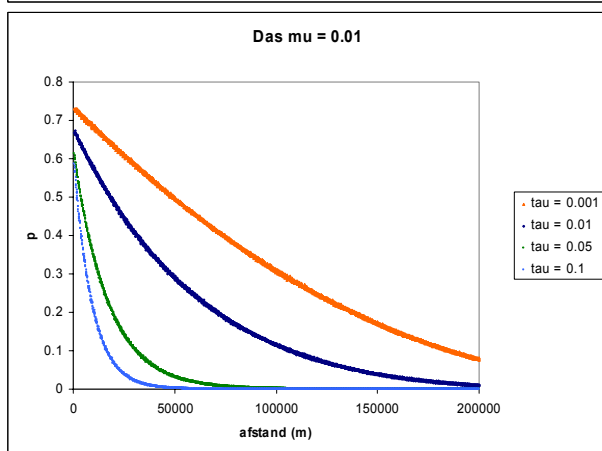
Effect μ en τ op dispersie effectiviteit

Figuur 20 geeft de dispersie-effectiviteit van het basisontwerp voor het ecoprofiel Boomkikker bij een variërende μ en τ . Figuur 21 geeft de dispersie-effectiviteit voor het ecoprofiel Das. De figuren illustreren het effect van μ en τ op de effectiviteit van de dispersie door de verbindingszone, $Deff$, voor het basisontwerp van de cd-rom TOVER. Duidelijk is dat we voor de standaard parametersets voor beide ecoprofielen als resultaat een $Deff$ van dezelfde ordegrrootte krijgen (iets kleiner dan 0.1 of 10 %). Echter de ecoprofielen zijn zeer verschillend eigenschappen wat betreft de uittreedkans τ (Das hoog Boomkikker laag) en de kans op sterfte in de matrix (Das laag en Boomkikker hoog). Dit betekent met name verschillende typen maatregelen nodig zijn om de effectiviteit van verbinding voor deze ecoprofielen te verhogen. Voor Boomkikker kunnen μ en τ niet verder verlaagd worden en zijn de enige opties het verbeteren van de configuratie van de verbinding (vergroten gebieden, verkleinen van de afstanden). Voor Das is een winst te behalen in het verlagen van μ en/of in het verlagen van τ .

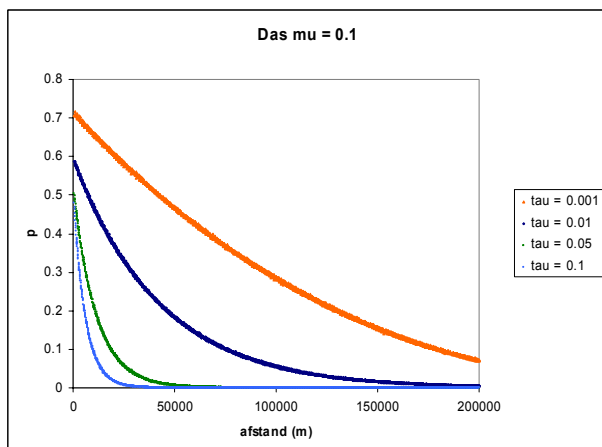
Vuistregel: voor niet sterk aan de corridor gebonden soorten kan de effectiviteit van de verbinding potentieel sterk vergroot worden door verlaging van het sterfte risico in het gebied rondom de corridor, eventueel in combinatie met maatregelen die de aantrekkelijkheid van de dispersiecorridor voor deze soorten verhoogt.



Figuur 38. Invloed van de kans op het verlaten van de corridor (τ) per tijdstap op de kans om een leefgebied te bereiken bij een sterfte in de matrix (μ) van 0 per tijdstap voor het looppatroon van de Das.



Figuur 39. Invloed van de kans op het verlaten van de corridor (τ) per tijdstap op de kans om een leefgebied te bereiken bij een sterfte in de matrix (μ) van 0.01 per tijdstap voor het looppatroon van de Das.



Figuur 40. Invloed van de kans op het verlaten van de corridor (τ) per tijdstap op de kans om een leefgebied te bereiken bij een sterfte in de matrix (μ) van 0.1 per tijdstap voor het looppatroon van de Das.

