

Themadag "Effecten van habitat-versnippering op vogels en zoogdieren"

Op zaterdag 17 februari 1996 organiseerde de NOU in samenwerking met het Departement Biologie van de Universiteit van Antwerpen en de Afdeling Landschaps-ecologie van het DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek te Wageningen in Antwerpen een themadag over habitatversnippering. Op zondag 18 februari 1996 werd per rondvaartboot een bezoek gebracht aan het natuurreservaat "de Natuurschelde", gelegen tussen Antwerpen en Dendermonde. Hieronder volgen de samenvattingen van de lezingen.

Versnippering van habitat als probleem voor het behoud van vogelpopulaties

PAUL OPDAM

Hoe reageren vogelpopulaties op de versnippering van hun habitat? Versnippering is het uiteenvallen van habitat in kleinere, ruimtelijk gescheiden habitatplekken, het kleiner worden van die plekken en het vergroten van de onderlinge afstand. De effecten hiervan verschillen tussen individuen en populaties. Voor individuen met een groot territorium betekent het, dat het habitat binnen het territorium verbrokkelt en dat het individu zich over grotere afstanden moet verplaatsen om toch dezelfde hoeveelheid voedsel tot zijn beschikking te hebben. Die toename heeft echter een plafond: het individu wordt kwetsbaarder voor ongunstige periodes en uiteindelijk is de verhouding tussen energieopname en energieverbruik kleiner dan één.

Standvogels en trekvogels (vooral de jonge dieren) voeren dispersiebewegingen uit, die qua grootte variëren in de orde van enkele kilometers tot tientallen kilometers. Dispersie is het sleutelproces voor populaties in versnipperd landschap. Bij toenemende afstand tussen habitatplekken neemt immers de kans op een dispersieverplaatsing tussen die plekken af. Bovendien neemt tegelijkertijd de totale oppervlakte habitat af, en dus ook de sterkte van de dispersiestroom. Anderzijds worden de lokale populaties steeds kleiner en komen op steeds grotere afstand van elkaar te liggen. De populatie valt uiteen in een netwerkpopulatie of metapopulatie, met dispersie als bindmiddel. Metapopulaties zijn kenmerkend voor een behoorlijke mate van versnippering. De lokale populaties zijn tijdelijk afwezig door lokaal uitsterven, het vaakst in de meest geïsoleerde plekken. Optimaal habitat wordt slecht benut en het herstelvermogen na sterke populatiereductie (bijvoorbeeld na strenge winters of droogte in Afrika) neemt af. Uiteindelijk sterven soorten bij voortschrijdende versnippering uit.

De effecten van versnippering zijn bij veel soorten vogels in Nederland meetbaar. Onderzoek op het IBN-DLO heeft aangetoond dat het in ieder geval geldt voor heel wat soorten vogels van oude bossen, voor rietmoerasvogels en voor het Korhoen. Het bleek dat versnippering leidt tot onderbezetting van habitat tot ruim 50%. Ook kunnen soorten uitsterven door versnippering. De

Middelste Bonte Specht broedt niet in Nederland als gevolg van versnippering: habitat is aanwezig, al is het niet veel. Versnippering gaat vaak samen met verslechtering van de habitatkwaliteit. Helemaal zeker te scheiden zijn deze factoren natuurlijk nooit, maar het is duidelijk dat veel geschikt habitat nu en dan of meestal onbezet is als gevolg van een te geïsoleerde ligging in verhouding tot de oppervlakte. Ook lage dichtheden en het trage herstel van soorten na rampjaren is goed met versnippering te verklaren. Versnippering is in Nederland erkend als een van de belangrijkste oorzaken van de achteruitgang van biodiversiteit. Tal van maatregelen, zoals de Ecologische Hoofdstructuur, verbindingzones en mitigerende maatregelen bij autosnelwegen om de barrièrewerking te verzachten, zijn in uitvoering. Onderzoek laat zien welke soorten en op welke ruimtelijke schaal risico's lopen, en hoe die maatregelen bijdragen aan behoud. Simulatiemodellen en geografische informatiesystemen zijn daarbij een belangrijk hulpmiddel.

Effecten van habitatversnippering op individueel niveau: de Boomklever

ERIK MATTHYSEN

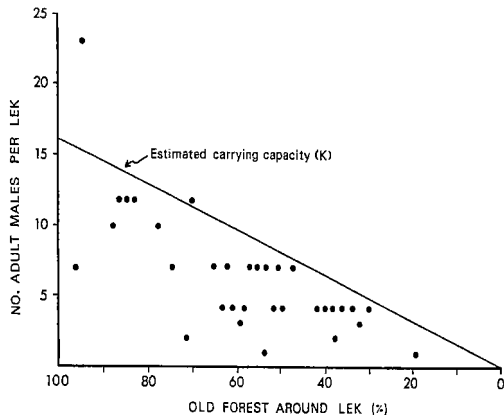
In de periode 1990-94 werden demografie en verplaatsingen van Boomklevers *Sitta europaea* bestudeerd in een gebied met verspreide kleine bosfragmenten ten zuiden van Antwerpen, en in enkele grote bosgebieden tussen 150 en 1500 ha (hoofdzakelijk oud eikenbos). In het versnipperde gebied is de populatiedichtheid bijna half zo laag als in de grote bossen, terwijl deze onderling weinig verschillen in broeddichtheid. Overleving en broedsucces zijn echter niet lager in de bosfragmenten. Er is wel een belangrijk verschil in het aantal jonge vogels dat zich in de zomerpopulatie vestigt. In de fragmenten vestigen zich minder jonge vogels, blijven geschikte territoria vaker leeg, en zijn er aanwijzingen dat de vogels moeite hebben om geschikte territoria en partners te lokaliseren. Dit hangt samen met de grote dispersie-afstanden die in dit gebied worden afgelegd (gemiddeld verschillende kilometers) en de zeldzaamheid van geschikt biotoop in het landschap. Onze conclusie is dat de effecten van versnippering vooral werken via een hogere sterfte tijdens de dispersiefase (hoewel we netto emigratie niet kunnen uitsluiten) en dat dit geldt voor de fragmentpopulatie als geheel. Het gevolg is dat bezetting en broeddichtheid weinig variëren met fragmentgrootte of onderlinge isolatie. Tenslotte suggereren de gegevens dat de zomerrecrutering in de fragmenten onvoldoende is om de populatie in stand te houden, en dat deze gesupplementeerd wordt door extra immigratie vanuit grote bossen tussen zomer en voorjaar. Dit kan verklaren waarom de dichtheid lager is op grotere afstand van boscomplexen die als 'brongebied' kunnen fungeren.

Effects of habitat fragmentation in the boreal forest on resident bird species with medium-sized home ranges

IVAR GJERDE, JORUND ROLSTAD & PER WEGGE

Although most land area in the boreal zone is covered by forest, the preferred habitats of several forest species are highly fragmented. Among birds the resident species seem to be most vulnerable to habitat fragmentation (Fig. 1). Populations of old forest species like the Capercaillie *Tetrao urogallus* and species dependent on insects in dead wood like the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* may be seriously affected by the changes in forest structure caused by forestry. Due to their medium-sized home ranges (c.100 ha) the density of these species are also affected by the mosaic patterns of habitats in Scandinavian forests. Norwegian studies indicated that individual birds responded to fragmentation by enlarging their home ranges. However, the enlargement of home range was accompanied by an increased winter and spring mortality. The most important impact on the population dynamics of Capercaillie, however, was through an increased predation rate on nests and chicks. In Capercaillie fragmentation of traditional lekking sites resulted in a dispersed pattern of displaying males and a more even distribution of matings among them.

A reduction in population size caused by reduction in habitat area is evident in both Capercaillie and woodpeckers. However, the woodpeckers seem to be less vulnerable to isolation and less negatively affected by the surrounding matrix than the Capercaillie. In western Norway the density of White-backed Woodpecker per area habitat was similar to the density reported from Bialowieza (Poland), although the scattered habitat patches in Norway constituted less than 10% of the area compared to 64% in Poland.



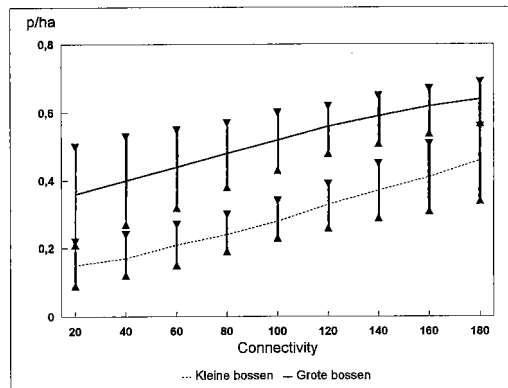
Figuur 1. Relationship between the amount of old forest (>70 yrs) and number of adult male Capercaillie *Tetrao urogallus* within 1 km radius of the lek center. Estimated carrying capacity (K) for leks was based on a mean territory size of 20 ha in old forest.

Effecten van habitatversnippering op het populatieniveau van bosvogels

ALEX SCHOTMAN

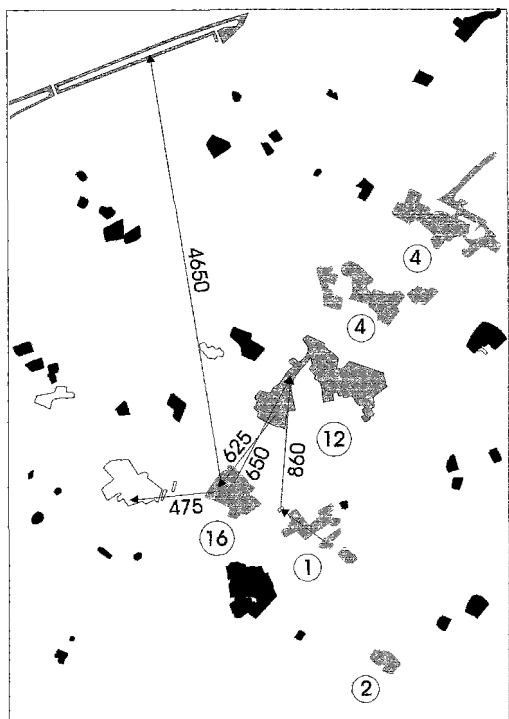
Tussen verschillende delen van Nederland bestaan grote verschillen in het populatieniveau, dat wil zeggen in de presentie en dichtheid, van bosvogels. Mogelijke oorzaken zijn verschillen in klimaat, bosgeschiedenis en ruimtelijke samenhang in het bosareaal. Ook is het mogelijk dat de feitelijke oorzaak al is weggenomen door de sterke uitbreiding van het bosareaal sinds het begin van deze eeuw en dat de vogels onvoldoende tijd hebben gehad om hun verspreiding aan te passen. Isolatie van bosfragmenten als oorzaak voor lage presenties en dichtheden is vrij uitgebreid onderzocht in verschillende delen van Nederland. Daarbij kwamen met name soorten van oude loofbossen naar voren als gevoelig voor 'versnippering' van hun habitat. Versnippering, het opdelen van grote bosgebieden in kleine omgeven door akkers en weilanden, leidt echter tot meer dan een afname van de 'connectiviteit' alleen. Ook de kwaliteit van het bos als habitat en de samenstelling van de levensgemeenschap worden beïnvloed. Dit was de aanleiding voor een nader onderzoek naar effecten van ruimtelijke rangschikking van habitat op verspreiding en broedsucces van de Boomklever.

Het onderzoek werd uitgevoerd in de jaren 1988-94 in NO-Twente. Ongeveer 1.5-2.0 procent van het onderzoeksgebied is oud loofbos. Van de 265 ha habitat is ongeveer de helft verspreid over bosjes kleiner dan 5 ha. Ongeveer 50% van alle territoria was bezet, met een sterke dynamiek van jaar tot jaar. De bezetting was veel lager dan verwacht op basis van kwaliteit in kleine bosjes met een lage connectiviteit en veel hoger dan verwacht in grote bossen met een hoge connectiviteit (figuur 2). Connectiviteit is hier gedefinieerd als hoeveelheid habitat binnen een straal van 3 km. De bezette territoria hadden gemiddeld een iets betere kwaliteit dan alle 215 potentiële territoria samen, maar waren veel slechter dan wanneer alleen de beste zouden zijn uitgekozen. Hieruit zou je kunnen concluderen dat het dispersiegedrag een niet-optimale verdeling over het beschikbare habitat tot gevolg heeft, oftewel ontoereikend



Figuur 2. Relatie volgens regressiemodel tussen boomkleverdichtheid in kleine (1.3 ha habitat) en grote (22 ha habitat) bossen en connectiviteit (zie tekst) bij gelijke habitatkwaliteit.

is. Die ogenschijnlijk niet optimale verdeling over het habitat lijkt echter geen negatieve effecten te hebben voor het totale broedsucces van de populatie, doordat behalve kwaliteit ook oppervlakte en connectiviteit de kans op broedsucces (positief) beïnvloeden (de oorzaak van een hoger broedsucces bij hoge connectiviteit is nog onduidelijk). Wel blijft een grote hoeveelheid goed habitat onbenut. Het aantal paren met uitgevlogen jongen is bovendien ongeveer 20% lager dan in de studie van Erik Matthysen in het Peerdsbos. Dit is vooral het gevolg van de competitie om nestholten. Slechts 23% van de paren die daardoor mislukken slagen er later in het seizoen alsnog in een broedsel groot te brengen. Dat zijn vooral de paren in territoria met extra voedsel in de winter en in bosrijk landschap. Uiteindelijk heeft versnippering dus een negatief effect op het populatieniveau door een verlaagde reproductie, maar niet aantoonbaar, zoals verwacht door dispersieproblemen. De lagere dichtheid in geïsoleerd habitat bij gelijke kwaliteit wijst echter wel in die richting.



Figuur 3. Deze figuur toont de archipel van bosfragmenten. Aanwezigheid van Eekhoorns in 1994-95 wordt weergegeven door de kleur van de bosjes: grijs = permanent, wit = tijdelijk, zwart = nooit. Onder de permanent bezette bosfragmenten staan omcirkeld de aantallen adulte Eekhoorns aanwezig in juni 1995. De pijlen geven enkele gevallen van dispersie waarvan zowel vertrek- als eindpunt gekend is. Naast de pijlen staan de afstanden (in m) afgelegd tussen de bosfragmenten.

Habitatversnippering en eekhoorns: een vergelijking met vogelstudies

GOEDELE VERBEYLEN & LUC WAUTERS

Eekhoorns zijn typische bewoners van uitgestrekte wouden van Noord- en Centraal Europa. In grote delen van West-Europa echter is hun habitat sterk versnipperd. Om meer inzicht te krijgen in het functioneren van eekhoornpopulaties in bosfragmenten werd in 1991 gestart met een studie naar de populatiedynamiek en de genetische variatie in vijf kleine bosfragmenten waarvan de grootte varieerde tussen 35 en 60 ha. De situatie kon dan vergeleken worden met deze in twee grote bosgebieden (> 300 ha). Uit de vergelijking van de demografie bleek dat er geen verschil was in overleving en voortplanting tussen kleine en grote bossen. Er was echter wel een lagere immigratie in de fragmenten, die niet volledig gecompenseerd werd door de iets hogere lokale rekrutering. Dit leidde tot lagere dichtheden in de bosfragmenten (ook gevonden bij de Boomklever).

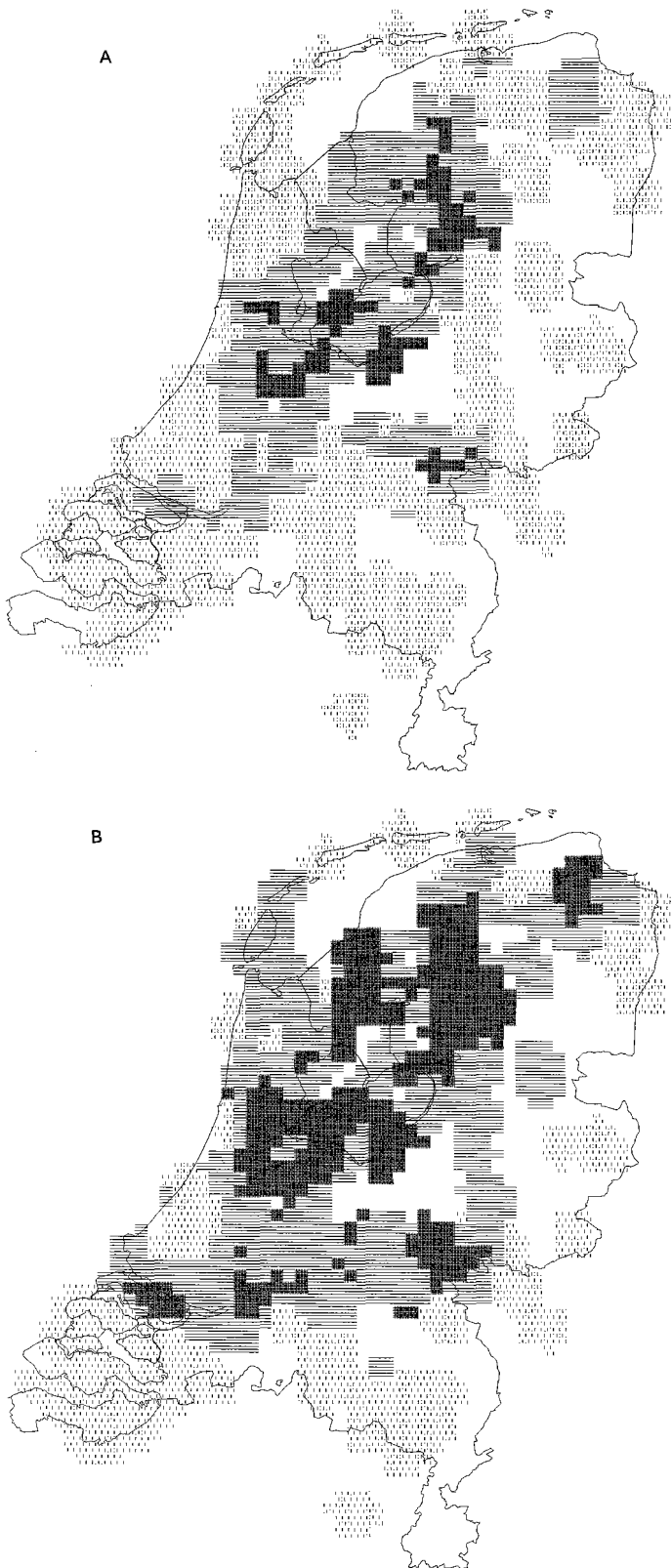
Wat betreft fenotypische kenmerken, zijn Eekhoorns in fragmenten iets kleiner en wegen ze iets minder (niet significant) dan in grote bossen. Er was een hogere mate van fluctuerende asymmetrie in de fragmenten, maar dit was niet gecorreleerd met de mate van genetische variatie in de verschillende populaties. Ook bleken in de fragmenten succesvol reproducerende wijfjes en zwaardere Eekhoorns minder asymmetrisch te zijn, een relatie die niet werd teruggevonden in de grote bossen. Een belangrijk effect van habitatfragmentatie op Eekhoorns blijkt dus te zijn dat er kleine lokale populaties worden gevormd waartussen weinig *gene flow* plaatsvindt. Aangezien de versnippering lijkt te werken op het niveau van de rekrutering, is het noodzakelijk meer inzicht te krijgen in factoren die de vestiging van jonge Eekhoorns bepalen, die Eekhoorns aanzetten te disperseren en die het dispersiesucces bepalen. Vandaar dat in 1994 werd gestart met een intensieve studie van de dispersie en populatiedynamiek van Eekhoorns in een 'archipel' van bosfragmenten tussen 4 en 55 ha (figuur 3).

Uit enkele voorlopige resultaten blijkt dat sommige van de bosjes permanent bezet zijn, andere tijdelijk of nooit. In de meeste van deze fragmenten zijn de dichtheden ook zeer laag. Er is een oneven sex ratio in sommige van de bosjes, wat later zou kunnen leiden tot lokaal uitsterven. Tussen de fragmenten vindt dispersie plaats, zij het in beperkte mate, en er zijn meer juvenielen die zich filopatisch vestigen dan in grote bossen. Verder onderzoek zal meer inzicht geven in het verloop van dispersie en vestiging en het belang van landschapsstructuur en connectiviteit.

Evaluatie van ecologische netwerken met behulp van ruimtelijke populatiemodellen

RUUD FOPPEN, MARTIN DE JONG, ALEX SCHOTMAN & RIEN REIJNEN

In het kader van het Natuurbeleidsplan wordt door de Afdeling Landschapsecologie van het IBN-DLO uitvoerig onderzoek verricht naar de effecten van versnippering op de natuur. Doel van het onderzoek is na te gaan welke invloed de ruimtelijke configuratie van habitat-



Figuur 4. Voorbeeld van het gebruik van simulatiemodel METAPHOR. Weergegeven is de voorspelde bezettingskans voor de Roerdomp per 5 bij 5 kilometerhok voor een scenario waarbij er volgens het NBP nieuwe moerasgebieden zijn ontwikkeld en waarbij moerassen 'natuurlijk' beheerd worden (A) en een identiek scenario waarbij er gericht rietbeheer plaatsvindt (B). Lichte arcering: bezettingskans <0.5 , streeparcering: bezettingskans $0.5-0.9$, zware arcering: bezettingskans >0.9 .



plekken heeft op aantallen en de verspreiding van een bepaalde soort, welke negatieve gevolgen we daarvan in ons huidige versnipperde landschap kunnen zien en ook welke oplossingen we kunnen aandragen om die gevolgen te minimaliseren.

Een belangrijk ondersteunend middel bij het onderzoek is het gebruik van simulatiemodellen. Modellen kunnen sturend zijn bij het onderzoek. Ze kunnen theoretische concepten concreet vertalen naar toetsbare hypothesen en dwingen ingewikkelde problemen te structureren tot expliciete vragen. Daarnaast zijn modellen te gebruiken voor voorspellingen. Op de Afdeling Landschapsecologie is het model METAPHOR ontwikkeld voor het simuleren van ruimtelijk geconfigureerde populaties. Met behulp van een aantal voorbeelden wordt het gebruik van dit model in het versnipperingsonderzoek geïllustreerd (figuur 4). Allereerst een METAPHOR-rietzangermodel waarmee de hypothese gegenereerd kan worden dat soorten die onder invloed staan van catastrofe-achtige invloeden, in dit geval een verhoogde sterfte in Afrika, veel kwetsbaarder zijn als de habitatplekken een grote mate van versnippering tonen. Daarnaast voorbeelden van een METAPHOR-roerdomp en middelste-bonte-spechtenmodel waarmee respectievelijk op landelijk en op regionaal schaalniveau scenario's met natuurbeheers- en -ontwikkelingsplannen kunnen worden geëvalueerd door de modeluitkomsten een voorspellende waarde toe te kennen. Bij het bespreken van de voorbeelden zal tevens worden aangegeven hoe de soortmodellen zijn gekalibreerd.

Genetic variation and demography in isolated Seychelles Warbler populations.

JAN KOMDEUR

The degree of isolation and sex ratio variation of adults in small populations can have a major impact on the preservation of genetic diversity. Genetic drift and inbreeding may cause the loss of genetic variation and an increase in homozygosity. I will address these perspectives in the Seychelles Warbler *Acrocephalus sechellensis*. Between 1959 and 1968 the world population con-

sisted of only 30 birds entirely confined to Cousin Island (29 ha) in the Seychelles. Through conservation actions the population has now reached carrying capacity of c. 320 birds, but 25 years after the population bottleneck the genetic variation (examined by DNA fingerprinting) is low. After 1988, additional breeding populations were established on the islands of Aride (68 ha) and Cousine (26 ha), each originating from 29 birds. Small population size and low genetic variation had no negative effects on reproductive success in the new populations.

The Seychelles Warbler shows enormous skews in sex ratios of offspring at birth, varying from mainly males on low-quality territories (as measured by food availability) to mainly females on high-quality territories. Young females frequently remain in their natal territories as helpers. Thus, breeding birds avoid having competing 'helpers' on low-quality territories and enhance their fitness by producing helpers (females!) on high-quality territories. Also on Aride Island, with high-quality territories, more females were produced. The mating system changed from monogamy towards polygyny, thereby changing effective population size.

Ruud Foppen, Martin de Jong, Paul Opdam, Rien Reijnen, Alex Schotman, DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Afdeling Landschapsecologie, Wageningen

Erik Matthysen, Goedeke Verbeylen en Luc Wauters, Departement Biologie (UIA), Universiteit Antwerpen, 2610 Antwerpen

Ivar Gjerde, Norwegian Forest Research Institute, Fana, Noorwegen

Jorund Rolstad, Norwegian Forest Research Institute, Fanaflaten 4, N-1432 As, Norway

Per Wegge, Department of Biology and Nature Conservation, Agricultural University of Norway, N-1432 As, Norway

Jan Komdeur, Zoölogisch Laboratorium, Universiteit Groningen, Haren

Actualiteiten

Gekleurringde Kokmeeuwen

In de winter van 1996/97 start in Nederland een kleurringproject aan Kokmeeuwen. In zes steden (Arnhem, Deventer, Groningen, Hilversum, Kampen en Utrecht) zullen iedere winter 25 Kokmeeuwen gekleurringd worden (in totaal dus 150 per jaar). De vogels dragen een stalen ring aan de ene poot en een gele plastic kleurring aan de andere poot. De gele kleurring is 2.5 cm hoog en is voorzien van een individuele code. De code is drie keer in verticale positie op de ring gegraveerd en bestaat uit twee letters.

Daarnaast kunnen Kokmeeuwen met vergelijkbare kleurringen van buitenlandse projecten worden waargenomen. Bijvoorbeeld witte kleurringen (met code bestaande uit drie cijfers en/of letters) uit Denemarken of groene kleurringen (met code bestaande uit vier cijfers en/of letters) uit Finland. Het Nederlandse kleurring-

werk richt zich met name op onderzoek naar plaatstrouw binnen het overwinteringsgebied. Daarnaast zal informatie verkregen worden over het trekpatroon van en naar de broedgebieden.

Hierbij dan ook een oproep aan vogelaars om eens wat beter op gekleurringde Kokmeeuwen te gaan letten. Veelal zijn de meeuwen 's winters in een willekeurig stadspark goed te lokken met brood. Met de verrekijker zijn de eventueel aanwezige gekleurringde Kokmeeuwen eenvoudig af te lezen. Waarnemingen van deze gekleurringde Kokmeeuwen (ook die uit Denemarken en Finland) met informatie over code, datum en plaats kunnen worden toegezonden aan *Frank Majoor, Poststraat 18, 6828 EK Arnhem*. Iedere waarnemer ontvangt persoonlijk bericht met een overzicht van ringgegevens en overige waarnemingen van de door hem/haar gerapporteerde vogels.