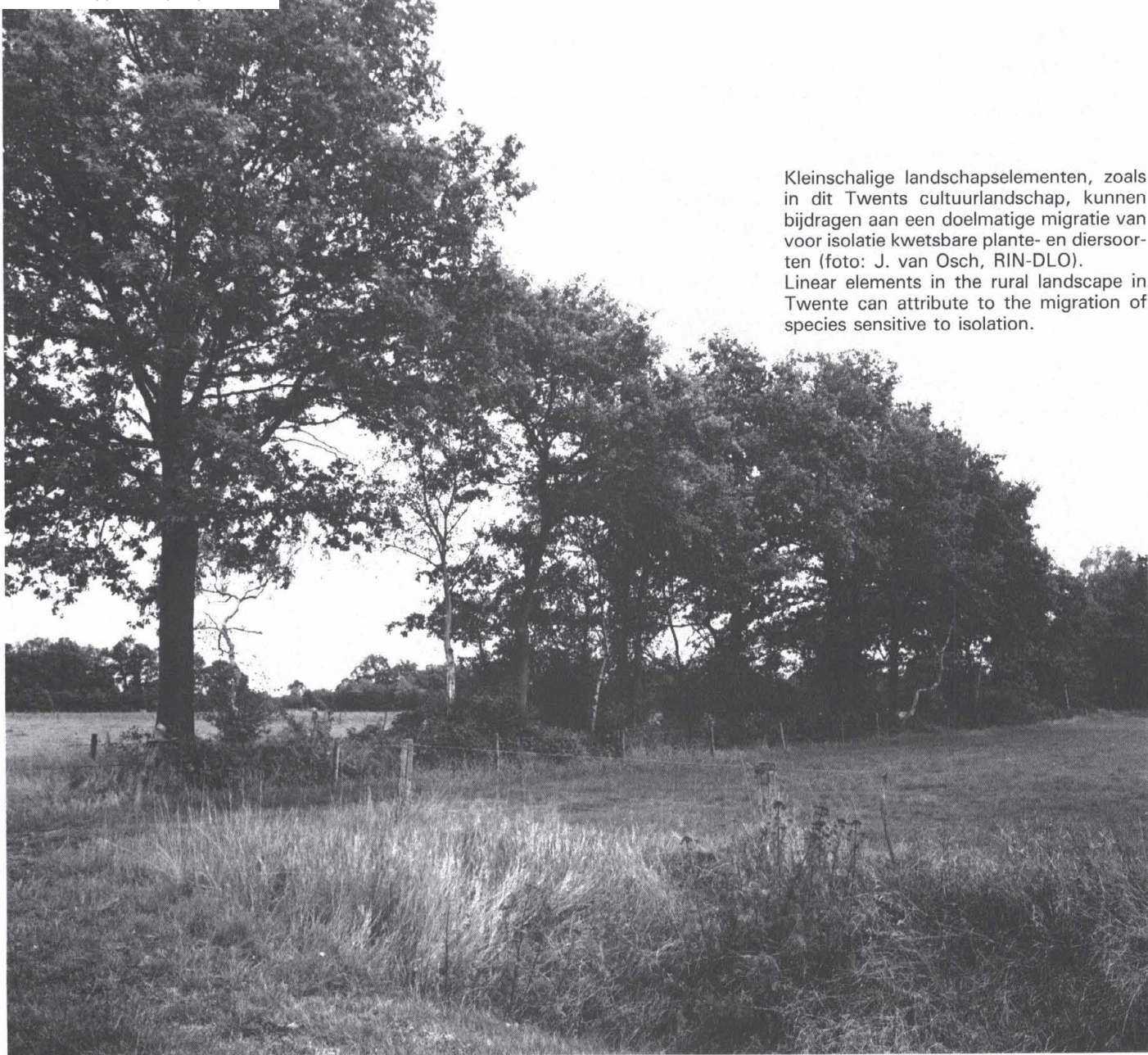




Kleinschalige landschapselementen, zoals in dit Twents cultuurlandschap, kunnen bijdragen aan een doelmatige migratie van voor isolatie kwetsbare plante- en diersoorten (foto: J. van Osch, RIN-DLO).
Linear elements in the rural landscape in Twente can attribute to the migration of species sensitive to isolation.

Paul Opdam &
Jana Verboom

Is uitsterven een probleem, en herintroductie een oplossing?

Steeds vaker worden we geconfronteerd met het lokaal, regionaal, of zelfs nationaal verdwijnen van plante- en diersoorten. Herintroductie is één van de mogelijke maatregelen om deze verarming van flora en fauna tegen te gaan. Is het erg als soorten uitsterven? Zo ja, is herintroductie een duurzame oplossing, of blijft het dweilen met de kraan open? Aan de hand van natuurlijke, ruimtelijke populatieprocessen, wordt op deze en andere vragen ingegaan.

Uitsterven in kleine populaties

Door de steeds verder gaande intensivering van het agrarisch grondgebruik zijn de niet-agrarische milieutypen versnipperd geraakt: hun oppervlakte is verkleind, en de omringende landbouwgrond is steeds vijandiger geworden voor plant en dier. De resterende natuurgebieden bevatten vaak kleine, relatief geïsoleerde populaties. Onderzoek met behulp van modellen (Goodman, 1987) geeft inzicht in de factoren die de kans op uitsterven van dergelijke restpopulaties bepalen. In figuur 1A zijn de resultaten weergegeven. De gebogen lijnen zijn als volgt te interpreteren: naarmate

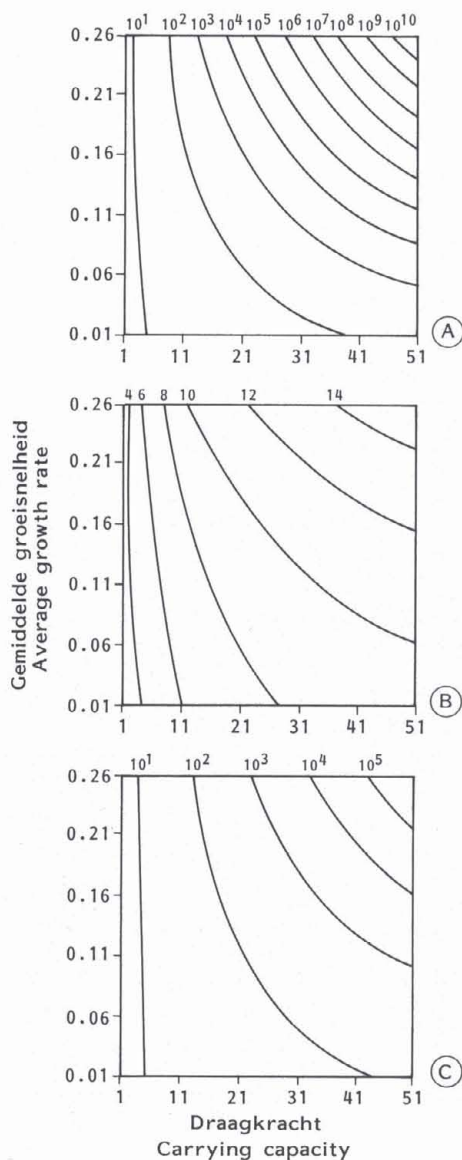


Fig. 1. Gemiddelde tijd tot uitsterven van een populatie als functie van draagkracht (x-as) en gemiddelde groeisnelheid (y-as). Draagkracht is het maximum aantal aan de voortplanting deelnemende vrouwtjes. Lijnen zijn 'hoogtelijnen' van dezelfde gemiddelde uitsterftijd.

(A) alleen demografische stochasticiteit (toevalsfluctuaties die optreden als een klein aantal individuen onafhankelijk van elkaar geboren wordt en dood gaat) en geen afnemende groeisnelheid bij hoge dichtheden, (B) demografische stochasticiteit en effect van milieufunctuities, geen afnemende groeisnelheid bij hoge dichtheden, (C) alleen demografische stochasticiteit en een dichtheidsafhankelijke groei. (Naar Goodman (1987)).

Mean time to population extinction as a function of carrying capacity (x-axis) and mean growth rate (y-axis). The lines are contour lines of equal mean time to extinction. (A) only demographic stochasticity, no density dependent growth rate, (B) demographic stochasticity and effects of environmental fluctuations, no density dependent growth rate, (C) only demographic stochasticity and a density dependent growth rate. (After Goodman (1987)).

de groeisnelheid kleiner wordt dienen populaties groter te zijn om toch dezelfde overlevingstijd te kunnen halen. Anders gezegd: soorten met gemiddeld veel nakomelingen, zoals veel insecten en éénjarige planten, zouden in kleinere minimumpopulaties langduriger kunnen overleven dan soorten met weinig nakomelingen.

Het model in figuur 1A mist echter een belangrijke eigenschap, en daarom is deze voorstelling van zaken niet realistisch. Het model veronderstelt namelijk dat de gemiddelde groeisnelheid altijd en overal gelijk is, en juist voor soorten met de potentie om veel nakomelingen te krijgen is niets minder waar. Immers, het milieu is veranderlijk en heeft grote invloed op sterfte en reproductie. Goodman heeft die veranderlijkheid van het milieu in het model gebouwd, en dat levert figuur 1B. Het gevolg is veelbetekenend. Bij een gemiddelde groeisnelheid van 0,2 en een draagkracht van 30 reproductieve wijfjes is de verwachte overlevingstijd gedaald van 100.000 naar 12 jaar! Anders gezegd: de minimum populatie met een acceptabele overlevingskans ligt in de orde van grootte van tien- of honderdduizenden, in plaats van tientallen.

Middelgrote vogels en zoogdieren, en langlevende vaste planten zijn in verhouding minder gevoelig voor de effecten van fluctuaties in het milieu (ook wel milieustochasticiteit genoemd). Toch is figuur 1B verre van realistisch voor deze groep van soorten, en wel omdat het model dat eraan ten grondslag ligt geen rekening houdt met het feit, dat bij hoge dichtheden de groeisnelheid vaak afneemt. Goodman bouwde dit effect van dichtheidsafhankelijke groei in het model, en verkreeg aldus figuur 1C. Wanneer men zich realiseert dat soorten met lage gevoeligheid voor milieufunctuities en dichtheidsafhankelijke populatiegroei relatief lage groeisnelheden halen, lijkt de conclusie onontkoombaar dat minimum populatiegroottes, met een gemiddelde overlevingsduur van meer dan 1000-10.000 jaar, hier in de orde van grootte van enige honderden exemplaren zullen liggen.

Veel van onze natuurgebieden zijn zo klein, dat de gemiddelde populatiegroottes daarin slechts fracties van deze aantallen zullen bedragen. Dat zou betekenen dat lokaal uitsterven aan de orde van de dag zou zijn, en dat is inderdaad het beeld dat ontstaat als alle anek-

dotische waarnemingen van het lokaal verdwijnen van soorten worden gecombineerd. Bij bosvogels werden ook aanwijzingen uit systematische waarnemingen verkregen: van een groep strikte bosvogelsoorten verdwijnt zo'n 20-40% van de soorten jaarlijks uit bosjes van enkele hectaren groot. Deze lokale extinctions zijn echter van tijdelijke aard; deze bosjes zijn niet geïsoleerd, maar hangen als een 'archipel' van bosjes met elkaar samen. Hieruit is het effect van zg. demografische stochasticiteit af te lezen. Daaronder verstaat men het feit dat kleine populaties een aantalsverloop vertonen dat afwijkt van het gemiddelde, verwachte verloop. De oorzaak daarvan is dat individuen volgens toeval en relatief onafhankelijk van elkaar doodgaan, geboren worden en zich verplaatsen. Demografische stochasticiteit heeft tot gevolg dat kleine populaties met een verwachte positieve groeisnelheid (lees: in geschikt habitat) toch door toeval uit kunnen sterven. Naarmate populaties kleiner zijn en de gemiddelde groeisnelheid lager, speelt demografische stochasticiteit een grotere rol (fig. 1A). Milieufunctuities versterken dit effect nog (fig. 1B).

Processen in populaties met een ruimtelijke structuur

Tot nog toe is geen rekening gehouden met ruimtelijke verschillen in het leefgebied van een soort. Er zijn vier soorten ruimtelijke structuur te onderscheiden:

- Een combinatie van een gebied met goede kwaliteit habitat en een gebied met matige tot slechte kwaliteit, ook wel aangeduid als optimaal resp. marginaal habitat, of in functionele termen als bron en put (fig. 2A).
- Een mozaïek van twee of meer habitatvarianten, die nu eens optimaal (bron), dan weer marginaal (put) zijn (fig. 2B).
- Een combinatie van een groot gebied met een reeks kleine satellieten (fig. 2C).
- Een stelsel van kleine habitatplekken, die ruimtelijk gescheiden zijn (archipelstructuur) (fig. 2D).

Uiteraard zijn allerlei tussenvormen mogelijk. Zo kunnen ruimtelijk gescheiden habitatplekken in kwaliteit verschillen.

In de gevallen 2A en 2C sterven de deelpopulaties in het marginale habitat of in de kleine habitatfragmenten relatief vaak uit, maar de plekken worden vanuit het optimale resp. het grote ge-

bied herbezet. Een voorbeeld van een bron-putrelatie zoals in figuur 2A is de combinatie van bosjes en houtwallen in Oost-Nederland, waarbij veel bosvogels in houtwallen voorkomen dank zij aanvoer vanuit de bosjes (Schotman et al., 1990). Reijnen et al. (1990) vonden dat bossen langs snelwegen worden bezet door jonge fitissen, die afkomstig zijn uit verder van de snelweg gelegen bosjes, waar de reproductie beter is. Eekhoorns blijken vaker in kleine bosjes voor te komen naarmate deze dichter bij grote bosgebieden liggen (Verboom & Van Apeldoorn, 1990) (vergelijk fig. 2C).

Loopkevers vertonen lokaal verschillende aantalsfluctuaties in verschillende terreintypen binnen een groot heidegebied (Den Boer, 1990) (vergelijk fig. 2B). Het uitsterfrisico varieert in tijd en ruimte, waardoor dat van de totale populatie gespreid wordt. Eenzelfde verschijnsel vindt men bij tweejarige planten in de duinen (De Jong & Klinkhamer, 1988).

Waar in het cultuurlandschap een verzameling kleine landschapselementen aanwezig is (fig. 2D), kan van een metapopulatiestructuur sprake zijn. Een deel van de elementen is verlaten, maar wordt ook weer herbezet vanuit de bewoonde plekken, die op hun beurt kunnen leeg raken. Er is een afwisseling van lokaal verdwijnen en weer verschijnen: de deelpopulaties houden elkaar in stand, en de metapopulatie blijft voortbestaan ondanks de frequente lokale extinctions, maar dank zij de regelmatige kolonisaties (Opdam, 1987).

Voorbeelden van metapopulaties werden onder andere gevonden bij bosvogels, zoals de Boomklever (*Sitta europaea*) in kleine bosjes (Verboom et al., 1991) en bij de Rosse woelmuis (*Clethrionomys glareolus*) in kleine bosjes (Van Apeldoorn et al., ongepubl.). Zolang herkolonisatie in voldoende mate mogelijk is, om lokale extinctions te compenseren, dus zolang de structuur van het landschap voldoende dispersie toelaat en de grootte en habitatkwaliteit niet achteruit gaan, zolang is lokaal uitsterven geen probleem. Bij toenemende versnippering kan de dispersie echter zo sterk teruglopen, dat herkolonisatie steeds onwaarschijnlijker wordt. Er raken steeds meer plekken leeg, en de gehele metapopulatie kan uitsterven.

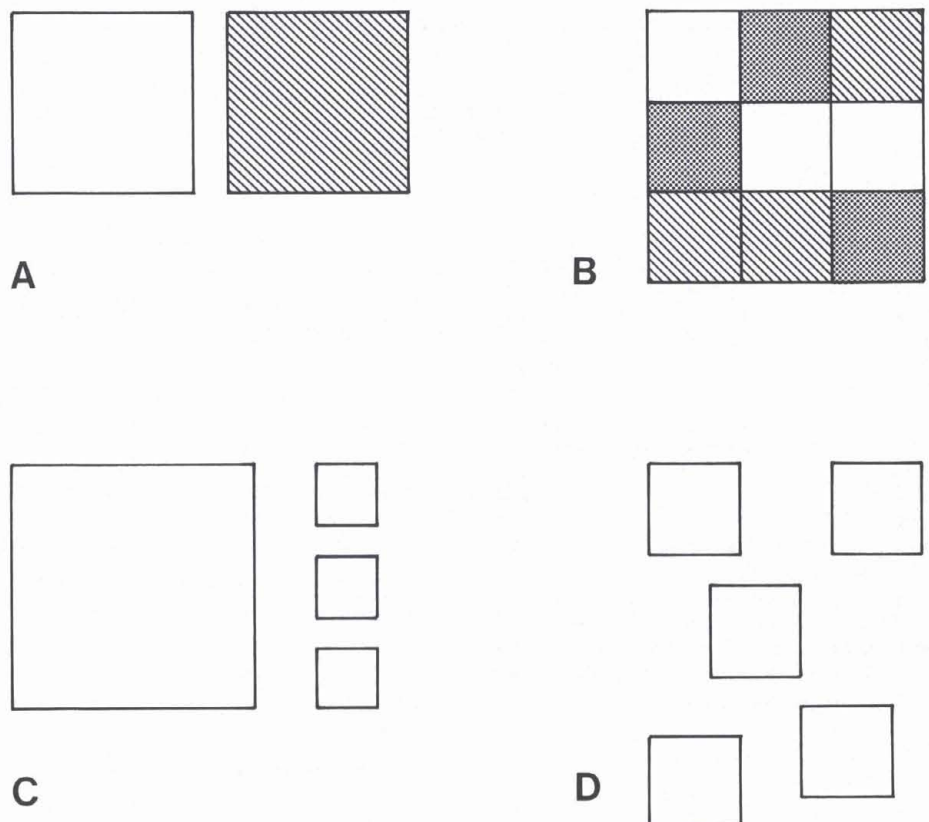
Spontane herkolonisaties en herintroductie

Een soort kan zich spontaan vestigen op plaatsen waar deze is verdwenen (zie voor een literatuuroverzicht Opdam & Hengeveld (1990) en Opdam (1991)). Herkolonisatie bestaat uit twee processen: dispersie (= verspreiding, beweging van meestal jonge individuen of zaden tussen plaats van geboorte en plaats van eventuele vestiging) en vestiging. Door herkolonisatie te bestuderen kan inzicht verkregen worden in de problematiek van herintroducties. Dit geldt met name voor de vestiging, een proces dat volgt op het arriveren van een klein aantal individuen op een geschikte habitatplek, als gevolg van dispersie (bij herkolonisatie), of uitzetten (herintroductie: door de mens geholpen dispersie). Bij herkolonisaties zal het beginaantal meestal kleiner zijn dan bij uitzetten, dus minder vaak leiden tot vestiging, maar daar staat tegenover dat de natuur het experiment vaker kan herhalen. De aanpassingsproblemen die geïntroduceerde planten of dieren kunnen hebben als gevolg van de verandering van omgeving, de verzorging, het vervoer e.d. worden hier buiten beschouwing gelaten.

Indien een klein aantal individuen terecht is gekomen in een gebied van

Fig. 2. Vier soorten ruimtelijke structuur waar populaties mee te maken kunnen krijgen: (A) optimaal en marginaal habitat, (B) heterogeen habitat, waarbij optimaal en marginaal elkaar in ruimte en tijd afwisselen, (C) kerngebied en satellieten, (D) archipel.

Four types of spatial structure populations may have to deal with: (A) optimal and marginal habitat, (B) heterogenous habitat with dynamic optimal and marginal patches in time and space, (C) core area and satellites, (D) archipelago.



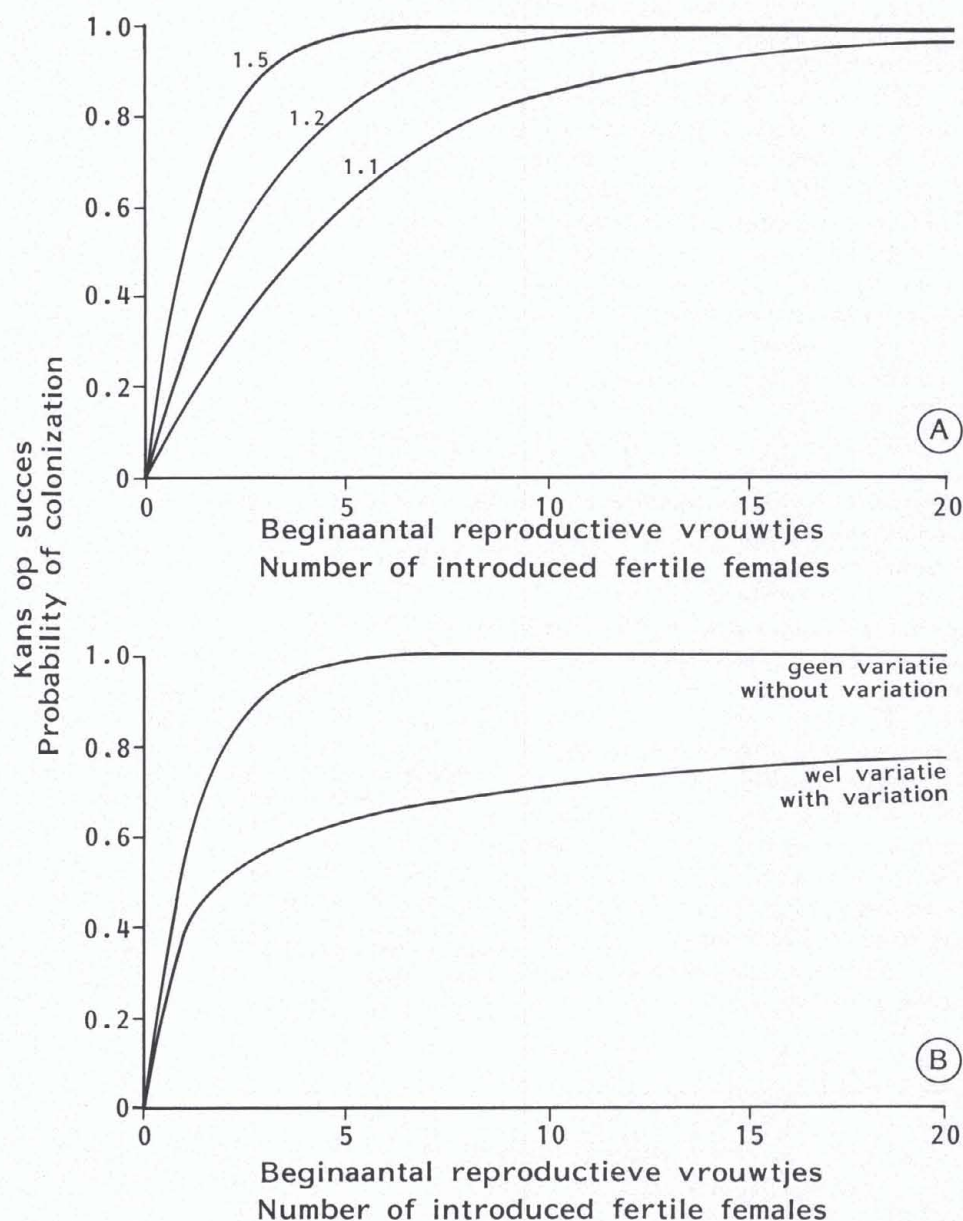


Fig. 3. Relatie tussen gemiddelde groeifactor, variatie in groeifactor, grootte van beginpopulatie en kans op succes bij uitzetten: (A) effect van beginaantal reproductieve vrouwtjes en gemiddelde groeifactor, bij afwezigheid van variatie in groeifactor; (B) effect van beginaantal reproductieve vrouwtjes en variatie in de groeifactor ten gevolge van milieustochasticiteit, bij een gemiddelde populatiegroeifactor van 1,5. Relation between mean growth rate, variation in growth rate, initial population size and probability of success at introduction: (A) effect of initial number of reproductive females and mean growth factor, with no variation in growth factor; (B) effect of initial number of reproductive females and variation in growth factor, the mean growth factor being 1.5.

voldoende omvang met geschikt habitat, zal de populatie zich op een natuurlijke manier verder ontwikkelen, d.w.z. er zal reproductie en sterfte optreden. Als gevolg van de kleine aantallen dient met de volgende processen rekening te worden gehouden:

- Bij lage dichtheden wordt vaak een hogere groeisnelheid gerealiseerd dan bij hogere dichtheden door het ontbreken van concurrentie om voedsel of andere hulpbronnen tussen soortgenoten en door de vaak geringere druk, of het ontbreken, van predatoren (of herbivoren) en parasieten (geen dichtheidsafhankelijke regulatie).
- Andersom kan het zijn dat bij lage dichtheden minder reproductie optreedt, doordat de sociale structuur

ontwricht raakt, de twee geslachten elkaar niet meer vaak genoeg tegenkomen, of onvoldoende bestuivers worden aangetrokken (Allee-effect).

- Populaties die ontstaan uit een klein aantal voorouders hebben een smalle genetische basis (founder-effect). Met name in kleine populaties met heel weinig of geen immigratie zal deze basis in de loop van de tijd verder versmallen, waardoor inteeltverschijnselen op kunnen treden en het aanpassingsvermogen van de populatie aan veranderende omstandigheden afneemt.
- Kleine beginaantallen hebben tot gevolg dat demografische stochasticiteit een groot effect heeft op het aantalsverloop. Hoe kleiner de beginaantallen, hoe groter de kans dat vestiging mislukt en de beginpopulatie uitsterft.

Of er rekening gehouden dient te worden met dichtheidsafhankelijke regulatie of Allee-effect zal per soort bekeken moeten worden. Bij introducties zal, omdat het vaak soorten betreft die in de omgeving niet voorkomen en/of lange tijd afwezig zijn geweest, de druk van predatoren (of herbivoren) en parasieten in het begin waarschijnlijk lager zijn dan bij herintroducties. Specialisten onder hen ontbreken immers. Het is vanzelfsprekend dat de uitgezette dieren of planten dan wel gezond en parasietvrij moeten zijn. Over de effecten van een smalle genetische basis op de overlevingskansen is weinig bekend. In een metapopulatie treedt er uitwisseling op tussen de deelpopulaties, waardoor genetische verarming bij spontane herkolonisatie waarschijnlijk geen bedreiging zal vormen, terwijl dit bij herintroducties wel een punt van aandacht dient te zijn.

Vestigingskansen na kolonisatie of introductie

Voor de vestiging bij kolonisatie of introductie geldt als basisvoorwaarde dat de te verwachten groeisnelheid positief is, dus dat de gemiddelde reproductie de gemiddelde sterfte overtreft. Daartoe moet de habitatkwaliteit voldoende zijn, zodat een soort een goede reproductie kan realiseren (denk bijvoorbeeld aan PCB-gehalte in voedsel voor otters, zuurgraad van het water voor amfibieën, kiemingsomstandigheden voor orchideeën) en niet te maken heeft met hoge sterfte (denk aan verkeerssterfte bij das-

sen) of concurrentie (planten in geëutrofeerde milieus).

Met behulp van een eenvoudig stochastisch model, een vertakkingsproces (volgens Karlin & Taylor, 1975), is onderzocht hoe de kans op succesvolle vestiging, dus de kans dat de populatie de gevarenzone met kleine aantallen ontgroeit, gerelateerd is aan (1) de gemiddelde populatiegroei, (2) de variatie van jaar tot jaar in de populatiegroei, en (3) het beginaantal reproductieve wijfjes. Als het milieu als constant beschouwd mag worden, neemt de kans op succes snel toe met het beginaantal (fig. 3A). Bij een groeifactor van tussen de 1,1 en 1,2 per jaar (bijvoorbeeld de Das (*Meles meles*)) is een beginaantal van 10-

20 wijfjes voldoende om succes vrijwel te garanderen, bij een grotere groeifactor zou 5 al genoeg zijn. Nu is het milieu natuurlijk niet constant, en als variatie in de groeifactor wordt ingebouwd (fig. 3B), wordt zelfs bij een groot beginaantal het niveau van 100% succes niet gehaald. Bij deze resultaten moet de kanttekening geplaatst worden dat in dit model elk wijfje altijd kan reproduceren; er is geen rekening gehouden met de rol van mannetjes. Het model geeft daardoor te optimistische vestigingskansen voor de meeste soorten, met uitzondering van o.a. de zelfbestuivende plantesoorten.

Dat soorten met een hoge groeisnelheid gemakkelijk te introduceren

zijn, laten de voorbeelden zien waarbij ratten, geiten, katten, varkens en dergelijke zijn uitgezet op eilanden waar ze een ravage aanrichtten onder de plaatselijke flora en fauna (Hengeveld, dit nummer). De Muskusrat (*Ondatra zibethicus*), die een hoge groeisnelheid combineert met een goed verbreidingsvermogen, heeft vanuit een kleine beginpopulatie grote delen van Europa weten te bevolken (Hengeveld, 1989). Dat ook bij een hoge groeisnelheid de kans op mislukking aanwezig is, laat het voorbeeld van de Spreeuw (*Sturnus vulgaris*) in de Verenigde Staten zien. Nadat aanvankelijk introductie een paar keer was mislukt, volgde bij een latere poging een enorme spreeuwenexplosie, waarbij een groot deel van het continent werd gekoloniseerd (Hengeveld, 1989). Tabel 1 laat de vestigingskansen zien van ongewervelden die in de biologische bestrijding worden gebruikt, als functie van het aantal dat is uitgezet (naar Ehler & Hall, 1982). Bij een toenemend aantal neemt de vestigingskansen toe, maar is zelfs bij zeer grote aantallen nog niet in de buurt van de 100%. Men bedenke hierbij overigens dat in de biologische bestrijding gebiedvreemde soorten worden geïntroduceerd; een gedeelte van de mislukkingen kan daarom wellicht geweten worden aan het ongeschikt zijn van het milieu voor de soort.

Tabel 1. Vestigingskansen als functie van het aantal uitgezette individuen; een voorbeeld uit de biologische bestrijding van schadeverwekkers door introductie van parasieten en/of predatoren (naar Ehler & Hall, 1982). Probability of establishment as a function of the number of individuals introduced; an example from biological control of pests by introduction of predators and/or parasites (after Ehler & Hall, 1982).

Aantal uitgezet/ number introduced	Percentage vestiging/ establishment %
1 – 10^3	23
10^3 – 10^4	26
10^4 – 10^5	38
$> 10^5$	41

Een slechte kwaliteit van de omgeving van habitats die op zich geschikt zijn kan leiden tot een aanzienlijke mortaliteit, zoals bij de Otter (*Lutra lutra*) (foto: J. van Osch, RINDLO).

An unfavourable quality of the area surrounding natural habitats can entail severe mortality, e.g. the effects of motorways on Otter populations.





De Das (*Meles meles*) wordt vaak beschouwd als een soort die in aanmerking zou kunnen komen voor herintroductieprogramma's (foto: J. Mutter, RIN-DLO). Fairly often the Badger (*Meles meles*) is considered as a species suitable for local re-introduction.

Ruimtelijke aspecten bij herintroductie

Zelfs wanneer voor een soort lokaal een redelijke groeisnelheid verwacht mag worden, is uitzetten niet altijd zinvol. Men dient er zich ook rekenschap van te geven dat de habitatplek waar de soort wordt uitgezet groot genoeg is, zodat de kans op lokaal uitsterven gering is (fig. 1). Een alternatief voor één aaneengesloten gebied is een stelsel van habitatplekken met voldoende dispersie. Wat geldt voor 'gevestigde populaties' (zie de paragrafen 'uitsterven in kleine populaties' en 'processen in populaties met een ruimtelijke structuur') is ook hier van toepassing.

Een ander ruimtelijk aspect bij herintroductie is de vraag of het beter is om alle individuen op één plek uit te zetten, of om ze gelijkmatig of in groepen over de ruimte te verdelen. Een algemeen geldig antwoord op deze vraag is niet te geven, omdat dat afhangt van eigenschappen van de uit te zetten soort. Wel is een aantal richtlijnen te geven:

- De lokale dichtheden moeten hoog genoeg zijn om succesvolle reproductie mogelijk te maken. Wat 'hoog genoeg' is, is soortafhankelijk en heeft te maken met de sociale structuur, de beweeglijkheid en de manier waarop bevruchting plaatsvindt. Gevleugelde insectesoorten die gebruik maken van feromonen kunnen vermoedelijk in lagere dichtheden worden uitgezet dan vleugellose strooiselbewoners zonder feromonen (nachtvlinders versus slakken). Bij planten moet rekening gehouden worden met het verband tussen dichtheid en kans op bestuiving.
- De lokale dichtheden moeten ook weer niet zo hoog zijn dat dichtheidsafhankelijke factoren de sterfte vergroten of de reproductie verlagen (predatie, herbivorie, stress, kannibalisme, concurrentie). Soorten waarvan de populatiegroei dichtheidsafhankelijk gereguleerd is, moeten in lagere dichtheden worden uitgezet dan soorten, waarbij dit niet het geval lijkt te zijn.

— Het kan wenselijk zijn het risico van uitsterven in tijd en ruimte te spreiden. Predatoren (of herbivoren) en parasieten zijn vaak lokaal actief. Verschillen in milieu-eigenschappen (fig. 2B), in combinatie met klimatologische variatie, maken soms de ene plek gunstig, dan weer de andere plek. Onder zulke omstandigheden verhoogt uitzetten op diverse, enigszins verschillende habitatplekken en op verschillende tijdstippen de vestigingskansen.

Uitzetten dient dus zodanig te gebeuren, dat de verwachte groeisnelheid over een reeks van jaren en over het hele gebied gemaximaliseerd wordt, ofwel dat de reproductie gemaximaliseerd en de sterfte geminimaliseerd wordt.

Conclusies

Als een soort verdwijnt uit een (natuur-) gebied dat deel uitmaakt van een netwerk van voor de soort geschikte gebieden, terwijl de soort nog wel in enkele naburige gebieden voorkomt, en er een redelijke kans op spontane hervestiging bestaat, is uitsterven geen probleem. Uitsterven wordt een probleem als de balans tussen lokaal verdwijnen en hervestiging zodanig verstoord wordt dat extincties niet meer door kolonisaties worden gecompenseerd. De soort zal dan geleidelijk aan (op regionale of nationale schaal) uitsterven. De twee belangrijkste oorzaken van het op grote schaal verdwijnen van soorten zijn achteruitgang van habitat en versnippering. Bij verslechtering van de habitatkwaliteit daalt de groeisnelheid van de populatie zo sterk dat de reproductie de sterfte niet meer bij kan houden en de populatie verdwijnt. Bij versnippering treedt lokale extinctie zelfs in geschikte habitatplekken op door toeval (doordat de populatie-omvang klein is), terwijl herkolonisatie nog nauwelijks mogelijk is vanwege de grote afstanden en de isolatie.

Wanneer herintroductie wordt overwogen, is het belangrijk om de oorzaak van uitsterven te achterhalen. Als de oorzaak (verslechterde habitatkwaliteit of versnippering) niet is weggenomen, dan zal ook de uitgezette populatie vermoedelijk snel verdwijnen. Herintroductie is dan dweilen met de kraan open, tenzij men tevens maatregelen neemt die de habitatkwaliteit en de ecologische infrastructuur verbeteren. De meeste kans van slagen is er voor soor-

ten, die verdwenen zijn vanwege vervolging en jacht. Die oorzaak is relatief gemakkelijk weg te nemen. Een andere categorie zijn soorten, waarvoor door natuurontwikkeling of andere ontwikkelingen geschikt habitat is ontstaan dat er vroeger niet was.

Indien uitzetten een kans van slagen heeft, dan nog zal de kans op succes afhangen van een aantal kenmerken van zowel de soort in kwestie als het landschap en de manier van uitzetten. Enkele richtlijnen voor herintroductie zijn: hoe meer individuen, hoe groter de groeisnelheid (en deze is ten dele te sturen via de kwaliteit van het habitat!), en hoe geringer de gevoeligheid voor milieufluctuaties, des te groter is de kans op succes. Een niet te kleine beginpopulatie is ook noodzakelijk om een brede genetische basis te garanderen. Het uitzetten dient te gebeuren in dichtheden die niet te laag zijn (Allee-effect) en niet te hoog (dichtheidsafhankelijke groeiregulatie). Verder kan risicospreiding in ruimte of tijd worden overwogen.

Literatuur

- Boer, P. den, 1990. Isolatie en uitsterfkans. Landschap 7 (2): 101-119.
- Ehler, L.E. & R.W. Hall, 1982. Evidence for competitive exclusion of introduced natural enemies in biological control. *Environmental Entomology* 11: 1-4.
- Goodman, D., 1987. The demography of chance extinction. In: *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press: 11-34.
- Hengeveld, R., 1989. Dynamics of biological invasions. Chapman and Hall, London.
- Jong, T.J. de & P.G.L. Klinkhamer, 1988. Population ecology of the biennials *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale* in a coastal sand dune area. *Journal of ecology* 76: 366-382.
- Karlin, S. & H.M. Taylor, 1975. A first course in stochastic processes. Academic Press, New York.
- Opdam, P., 1987. De metapopulatie, model van een populatie in een versnipperd landschap. *Landschap* 4: 289-306.
- Opdam, P. & R. Hengeveld, 1990. Effecten op planten- en dierpopulaties. In: *Raad voor het Milieu- en Natuuronderzoek, De versnippering van het Nederlandse landschap*. Publicatie RMNO nr. 45: 95-158.
- Opdam, P., 1991. Metapopulation theory and habitat fragmentation: a review of holarctic breeding bird studies. *Landscape Ecology* 5: 93-106.
- Reijnen, R., R. Foppen & G. Veenbaas, 1990. Autoverkeer verstoort broedvogels. *Natuur en Milieu* okt. 1990: 13-16.
- Schotman, A., P. Opdam & H. Sierdsema,

1990. Avifauna in houtwallandschappen. *Landschap* 7 (1): 3-15.

Verboom, B. & R. van Apeldoorn, 1990. Effects of habitat fragmentation on the red squirrel, *Sciurus vulgaris* L. *Landscape Ecology* 4: 117-176.

Verboom, J., P. Opdam & A. Schotman, 1991. Kerngebieden en kleinschalig landschap. *Landschap* 8: 3-14.

Dr. P. Opdam &
Drs. J. Verboom
DLO-Rijksinstituut voor Natuurbeheer
Afdeling Landschapsecologie
Postbus 46
3956 ZR Leersum.

Summary

Is extinction a problem, and can it be solved by re-introduction?

In The Netherlands, species richness in natural areas decreases because of a decreasing habitat quality and reserve size and an increasing isolation. Goodman (1987) showed that minimum viable populations (populations with a low risk of extinction) have to contain hundreds to hundred thousands of individuals, depending on carrying capacity, growth rate, susceptibility to environmental variation and density dependent regulation. Populations in Dutch nature reserves are often too small.

In metapopulations, where local populations are interconnected by a sufficiently strong dispersal flow, local extinction is no problem, as long as the probability of recolonization is high enough. Spontaneous recolonizations and introductions have much in common, as in both processes a small initial population has to grow away from the danger zone of stochastic extinction.

There is a probability of establishment after colonization or introduction if the initial growth rate is positive. Furthermore, the probability of success depends on the mean growth rate, the variation in growth rate, and the initial population size. Success of introduction is only lasting if the (meta-)population can reach the size of a minimum viable population. When introducing a species, care must be taken to introduce in densities that are not too high and not too low. Spreading of risk in time and space can be considered. Re-introduction is a solution if the cause of extinction has been removed or if new habitat has been created.