

## Afwegingskader voor de versterking van populaties van Europees beschermde soorten

Nummer:	<b>INBO.A.2012.141</b>
Datum advisering:	<b>19 november 2012</b>
Auteur:	<b>Joachim Mergeay</b>
Contact:	<b>Joachim Mergeay (<a href="mailto:joachim.mergeay@inbo.be">joachim.mergeay@inbo.be</a>)</b>
Kenmerk aanvraag:	<b>e-mail op datum van 8 oktober 2012</b>
Geadresseerden:	<b>Agentschap voor Natuur en Bos</b>  <b>T.a.v. Liesbet Van Laer en Ward Verhaeghe</b> <b>Centrale dienst</b> <b>Koning Albert II-laan 20 bus 8</b> <b>1000 Brussel</b>  <a href="mailto:liesbet.vanlaer@lne.vlaanderen.be">liesbet.vanlaer@lne.vlaanderen.be</a> <a href="mailto:ward.verhaeghe@lne.vlaanderen.be">ward.verhaeghe@lne.vlaanderen.be</a>
Cc:	<b>Agentschap voor Natuur en Bos</b> <b>Carl De Schepper (<a href="mailto:carl.deschepper@lne.vlaanderen.be">carl.deschepper@lne.vlaanderen.be</a>)</b>

## AANLEIDING

Voor de instandhouding van sommige Europees beschermde soorten is het nodig populaties te versteken. Dit kan door te vergroten, te verbinden of zelfs door translocaties tussen geschikte leefgebieden.

Een aantal noodzakelijk geachte ecologische verbindingen buiten speciale beschermingszones wordt besproken in aparte motiveringsnota's, opgesteld door ANB en INBO. Hierin worden mogelijke ruimtelijke scenario's en de aard van de verbinding uitgewerkt. Na overleg kan een ecologische verbinding als actie opgenomen worden in het S-IHD rapport om uiteindelijk vastgesteld te worden in de aanwijzingsbesluiten.

## VRAAGSTELLING

Om een keuze te kunnen maken tussen verschillende scenario's voor natuurverbindingen en de aard van deze verbindingen is een theoretisch kader nodig.

1. Kan een afwegingskader gemaakt worden voor ingrepen die de staat van instandhouding verbeteren?

## TOELICHTING

### 1. Inleiding

Habitatfragmentatie is in West-Europa het grootste probleem voor het natuurbehoud. Populaties worden kleiner en raken geïsoleerd. Dit leidt tot een toename van toevalseffecten op deze populaties. Het verlies aan genetische diversiteit heeft inteelt, alsook een gebrekkig aanpassingsvermogen aan veranderingen tot gevolg. Hierdoor neemt de kans op uitsterven sterk toe. De isolatie leidt verder tot een gebrek aan herkolonisatie van verlaten leefgebieden.

Om tot een duurzaam behoud van biodiversiteit te komen moet onderzocht worden hoe verkleining en fragmentatie kunnen worden tegengegaan, of hoe hun effecten kunnen worden gecompenseerd door specifieke maatregelen. Landschapsinrichting die noodzakelijk is voor migratie, dispersie en genetische uitwisseling van wilde soorten is een expliciet onderdeel van de Europese Habitatrichtlijn (92/43/EEC). Aanvullingen op artikel 17 van de Europese Habitatrichtlijn (Evans & Arvela 2011) vermelden ook dat zogenaamde referentiecondities voor gunstige populaties ("favourable reference populations") gebaseerd moeten zijn op zowel ecologische als genetische criteria. Hier wordt ingegaan op de noodzaak van ecologische verbindingen en de randvoorwaarden waarbinnen deze nuttig kunnen zijn voor het behoud van biodiversiteit. Hiervoor wordt gefocust op de interactie tussen lokale populatiegrootte (deelpopulatie), regionale populatiegrootte (metapopulatie) en de graad van verbinding tussen lokale populaties. Deze drie factoren beïnvloeden elkaar sterk en zijn van belang voor het bekomen van gunstige randvoorwaarden voor duurzaam behoud van genetische diversiteit, en daarmee ook duurzaam behoud van soorten (Laikre et al. 2009). Daarnaast wordt ingegaan op de evolutionaire achtergrond van dispersiegedrag, omdat dit mee bepaalt wanneer een organisme een grote, dan wel kleine neiging tot dispersie heeft, en hoe verschillende soorten andere eisen stellen aan het landschap om functioneel verbonden te zijn.

Dit algemeen kader is bedoeld als achtergrond bij de inzet van ecologische verbindingen. Het geeft ook bijkomende criteria voor de beoordeling van de (lokale) staat van instandhouding van populaties (Adriaens et al. 2008), zoals gesuggereerd door Evans & Arvela (2011). Hierbij wordt expliciet rekening gehouden met de metapopulatiestructuur

en de relatie tussen hoe groot en hoe sterk verbonden populaties lokaal en regionaal moeten zijn om voldoende genetische diversiteit te behouden. Deze criteria zullen mee opgenomen worden in een update van de criteria voor de lokale staat van instandhouding, zoals initieel opgesteld door Adriaens et al. (2008).

## 2. Fragmentatie en toevalseffecten

Kleine populaties hebben een grotere kans op uitsterven door toevalseffecten dan grote populaties. Door toeval gaat ook genetische diversiteit verloren in populaties (genetische drift, zie kader), hetgeen leidt tot inteelt en fitnessverlies, waardoor de aangroei capaciteit afneemt (Frankham 2005). De snelheid waarmee genetische drift inwerkt op genetische diversiteit bepaalt de zogenaamde effectieve populatiegrootte  $N_e$ . Gemiddeld genomen is de effectieve populatiegrootte tienmaal kleiner dan het aantal volwassen individuen  $N_c$  (de censuspopulatie) in een populatie (Frankham 1995). Een populatie van 500 volwassen individuen ( $N_c$ ) gedraagt zich genetisch als van slechts 50 individuen. Dit door bv. louter demografische toevalligheden: een slechte voortplanting gedurende één of meerdere jaren kan een ogenschijnlijk gezonde populatie op enkele jaren doen verdwijnen. Door toeval kan ook de verhouding tussen geslachten bij de nakomelingen scheefgetrokken worden, waardoor bv. enkel mannetjes of vrouwtjes overblijven. Dit leidt tot een lagere effectieve populatiegrootte en dus een snellere afname van genetische diversiteit. Nagenoeg alle theoretische afleidingen en berekeningen in de populatiebiologie gebruiken de effectieve populatiegrootte, en dit is dan ook de maatstaf die gebruikt moet worden bij het bepalen van een duurzame populatiegrootte.

Bij sommige soorten of populaties ligt die  $N_c/N_e$  verhouding hoog (bv.  $\sim 100\,000 / 1$  bij mariene vissen en zoöplankton), bij andere ligt ze lager (Frankham 1995). Deze verhouding staat niet vast per soort, omdat ze afhankelijk is van lokale populatiekenmerken (bv. Ficetola et al. 2010). De waarde kan via genetisch onderzoek bepaald worden. Voor heel wat soorten zijn reeds zulke gegevens beschikbaar, maar als surrogaat kan gebruik gemaakt worden van de  $N_c/N_e$  verhouding van een nauw verwante en ecologisch gelijkaardige soort.

De effectieve populatiegrootte kan op verschillende manieren worden bepaald. Vaak wordt het begrip effectieve populatiegrootte vereenvoudigd tot "het aantal reproducerende individuen". Dit is enkel correct wanneer de familie grootte ( $\sim$ het aantal nakomelingen per paar) van alle reproducerende individuen nagenoeg gelijk is<sup>1</sup>. In de praktijk is dat quasi nooit het geval, waardoor de effectieve populatiegrootte toch veel kleiner is dan het aantal reproducerende individuen. Wanneer literatuurgegevens gebruikt worden om de  $N_c/N_e$  verhouding te schatten, is het dus essentieel om duidelijk te weten welke methode werd gebruikt en welke theoretische aannames daaraan verbonden zijn. Methodes die de verandering in genetische diversiteit en identiteit overheen verschillende generaties meten (zogenaamde temporele methodes), leveren de meest betrouwbare schattingen van  $N_e$  op. Dit omdat ze alle componenten van genetische drift zoals inteelt, variatie in populatiegrootte doorheen de tijd, genmigratie, ongelijke sekse-ratio en andere aspecten die de variantie in familie grootte beïnvloeden integreren.

<sup>1</sup> De effectieve populatiegrootte  $N_e$  benadert de census populatiegrootte als de variantie ( $V_k$ ) in familie grootte  $k$  gelijk is aan de gemiddelde familie grootte  $\bar{k}$ . Niet reproducerende individuen hebben een familie grootte gelijk aan nul, en halen daardoor de  $N_e$  sterk naar beneden. De relatie tussen  $N_e$  en de census grootte  $N_c$  (aantal

$$N_e = \frac{\bar{k}N_c - 1}{\bar{k} - 1 + V_k/\bar{k}}$$

individuen in de populatie) wordt bepaald door

Genetische drift leidt tot een verlies aan genetische diversiteit voor kenmerken waarop natuurlijke selectie kan inwerken, waardoor kleine populaties zich minder snel kunnen aanpassen aan veranderingen in de omgeving, met inbegrip van parasieten en pathogenen. Hoe meer evolutie (de verandering in allelfrequenties doorheen de tijd) door toeval wordt bepaald, hoe minder het door natuurlijke selectie kan worden bepaald. Daardoor kan het zijn dat in kleine populaties toevallige evolutie optreedt tegen de richting van natuurlijke selectie. Recente evolutionaire studies onderstrepen het belang van snelle evolutie in respons op grote en kleine omgevingsveranderingen (Mergeay & Santamaria 2012). Het behoud van zeldzame allelen (varianten van een gen) is echter zeer belangrijk om snelle adaptatie toe te laten.

### 3. Hoe groot is groot genoeg: genetische criteria

Bij een effectieve populatiegrootte van  $N_e = 500-1000$  individuen wordt het verlies aan genetische diversiteit gecompenseerd door het ontstaan van nieuwe mutaties in de populatie (Franklin & Frankham 1998), waardoor dit cijfer vaak wordt gebruikt als criterium voor duurzaam behoud. Hoewel vele geïsoleerde populaties niet aan dit criterium voldoen, kan verbinding van meerdere kleinere deelpopulaties wel leiden tot een metapopulatie (een set van regionaal verbonden deelpopulaties) met  $N_e = 500$ , en dus een behoud van genetische diversiteit garanderen. Dit is een zeer ruwe algemene richtlijn, met voor- en nadelen (Trail et al. 2010; Flather et al. 2011). De meest juiste inschatting wordt bekomen door per populatie via levensvatbaarheidsanalyses (PVA: population viability analysis) te bepalen welke lokale condities (inclusief populatiegrootte) nodig zijn voor behoud van de populatie en op welke termijn dit betrekking heeft (bv. Pollak 2009; Di Minin & Griffiths 2010). Daarbij wordt gesimuleerd onder welke combinatie van condities (populatiegrootte, reproductie, mortaliteit, dispersie, inteelt, veranderingen in habitatgeschiktheid...) de populatie een (vooraf bepaalde) aanvaardbaar lage kans op uitsterven heeft. Vaak wordt een maximale kans van 10% op uitsterven over 100 jaar gebruikt. Dit soort simulaties vereist echter zeer gedetailleerde gegevens omtrent onder meer voortplanting, mortaliteit, dispersie, demografie en effecten van inteelt, hetgeen maar mogelijk is mits meerjarig basisonderzoek gericht op deze variabelen.

De vuistregel dat  $N_e = 500$  voor duurzaam behoud van genetische diversiteit is een criterium voor het behoud van genetische diversiteit op zeer lange termijn. Dit betekent allermindst dat populaties met een kleinere effectieve populatiegrootte ten dode opgeschreven zijn of mogen opgegeven worden. Kleinere populaties zullen echter gemakkelijker en sneller genetische diversiteit verliezen, waardoor de gemiddelde kans op uitsterven toeneemt. Een groot nadeel van deze vuistregel, zeker voor het beleid, is dat er geen temporeel aspect aan vasthangt of een risico-inschatting mee gepaard gaat op een bepaalde termijn. Er kan echter ook voor behoud van genetische diversiteit een temporeel expliciete benadering gebruiken, die hier wordt aanbevolen als criterium voor een voldoende behoud van genetische diversiteit. Dit criterium bepaalt dat de effectieve populatiegrootte zodanig moet zijn dat op een periode van honderd jaar 95 % van de genetische diversiteit wordt behouden. Dit is eenvoudig af te leiden via

$$N_e \approx \frac{t}{-2 \ln\left(\frac{H_t}{H_0}\right)} \quad (\text{Formule 1})$$

waarbij  $t$  het aantal generaties is per 100 jaar,  $H_t$  de genetische diversiteit is in generatie  $t$  en  $H_0$  de genetische diversiteit is in de referentietoestand (zie Hamilton 2009 voor de afleiding). Men kan ook berekenen dat deze effectieve populatiegrootte nagenoeg overeenkomt met de tijd tot verlies van een allel met een frequentie van 0.5% (Kimura & Ohta 1969). Deze minimale effectieve populatiegrootte wordt verder genoteerd als  $N_{e95}$ . Bij een soort met generatietijd van zeven jaar is  $N_{e95}$  gelijk aan 139. Bijvoorbeeld de kamsalamander (*Triturus cristatus*) heeft een gemiddelde generatieduur van ca. 7 jaar,

en  $N_e > 139$  zou kunnen gebruikt worden als genetisch criterium voor een goede staat van instandhouding van een (meta)populatie, aanvullend op de huidige criteria voor de lokale staat van instandhouding (Adriaens et al. 2008). Wanneer de verhouding  $N_c / N_e$  gekend is voor de soort (of populatie), kan men deze  $N_{e95}$  ook omzetten naar een minimale census populatiegrootte, die het aantal volwassen individuen in de populatie weergeeft.

Tabel 1 geeft ter indicatie de effectieve populatiegroottes weer, die overeenkomen met  $N_{e95}$  voor organismen met verschillende generatieduur. Dit zou men kunnen gebruiken als genetisch criterium voor de staat van instandhouding van (meta)populaties.

Tabel 1. De effectieve populatiegrootte die minimaal vereist is om 95% van de genetische diversiteit (GD) te behouden over 100 jaar ( $N_{e95}$ ) en de effectieve populatiegrootte waarbij allelen met een frequentie groter dan 0,5% gemiddeld genomen behouden worden. Bij kleine  $N_e$  is het compenserend effect van mutaties voor genetische drift verwaarloosbaar. Naarmate de  $N_e$  dichter komt bij 500 worden mutaties belangrijker en kan  $N_e = 500$  als de ondergrens worden beschouwd, eerder dan de aangegeven getallen (enkel van toepassing bij organismen met generatieduur < 2 jaar).

<b>Generatieduur (jaar)</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>
Aantal generaties per 100 jaar	100	50	33	25	20	17	14	13	11	10
$N_e$ nodig voor behoud van 95% GD over 100 jaar	975	487	325	244	195	162	139	122	108	97
$N_e$ die overeenkomt met verlies allel 0.5% over 100 jaar	939	469	313	235	188	156	134	117	104	94

#### 4. Ecologische verbinding

Een ecologische verbinding is een corridor bestaande uit één of meerdere habitattypes, waarlangs organismen van het ene leefgebied naar het andere kunnen migreren. Is de verbinding langer dan de dispersiecapaciteit van het organisme, dan dient ze eveneens te bestaan uit leefgebied geschikt voor voortplanting, waarbij de geschikte vlekken binnen dispersieafstand van elkaar dienen te liggen. In dit geval vormt een ecologische verbinding ook leefgebied, zij het dat daar niet gefocust wordt op de vestiging van genetisch duurzame populaties. Hoe langer een ecologische verbinding is, hoe robuuster ze moet zijn: omdat de organismen grotere afstanden moeten afleggen tot de volgende kernpopulatie, moet de passerbaarheid van de habitatmatrix groter zijn. Doorgaans betekent dit dat verbindingen over langere afstanden breder moeten zijn en van betere kwaliteit moeten zijn.

De verbindingen uit het Handboek Robuuste Verbindingen van Alterra (2001) zijn bij uitstek bedoeld voor de overbrugging van grote afstanden.

Een ecologische verbinding heeft meerdere complementaire functies:

1. **Ze moet organismen toelaten om nieuwe of verlaten leefgebieden te koloniseren.** Na een lokale extinctie (door toeval of niet) is snelle herkolonisatie mogelijk vanuit andere populaties en gebieden. Bij herkolonisatie is het gunstig dat dit door een niet te klein aantal individuen (>10) kan gebeuren, om zogenaamde stichterseffecten (een lage genetische diversiteit bij aanvang door een te klein aantal kolonisten) te vermijden. Slechts tien stichters dragen gemiddeld genomen 95% van de genetische diversiteit van de bronpopulatie (Frankham et al. 2010). Als deze snel kan aangroeien is het verlies aan genetische diversiteit door een stichterseffect relatief beperkt. Ecologische

verbindingen bedoeld voor herkolonisatie moeten dus meer kunnen bieden dan nu en dan de passage van een migrant. De ecologische verbinding moet effectief aantrekkelijk leefgebied zijn voor de soort waarvoor ze bedoeld is, zodat voldoende individuen geschikte leefgebieden kunnen herkoloniseren.

2. **Ze moet genetische uitwisseling toelaten tussen bestaande populaties, om effecten van genetische drift en inteelt te compenseren.** Elk van de geïsoleerde populaties wordt door een verbinding in feite een deelpopulatie van een grotere metapopulatie: de lokale toevalseffecten, die leiden tot een verlies aan genetische diversiteit kunnen gecompenseerd worden door immigratie van individuen uit de naburige populaties. De populatie gedraagt zich als een populatie die groter is, dan wanneer ze volledig geïsoleerd zou zijn. Een verbinding verkleint het effect van genetische drift en zorgt voor een grotere effectieve lokale populatiegrootte bij een nagenoeg gelijk aantal individuen in elke deelpopulatie. Hoe sterker de verbinding is (i.e., hoe meer individuen uitgewisseld worden), hoe meer toevalseffecten gecompenseerd kunnen worden (hoe groter de effectieve lokale populatiegrootte is). Is de metapopulatie sterk verbonden (>25 effectieve migranten per generatie), dan gedraagt deze zich feitelijk als één grote populatie, in plaats van als een deelverzameling van kleinere verbonden deelpopulaties (Waples & Gaggiotti 2006).
3. **Ze moet genetische uitwisseling bevorderen om zo verspreiding van gunstige genetische varianten vergemakkelijken.** Dit is nodig om het potentieel tot adaptatie aan veranderende (milieu)condities te vergroten. In een natuurlijke omgeving die gedomineerd wordt door externe antropogene drukken die regelmatig veranderen (bv. pollutie, nieuwe biociden, nieuwe chemicaliën, invasieve soorten, ...) is een snelle evolutionaire respons essentieel.

## 5. Vergroten of verbinden?

Zowel vergroten als verbinden kunnen leiden tot een duurzame populatie, omdat toevalseffecten worden verkleind in beide gevallen. Als absolute minimale graad van connectiviteit, nodig om effecten van drift en inteelt te compenseren, wordt één effectieve migrant per generatie aanbevolen (Mills & Allendorf 1996). Deze minimale graad van connectiviteit geldt in het geval van een netwerk aan deelpopulaties, waarbij alle deelpopulaties even sterk met elkaar verbonden zijn. Wanneer er slechts met één andere deelpopulatie uitwisseling is, volstaat één effectieve migrant per generatie niet (Figuur 1). De hoeveelheid noodzakelijke uitwisseling is dan afhankelijk van de effectieve populatiegrootte.

Hoewel zowel grote als kleine populaties slechts één effectieve migrant per generatie vereisen, is het relatieve effect echter verschillend : bij een effectieve populatiegrootte van  $N_e = 100$  volstaat een relatief kleine of smalle verbinding waar slechts 1/100 (één procent) van de populatie per generatie gebruik van maakt. Bij een grootte van  $N_e = 20$  moet per generatie 1/20 (vijf procent) van de populatie migreren om aan het minimale verbindingscriterium van één migrant per generatie te voldoen, hetgeen voor sommige soorten zeer veel is. De passerbaarheid en dus de kwaliteit van een ecologische verbinding die twee kleine populaties met elkaar verbindt moet dus veel groter zijn dan tussen grote populaties.

In een zeer versnipperd landschap, doorsneden langs alle kanten met harde barrières (woongebied, wegeninfrastructuur, kanalen, ...) moet dus zeer goed overwogen worden of een duurzame populatie best kan behaald worden door de lokale populatiekernen te vergroten en genoeg te nemen met minder robuuste ecologische verbindingen, dan wel deze toestand te behalen met relatief kleine populaties en zeer robuuste ecologische verbindingen. Dit zijn afwegingen die geval per geval moeten gemaakt worden.

Een metapopulatie, die bestaat uit 10 deelpopulaties met elk een  $N_e > 50$  ( $N_{e\_metapopulatie} > 500$ ) en minimaal 1 effectieve migrant per generatie per deelpopulatie is dus genetisch duurzaam volgens de gecombineerde criteria van Franklin & Frankham (1998) en Mills & Allendorf (1996). De genetische uitwisseling waarborgt het behoud van



genetische diversiteit binnen deelpopulaties, terwijl de grootte van de totale metapopulatie van  $N_e = 500$  het verlies aan genetische diversiteit tussen populaties door het ontstaan van nieuwe mutaties compenseert. Let wel, bij een  $N_c/N_e$  verhouding van 10/1 heb je ook tien migranten nodig om tot één effectieve migrant te komen.

Wanneer men bovenstaande 95% richtlijn gebruikt voor behoud van genetische diversiteit, kan men Formule 1 gebruiken om soort per soort, de minimale metapopulatiegrootte te bepalen, en afhankelijk van het aantal populaties en ruimtelijke configuratie, te bepalen wat de beste combinatie van lokale minimumpopulatiegrootte en ecologische verbinding is.

## 6. Verbinden of herintroduceren?

In bepaalde gevallen is het primaire doel om herkolonisatie van verlaten, maar geschikte leefgebieden toe te laten. In dat geval moet de afweging gemaakt worden tussen een ecologische verbinding of een herintroductie via een soortbeschermingsplan. Bijvoorbeeld wanneer twee gebieden worden doorsneden door een onoverbrugbare barrière geopteerd worden voor de aanleg van een ecoduct of ecotunnel. Hiervan staat de efficiëntie niet bij voorbaat vast (Lesbarrères & Fahrig 2012). Herintroductie is te overwegen tegenover het uitbouwen van een ecologische verbinding als :

1. het primaire doel herkolonisatie is;
2. de verbinding niet moet dienen om de metapopulatiegrootte boven een kritische grens (bv.  $N_e > N_{e95}$ ) te krijgen en
3. in het te herkoloniseren gebied een zelfstandige, duurzame (meta)populatie in goede SVI kan ontstaan.

Anderzijds kunnen vaak meerdere soorten organismen gebruik maken van een ecologische verbinding, terwijl een herintroductie specifiek is. Een haalbaarheids- en kosten-batenanalyse is dan nodig om te bepalen welke optie de voorkeur uitdraagt. Een meer uitgebreide argumentatie omtrent herintroducties is beschreven in Mergeay & De Meester (2010). Algemeen stel ik dat een ecologische verbinding niet prioritair is als ze louter dient om kolonisatie van één soort toe te laten. Daar waar populaties effectief verbonden kunnen worden via een verbinding, hangt het advies af van de grootte van de te verbinden deelpopulaties, de te overbruggen afstand, de capaciteit van de organismen om spontaan te disperseren en de mogelijkheid om zonder verbinding op een andere manier tot een gunstige staat van instandhouding te komen. Dit laatste wordt bepaald via vergelijkende literatuurstudie.

## 7. Disperseren of niet?

Dispersie kan ruwweg in twee categorieën verdeeld worden: er is verplaatsingsgedrag geassocieerd met normale activiteiten binnen de home-range van een individu, en er is emigratiegedrag, waarbij gepoogd wordt om nieuw leefgebied te koloniseren. Bij planten en andere sessiele organismen is enkel de tweede categorie van toepassing. Verbindingen tussen populaties die korter zijn dan de homerange van de organismen zijn relatief eenvoudig te realiseren, omdat de verbinding niet moet bestaan uit hoogkwalitatief leefgebied waarbinnen ook voortplanting dient te kunnen gebeuren.

Emigratie uit een geschikt leefgebied naar onbekende oorden, verder dan de homerange van een individu, is daarentegen een zeer risicovolle onderneming voor het organisme in kwestie: het moet immers een potentieel gevaarlijke reisweg nemen, zonder garantie op succes dat er effectief geschikt habitat wordt gevonden.

Evolutionair gezien wordt de dispersiekans beïnvloed door de gemiddelde fitness van een organisme binnen zijn bestaande leefgebied versus de kans dat de gemiddelde fitness groter is als je elders je geluk probeert. De reis op zich vraagt mogelijk al zeer veel energie, die je niet in voortplanting kan steken. Zit een populatie dicht bij de draagkracht van haar leefgebied, dan is de kans op een succesvolle toekomstige voortplanting kleiner dan als een populatie in datzelfde leefgebied klein is. Het loont dus vaak onvoldoende om

vanuit een kleine, ijle populatie te emigreren. Individuen in kleine populaties zijn minder geneigd tot migratie naar een ander gebied dan individuen in dichtbevolkte populaties (Sutherland et al. 2002). Dispersiegedrag wordt vaak bepaald door zgn. "crowding": kom je vaak een soortgenoot tegen, dan is het tijd om te vertrekken (Sutherland et al. 2002). Naar natuurbeheer toe betekent dit dat het minder loont om te verbinden tussen kleine populaties, omdat er relatief weinig van de verbinding gebruik gemaakt zal worden.

Bij hoge intraspecifieke competitie (competitie tussen soorgenoten), daarentegen, kan het lonen om te emigreren. Een individu dat emigreert uit een grote, dense populatie en samen met enkele andere individuen een nieuw leefgebied kan koloniseren wint de spreekwoordelijke jackpot: zij hebben een zeer grote aangroei capaciteit, en vergroten hun fitness massaal ten opzichte van de exemplaren die ter plaatse zijn gebleven (Philips et al. 2006). Ook een emigrant die zich vermengt met een andere, bestaande populatie heeft, indien hij zich kan voortplanten, kans op een iets grotere fitness; hij brengt immers nieuwe genen binnen, hetgeen een fitnessvoordeel oplevert tegenover ingeteelde exemplaren (bv. Ebert et al. 2002). Aangezien zelfs een kleine mate van inteelt sterke fitness effecten kan hebben (Frankham 2005; O'Grady et al. 2006), kan immigratie een sterk fitnessvoordeel opleveren.

Tenslotte is niet elke soort is even mobiel. Dit hangt niet enkel af van de fysieke capaciteit tot dispersie, maar ook van (evolutionair bepaald) gedrag. Er zijn soorten die in principe in staat zijn om ver te migreren maar in de praktijk extreem honkvast zijn (bv. de huismus; Vangestel et al. 2011, 2012). Wanneer het aantal migranten dat nodig is om genetische drift te compenseren groter is dan de capaciteit en de wil tot migratie is er een probleem. Dit legt een ondergrens op de minimale lokale populatiegrootte, zelfs in de aanwezigheid van robuuste ecologische verbindingen.

In zulke gevallen kunnen translocaties ("assisted migration"), als tijdelijk lapmiddel, gebruikt worden om acute problemen van onvoldoende genetische uitwisseling en inteelt op te lossen (zie ook Mergeay & De Meester 2010), in afwachting van een meer duurzame oplossing.

Populatiebiologische simulaties (bv. Neuenschwander et al. 2008) kunnen helpen om geval per geval, rekening houdend met de lokale ruimtelijke configuratie van de te verbinden gebieden, de lokale populatiegroottes en de ecologische context van de soort, in te schatten voor welke situaties verbindingen nuttig en/of nodig zijn.

## 8. Meten is weten

Bovenstaande geeft aan dat de keuzes voor vergroten of verbinden gerelateerd zijn aan de effectieve populatiegrootte en effectieve migratie, eerder dan de census populatiegrootte of aantal migrerende individuen. Hoewel dit in de praktijk moeilijk toepasbare richtlijnen lijken voor beheer, kan men beide parameters, en vooral de verhouding tussen effectieve en census groottes, empirisch bepalen.

Effectieve migratie tussen populaties is "in real time" te meten via het gebruik van genetische studies. Dit laat toe om te bepalen of er al dan niet voldoende genetische uitwisseling is. Hoewel dit telkens genetisch onderzoek vereist, heeft deze aanpak het voordeel dat hij objectief meetbaar is. Dit type studies laat ook toe om de weerstand van een landschapsmatrix te bepalen (bv. Garroway et al. 2011), en aldus in te schatten hoe veel landschappelijk weerstand toegelaten is om aan het minimale criterium van verbondenheid te voldoen, en hoe het landschap moet ingericht worden om dat criterium te halen.

Ook voor het bepalen van de effectieve populatiegrootte  $N_e$  zijn genetische studies de meest aangewezen methode, omdat ze minder tijdrovend zijn dan demografische studies. Ook voor soorten die moeilijk kwantitatief te inventariseren zijn (bv. vissen) geeft de effectieve populatiegrootte een relatief éénduidige en objectieve schatting van de toestand en trends van een populatie.



In vele gevallen is het zeer moeilijk om de census populatiegrootte te bepalen, bijvoorbeeld bij vissen in beken. De effectieve populatiegrootte is dan, in vergelijking, veel eenvoudiger te meten. Ook kan gebruik gemaakt worden van relatieve methodes zoals een "catch per unit effort" (CPUE). In combinatie met de grootte van het leefgebied kan bepaald worden bij welke CPUE de minimale  $N_e$  behaald wordt voor de populatie of metapopulatie.

Nog beter dan een algemene vuistregel is een expliciete levensvatbaarheidsanalyses voor specifieke populaties (bv. Pollak 2009; Di Minin & Griffiths 2010). Dit soort simulaties vereist echter zeer gedetailleerde gegevens omtrent onder meer voortplanting, mortaliteit, dispersie, demografie en effecten van inteelt, hetgeen maar mogelijk is mits doorgedreven meerjarig basisonderzoek gericht op deze variabelen.

## 9. Een voorbeeld

Bovenstaande principes kunnen geïllustreerd worden met een realistisch doch fictief voorbeeld van de heikikker. In het algemeen hebben kikkers en padden (Anura) een relatie  $N_c/N_e$  van ca. 8 (zie tabel 4 in Schmitter & Merilä 2007; hier zijn enkel de schatters op basis van genetische drift behouden). Er zijn dus gemiddeld 8 migranten nodig om de nodige diversiteit te behouden die door genetische drift verloren gaat. In een fictieve census populatie van 80 heikikkers in het ene gebied en 60 in het andere gebied moet dus tien procent (80 heikikkers/8) en dertien procent (60 heikikkers/8) van de individuen per generatie gebruik maken van de ecologische verbinding. Ga je uit van een gemiddelde generatietijd van c. 6 jaar dan komt dit neer op minstens 1,35 migrerende individuen per jaar, in de twee richtingen. De robuustheid van de ecologische verbinding moet dus op dat aantal afgestemd zijn. De afstand Ruwmortelven met Heuvelsven in SBZ Bosbeekvallei en aangrenzende bos- en heidegebieden te As-Opglabbeek-Maaseik bedraagt 1,5 km, hetgeen net buiten de homerange van deze soort ligt (Nöllert & Nöllert 2001). De nodige graad van verbinding realiseren lijkt haalbaar met een corridor van 25-50 m breedte voorzien van enkele natte stapstenen (vennen). Merk op dat de totale census populatiegrootte dan  $N_c = 140$  wordt, wat overeenkomt met een  $N_e = 140/8 = 18$ . Dit is nog steeds veel minder dan de  $N_{e95}$ , die hier op ca. 160 ligt (zie tabel 1). In dit geval moeten deze populaties ofwel vergroot worden via een verbetering van de kwaliteit van het leefgebied, of via vergroting van het leefgebied, of verder verbonden worden met andere populaties uit de regio.

## CONCLUSIE

- Kan een afwegingskader gemaakt worden voor ingrepen die populaties versterken?

Vanuit populatiebiologisch standpunt kan gesteld worden dat een metapopulatie in een aanvaardbare staat van instandhouding verkeert wanneer de totale effectieve populatiegrootte groter is dan  $N_{e95}$ , de effectieve populatiegrootte waarbij het verwachte verlies van genetische diversiteit maximaal vijf procent bedraagt, én dat de verschillende deelpopulaties zodanig verbonden zijn zodat er minimaal één effectieve migrant per generatie uitgewisseld wordt per deelpopulatie. Dit betekent dat naar de regionale populatie en de mate van uitwisseling tussen deelpopulaties gekeken moet worden bij het inschatten van de lokale en regionale staat van instandhouding. Voor volledig geïsoleerde populaties is een lokale  $N_{e95}$  nodig.

Ecologische verbindingen tussen meerdere kleine populaties ( $N_e \ll N_{e95}$ ) zijn belangrijk voor een duurzame instandhouding van de genetische biodiversiteit. Vaak leveren ze echter niet de oplossing voor de meest acute problemen: in vele gevallen is het nodig om eerst lokale populaties te versterken via vergroting en verbetering van het leefgebied. Dit omdat ecologische verbindingen tussen kleine populaties weinig effect hebben, en omdat de totale minimale effectieve populatiegrootte ( $N_{e95}$ ) vaak niet bereikt wordt door

verbindingen alleen. Soms kunnen herintroducties efficiënter zijn om herkolonisatie toe te laten.

De keuze voor vergroten, verbinden of herintroductie hangt af van:

1. de lokale populatiegrootte en de grootte van de metapopulatie;
2. de afstand tot de naburige populaties;
3. de eigenschappen van de soort(en) voor dewelke de verbinding bedoeld is;
4. de evolutionaire geschiedenis van de populatie;
5. de maakbaarheid van een geschikte verbinding en
6. de aanwezigheid van te overbruggen harde migratiebarrières.

## REFERENTIES

Adriaens, D., T. Adriaens, and G. Ameeuw. 2008. Ontwikkeling van criteria voor de beoordeling van de lokale staat van instandhouding van de habitatrichtlijnsoorten. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.

Alterra. 2001. Handboek Robuuste Verbindingen; ecologische randvoorwaarden. Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen.

Evans, D. and M. Arvela. 2011. Assessment and reporting under Article 17 of the Habitats Directive. Explanatory Notes & Guidelines for the period 2007-2012. European Topic Centre on Biological Diversity. Beschikbaar op <https://circabc.europa.eu/sd/d/5c427756-166d-4cc8-a654-fca8bfae3968/Art17%20-%20Reporting-Formats%20-%20final.pdf>

Bullock, R. E. Kenward, and R. S. Hails, editors. Dispersal Ecology: 42nd Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Science, Oxford, UK.

Di Minin, E. and R. A. Griffiths. 2010. Viability analysis of a threatened amphibian population: modelling the past, present and future. *Ecography* 34:162-169.

Ebert, D., C. Haag, M. Kirkpatrick, M. Riek, J. W. Hottinger, and V. I. Pajunen. 2002. A selective advantage to immigrant genes in a *Daphnia* metapopulation. *Science* 295:485-488.

Ficetola, G. F., E. Padoa-Schioppa, J. Wang, and T. W. J. Garner. 2010. Polygyny, census and effective population size in the threatened frog, *Rana latastei*. *Animal Conservation* 13:82-89.

Flather, C. H., G. D. Hayward, S. R. Beissinger, and P. A. Stephens. 2011. Minimum viable populations: is there a "magic number" for conservation practitioners? *Trends in Ecology & Evolution* 26:307-316.

Frankham, R. 1995. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetic Research* 66:95-107.

Franklin, I. R. en R. Frankham. 1998. How large must populations be to retain evolutionary potential? *Animal Conservation* 1:69-70.

Frankham, R. 2005. Genetics and extinction. *Biological Conservation* 126:131-140.

Frankham, R., J. D. Balloux, and D. A. Briscoe. 2010. Introduction to Conservation Genetics. 2 edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Garroway, C. J., J. Bowman, and P. J. Wilson. 2011. Using a genetic network to parameterize a landscape resistance surface for fishers, *Martes pennanti*. *Molecular Ecology* 20:3978-3988.

Hamilton, W. D. 2009. Population Genetics. Wiley-Blackwell, Chichester UK.

Hedrick, P. en R. Fredrickson. 2010. Genetic rescue guidelines with examples from Mexican wolves and Florida panthers. *Conservation Genetics* 11:615-626.

- Kimura, M. and T. Ohta. 1969. The average number of generations until extinction of an individual mutant gene in a finite population. *Genetics* 63:701-709.
- Laikre, L., T. Nilsson, C. R. Primmer, N. Ryman, and F. W. Allendorf. 2009. Importance of genetics in the interpretation of favourable conservation status. *Conservation Biology* 23:1378-1381.
- Lesbarrères, D. and L. Fahrig. 2012. Measures to reduce population fragmentation by roads: what has worked and how do we know? *Trends in Ecology & Evolution* 27:374-380.
- Mergeay, J. en L. De Meester. 2010. (Her)introductions en rationaliteit in het natuurbeheer. *Natuur.Focus* 9:124-127.
- Mergeay, J. en L. Santamaria. 2012. Evolution and Biodiversity: the evolutionary basis of biodiversity and its potential for adaptation to global change. *Evolutionary Applications* 5:103-106.
- Mills, L. S. en F. W. Allendorf. 1996. The one-migrant-per-generation rule in conservation and management. *Conservation Biology* 10:1509-1518.
- Neuenschwander, S., F. Hospital, F. Guillaume, and J. Goulet. 2008. quantiNEMO: an individual-based program to simulate quantitative traits with explicit genetic architecture in a dynamic metapopulation. *Bioinformatics* 24:1552-1553.
- Nöllert, A. and C. Nöllert. 2001. *Amfibieëngids van Europa*. Tirion Uitgevers BV, Baarn, Nederland.
- O'Grady, J. J., B. W. Brook, D. H. Reed, J. D. Ballou, D. W. Tonkyn, and R. Frankham. 2006. Realistic levels of inbreeding depression strongly affect extinction risk in wild populations. *Biological Conservation* 133:42-51.
- Philips, B. L., G. P. Brown, J. K. Webb, and R. Shine. 2006. Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature* 439:803.
- Pimm, S. L., L. Dollar, and O. L. Bass. 2006. The genetic rescue of the Florida panther. *Animal Conservation* 9:115-122.
- Schmeller, D. S. and J. Merilä. 2007. Demographic and genetic estimates of effective population and breeding size in the amphibian *Rana temporaria*. *Conservation Biology* 21:142-151.
- Sutherland, W. J., J. A. Gill, and K. Norris. 2002. Density-dependent dispersal in animals: concepts, evidence, mechanisms and consequences. Pages 134-151 in J. M. Traill, L. W., B. W. Brook, R. R. Frankham, and C. J. A. Bradshaw. 2010. Pragmatic population viability targets in a rapidly changing world. *Biological Conservation* 143:28-34.
- Vangestel, C., J. Mergeay, D. A. Dawson, T. Callens, V. Vandomme, and L. Lens. 2012. Genetic diversity and population structure in contemporary house sparrow populations along an urbanization gradient. *Heredity* 109:163-172.
- Vangestel, C., J. Mergeay, D. A. Dawson, V. Vandomme, and L. Lens. 2011. Spatial heterogeneity in genetic relatedness among house sparrows along an urban gradient: a plea for individual-based analysis. *Molecular Ecology* 20:4643-4653.
- Waples, R. S. and O. Gaggiotti. 2006. What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology* 15:1419-1439.