VERSLAGEN EN TECHNISCHE GEGEVENS

Instituut voor Systematiek en Populatiebiologie (Zoölogisch Museum)

Universiteit van Amsterdam

No. 67

Minimale Levensvatbare Populaties:

Een uitwerking voor populaties zandhagedissen, *Lacerta agilis*, en levendbarende hagedissen, *Lacerta vivipara*, in Nederland.

J.J. van Dijk

April 1996

ISSN 1385-3279
Institute for Systematics and Population Biology
University of Amsterdam
PO Box 94766, 1090 GT Amsterdam
The Netherlands

© Institute for Systematics and Population biology, University of Amsterdam,
P.O. Box 94766, 1090 GT Amsterdam, The Netherlands.

Citation:

Dijk, J.J. van. 1996. Minimale Levensvatbare Populaties: Een uitwerking voor populaties zandhagedissen, *Lacerta agilis,* en levendbarende hagedissen, *Lacerta vivipara,* in Nederland. Verslagen en Technische Gegevens No. 67. Institute for Systematics and Population Biology, University of Amsterdam. Pp. i-v, 1-38.

ISSN 1385-3279

VERSLAGEN EN TECHNISCHE GEGEVENS

Instituut voor Systematiek en Populatiebiologie (Zoölogisch Museum)

Universiteit van Amsterdam

No. 67

Minimale Levensvatbare Populaties:

Een uitwerking voor populaties zandhagedissen, *Lacerta agilis*, en levendbarende hagedissen, *Lacerta vivipara*, in Nederland.

J.J. van Dijk

April 1996

Institute for Systematics and Population Biology
University of Amsterdam
PO Box 94766, 1090 GT Amsterdam
The Netherlands

Voorwoord

Dit rapport werd opgesteld in het kader van mijn doctoraalscriptie die uitgevoerd is bij de afdeling Herpetologie van het Instituut voor Systematiek en Populatiebiologie (faculteit Biologie, Universiteit van Amsterdam). Het geeft de achterliggende gedachten weer van de Minimale Levensvatbare Populatie theorie (Shaffer, 1981) welke is toegepast op een aantal populaties van twee soorten hagedissen in Nederland. Het rapport vormt een onderdeel van het project "Monitoring van Reptielen in Nederland". Dit is een project dat uitgevoerd wordt door de samenwerkende organisaties RAVON (Reptielen, Amfibieën, Vissen Onderzoek Nederland), werkgroep Monitoring en het Centraal Bureau voor de Statistiek. Dit rapport analyseert de huidige habitatgrootte van zandhagedissen (*Lacerta agilis*) en levendbarende hagedissen (*Lacerta vivipara*) in termen van de potentiële draagkracht.

Projectcoördinator Mevr. Drs Annie Zuiderwijk, werkzaam bij de afdeling Herpetologie, begeleidde mij bij deze doctoraalscriptie. Ik wil haar bedanken voor de begeleiding en het kritisch nakijken van de conceptversie. Verder wil ik ook Roel May en Karin Stittelaar bedanken voor het kritisch lezen van de conceptversie.

Samenvatting

Binnen een natuurlijk ecosysteem fluctueert het aantal soorten door migratie en dispersie. In de laatste decennia zijn antropogene invloeden op natuurlijke systemen toegenomen. Door intensivering van de landbouw, vergaande industrialisatie en verstedelijking kunnen populaties bedreigd worden met uitsterven. Uitsterven gebeurt via processen van habitatdegradatie en habitatversnippering. Het is van belang inzicht te krijgen in de drempelwaarde van een populatiegrootte, welke de minimum afmeting aangeeft voor een populatie om te blijven bestaan. Met dit inzicht kunnen populaties van bedreigde soorten, wanneer hun populatiegrootte niet onder die drempelwaarde zakt, beschermd worden.

De biogeografische theorieën van MacArhtur & Wilson (1969) dienen als basis voor het concept van de Minimale Levensvatbare Populatiegrootte. Om een schatting te maken van een Minimale Levensvatbare Populatiegrootte wordt de genetische benadering gebruikt of de benadering die rekening houdt met demografische en omgevingsstochastiek. De genetische benadering gaat er van uit dat een populatie minimaal uit 500 individuen moet bestaan om op langere termijn te kunnen overleven. Het concept op basis van demografische en omgevingsstochastiek geeft geen specifiek getal voor het minimum aantal individuen omdat dit per soort en per situatie afhankelijk is.

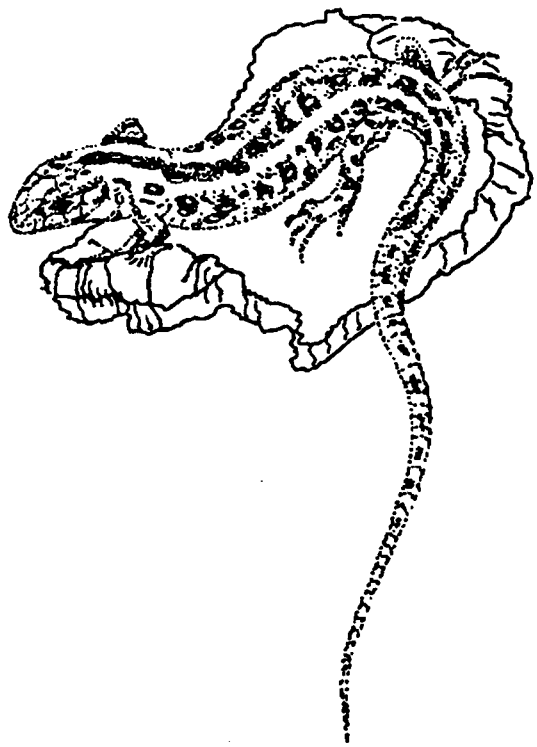
In dit rapport is de potentiële draagkracht van de huidige leefgebieden in Nederland van 34 populaties van de zandhagedis (*Lacerta agilis*) en 36 populaties van de levendbarende hagedis (*Lacerta vivipara*) berekend. De potentiële draagkracht is het aantal individuen dat mogelijk voor kan komen in een leefgebied. Vervolgens is de potentiële draagkracht geanalyseerd met behulp van de genetische benadering van de Minimale Levensvatbare Populatie theorie. Als het aantal individuen dat in een leefgebied potentieel kan voorkomen onder de drempelwaarde ligt van 500, dan is het leefgebied niet groot genoeg en/of kwalitatief ongeschikt. Bij zes leefgebieden voor de zandhagedis bleek de potentiële draagkracht beneden de N_e=500 te liggen (N_e is de effectieve populatiegrootte). Bij alle onderzochte leefgebieden voor de levendbarende hagedis lag de potentiële draagkracht ver boven de N_e= 500.

Summary

Within ecosystems species disappear and species emerge. The number of species within a system fluctuates because of migration and dispersion. During the last century human interventions on natural systems increased. Because of the intensification of agriculture, industrialisation and urbanisation populations are threatened with extinction. This is mainly caused by habitat degradation and habitat fragmentation. Therefore it is important to get an insight in the threshold value of the population size at which the population is able to survive. Threatened species can be prevented from extinction as long as their population size does not drop below their threshold value.

The biogeographic theories of MacArthur and Wilson served as a basis for the concept of the Minimum Viable Population size. To estimate the Minimum Viable Population size either the genetic approach can be used or the approach based on demographic and environmental stochasticy. The genetic approach calculates a minimum population size of 500 individuals. A population size of 500 individuals or more will be able to survive in the long term. The approach of demographic and environmental stochasticy does not give an exact number of individuals, because this differs per species and situation.

This report presents the calculations of the potential capacity of the present occupied patches in The Netherlands of 34 populations of the sandlizard (*Lacerta agilis*) and of 36 populations of the viviparous lizard (*Lacerta vivipara*). The potential capacity is analysed with the use of the genetic approach of the Minimum Viable Population theory. When the number of individuals, which could be present (potentially) in a patch, is below the threshold value of 500 than the patch is classified as too small and/or qualitatively unsuitable. For 6 patches of the sandlizard the potential capacity was below 500 individuals. For all investigated patches of the viviparous lizard the potential capacity was far above 500 individuals.



Inhoud

		pagina
Voorwoord		i
Samenvatting		ii
Summary		iii
Introductie		1
I	**Theorie: de Minimale Levensvatbare Populatiegrootte**	3
1.1	Grondslagen van de Minimale Levensvatbare Populatie theorie	3
1.2	De genetische benadering van Minimale Levensvatbare Populatiegrootte	6
	1.2.1. De 50/500 regel	8
1.3	Demografische stochastiek en omgevingsstochastiek	10
1.4	Grootte en kwaliteit van een natuurreservaat	12
II	**Toepassing: model van de populatiegroottes van de zandhagedis (*Lacerta agilis*) en de levendbarende hagedis (*Lacerta vivipara*) in Nederland**	14
2.1	Materiaal en methode	14
2.2	Resultaten	16
III	**Discussie**	23
3.1	Praktijkgegevens analyseren met behulp van theoretische, simulatie- en genetische modellen	23
Referenties		27
Bijlagen		30
Bijlage 1	Schematische weergave van de "Population Vulnerability Analysis"	31
Bijlage 2	Overzicht van de berekeningen van de 34 populaties van de zandhagedis (*Lacerta agilis*) en van de 36 populaties van de levendbarende hagedis (*Lacerta vivipara*)	33

Introductie

Kennis omtrent de verspreiding en de status van een soort, de habitateisen en de extensie van migratie en dispersie zijn nodig om soorten te kunnen beschermen. Met behulp van deze kennis kan een beter inzicht worden gekregen in methoden om de overlevingskans van een soort te verhogen. Naast deze kennis is echter ook bewustwording en interesse vanuit de samenleving noodzakelijk om de overlevingskans van een soort te kunnen garanderen (Oldham and Swan, 1991).

Met betrekking tot het populatieniveau zijn natuurbeschermers vooral geïnteresseerd in de levensvatbaarheid van een populatie. Voor bedreigde plant- of diersoorten heeft onderzoek naar de levensvatbaarheid van een populatie als doel een voorspelling te maken over de kans op uitsterven van de populatie binnen een bepaald tijdsbestek. Op grond van de kans op uitsterven kan men een schatting maken van de Minimale Levensvatbare Populatiegrootte (MLP) die nodig is om de kans op uitsterven acceptabel laag te houden. De Minimale Levensvatbare Populatiegrootte is gerelateerd aan de kans op uitsterven. Dit komt doordat grote populaties beter gebufferd zijn tegen toevallige, onverwachte gebeurtenissen waarbij populaties kunnen uitsterven, dan kleine populaties (Menges, 1991). Shaffer (1981) stelde de volgende definitie op voor de Minimale Levensvatbare Populatiegrootte; *A minimum viable population for any given species in any given habitat is the smallest isolated population having a 99% chance of remaining extant for 1000 years despite the foreseeable effects of demographic stochasticy and natural catastrophes.*

Naar aanleiding van verschillende studies naar natuurlijke en experimentele populaties kunnen we echter concluderen dat er variatie bestaat in ruimte en tijd (Seitz, 1991). Door de tijd heen veranderen populaties voor wat betreft het aantal individuen, de generatiesamenstelling en habitatgrootte. De variabiliteit van het milieu, processen inherent aan populaties en tijdseenheden waarin reguliere en irreguliere schommelingen van populatiedichtheden een rol spelen zijn hiervan de oorzaken.

Op basis van populatiemodellen kunnen kritische waarden ten aanzien van de structuur en functie van ecologische systemen worden vastgesteld. De betrouwbaarheid van deze modellen wordt echter vaak overschat. Met name door het fluctuerend gedrag van een ecosysteem is het onmogelijk voorspellingen te doen over een groter tijdsbestek (Seitz, 1991).

Als een lage populatiedichtheid gemeten wordt moeten we weten of dit komt door antropogene invloeden of door natuurlijke factoren. Hiervoor zijn gegevens nodig over de populatiestructuur en de populatiedynamiek. Het is mogelijk dat gedurende de onderzoeksperiode een waargenomen lage populatiedichtheid veroorzaakt wordt door een natuurlijke cyclus waarin het minimum juist bereikt is. Voorzichtigheid ten aanzien van de interpretatie van populatiemodellen is daarom vereist.

In dit rapport worden de huidige afmetingen van leefgebieden van populaties zandhagedissen (*Lacerta agilis*) en levendbarende hagedissen (*Lacerta vivipara*) in Nederland aan de theoretische modellen over de Minimale Levensvatbare Populatiegrootte gerelateerd.

Het concept van de Minimale Levensvatbare Populatie (MLP) is bruikbaar voor het geven van een zekere garantie dat een specifieke soort voorkomt. Naast dit concept, is ook de kennis van habitateisen en habitatgrootte van groot belang voor de instandhouding van een specifieke soort. Vaak is de habitatgrootte niet voldoende om plaats te bieden aan een Minimale Levensvatbare Populatie. Door verstedelijking, intensivering van landbouw en uitbreiding van de infrastructuur is het oppervlak van het natuurlijke leefgebied drastisch verminderd.

Naar aanleiding van het concept van de Minimale Levensvatbare Populatie kunnen beheersmaatregelen (zoals habitatbescherming en habitat uitbreiding) door natuurbeschermers worden opgesteld. Zo moeten populaties in gevangenschap (captive breeding programs) groter zijn dan de Minimale Levensvatbare Populatiegrootte, om voldoende genetische variatie en fitness te behouden. Ook moeten, bijvoorbeeld, natuurlijke ecosystemen groot genoeg zijn om belangrijke soorten boven hun MLP-grootte in stand te kunnen houden.

De reptielenpopulaties in Nederland zijn door de toenemende infrastructuur en verstedelijking ernstig bedreigd. Intensivering van de landbouw heeft er toe geleid dat populaties onderling niet meer in contact staan. Kerngebieden (in het landelijk verspreidingspatroon van reptielenpopulaties), waar metapopulaties voorkwamen, zijn versnipperd en de populaties zijn nu veelal geïsoleerd (Smit en Zuiderwijk, 1991; Zuiderwijk et al., 1992). Door deze isolatie vermindert de levensvatbaarheid van een populatie ten gevolge van inteelt, waardoor er een grotere kans op uitsterven ontstaat.

Om, op basis van het MLP-concept, een beter inzicht te krijgen in de overlevingsmogelijkheden van de huidige, veelal geïsoleerde hagedissen populaties, heb ik een literatuurstudie gedaan naar de verschillende benaderingen van dit concept. Daarnaast heb ik data verzameld over de huidige hagedissenpopulaties in Nederland om deze te kunnen combineren met het MLP-concept.

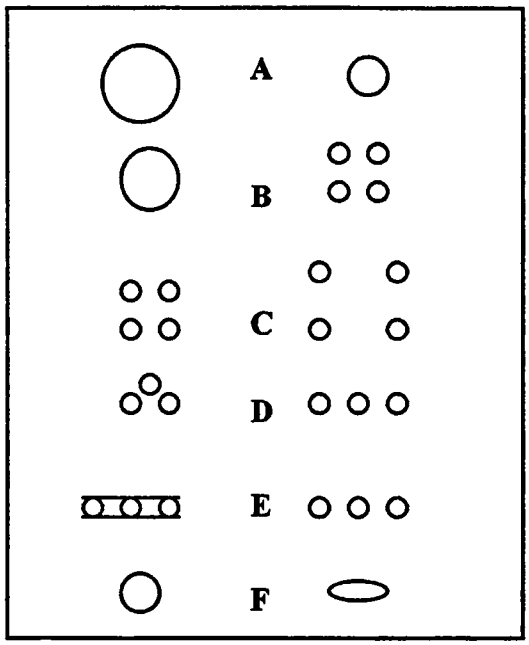
I Theorie: de Minimale Levensvatbare Populatiegrootte

1.1 Grondslagen van de Minimale Levensvatbare Populatie theorie

Één van de meest diepgaande ontwikkelingen ten aanzien van de toegepaste ecologie voor de natuurbescherming was de ontdekking dat praktisch alle natuurlijke habitats en reservaten op eilanden lijken. Natuurlijke habitats en reservaten zijn in principe kleine geïsoleerde fragmenten van voormalige grote, continue natuurlijke leefomgevingen (Soulé en Wilcox, 1980). Naar aanleiding van de monografie van MacArthur en Wilson (1967) zagen veel ecologen en biogeografen de essentie in van studies naar eilanden en andere ecologisch geïsoleerde fragmenten ten bate van de natuurbescherming.

De studie naar de ecologie van geïsoleerde fragmenten begon met de soorten/oppervlakte-relatie (de eilandtheorie) en de evenwichtstheorie (Preston, 1962; MacArthur and Wilson, 1967). Naarmate er sprake is van een groter oppervlakte dan zullen daar meer soorten voorkomen. Deze relatie ontstaat omdat grotere oppervlakten een grotere habitatdiversiteit kunnen herbergen (welke weer beïnvloed wordt door verschillende factoren die bijdragen aan de stabiliteit van individuele populaties per soort) (Soulé en Wilcox, 1980).

Goodman (1980) onderbouwde de soorten/oppervlakte-relatie met behulp van twee stellingen. Ten eerste stelde hij dat er een bovengrens bestaat ten aanzien van het aantal soorten per oppervlakte en ten tweede dat de kans op uitsterven van een soort zal toenemen bij kleiner wordende populaties. Dit laatste komt omdat kleine populaties gevoeliger zijn voor onder andere demografische instabiliteit (Goodman, 1980), inteelt depressie (Franklin, 1980; Soulé, 1980) en barre milieu omstandigheden. Uit zijn stellingen leidde Goodman af dat binnen een fragment, naast kolonisatie vanuit naburige fragmenten, extinctie plaatsvindt zodat een beperkt aantal soorten verkregen wordt. Deze kolonisatie treedt in sterke mate op als de fragmenten dichter bij elkaar liggen en als er weinig soorten voorkomen. Uiteindelijk zal in een systeem het verlies aan soorten door extinctie gecompenseerd worden met de winst aan soorten door kolonisatie. Het resultaat is een evenwicht tussen extinctie en kolonisatie, de evenwichtstheorie. De evenwichtstheorie baseert zich op de gedachte dat de kans op vertegenwoordiging van een bepaald soort groter is in een fragment naarmate er minder soorten aanwezig zijn. Omgekeerd neemt de kans op uitsterven van een bepaald soort toe naarmate veel soorten op een klein gebied leven en een bepaald soort geïsoleerd raakt omdat er minder oppervlakte beschikbaar is (zie figuur 1).



Figuur 1:
Richtlijnen ten behoeve van de keuze en plaatsbepaling van natuurterreinen in het landelijke gebied, zoals door aanhangers van de evenwichtstheorie is afgeleid uit de eilandtheorie. De oplossingen in de linker kolom hebben de voorkeur boven die in de rechter kolom.
(Naar: Diamond, 1975, Biol. Conserv. 7.)

Wanneer men de relatie tussen soorten bekijkt stuit men op een markant aspect van de evenwichtstheorie, namelijk haar dynamische benadering van isolatie. De theorie veronderstelt namelijk dat soorten continu verdwijnen en door andere soorten weer worden aangevuld. Één soort vervangt de ander, zodat er een verandering in soortensamenstelling optreedt. Het continue proces van extinctie en kolonisatie is alleen mogelijk als de kolonisatie-snelheid hoog genoeg is. Dit is het geval indien de dichtheid van potentiële habitats een zekere waarde heeft bereikt (Seitz and Loeschcke, 1991). Volgens Diamond en May (1976) wordt het aantal soorten verdubbeld bij een tienvoudige vergroting van een gebied. Deze stelling impliceert echter niet dat het aantal soorten ook afneemt bij een tienvoudige verkleining, want ondanks het feit dat een verkleining van een gebied veelal wordt geassocieerd met een afname in habitatkwaliteit, kan een goede habitatkwaliteit tot op zekere hoogte de habitatgrootte compenseren.

De evenwichtstheorie kan ook per soort worden toegepast. Een soort kan alleen overleven in een voor hem geschikt habitat met de daarbij passende karakteristieken van ecosystemen zoals nutriëntencyclus, evenwicht, zelfregulatie, stabiliteit van de soort en diversiteit aan soorten. De kans op uitsterven wordt bepaald door verschillende factoren, zoals de aanpassingscapaciteit aan milieuveranderingen en demografische fluctuaties, de geografische configuraties van lokale populaties en de mogelijke uitwisseling daartussen.

Er zijn goede redenen om te geloven dat de meeste soorten niet voorkomen in de vorm van stabiele populaties, maar dat ze opgesplitst zijn in een netwerk van op elkaar inwerkende lokale instabiele subpopulaties. Opdam (1987) omschreef aan de hand hiervan het metapopulatie

concept. Een metapopulatie is volgens Opdam een stelsel van subpopulaties van kleine deelgebieden die onderling verbonden worden door dispersiebewegingen. Tussen deze lokale populaties treedt uitwisseling op via migrerende individuen. De lokale populaties zijn op lange termijn vaak niet stabiel, fluctueren in omvang en kunnen zelfs uitsterven. Een lokale achteruitgang of uitsterven wordt op termijn gecompenseerd door dispersie of kolonisatie vanuit naburige lokale populaties. Door het stelsel van lokale populaties, de metapopulatie, ontstaat op lange termijn een hoge stabiliteit. Gebieden tussen de verschillende lokale populaties kunnen echter ongeschikt raken als gevolg van herinrichting van het landschap waardoor deze lokale populaties geïsoleerd raken. Plaatselijke achteruitgang kan dan niet meer worden gecompenseerd door dispersie of kolonisatie. Hierdoor gaat de stabiliteit van de metapopulatie verloren en zal deze op den duur verdwijnen (Opdam, 1987).

De toenemende landschapversnippering en verdere cultivering enerzijds en de toenemende behoefte aan natuurbescherming anderzijds hebben ertoe geleid dat kwantitatieve kennis ten aanzien van habitat- en populatiegrootte noodzakelijk is. De stelling "Hoe groter het reservaat, hoe beter", is tegenwoordig nauwelijks meer aan de orde. Er moeten preciezere omschrijvingen gegeven worden over het minimale gebied dat nodig is om bepaalde natuurbeschermingsdoelen te bereiken (Shaffer, 1981). Voor bedreigde soorten betekent een kwantitatieve benadering van minimale habitat- en populatiegrootte (die nodig zijn om een bepaalde tijd te overleven) een basis waarop besluiten ten aanzien van hun bescherming en beheer kunnen worden genomen.

De term Minimale Levensvatbare Populatie (MLP) veronderstelt dat er een drempelwaarde is waarbij een populatie tot op een zekere hoogte zal voortbestaan in een levensvatbare hoedanigheid gedurende een gegeven tijdsinterval. Shaffer (1981) definieerde de MLP als een populatie die 99% kans heeft om een tijdsbestek van 1000 jaar te overleven.

Er zijn twee mogelijke invalshoeken om de grootte van Minimale Levensvatbare Populaties, met de daar bijbehorende habitatseisen, vast te stellen. Deze vaststelling kan experimenteel, aan de hand van theoretische modellen en simulatiemodellen (zie hoofdstuk 1.3) of aan de hand van genetische overwegingen (zie hoofdstuk 1.2) plaatsvinden. Theoretische modellen en simulatiemodellen geven een modelmatige benadering van de populatiedynamika waarbij diverse interne en externe invloeden aan elkaar worden gekoppeld. Genetische overwegingen zijn essentieel omdat door de aanwezigheid van voldoende genetische variatie een reële kans op overleving gewaarborgd kan worden. Beide invalshoeken zijn echter op zich zelf niet optimaal

geschikt en zeker geen van beide is 100% waterdicht. Desondanks kunnen ze bijdragen tot een beter inzicht in populatiegrootte en overleving. Daarbij geven ze een realistische schatting van de vereiste populatiegrootte en habitatgrootte[1] om populaties van een bepaald soort te behouden (Shaffer, 1981).

1.2 De genetische benadering van de Minimale Levensvatbare Populatiegrootte

Met betrekking tot de genetische benadering van de Minimale Levensvatbare Populatiegrootte is het vermogen van een populatie om te overleven (= adaptatievermogen) van groot belang. Dit adaptatievermogen kan onderverdeeld worden in 3 componenten: tijd, ruimte en fitness. Deze drie componenten bepalen voor een groot gedeelte het adaptatievermogen van een individu. Een hoger adaptatievermogen betekent een grotere genetische stabiliteit en een grotere genetische variatie. Het bereik van tijd, ruimte en fitness is groot. Zo heeft de tijd een bereik van een individueel levensverloop tot een geologische of evolutionaire tijdschaal. De ruimte heeft een bereik van een lokaal habitat tot een geografische verspreiding. Fitness tenslotte, kan gerelateerd worden aan het individu, de populatie of de soort. Fitness in een natuurlijke populatie is een positieve functie van de hoeveelheid genetische variatie, die op haar beurt als maat staat voor heterozygotie[2] (Frankel en Soulé, 1981).

Voor wat betreft de dimensie ruimte kan gesteld worden dat de variatie in omvang van het natuurlijke leefmilieu (niche) verschillen veroorzaakt in de genetische variatie tussen populaties. Hieruit blijkt dat de genetische variatie de ecologische amplitude van een populatie kan verhogen, omdat het de mogelijkheid creëert dat verschillende vormen van een individu kunnen bestaan. Verder blijkt dat de genetische variatie de flexibiliteit van elk individu kan garanderen. Deze veronderstellingen staan bekend als "niche variation hypothesis" (Hendrick, Ginevan en Ewing, 1976). Hun hypothese veronderstelt dat door het genereren van een grote fenotypische variatie, een populatie met een groter natuurlijk leefmilieu succesvoller zijn hulpbronnen kan gebruiken dan een populatie met een kleiner natuurlijk leefmilieu.

De dimensies tijd en fitness zijn van groot belang binnen het evolutionaire levensvatbare populatie concept. Hierbij is de schatting van een minimaal aantal individuen dat nodig is om een evolutionaire levensvatbare populatie te garanderen, gebaseerd op het criterium van behoud van fitness op langere termijn. Voor het stellen van dit criterium wordt aangenomen dat de hoeveelheid genetische variatie afhangt van de genetische structuur binnen de

[1] De schatting van de vereiste habitatgrootte is direct gekoppeld aan de schatting van de vereiste populatiegrootte omdat bij de instandhouding van voldoende genetische variatie een maximaal gebiedsoppervlakte vereist is (Schaffer, 1981).
[2] Heterozygotie = verschillende allelen op de corresponderende plaatsen binnen de homologe chromosomen.

betreffende populatie. De factoren die de genetische structuur bepalen zijn dan: het voortplantingsmechanisme (d.w.z. kruising of zelfbevruchting), de populatiegrootte, de mate van immigratie en de geschiedenis van de populatie ten aanzien van de frequentie en de aard van bottlenecks (Frankel en Soulé, 1981).

Het probleem van de genetische benadering van de MLP is echter dat het in de meeste gevallen niet mogelijk is de waargenomen verschillen in genetische variatie te verklaren met bijvoorbeeld historische factoren. Historische factoren zijn bijvoorbeeld de reductie van populatiegrootte in het verleden of het samenkomen van voormalige geïsoleerde populaties.

Het is ook vaak onmogelijk de invloed van natuurlijke selectie op populaties vast te stellen (Rafinski en Arntzen, 1987; Soulé, 1972; Soulé et al., 1973; Wallis en Arntzen, 1989; Arntzen en Paris, niet gepubliceerd). In praktijk is het dus vrijwel onmogelijk de exacte waarden vast te stellen van al deze variabelen voor een populatie of soort.

Volgens Frankel en Soulé (1981) zijn er daarom twee mogelijkheden om de MLP vast te stellen. Ten eerste kan men de vuistregel toepassen (dit is de 50/500 regel, zie verder dit hoofdstuk). Ten tweede kan men populaties monitoren voor wat betreft hun genetische variatie en het criterium van behoud van fitness toepassen op basis van een vergelijking met de gevonden genetische variatie van de desbetreffende soort in gevangenschap.

De genetische variatie van een populatie hangt verder af van willekeurige genen-selectie (genetic drift). Voor een gegeven populatiegrootte is de omvang van genetic drift afhankelijk van het voortplantingsgedrag en de verspreiding van nakomelingen. De theoretische consequenties van genetic drift zijn meestal berekend voor geïdealiseerde populaties waarin elk individu een gelijk aantal gameten toevoegt aan de totale "gene pool" waaruit de volgende generatie wordt gevormd (Franklin, 1980).

Binnen elke generatie kunnen echter de allel frequenties fluctueren als gevolg van genetic drift. Om verschillende redenen, bijvoorbeeld na een bottleneck, kan dit het herstel van een populatie remmen. Het kan zelfs een zodanige invloed hebben dat de populatie in een hoger tempo in grootte kan afnemen (Lacy, 1993). Met name in kleine populaties is inteelt (kruising tussen nauwe verwanten) niet strikt een component van, maar wel gecorreleerd aan, genetic drift.

Er is aangetoond dat bij verscheidene soorten inteelt een verlies aan fitness veroorzaakt. Bij alle zorgvuldig onderzochte seksueel voortplantende dieren kwam dit effect van inteelt naar voren (Wright, 1977; Falconer, 1981; Ralls et al., 1988). Zelfs als het directe verlies van fitness bij inteelt niet groot is, kan het verlies aan genetische variatie als gevolg van genetic drift het aanpassingsvermogen van een populatie aan toekomstige milieuveranderingen drastisch reduceren (Lacy, 1993).

De combinatie van genetic drift en het verlies aan genetische variatie bij individuen en populaties heeft een negatieve invloed op de demografische flexibiliteit. Ook verhoogt deze de gevoeligheid voor milieuverstoringen en catastrofes. Veranderlijke populatie toenamen en grote fluctuaties in populatiegrootte versnellen op hun beurt genetic drift (Lacy, 1993).

Deze effecten van de op elkaar inwerkende destabiliserende stochastische processen binnen kleine populaties, worden door Gilpin en Soulé (1986) omschreven als de *"extinction vortices"* (zie ook hoofdstuk 1.3). Wanneer een populatiegrootte beneden een bepaalde grens daalt waarbij de populatie zeer waarschijnlijk in de *"extinction vortices"* wordt getrokken, dan kan deze worden beschouwd als zijnde een Minimale Levensvatbare Populatie (Lacy, 1993).

1.2.1 De 50/500 regel

Met vallen en opstaan ontdekten veetelers dat een bepaalde hoeveelheid inteelt getolereerd kan worden voordat de produktie en vruchtbaarheid van het vee afneemt. Hun vuistregel is dat per generatie de mate van inteelt niet hoger mag zijn dan 2 of 3% (Dickerson et al., 1954).

Genetici hanteren vaak de regel waarbij het verlies aan heterozygotie (≡ inteelt depressie) 1% van de totale genetische variatie mag zijn. Dit dient als basis voor het berekenen van de minimale populatiegrootte die nodig is voor het behoud van fitness in een kort tijdsbestek. Als het verlies aan heterozygotie groter is dan 1% dan is het proces van natuurlijke selectie niet meer in staat om de fixatie van nadelige recessieve allelen tegen te gaan (Frankel en Soulé, 1981).

Bij natuurlijke populaties mag de mate van inteelt niet hoger zijn dan 1%, omdat:

- gedomesticeerde dieren in de loop der tijd gedeeltelijk "gezuiverd" zijn van schadelijke genen. Hierdoor kunnen ze een hogere mate van inteelt tolereren dan niet gedomesticeerde dieren.
- veetelers gedeeltelijk fenotypische veranderingen, die veroorzaakt worden door inteelt, kunnen negeren, terwijl natuurbeschermers vaak het "wildtype" willen beschermen.

Het verlies aan heterozygotie, inteelt (= Δf) per generatie is gelijk aan: $\Delta f = 1/(2N_e)$, waarbij N_e staat voor de effectieve populatiegrootte[3]. Wanneer we de 1% invullen voor Δf dan volgt hieruit dat een N_e van 50 individuen of meer nodig is om de inteelt onder de 1% te houden (Soulé, 1980).

[3] De effectieve populatiegrootte is het aantal dieren dat aan de voortplanting deelneemt

Zelfs bij een drempelwaarde van 1% is het verlies aan genetische variatie na enkele generaties merkbaar. Dit betekent dat bij de drempelwaarde van 1% niet kan worden voorkomen dat de genetische variatie geleidelijk minder wordt. Dit ondanks het feit dat natuurlijke selectie er voor zou kunnen zorgen dat de meest schadelijke inteelt-effecten worden opgeheven. Vroeg of laat, afhankelijk van de N_e van een populatie, zal de populatie in feite homozygoot worden. Een populatie die continu op N_e=50 wordt gehouden, zal na 20 tot 30 jaar een vierde van haar genetische variatie hebben verloren. En daarmee zal het ook veel van haar capaciteit om zich aan te passen aan wisselende omstandigheden hebben verloren (Soulé, 1980).

De vraag is gedurende hoeveel generaties een kleine populatie kan blijven bestaan voordat ze een hoge kans op uitsterven krijgt? Een mogelijke bruikbare regel wordt gesuggereerd op basis van de ervaring van veetelers. Veetelers zagen een duidelijk effect op de vruchtbaarheid in kleine populaties wanneer de inteelt-coëfficiënt (Δf) 0,5 of 0,6 wordt. Door deze getallen te gebruiken als drempelwaarden kunnen we het aantal generaties schatten bij verschillende waarden voor N_e voordat de groep gevoelig wordt voor extinctie. Δf wordt dan 0,6 (of 0,5) in de formule: $\Delta f = 1-(1-1/2N_e)^t$, met t = aantal generaties. Hieruit volgt de ruwe schatting van $t \cong 1{,}5\ N_e$. Dit betekent dat het verwachte aantal generaties, voordat de drempelwaarde van extinctie is bereikt, ongeveer 1,5 maal de effectieve populatiegrootte is (Soulé, 1980).

Dit getal geldt echter alleen onder de voorwaarden dat:

- de generaties elkaar niet overlappen,
- er een 1:1 sexratio aanwezig is (d.w.z. gelijk aantal vrouwtjes en mannetjes),
- er sprake is van een aselecte paring en
- het aantal progenie (nakomelingen) per familie aselect (Poisson) is verspreid.

Experimentele gegevens van Drosophila's toonden aan dat het aantal nieuwe mutaties waardoor een kenmerk beïnvloed (Δf) wordt, ongeveer 10^{-3} per kenmerk per generatie is (Lande, 1976). Omdat het verlies aan genetische variatie in evenwicht moet zijn met de winst aan genetische variatie kunnen we 10^{-3} invullen in $\Delta f = 1/(2N_e)$. Hieruit volgt een N_e van 500. Franklin (1980) concludeert hieruit dat op langere termijn N_e = 500 een minimale grootte is om de effecten van genetic drift voldoende te vertragen. Beneden N_e = 500 is het waarschijnlijk dat genetische variatie met een significant hogere snelheid verloren gaat dan dat er door mutatie vernieuwing optreedt. Om tot deze conclusie van N_e = 500 te komen, heeft Franklin (1980) aangenomen dat het belangrijk is om een "pool" aan genetische variatie te behouden waarop een toekomstige selectie kan inspelen.

Natuurlijke selectie maakt dit eenvoudige model enorm gecompliceerd en het aantal van 500 is gebaseerd op zeer karig bewijs. Franklin concludeert echter dat er geen twijfel mogelijk is over het feit dat een soort met een N_e tien keer groter dan 500 minder kwetsbaar zal zijn voor genetische verarming[4].

Op basis van empirische observaties van de effecten die inteelt kan hebben (deels gebaseerd op het werk van veetelers en deels op het onderzoek aan Drosophila's) concludeerde Franklin (1980) dat een N_e van 50 genoeg zal zijn om inteelt depressies te vermijden binnen een kort tijdsbestek. Zijn conclusies resulteerden zodoende in de zogeheten 50/500 regel[5].

1.3 Demografische stochastiek en omgevingsstochastiek

Het is aannemelijk dat de minimale populatiegrootte en de extinctiekansen verschillend zijn per populatie en per milieu. Naast de genetische aspecten zijn ook de demografische en omgevings- stochastiek in staat populaties te reduceren tot een niveau waarbij de kans op extinctie erg groot is. Ecologisch gezien zal een populatie voor elke soort verschillend van omvang zijn. Het is van belang te weten te komen hoe een soort reageert op milieufluctuaties (d.w.z. de mate van gevoeligheid op milieufluctuaties en mate van herstel na een milieuverandering) (Goodman, 1987).

Mark Shaffer (1981) was de eerste die een beeld gaf van het totale systeem. Hij verdeelde extinctie onder in termen van stochastiek. Daarbij onderscheidde hij vier verschillende krachten die onafhankelijk van elkaar bijdragen aan populatie extinctie. Deze vier krachten die op een populatie betrekking hebben zijn:

- *demographic stochasticy*, welke ontstaat door kansgebeurtenissen bij overleving en reproductie succes (May, 1973);
- *environmental stochasticy*, veroorzaakt door temporele variatie van habitatparameters, competitie, predatie, ziekten en parasieten (May, 1973);
- *natural catastrophes*, zoals overstromingen, brand, droogte en dergelijke, welke op verschillende tijdstippen kunnen plaatsvinden en;
- *genetic stochasticy* als resultaat van veranderingen in genen-frequenties door onder andere natuurlijke selectie, willekeurige fixatie van bepaalde allelen of inteelt (Soulé, 1980).

[4] Ook bij een ongelijke sexratio moet N_e>500 zijn om voldoende genetische variatie te behouden.

[5] Ook voor de Ne=500 gelden de volgende aannamen:
- dat de generaties elkaar niet overlappen,
- de 1:1 sexratio,
- de aselecte paring,
- dat het aantal progenie (nakomelingen) per familie aselect (Poisson) is verspreid.

Omdat elk van deze krachten sterker worden naarmate de populatiegrootte afneemt, is het moeilijk om de relatieve bijdrage van elk apart vast te stellen. Shaffer (1981) stelt daarom de volgende definitie op voor de Minimale Levensvatbare Populatiegrootte; *A minimum viable population for any given species in any given habitat is the smallest isolated population having a 99% chance of remaining extant for 1000 years despite the foreseeable effects of demographic stochasticy, and natural catastrophes.*

Naast experimenten, biogeografische patroonanalyse en genetische benaderingen zijn er theoretische en simulatiemodellen[6] die de minimale populatiegrootte en habitateisen kunnen vaststellen. Een voorbeeld hiervan is de "Population Vulnerability Analysis" (PVA). Deze methode kan de Minimale Levensvatbare Populaties (MLP) schatten.

De PVA is gebaseerd op 3 integrerende facetten. Het eerste facet, *Population phenotype* (**PP**), bevat alle fysische, chemische en biologische manifestaties van een populatie. Het tweede facet, *environment* (**E**), bevat alle abiotische en biotische factoren die de populatie beïnvloeden. Het derde facet, *population structure and fitness* (**PSF**), bestaat uit de interacties tussen *population phenotype* en *environment* (Gilpin & Soulé, 1986). Bijlage 1 geeft een lijst van de verschillende componenten binnen elk facet (Bijlage 1, tabel 1) en een schematisch overzicht van de interacties en overlap tussen de drie facetten (Bijlage 1, figuur 1).

De PVA richt zich op deterministische en stochastische extinctie[7]. Gilpin en Soulé (1986) veronderstellen dat een verandering in het milieu een terugkoppeling van biologische interacties en interacties binnen het milieu tot stand kan brengen. Dit heeft vergaande consequenties voor de populatie. Deze interacties kunnen mogelijk leiden tot extinctie. Dit proces wordt omschreven als "extinction vortices". Demografische stochastiek en omgevings-stochastiek kunnen een populatie onder invloed brengen van deze "vortices". Vaak is demografische stochastiek een direct gevolg van veranderingen in het milieu (omgevings-stochastiek). Een storing (resulterend in vortex **D**, *frequent fragmentation*, en vortex **R**, *local extinction*) kan de groei van een populatie reduceren (d.w.z. een toename van de demografische stochastiek) en ook de genetische effectieve populatiegrootte reduceren. Bijlage 1 (figuur 2) geeft een schematisch overzicht van de 4 "vortices" en de toe- of afname van verschillende variabelen. Insekten, vissen of knaagdieren, bijvoorbeeld, met een relatief kleine lichaamsgrootte, een fluctuerende populatie toename en met een grote juveniele verspreiding, zullen weinig last hebben van de **F**- (inteelt) en **A**- (adaptatie) vortices. Bij deze organismen zijn de populatiegrootte en de mate van "gene flow" meestal groot genoeg om verlies aan

[6] Zie "Vortex": A Computer Simulation Model for Population Viability Analysis, by Robert C. Lacy (1993).
[7] Extinctie kan worden onderverdeeld in deterministische en stochastische extinctie. Deterministische extinctie treedt op als er 'iets' essentiëels weggenomen wordt (bijvoorbeeld: eten, schuilplaats, etc.). Stochastische extinctie is het resultaat van willekeurig veranderingen of milieufluctuaties.

genetische variatie te vermijden. Met andere woorden de extinctie van kleine eenjarige "patch" populaties zal optreden voordat de **F** en **A** vortices erbij zijn betrokken.

Organismen met een relatief lange generatiecylus kunnen voor verscheidene generaties een kleine populatiegrootte handhaven. Dit komt door de relatieve hoge ouderdom en door de aanwezigheid van een fysiologische buffer tegen korte milieuveranderingen. Bomen en grote vertebraten hebben daarom een grotere kans om in de **F**- en **A**- vortices verward te raken (Gilpin en Soulé, 1986).

1.4 Grootte en kwaliteit van een natuurreservaat

De minimale gebiedsgrootte van een populatie kan worden vastgesteld aan de hand van de habitateisen en de Minimale Levensvatbare Populatiegrootte. De habitateisen zijn afhankelijk van individuele verschillen en seizoensfluctuaties. Hierdoor kan er per tijdseenheid een andere "home range" ontstaan, waarbij de habitateisen ook vaak beïnvloed worden door de kwaliteit van het habitat. Overleving van een populatie hangt daardoor af van deterministische en stochastische gebeurtenissen.

Midden jaren '70 werd er gediscussieerd over de grootte dat een reservaat moest hebben om de aanwezigheid van een bepaald aantal soorten te kunnen garanderen. Het debat ging over het feit of meer soorten zouden kunnen worden behouden in één groot gebied of in kleine gebieden met in totaal hetzelfde oppervlak (d.w.z. Single Large Or Several Small, SLOSS). Het doel was om een optimale configuratie te vinden van natuurbeschermings-gebieden (Wilcox & Murphy, 1985). Tegenwoordig is deze hele discussie gestaakt: meestal wordt de soorten/oppervlakte relatie niet gebruikt om de optimale grootte van natuurreservaten te vinden.

Soulé (1986) veronderstelt dat een groot natuurreservaat (>10.000 km^2), mits vrij van antropogene invloeden, ongeveer de helft van zijn grote zoogdieren zal verliezen in ongeveer 5000 jaar. Volgens Opdam (1987) is echter het begrip minimumoppervlakte van een ecotoop voor een soort vanuit het concept van de metapopulatie gezien weinig zinvol. Het voorkomen en het overleven van een soort hangt niet alleen af van het aantal individuen in de subpopulatie en van de fluctuaties van het aantal onder invloed van de lokale processen. Het hangt ook vooral af van de wisselwerking met andere subpopulaties, in relatie tot de verschillen in kwaliteit tussen de habitatplekken. Bij populaties van soorten met een sterke dispersiestroom mag verwacht worden dat de minimumoppervlakte een geringer invloed heeft dan bij populaties van soorten met een meer geïsoleerd karakter. Bij deze laatsten zijn de subpopulaties veel meer op zichzelf aangewezen. Een relevantere vraag gaat daarom over het minimum aantal habitatplekken met een bepaald oppervlak, dat in een gebied nodig is, en die daarbij met elkaar in verbinding staan.

Uitgaande van een Minimale Levensvatbare Populatiegrootte van 500 individuen heeft Hornocher (1969) een minimale gebiedsgrootte berekend voor de poema (*Felis concolor*). In Idaho heeft de poema een dichtheid van ongeveer één volwassene per 26 km^2. Wanneer men ervan uitgaat dat poema's voldoen aan de aannamen van een genetisch ideale populatie[8] (hetgeen zij niet doen), dan zouden zij een gebied nodig hebben van 500*26 = 13000 km^2. Dit is een schatting van de verplichte minimale reservaatgrootte dat nodig is om de poema's te beschermen.

Ook Smit en Zuiderwijk (1991) berekenden op basis van de 50/ 500 regel van Franklin (1980) een minimale gebiedsgrootte voor de ringslang (*Natrix natrix*). Uitgaande van een dichtheid van 3 tot 5 dieren per hectare, zou 100 tot 200 ha optimaal habitat nodig zijn. In de praktijk zal een leefgebied echter niet in zijn totaliteit uit optimaal habitat bestaan en daarmee groter dan 100 tot 200 ha moeten zijn. Smit en Zuiderwijk (1991) vermoeden dat voor een lokale populatie een leefgebied van 1000 ha of groter nodig is. Er geldt dat voor een lokale populatie een leefgebied van meer dan 1000 ha nodig is. Daarbij zal het leefgebied van een "gezonde" metapopulatie groter dan 10.000 ha zijn.

[8] Dit zijn de aannamen van: niet overlappende generaties, 1:1 sexratio, aselecte paring en aselecte verspreiding van het aantal progenie (zie hst. 2.1).

II Toepassing: model van de populatiegroottes van de zandhagedis (*Lacerta agilis*) en de levendbarende hagedis (*Lacerta vivipara*) in Nederland

2.1 Materiaal en methode

Om een relatie te kunnen leggen tussen de theoretische modellen van de Minimale Levensvatbare Populatiegrootte en de huidige situatie van populatie- en habitatgrootte van de zandhagedis en de levendbarende hagedis zijn de huidige leefgebieden (zie bijlage 4) geanalyseerd met behulp van topografische atlassen (1:50000 voor Friesland en Overijssel en 1:25000 voor de overige provincies in Nederland). Aan de hand van deze topografische kaarten werden per leefgebied de volgende variabelen genoteerd: *streek*, *oppervlakte leefgebied* (in hectaren), *oppervlakte heide* in het leefgebied, *oppervlakte naaldbos*, *loofbos*, *gemengd bos*, *water* (poelen, meren, rivieren, etc.), *ven*, *zand*, *weide*, *landbouw* en het aantal hectaren *spoorwegberm*. Verder is er gekeken naar mogelijke verbindingen met andere leefgebieden en barrières die verspreiding onmogelijk maken (zie bijlage 2).

Om vast te stellen of een gebied tot potentieel leefgebied gerekend kan worden is literatuur geraadpleegd (Zuiderwijk et al., 1992; ref. uit Tonkes, 1991). De grenzen van de leefgebieden van de zandhagedis zijn aan de hand van de volgende criteria berekend:

- *heide en zandgebieden, inclusief een straal van 0,125 km bos en weide er omheen, bepalen het leefgebied (bebouwing, akkers en grote wegen worden als barrière geïnterpreteerd).*

Voor de grenzen van de leefgebieden van de levendbarende hagedis zijn de volgende criteria gebruikt:

- *de levendbarende hagedis wordt vaker in bosrijke gebieden aangetroffen dan de zandhagedis, waardoor de straal van bos en weide ruimer is genomen (±1 km). De levendbarende hagedis verplaatst zich over grotere afstanden waardoor het mogelijke leefgebied veelal groter is (gaat vaker door voet- en fietstunnels onder snelwegen door). Bebouwing, akkers en grote wegen zijn ook hier als barrières geïnterpreteerd.*

Gegevens over de populaties (d.w.z. kernpopulatie of geïsoleerde populatie, etc.) en eventuele tellingen (populatie schattingen) (zie bijlage 2) komen uit: "De Nederlandse hagedissen in de jaren tachtig, Beschrijving en analyse van de landelijke verspreidingspatronen" (Zuiderwijk, Smit en Kruyntjes, 1992), "Duinrapport" (Zuiderwijk, niet gepubliceerd) en "Waarnemingen van Amfibieën en Reptielen in Nederland" (RAVON, 1990).

Tonkes (1991) geeft een overzicht van de dichtheden (individuen per hectare) die gevonden zijn per soort. Voor de zandhagedis geeft Tonkes de referentie van Van de Bund (1991). Van de Bund vond in goede heide habitats 20 tot 30 dieren per hectare en in grasachtige habitats 1 tot 19 dieren per hectare. Voor de levendbarende hagedis geeft Tonkes onder andere de referentie van Strijbosch (1985). Strijbosch vond op het landgoed "de Hamert" 130 dieren per hectare. Deze referenties zijn gebruikt bij het vaststellen van het aantal dieren dat in een hectare habitat kan voorkomen.

Om uiteindelijk een populatiegrootte te berekenen, die kan voorkomen in een leefgebied, zijn per hectare habitattype het aantal dieren vastgesteld. Zo zijn aan diverse habitattypen de volgende waarden vastgesteld (Zuiderwijk, pers. com.):

	Zandhagedis:	**Levendbarende hagedis:**
heide:	20-30 indiv/ha	100 indiv/ha
naaldbos:	1-10 indiv/ha	50 indiv/ ha
loofbos:	1-10 indiv/ha	50 indiv/ha
gemengd bos:	1-10 indiv/ha	50 indiv/ha
water:	0 indiv/ha	0 indiv/ha
ven:	0 indiv/ha	100 indiv/ha
zand:	10-20 indiv/ha	0 indiv/ha
weide:	1-19 indiv/ha	50 indiv/ha
landbouw:	0 indiv/ha	0 indiv/ha
spoorwegberm:	20-40 indiv/ha	25 indiv/ha

Vervolgens zijn de verschillende dichtheden (indiv/ha) per habitattype vermenigvuldigd met het totaal aantal hectaren habitattype in een leefgebied. Daarna is per leefgebied de som genomen van de dichtheden van alle voorkomende habitattypen, wat gelijk staat aan de potentiële draagkracht van een gebied. Anders gezegd: het mogelijke aantal individuen dat in het gebied kan voorkomen. Wanneer de potentiële draagkracht van een gebied beneden de $N_e = 500$ ligt en het leefgebied geïsoleerd is dan kunnen we stellen dat het gebied te klein en/of te slecht is voor een eventuele levensvatbare populatie en dat de populatie die er voorkomt weinig overlevingskansen heeft. De relatieve potentiële draagkracht van een leefgebied is berekend door de potentiële draagkracht van het totale gebied te delen door het totaal aantal hectaren van het gebied. Zo kan de kwaliteit van leefgebieden onderling vergeleken worden (zie tabel 1 en 2). Een overzicht van de potentiële draagkracht van de leefgebieden wordt gegeven in een tweetal kaartjes van Nederland (zie figuur 2b en 3b).

2.2 Resultaten

Voor de zandhagedis ligt de potentiële draagkracht van de volgende leefgebieden rond of onder de 500 individuen (zie tabel 1):

Gebiedsnr. 1. Remmerdense heide (Utrecht),
Gebiedsnr. 9. De Heide (Veluwe),
Gebiedsnr. 11. Mariëndaal (Veluwe),
Gebiedsnr. 17. Spoorreservaat (omgeving Amsterdam),
Gebiedsnr. 18. Halfweg (omgeving Amsterdam) en
Gebiedsnr. 19. Ten zuiden van de weg naar Goeree Overflakkee (kuststrook).

Voor de zandhagedissen zijn in figuur 2a en 2b de onderzochte populaties en de potentiële draagkracht van de leefgebieden weergegeven. Bijlage 2, tabel 2a geeft een uitgebreid overzicht van de onderzochte leefgebieden van de zandhagedis.

De gebieden 11, 17 en 18 hebben een te kleine potentiële draagkracht (het aantal individuen ligt beneden de MLP van 500 individuen) en liggen tevens geïsoleerd. Het geïsoleerde gebied (nr. 19) ten zuiden van de weg naar Goeree Overflakkee (kuststrook) is net groot genoeg voor een Minimale Levensvatbare Populatie, maar door gebrek aan genetische uitwisseling kan de grootte van het gebied net niet toereikend genoeg zijn. De Remmerdense heide in Utrecht (nr. 1) en De Heide op de Veluwe (nr. 9) liggen niet geïsoleerd maar hebben een potentiële draagkracht rond de MLP grootte. Zodra de verbindingen, om welke rede dan ook, wegvallen dan geldt voor deze gebieden hetzelfde verhaal als voor het gebied bij Goeree Overflakkee (nr. 19).

Voor de overige onderzochte leefgebieden geldt dat niet in alle leefgebieden daadwerkelijk een levensvatbare populatie hoeft voor te komen ondanks het feit dat een gebied wel groot genoeg is en over voldoende geschikt habitat beschikt. Gegevens over de huidige populatiegrootte aan de hand van monitorprojecten zijn nog onvoldoende verwerkt en dus niet in dit rapport meegenomen.

De hoogste potentiële draagkracht (ondergrens) (zie figuur 2b) is gevonden voor gebied nr. 25, de duinen tussen Zandvoort en Noordwijk. Ook een hoge potentiële draagkracht is gevonden voor de gebieden nr. 23, van Katwijk tot Scheveningen, voor de kuststrook van IJmuiden tot aan Groet (gebiedsnummers 27, 28, 29, 30) en voor Leusderheide (gebiedsnummer 2).

De hoogste relatieve potentiële draagkracht, met andere woorden het meest optimale zandhagedissenhabitat, is gevonden in de gebieden nr.7, De Veluwe zoom, nr. 8, spoor Ede en nr. 12, spoor Amersfoort-Apeldoorn.

Tabel 1: Berekeningen van de 34 leefgebieden van de 34 populaties van de zandhagedis (*Lacerta agilis*).

nummer gebied	grootte leefgeb. (ha)	potentiele draagkracht leefgeb. (# indiv.) ondergrens	bovengrens	relatieve pot. draagkracht leefgeb. (# indiv./ha) ondergrens	bovengrens	omschrijving populatie	bijzonderh. leefgeb.	verbinding mogelijk
1	22	315	528	14	24	klein geisol. kern	intensief geplagd	ja
2	904	11485	20426	13	23	kernpop in groot geb.	waarschijnlijk onttrekken aan defensie	ja
3	90	1031	1899	11	21	klein geisol. sterk achteruitgaand	struktuurloos(overbegrazing), recreatie	nee
4	92	569	1502	6	16	*	versnipperde heide, omstandigh. voor La slecht	ja
5	317	3749	6846	12	22	*	omstandigh. voor La slecht, mil. oef. terrein	ja
6	170	1124	2674	7	16	onderdeel kernpop.	heide terrein met veel relief en struktuur	ja
7	221	3747	5944	17	27	kernpop.	vier heide gebieden die aanelkaar grenzen	ja(viaduct)
8	80	1295	2479	16	31	hotspot pop.	verbindingszone	ja
9	50	430	945	9	19	*	versnipperde heide	ja
10	60	571	1138	10	19	geisol. pop.	geisol. heide	ja
11	34	51	462	2	14	geisol. pop.	zeer geisol., heel weinig heide	nee
12	60	972	1800	16	30	hotspot pop.	*	ja
13	102	963	1927	9	19	*	*	ja
14	130	1092	2665	8	21	*	*	ja
15	446	5058	8916	11	20	geprofileerde locale pop.	rechter maasoever, oude rivierduinen	nee
16	829	9882	17227	12	21	geprofileerde locale pop.	rechter maasoever, oude rivierduinen	ja
17	20	22	78	1	4	geisol. pop.	begraafplaats ? (85%bouwland=begraafplaats)	nee
18	20	0	0	0	0	geisol. pop.	moeras gebied	nee
19	74	332	961	4	13	geisol. pop.	geisol. gebied	nee
20	1403	4854	15377	3	11	geisol. pop.	groot geisol. gebied	nee
21	457	3651	8121	8	18	geringe locale pop.	*	nee
22	210	1487	3501	7	17	enkele locale pop.	*	nee
23	3174	26281	55164	8	17	open pop.	*	nee
24	320	2230	5440	7	17	kleine geisol. pop.	klein gebied	nee
25	5016	37419	82614	7	16	kern pop.	A'damse waterl.duinen, groot geb.	nee
26	1292	9018	21279	7	16	kern pop.	met Koningshof	nee
27	3135	24281	54957	8	18	kern pop. met hoge dichtheid	met Duin en Kruidberg, Kennemerd.	nee
28	2407	11915	32928	5	14	lage dichtheid	*	nee
29	1642	10542	26026	6	16	lage dichtheid	*	nee
30	3485	23158	55743	7	16	kern pop.	*	nee
31	690	3609	8487	5	12	zeer lage dichtheid	*	ja
32	234	2189	4586	9	20	*	mogelijke verbindingszone	ja
33	217	1584	3787	7	17	mogelijk geisol. pop.	*	ja
34	108	1231	2224	11	21	geisol. pop.	klein geisol. geb.	nee

* = geen gegevens

De potentiële draagkracht van de leefgebieden (zie tabel 2) voor de levendbarende hagedis ligt ruim boven de 500 individuen. In alle onderzochte leefgebieden kunnen levensvatbare populaties voorkomen. Voor de levendbarende hagedissen zijn in Figuur 3a en 3b de onderzochte populaties en de potentiële draagkracht van de leefgebieden weergegeven. Bijlage 2, tabel 2b geeft een uitgebreid overzicht van de onderzochte leefgebieden van de levendbarende hagedis. Dit wil echter niet zeggen dat in alle leefgebieden daadwerkelijk een levensvatbare populatie voorkomt. Ook voor de levendbarende hagedis geldt dat gegevens over de huidige populatiegrootte aan de hand van monitorprojecten nog onvoldoende zijn verwerkt en niet in dit rapport zijn meegenomen.

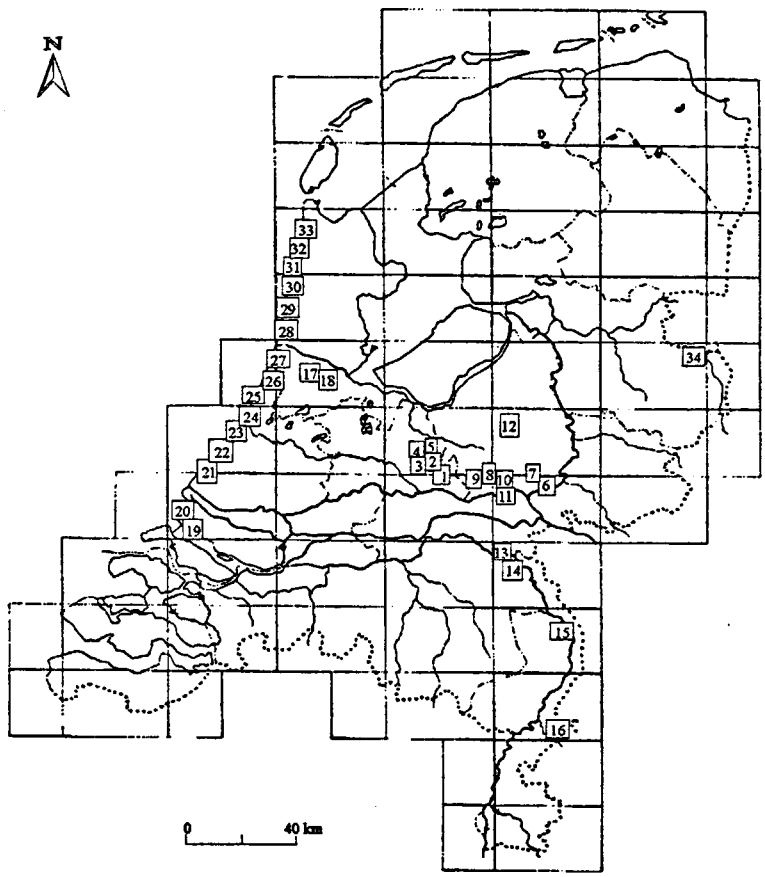
Een hoge potentiële draagkracht (boven de 100.000 individuen) (zie figuur 3b) is gevonden voor de Veluwe zoom (nr. 5), Kampinasche heide (nr. 11), Strabrechtsche heide (nr. 14), tussen Appelscha, Diever en Vledder (nr. 17), Dwingelderveld (nr. 18) en Havelte (nr. 19).

De laagste relatieve potentiële draagkracht is gevonden voor het gebied van Katwijk aan zee tot Scheveningen (nr. 1), Fochtelooerveen (nr. 15) en het Amsterdamse bos (nr. 2). De overige leefgebieden voor de levendbarende hagedis liggen boven de 40 individuen per hectare.

Tabel 2: Berekeningen van de 36 leefgebieden van de 36 populaties van de levendbarende hagedis (*Lacerta vivipara*).

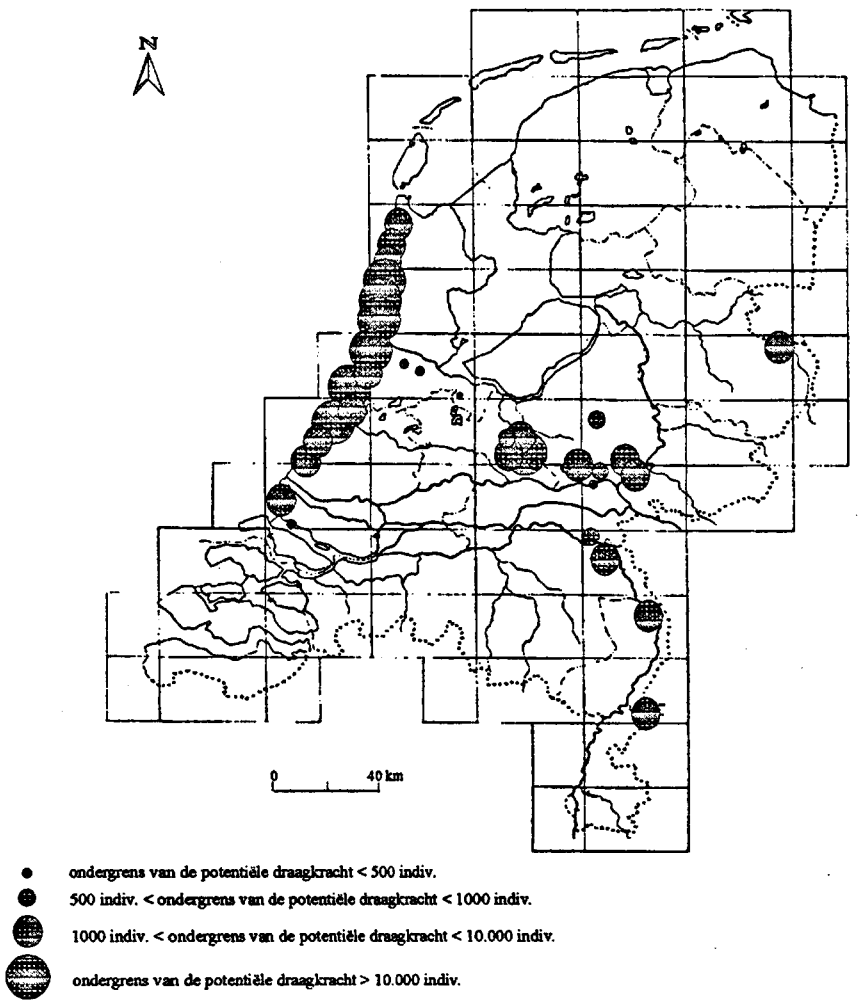
nummer gebied	grootte leefgeb. (ha)	potentiele draagkracht leefgeb. (# indiv.)	relatieve pot. draagkracht leefgeb. (# indiv./ha)	omschrijving populatie	bijzonderh. leefgeb.	verbinding mogelijk
1	3174	17457	6	*	*	nee
2	310	8680	28	*	*	ja(tunnel)
3	20	1260	63	geisol. pop.	moerasgebied	nee
4	180	8550	48	*	verbindingszone	ja
5	3248	196504	61	*	heide terrein met veel relief en struktuur	ja
6	860	46870	55	geisol. kern pop.	*	ja
7	862	59478	69	kern pop.	*	ja
8	1493	97792	66	kern pop.	*	ja
9	1329	59805	45	*	kern gebied	ja
10	1288	78568	61	*	kerngeb.	ja
11	2045	118610	58	geisol.pop.	geisol.leefgeb.	nee
12	158	8927	57	*	klein geb.	ja
13	918	36261	40	*	*	ja
14	2089	160853	77	onderdeel van kern pop	groot geisol gebied vanwege snelwegen	ja
15	3463	77918	23	geisol. pop.	geisol	ja(prov weg)
16	391	25220	65	*	klein geb.	ja
17	8243	432758	53	*	groot geb. (snelweg en Z. van Appelscha als grens)	ja(snelweg)
18	4487	278194	62	*	groot geisol. geb.	nee
19	1835	106430	58	geisol pop.	redelijk groot geisol geb	nee
20	40	2960	74	*	klein gebied	ja
21	345	16043	47	*	klein gebied	ja
22	50	3350	67	*	zeer klein gebied	ja
23	65	4940	76	geisol pop.	klein geisol gebied	nee
24	586	25784	44	geisol pop.	klein geisol gebied	nee
25	515	33990	66	geisol pop.	geisol geb	nee
26	300	16950	57	geisol pop.	geisol geb	nee
27	120	8760	73	geisol pop.	geisol geb	nee
28	779	50635	65	geisol pop.	klein geisol gebied	nee
29	305	19215	63	geisol pop.	klein geisol gebied	nee
30	108	8100	75	geisol. pop.	klein geisol. geb.	nee
31	433	35290	82	*	klein geb	ja
32	513	28215	55	geisol pop.	uitbreiden heidegebied	nee
33	111	8159	74	geisol pop.	klein geisol gebied	nee
34	317	24251	77	*	versnipperde heide	ja
35	245	15925	65	*	klein gebied	ja
36	306	17748	58	*	struktuurloos (overbegrazing), recreatie	nee

* = geen gegevens



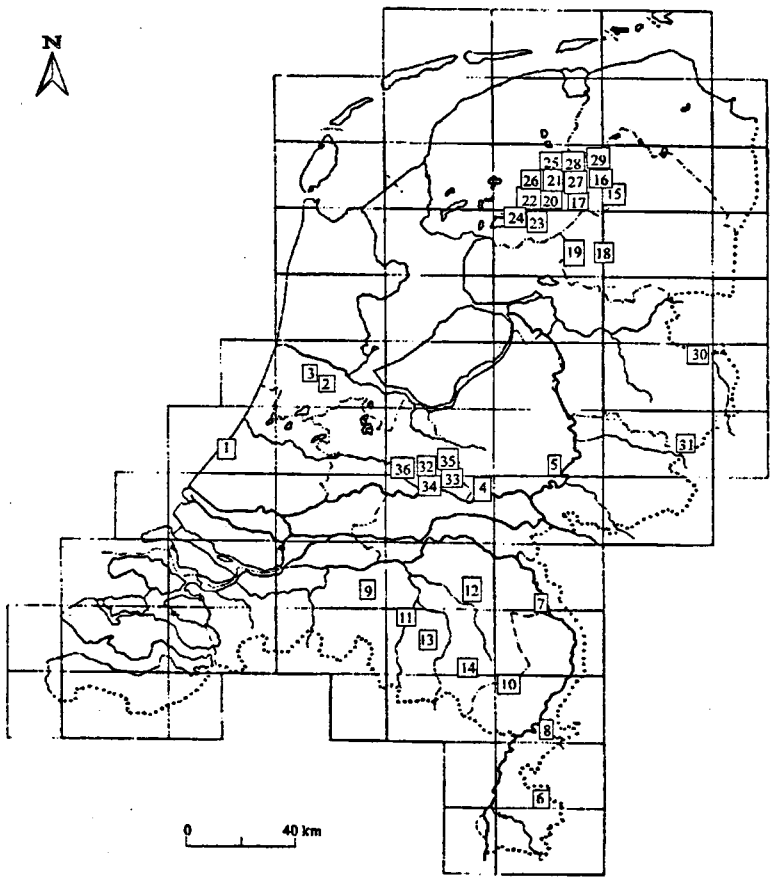
nummer gebied	naam gebied	nummer gebied	naam gebied	nummer gebied	naam gebied
1	Rammerdense heide	13	Heumensoord/Heijendaal	25	Zandvoort aan zee tot Noordwijk aan zee
2	Lausderheide	14	Mulderskop/Malden	26	Bloemendaal aan zee tot Zandvoort aan zee
3	Heidestein/Bornia	15	De Hamert	27	IJmuiden tot Bloemendaal aan zee
4	De Zoom	16	Meinweg	28	Castricum tot IJmuiden
5	De Stompert/Vlassaldors	17	Spoorreservaat	29	Egmond aan zee tot Castricum aan zee
6	Beekhuizen/Beekhuizerheide	18	Halfweg	30	Groet tot Egmond aan zee
7	Veluwe zoom	19	Ten zuiden v. weg. n. Goerse Overlaaldse	31	Callenoog tot Petten
8	Spoor Ede	20	Duinen van Oostvoorne	32	Noorddunen
9	De Heide	21	Kijkduin tot Terheijde	33	Grafelijkheidsduinen
10	Warnsborn	22	Scheveningen tot Kijkduin	34	Hazingen
11	Mariendaal (airborne begraafplaats)	23	Katwijk aan zee tot Scheveningen		
12	Spoor Amerfoort/Apeldoorn	24	Noordwijk aan zee tot Katwijk aan zee		

Figuur 2a: De ligging van de onderzochte leefgebieden van de zandhagedis (*Lacerta agilis*).



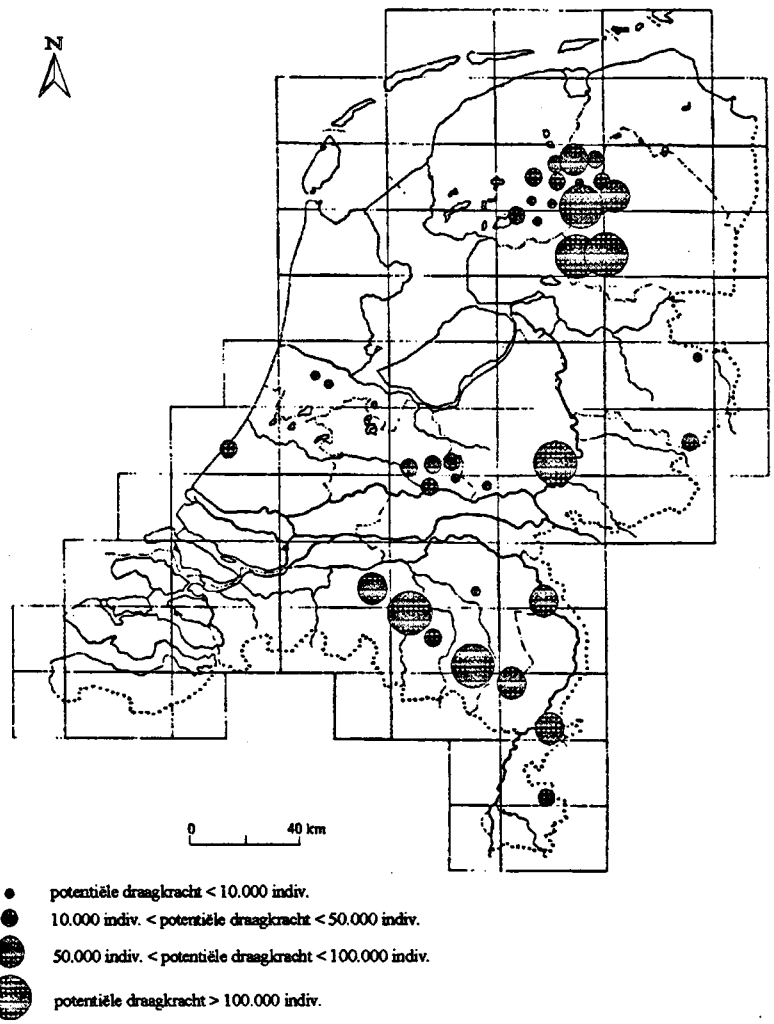
nummer gebied	potentiële draagkracht leefgeb. (# indiv.)		relatieve pot. draagkracht leefgeb. (# indiv./ha)	
	ondergrens	bovengrens	ondergrens	bovengrens
1	315	528	14	24
2	11485	20426	13	23
3	1031	1899	11	21
4	569	1502	6	16
5	3749	6846	12	22
6	1124	2674	7	16
7	3747	5944	17	27
8	1295	2479	16	31
9	430	945	9	19
10	571	1136	10	19
11	51	462	2	14
12	972	1800	16	30
13	963	1927	9	19
14	1092	2665	8	21
15	5058	8916	11	20
16	9882	17227	12	21
17	22	78	1	4
18	0	0	0	0
19	332	961	4	13
20	4854	15377	3	11
21	3651	8121	8	18
22	1487	3501	7	17
23	26281	55164	8	17
24	2230	5440	7	17
25	37419	82614	7	16
26	9018	21279	7	16
27	24281	54957	8	18
28	11915	32928	5	14
29	10542	28026	6	16
30	23158	55743	7	16
31	3609	8487	5	12
32	2189	4586	9	20
33	1584	3787	7	17
34	1231	2224	11	21

Figuur 2b: De potentiële draagkracht van de leefgebieden van de 34 populaties van de zandhagedis (*Lacerta agilis*).



nummer gebied	naam gebied	nummer gebied	naam gebied	nummer gebied	naam gebied
1	Katwijk aan zee tot Scheveningen	13	Oirschotsche heide	25	Lippenhuisterheide
2	Amsterdamse bos (zuid)	14	Strabrechtsche heide	26	Beetsterzwaag
3	Halfweg	15	Fochteloerveen	27	Wijnjeterperschar
4	Spoor Ede	16	Haulerveld, 't Blauwe bos	28	Duurswouderheide
5	Veluwe zoom	17	tussen Appelscha, Diever en Vledder	29	Heide van Allardsoog
6	Brunssummer heide	18	Dwingelderveld	30	Hazingen
7	Nieuw Bergen	19	Havelte	31	Haaksbergerveen
8	Meinweg	20	Diakonieveen	32	Leersumse Veld
9	Loonsche & Drunensche Duinen	21	Dalleburen	33	Egelmeer
10	de grote Peel	22	Oudehorne	34	De Stompert/Vlassaldaars
11	Kempinsche heide	23	Katlijkerheide	35	DenTreek = Hazewater en Langeveen
12	bos & heide boven Uden	24	Wester en Oosterschar	36	Heidestein/Borrie

Figuur 3a: De ligging van de onderzochte leefgebieden van de levendbarende hagedis (*Lacerta vivipara*).



nummer gebied	potentiele draagkracht leefgeb. (# indiv.)	relatieve pot. draagkracht leefgeb. (# indiv./ha)	nummer gebied	potentiele draagkracht leefgeb. (# indiv.)	relatieve pot. draagkracht leefgeb. (# indiv./ha)
1	17457	6	19	106430	58
2	9680	28	20	2960	74
3	1260	63	21	16043	47
4	9550	48	22	3350	67
5	196504	61	23	4940	76
6	46870	55	24	25784	44
7	59478	69	25	33990	66
8	97792	66	26	16950	57
9	59805	45	27	8760	73
10	78568	61	28	50636	66
11	119610	58	29	19215	63
12	8927	57	30	8100	75
13	36261	40	31	35290	82
14	160853	77	32	28215	55
15	77918	23	33	8159	74
16	25220	65	34	24251	77
17	432758	53	35	15925	65
18	278194	62	36	17748	58

Figuur 3b: De potentiële draagkracht van de leefgebieden van de 36 populaties van de levendbarende hagedis (*Lacerta vivipara*).

III Discussie

3.1 praktijkgegevens analyseren met behulp van theoretische, simulatie - en genetische modellen

De extinctie van soorten is een fenomeen van het ecosysteem. Dit fenomeen bestaat uit processen binnen een soort en interacties tussen soorten. Zoals het ecosysteem een complex geheel is, is de extinctie van soorten ook een complex geheel. Demografische stochastiek, milieufluctuaties, genetische veranderingen binnen de populaties en catastrofes dragen allen bij tot de extinctie van soorten. Het schatten van een Minimale Levensvatbare Populatiegrootte levert vaak problemen op omdat de vier processen allen tegelijkertijd in meer of mindere mate inwerken op de populatie (Gilpin en Soulé, 1986).

Het berekenen van een Minimale Levensvatbare Populatiegrootte op basis van genetica geeft een bepaalde grootte waarbij het voor de populatie mogelijk is een hoeveelheid genetische variatie te behouden. Deze genetische variatie is nodig om te overleven. Er wordt aangenomen dat de fitness van een populatie toeneemt bij toenemende heterozygotie (grotere genetische variatie). Discussies over heterozygotie hebben echter nog geen uitsluitsel gegeven over bepaalde vragen zoals; is de mate van heterozygotie van een soort gerelateerd aan populatiegrootte, aan de ecologische amplitude van een soort of aan "niche width"[9] ? Gegevens over natuurlijke populaties indiceren echter dat een relatief heterozygoot individu levensvatbaarder is dan een relatief homozygoot individu en dat een kleine hoeveelheid aan inteelt de vruchtbaarheid en levensvatbaarheid onderdrukt (Soulé, 1980). Genetisch onderzoek aan de zandhagedis (Nijman, 1996) toont echter aan dat het heterozygotie patroon traag reageert op veranderingen in populatiegrootte. Onderzoek aan de genetische variatie van 6 populaties uit de Nederlandse kuststrook laat zien dat er geen bottleneck effecten hebben plaatsgevonden (Nijman, 1996).

Genetici hebben op basis van de resultaten van veetelers een maximum toelaatbare inteelt depressie van 1% opgesteld, hetgeen correspondeert met een genetische effectieve populatiegrootte van 50. Dit geldt echter voor geïdealiseerde populaties en binnen een kort tijdsbestek. Als we kijken naar de aannamen waarbij deze populatiegrootte geldt (nl. de 1:1 sexratio, generaties die elkaar niet mogen overlappen, aselecte paring en het aselecte verspreidingspatroon van het aantal progenie per familie) dan wordt hieraan in de wereld van realistische natuurlijke populaties vaak niet voldaan. De populatiegrootte zal dan enige malen

[9] 'Niche width' is het geheel aan interacties tussen een organisme en zijn omgeving (i.e. habitat bezetting, interacties met andere organismen en de effecten die het organisme heeft op zijn omgeving).

groter moeten zijn dan 50. De effectieve populatiegrootte op langere termijn van 500 (Franklin, 1980), gebaseerd op resultaten van onderzoek aan Drosophila's, is gebaseerd op dezelfde aannamen. De levensvatbare populatiegrootte van natuurlijke populaties zal ook in dit geval groter moeten zijn.

De 50/500 regel van Franklin (1980) kan worden gebruikt om een theoretische indicatie te geven van de grootte die een populatie moet hebben. Tevens kan men de huidige populatiegrootte vergelijken met deze theoretische drempelwaarde waarbij kan worden aangenomen dat beneden deze waarde de levensvatbaarheid van een populatie discutabel wordt. In het laatste geval moet men niet vergeten dat de getallen 50 en 500 zeer arbitrair zijn en niet voor elke willekeurige natuurlijke populatie als vaststaand feit gelden. Elke populatie is uniek en per populatie verschilt de genetische samenstelling en de gevoeligheid voor fluctuaties (milieu-, genetische en demografische fluctuaties). De effectieve populatiegrootte gebaseerd op genetische basis zal per populatie met behulp van empirisch onderzoek moeten worden vastgesteld.

Mark Shaffer (1981) gaf als eerste een perspectief op het totale systeem. Shaffer maakte onderscheid tussen deterministische extinctie en stochastische extinctie. Demografische, genetische en milieustochastiek én catastrofes dragen allen bij aan de extinctie van een populatie. Dit perspectief leidde tot theoretische en simulatiemodellen. In deze modellen kunnen voorspellingen over de gevoeligheid per populatie per fluctuatie worden gedaan. Daarmee zou uiteindelijk een minimale populatiegrootte kunnen worden berekend.

Gilpin en Soulé (1986) bijvoorbeeld koppelen de "vortices" (zie hoofdstuk 1.3) van de extinctie van soorten, die het resultaat zijn van de verschillende typen stochastiek, met de eigenschappen van een populatie (zoals: morfologie, fysiologie, gedrag, ruimtelijke distributie, leeftijd, voortplantingsmechanisme en demografische parameters). Hun onderzoek toont duidelijk aan dat extinctie van een populatie een complex geheel is. Ondanks dat de verschillende stochastieken positief met elkaar integreren, kan hun model geen schatting geven van de levensvatbaarheid van een bepaalde populatie. Gilpin en Soulé (1986) geven een raamwerk waarin toekomstig onderzoek kan worden geplaatst. Het is alleen de vraag of men in staat is alle belangrijke factoren te kwantificeren en te integreren. Veelal is de kennis over deze factoren ontoereikend en de tijdsduur van het onderzoek te kort om meer te weten te komen.

Het gebruik van simulatiemodellen heeft een aantal voordelen ten opzichte van empirisch onderzoek. Zo is het mogelijk om in korte tijd beheerscenario's door te rekenen en lange termijn effecten te voorspellen. Daarnaast kunnen modellen gebruikt worden om de

sleutelparameters van een proces te vinden, de hiaten in de kennis op te sporen, en richting te geven aan (nieuwe) experimenten. Een nadeel van simulatiemodellen is dat ze altijd een versimpeld beeld geven van de werkelijkheid. Het is dan ook belangrijk om een model te baseren op de cruciale aspecten van een proces, los van alle complicerende details, en steunend op inzichten die verkregen zijn uit empirisch onderzoek. Simplificaties moeten echter verantwoord zijn. Men moet zich afvragen wat de effecten zijn van de simplificaties op de resultaten en conclusies (Verboom et al., 1991).

Om iets te kunnen zeggen over de huidige populatiegroottes van de zandhagedis en de levendbarende hagedis zijn veel meer gegevens nodig over de populaties zelf (zoals: de geschiedenis van de populaties, demografische fluctuaties, genetische fluctuaties, sexratio, populatiesamenstelling etc.). Door de potentiële draagkracht te berekenen van de leefgebieden krijgen we een indruk van het aantal individuen dat een leefgebied kan herbergen. Deze indruk kan feitelijk worden bevestigd met empirisch onderzoek in de Amsterdamse Waterleiding Duinen door Brandjes en Groenveld (1995).

Met de aanname dat een populatiegrootte beneden de 500 individuen niet levensvatbaar is (hetgeen discutabel blijft), zien we dat een aantal leefgebieden voor de zandhagedis ontoereikend zijn. Het kan zijn dat de populaties die daar voorkomen uiteindelijk zullen uitsterven. In veel van deze gevallen ligt het leefgebied geheel geïsoleerd en heeft het een klein oppervlak met kwalitatief slecht habitat (de relatieve potentiële draagkracht is klein).

De berekening van de potentiële draagkracht van een leefgebied geeft een goede indicatie van de populatiegrootte die voor kan komen. Dit blijkt uit de gevonden resultaten van Brandjes en Groenveld (1995). Zij berekenden, door empirisch onderzoek aan de zandhagedissen in de Amsterdamse Waterleiding Duinen, dezelfde ondergrens voor de potentiële draagkracht van dit leefgebied.

Dit onderzoek toont verder aan dat gezien de hoge potentiële draagkracht, de Nederlandse kuststrook tot het belangrijkste reservoir gerekend kan worden voor de Nederlandse populatie zandhagedis. De hoge relatieve draagkracht die gevonden is bij spoor Ede (gebiedsnummer 8) en bij spoor Amersfoort-Apeldoorn (gebiedsnummer 12) toont aan dat met name spoorwegbermen een hoge habitatkwaliteit hebben voor de zandhagedissen. Spoorwegbermen kunnen goed functioneren als "corridors" waardoor leefgebieden onderling in contact blijven staan.

De huidige leefgebieden voor de levendbarende hagedis zijn op basis van dezelfde berekeningen (potentiële draagkracht berekeningen) groot genoeg om een levensvatbare populatie te herbergen. De draagkracht van een leefgebied ligt voor de levendbarende hagedis meestal ver boven de 500 individuen. Toch kunnen ook in deze leefgebieden hagedissen verdwijnen omdat populatiegroottes al dusdanig zijn afgenomen. Er zijn meer gegevens nodig over de populaties zelf (zoals: de geschiedenis van de populaties, demografische fluctuaties, genetische fluctuaties, sexratio, populatiesamenstelling etc.) willen we met zekerheid kunnen zeggen dat de potentiële draagkracht groot genoeg is.

Voor de levendbarende hagedissen geldt dat naast de Veluwe zoom Noord Brabant, Friesland, Groningen en Drente tot het belangrijkste reservoirs gerekend kunnen worden. Met uitzondering van de kuststrook (gebiedsnummer 1) en het Amsterdamse bos (gebiedsnummer 2) hebben alle leefgebieden van de levendbarende hagedissen een kwalitatief goed habitat. Wanneer kleine populatiegroottes worden geconstateerd kan dit niet worden gerelateerd aan slechte habitatkwaliteit.

Om een beter inzicht te kunnen krijgen in de Minimale Levensvatbare Populatiegrootte voor wat betreft de zandhagedis en de levendbarende hagedis moeten meer gegevens worden verzameld over de populaties. Genetische studies moeten leiden tot een aangepaste drempelwaarde van effectieve populatiegrootte (groter of kleiner dan 500). Daarnaast moeten huidige populatieschattingen (aan de hand van het monitor project "Reptielen in Nederland" onder leiding van de afdeling Herpetologie aan de Universiteit van Amsterdam) aan de grootte en kwaliteit van de leefgebieden worden gekoppeld, zoals door Brandjes en Groenveld (1995) is uitgevoerd.

Referenties

Brandjes, G.J., Groenveld A. 1995. Biotoopvoorkeur van de zandhagedis (*lacerta agilis*) in de Amsterdamse Waterleidingduinen, de relatie tussen het voorkomen van de zandhagedis en zijn omgeving (landschaps-, vegetatie- en structuurtype). Faculteit der Biologie, SEP, Afdeling Herpetologie. Universiteit van Amsterdam.

Cockburn, A. 1991. *An Introduction to Evolutionary Ecology*. Blackwell scientific publications, Oxford.

Diamond, J. M., May, R. M. 1976. Island Biogeography. In: *Theoretical Ecology Principles and applications* (ed. R. M. May), Blackwell scientific Publ., Oxford.

Dickerson, G. E., Blunn, C. T., Chapman, A. B., Kottman, R. M., Krider, J. L., Warwick, E. J., Whatley, J.A. 1954. Evaluation of selection in developing inbred lines of swines. *Univ. Missouri Coll. Agr. Res. Bull.*, 551.

Falconer, D. S. 1981. *Introduction to Quantitative Genetics*. 2nd edition, Longman, New York.

Frankel, O. H., Soulé, M.E. 1981. *Conservation and evolution*. Cambridge university press, Cambridge.

Franklin, I. A. 1980. Evolutionary change in small populations. In: *Conservation Biology, an evolutionary-ecological perspective* (eds. M. E. Soulé and B. A. Wilcox), Sinauer Associates, Sunderland.

Gilpin, M. E., Soulé, M. E. 1986. Minimum viable populations: processes of species extinction. In: *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity* (ed. M. E. Soulé). Sinauer associates, inc., University of Michigan.

Goodman, D. 1980. Demographic intervention for closely managed populations. In: *Conservation Biology, an evolutionary-ecological perspective* (eds. M. E. Soulé and B. A. Wilcox), Sinauer Associates, Sunderland.

Goodman, D. 1987. The demography of chance extinction. In: *Viable populations for conservation* (ed. M. E. Soulé), Cambridge University Press. Cambridge.

Gorman, G. C., Soulé, M.E., Yung, S.Y., Nevo, E. 1974. Evolutionary genetics of insular adriatic lizards. *Evolution*, 29: 52-71.

Harris, R. B., Maguire, L.A., Shaffer, M.L. 1987. Sample sizes for Minimum Viable Population Estimation. *Conservation Biology*, 1(1): 72-76.

Hendrick, P. W., Ginevan, M. E., Ewing, E. P. 1976. Genetic polymorphism in heterogeneous environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7: 1-32.

Hornocher, M. G. 1969. Winter territoriality in mountain lions. *J. Wildl. Manage*, 33: 457-64.

Lacy, R. B. 1993. Vortex: A Computer Simulation Model for Population Viability Analysis. *Wildl.*, 20: 45-65.

Lande, R. 1976. The maintenance of genetic variability by mutation in a polygenic character with linked loci. *G.R. Camb.*, 26: 221-35.

Lande, R. 1988. Genetics and Demography in Biological Conservation. *Science*, 241: 1455-60.

MacArthur, R. H., Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New York.

May, R. M. 1973. *Complexity and Stability in Model Ecosystems*. Princeton University Press. Princeton, New York.

Menges, E. S. 1991. The application of minimum viable population theory to plants. In: *Genetics and conservation of rare plants* (eds. D. A. Falk Holsinger and K.E. Holsinger), Oxford University Press, New York.

Nijman, V. 1996. Genetisch onderzoek aan de zandhagedis *Lacerta agilis*: resultaten en implicatie voor beheer. *Verslagen en Technische Gegevens* 66: 1-23. Instituur voor Systematiek en Populatiebiologie, Universiteit van Amsterdam.

Oldham, R. S., Swan, M. J. S. 1991. Conservation of Amphibian Populations in Britain. In: *Species Conservation: A population-biological approach* (eds. A. Seitz and V. Loeschcke), Birkhäuser, Berlin.

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

Opdam, P., Hengeveld, R. 1990. De versnippering van landschappen: effecten op planten- en dierpopulaties. *RMNO-publikatie*, 45: 97-158.

Preston, F. W. 1962. The cononical distribution op commonness and rarity (2 parts). *Ecology*, 43: 185-215, 410- 432.

Rafinski, J., Arntzen, J.W. 1987. Biochemical systematics of the old world newts, genus Triturus: allozyme data. *Herpetologica*, 43(4): 446-57.

Ralls, K., Ballou, J. D., Templeton, A. R. 1988. Estimates of lethal equivalents and the cost of inbreeding in mammals. *Conservation Biology*, 2: 185-93.

RAVON, Ed. 1991. *Waarnemingen van amfibieën en reptielen in Nederland 1990.* Nijmegen, publikatiebureau Stichting RAVON.

Seitz, A. 1991. Population Biology, the scientific Interface to Species Conservation. In: *Species Conservation: A Population-Biological Approach* (eds. A. Seitz and V. Loeschcke), Birkhäuser, Berlin.

Seitz, A., Loeschcke, V. 1991. *Species Conservation: A Population-Biological Approach.* Birkhäuser, Berlin.

Shaffer, M. L. 1981. Minimum Population Sizes for Species Conservation. *BioScience*, 31(2): 131-34.

Shaffer, M. L. 1985. Population size and extinction: a note on determining critical population sizes. *The Am. Naturalist*, 125(1): 144-51.

Smit, G., Zuiderwijk, A. 1991. Nieuw land voor de Ringlang. *De Levende Natuur*, 6: 213-22.

Soulé, M. E. 1972. Phenetics of natural populations. III. Variation in insular populations of a lizard. *The Am. Naturalist*, 106(950): 429-46.

Soulé, M. E., Yang, S.Y., Weiler, M.G.W. 1973. Island Lizards: the Genetic-Phenetic Variation Correlation. *Nature*, 242: 191-193.

Soulé, M. E. 1980. Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. In: *Conservation Biology, an evolutionary-ecological perspective* (eds. M. E. Soulé and B. A. Wilcox, B.A.), Sinauer Associates, Sunderland.

Soulé, M. E., Wilcox, B.A. 1980. *Conservation Biology: An evolutionary-ecological perspective.* Sinauer associates, Sunderland, Massachusetts.

Soulé, M. E. 1986. *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity.* Sinauer associates, inc., University of Michigan.

Soulé, M. E. 1989. *Viable populations for conservation.* Cambridge university press, Cambridge.

Tonkes, M. 1991. Leefomgevingseisen van de Nederlandse reptielen. *Verslagen en Technische gegevens.* no. 60. Instituut voor Taxonomische Zoölogie, Universiteit van Amsterdam.

Verboom, J., Opdam, P., Schotman, A. 1991. Kerngebieden en kleinschalig landschap. Een benadering met een metapopulatiemodel. *Landschap*, 1: 3-14.

Wallis, G. P., Arntzen, J.W. 1989. Mitochondrial-DNA variation in the crested newt superspecies: limited cytoplasmic gene flow among species. *Evolution*, 43(1): 88-104.

Wilcox, B., Murpphy, D. D. 1985. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *The Am. Naturalist*, 125: 879-887.

Wright, S. 1977. Evolution and the genetics of populations. *Experimental Results and Evolutionary Deductions.* Vol 3, University of Chicago Press, Chicago.

Zuiderwijk, A., Smit, G., Kruyntjens, B. 1992. De Nederlandse hagedissen in de jaren tachtig. *Lacerta*, 51(1): 2-40.

Bijlagen

Bijlage 1 Schematische weergave van de "Population Vulnerability Analysis"

Tabel 1: De componenten binnen de drie facetten (fields) van de "Population Vulnerability Analysis".

Figuur 1: De interacties en overlap tussen de drie facetten van de populatie analyse: "population phenotype" (**PP**), "environment" (**E**) en "population structure en fitness" (**PSF**).

Figuur 2: Schematische weergave van de vortices en de veranderlijke variabelen die kunnen leiden tot extinctie van een populatie (zie tekst voor uitleg).

Bijlage 2 Overzicht van de berekeningen van de 34 populaties van de zandhagedis (*Lacerta agilis*) en van de 36 populaties van de levendbarende hagedis (*Lacerta vivipara*)

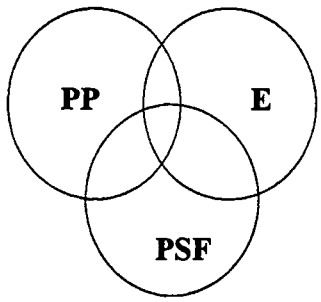
Tabel 2a: Overzicht van de berekeningen van de 34 populaties van de zandhagedis (*Lacerta agilis*).

Tabel 2b: Overzicht van de berekeningen van de 36 populaties van de levendbarende hagedis (*Lacerta vivipara*).

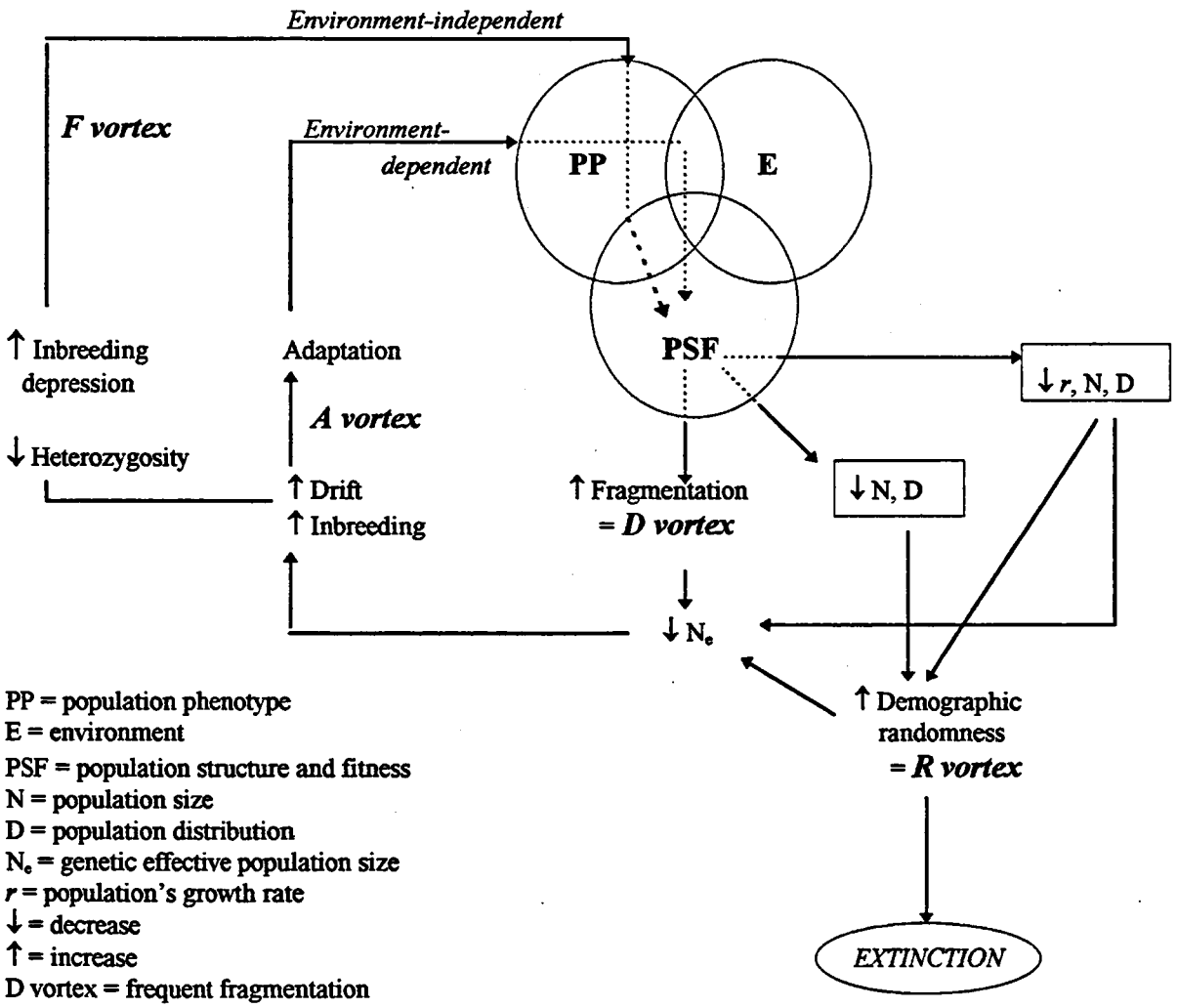
Bijlage 1 Schematisch weergave van de "Population Vulnerability Analysis"

Tabel 1: De componenten binnen de drie facetten (fields) van de "Population Vulnerability Analysis".

Field	Components of the field
Population phenotype (PP)	Morphology: Variation of sizes, shapes, and patterns Geographic and temporal variation Physiology: Metabolism Metabolic efficiency Reproduction Disease resistance Behavior (intra- and interspecific): Courtship and breeding Social behavior Interspecific interactions Behavior (distribution): Dispersal Migration Habitat selection
Environment (E)	Habitat quantity Habitat quality: Abundance (density) of resources Abundance of interacting species Patterns of disturbance (duration, frequency, severity, and spatial scale of disturbance)
Population structure and fitness (PSF)	Dynamics of spatial distribution: Patch distribution Metapopulation structure and fragmentation Age structure Size structure Sex ratio Saturation density Growth rate (r) Variance of r Individual Within patches Between patches



Figuur 1: De interacties en overlap tussen de drie facetten van de populatie analyse: "population phenotype" (PP), "environment" (E) en "population structure en fitness" (PSF).



Figuur 2: Schematische weergave van de vortices en de veranderlijke variabelen die kunnen leiden tot extinctie van een populatie (zie tekst voor uitleg).

Bijlage 2 Overzicht van de berekeningen van de 34 populaties van de zandhagedis (*Lacerta agilis*) en van de 36 populaties van de levendbarende hagedis (*Lacerta vivipara*)

Tabel 2a: Overzicht van de berekeningen van de 34 populaties van de zandhagedis (*Lacerta agilis*).

nummer gebied	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
naam gebied	Rommerdense hide	Lauwbeheide	Hilderinkl/ Bomik	De Zoom	De Stengert/ Vlasakkers	Bedekheide/ Bedekheidebeide	Valuwe zoom (5 aaneengesloten heidetermijnen)	Spoor Eide	De Hitde	Wanarbom	Marlivdal (arborne bagrafplaats)	Spoorweg Amersfoort - Apeldoorn
strata	Utrecht	Utrecht	Utrecht	Utrecht	Utrecht	Veluwe	Veluwe	Veluwe	Veluwe	Veluwe	Veluwe	Veluwe
grootte leefgeb. (ha)	22	904	90	92	317	170	221	80	50	60	34	60
# ha heide	15.4	406.8	49.5	20.24	174.35	51	183.43	24	20	27	1.36	24
20 indiv per ha heide	308	8136	990	404.8	3487	1020	3668.6	480	400	540	27.2	480
30 indiv per ha heide	462	12204	1485	607.2	5230.5	1530	5502.9	720	600	810	40.8	720
# natdlhee in leefgeb.	4.4	90.4	39.6	41.4	0	45.9	0	7.2	17.5	0	0	6
1 indiv per ha natdlhee	4.4	90.4	39.6	41.4	0	45.9	0	7.2	17.5	0	0	6
10 indiv per ha natdlhee	44	904	396	414	0	459	0	72	175	0	0	60
# ha loofbos in leefgeb.	2.2	90.4	0.9	15.64	0	45.9	0	7.2	7.5	0	3.4	6
1 indiv per ha loofbos	2.2	90.4	0.9	15.64	0	45.9	0	7.2	7.5	0	3.4	6
10 indiv per ha loofbos	22	904	9	156.4	0	459	0	72	75	0	34	60
# ha gemengd bos in leefgeb.	0	0	0	0	133.14	0	33.15	0	0	29.4	0	0
1 indiv per ha gemengd bos	0	0	0	0	133.14	0	33.15	0	0	29.4	0	0
10 indiv per ha gemengd bos	0	0	0	0	1331.4	0	331.5	0	0	294	0	0
# ha water in leefgeb.	0	0	0.45	0	1.585	1.7	0	0	0	1.8	0.17	0
0 indiv per ha water	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha ven in leefgeb.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0 indiv per ha ven	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha zand in leefgeb.	0	316.4	0	8.28	6.34	0	4.42	0	0	0	0	0
10 indiv per ha zand	0	3164	0	82.8	63.4	0	44.2	0	0	0	0	0
20 indiv per ha zand	0	6328	0	165.6	126.8	0	88.4	0	0	0	0	0
# ha vrijte in leefgeb.	0	4.52	0.45	6.44	1.585	11.9	1.105	0.8	5	1.8	20.4	0
1 indiv per ha vrijte	0	4.52	0.45	6.44	1.585	11.9	1.105	0.8	5	1.8	20.4	0
19 indiv per ha vrijte	0	85.88	8.55	122.36	30.115	226.1	20.995	15.2	95	34.2	387.6	0
# ha landhoeve in leefgeb.	0	45.2	0	0	0	11.9	11.05	0.8	0	0	8.5	0
0 indiv per ha landhoeve	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha spoor in leefgeb.	0	0	0	0	3.17	0	0	40	0	0	0	24
20 indiv per ha spoor	0	0	0	0	63.4	0	0	800	0	0	0	480
40 indiv per ha spoor	0	0	0	36.8	126.8	0	0	1600	0	0	0	960
ondergrens	315	11483	1031	569	3749	1124	3747	1295	430	571	51	971
bovengrens	528	20436	1899	1502	6846	2674	5944	2479	945	1138	462	1800
verbinding mogelijk	ja	ja	nee	ja	ja	ja	(afvlakt)	ja	ja	ja	nee	ja
opmerkingen	ligt rond MLP-grootte, maar niet geïsol.								ligt rond MLP-grootte, maar niet geïsol.		ligt onder MLP -grootte en geïsoleerd	

vervolg Tabel 2a

nummer gebied naam gebied	13 Heumensoord/ Ruijenhof	14 Middelrode/ Middon	15 De Hamert	16 Meinweg	17 Spoorzerwaat	18 Hidweg	19 Ten zuiden v. weg n. Overen Overlikkum	20 Duinen van Oostvoorne	21 Rijksbos tot Terheijde	22 Schorvenlagen tot Rijksbos	23 Kievrijk ten zuw tot Schorvenlagen	24 Noordrijk ten zuw tot Kievrijk ten zuw
streek	Nijmegen	Nijmegen	Zuid-Limburg	Zuid-Limburg	Overgw. Alden	Overgw. Alden	Instetrook	Instetrook	Instetrook	Instetrook	Instetrook	Instetrook
grootte leefgeb. (ha)	102	130	446	829	20	20	74	1403	457	210	3174	320
# ha hokbr	44.88	49.4	245.3	480.82	0	0	0	0	0	0	0	0
20 hokbr per ha hokbr	897.6	988	4906	9616.4	0	0	0	0	0	0	0	0
30 hokbr per ha hokbr	1345.4	1482	7359	14424.6	0	0	0	0	0	0	0	0
# mankbrse in leefgeb.	40.8	32.5	115.96	0	0	0	0	0	0	0	95.22	0
1 hokbr per ha mankbrse	40.8	32.5	115.96	0	0	0	0	0	0	0	95.22	0
10 hokbr per ha mankbrse	408	325	1159.6	0	0	0	0	0	0	0	952.2	0
# ha hoofbrse in leefgeb.	13.26	6.5	31.22	0	0	0	24.04	599.26	72.12	52.5	95.22	54.4
1 hokbr per ha hoofbrse	13.26	6.5	31.22	0	0	0	24.04	599.26	72.12	52.5	95.22	54.4
10 hokbr per ha hoofbrse	132.6	65	312.2	0	0	0	240.4	5992.6	721.2	525	952.2	544
# ha gemengd bos in leefgeb.	0	0	0	248.7	0	0	0	0	0	0	0	0
1 hokbr per ha gemengd bos	0	0	0	248.7	0	0	0	0	0	0	0	0
10 hokbr per ha gemengd bos	0	0	0	2487	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha water in leefgeb.	0	0	8.93	8.29	0	5	4.44	70.15	13.71	1.05	222.18	3.2
0 hokbr per ha water	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha ven in leefgeb.	0	0	35.68	49.74	0	12.6	4.44	351.54	0	0	15.87	0
0 hokbr per ha ven	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha zand in leefgeb.	1.02	0	0	0	0	0	29.6	420.9	356.46	142.8	2602.68	214.4
30 hokbr per ha zand	30.3	0	0	0	0	0	296	4209	3564.6	1428	26026.8	2144
20 hokbr per ha zand	20.4	0	0	0	0	0	592	8418	7129.2	2856	52053.6	4288
# ha rsdde in leefgeb.	1.02	20	4.46	16.58	2	0	1.48	56.12	13.71	6.3	63.48	32
1 hokbr per ha rsdde	1.02	20	4.46	16.58	2	0	1.48	56.12	13.71	6.3	63.48	32
10 hokbr per ha rsdde	19.38	741	84.74	315.02	38	0	28.12	1066.28	260.49	119.7	1206.12	608
# ha landkrsw in leefgeb.	1.02	1.3	4.46	24.87	17	0	0	14.03	9.14	8.4	31.74	16
0 hokbr per ha landkrsw	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha spoor in leefgeb.	0	1.3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
20 hokbr per ha spoor	0	26	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0
40 hokbr per ha spoor	0	52	0	0	40	0	0	0	0	0	0	0
oordeegnen	963	1092	5038	9882	23	0	332	4854	3651	1407	26281	2230
bevestigen	1927	2665	8916	17217	78	0	961	15377	8121	3501	55164	5440
verbinding mogelijk	ja	ja	nee	ja	nee	nee	nee	nee	nee	nee	nee	nee
opmerkingen					ligt onder MLP-grootte en geïsoleerd	ligt onder MLP-grootte en geïsoleerd	ligt rond MLP-grootte, maar geïsoleerd					

vervolg Tabel 2a

nummer gebied	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
naam gebied	Zandvoort aan zee tot Noordwijk aan zee	Bloemendaal aan zee tot Zandvoort aan zee	IJmuiden tot Bloemendaal aan zee	Castricum tot IJmuiden	Egmond aan zee tot Castricum aan zee	Groet tot Egmond aan zee	Callansoog tot Petten	Noordduinen	Grafelijkheids-duinen	Hezingen
streek	kuststrook	kuststrook	kuststrook	kuststrook	kuststrook	kuststrook	kuststrook	kuststrook	kuststrook	Overijssel
grootte leefgeb. (ha)	5016	1292	3135	2407	1642	3485	690	234	217	108
# ha heide	0	0	31.35	0	0	313.65	62.1	0	0	59.4
20 indiv per ha heide	0	0	627	0	0	6273	1242	0	0	1188
30 indiv per ha heide	0	0	940.5	0	0	9409.5	1863	0	0	1782
# naaldbos in leefgeb.	0	0	15.675	120.35	131.36	1080.35	20.7	0	43.4	25.92
1 indiv per ha naaldbos	0	0	15.675	120.35	131.36	1080.35	20.7	0	43.4	25.92
10 indiv per ha naaldbos	0	0	156.75	1203.5	1313.6	10803.5	207	0	434	259.2
# ha loofbos in leefgeb.	300.96	0	627	216.63	65.68	243.95	27.6	0	10.85	16.2
1 indiv per ha loofbos	300.96	0	627	216.63	65.68	243.95	27.6	0	10.85	16.2
10 indiv per ha loofbos	3009.6	0	6270	2166.3	656.8	2439.5	276	0	108.5	162
# ha gemengd bos in leefgeb.	351.12	323	62.7	698.03	246.3	209.1	41.4	1.17	0	0
1 indiv per ha gemengd bos	351.12	323	62.7	698.03	246.3	209.1	41.4	1.17	0	0
10 indiv per ha gemengd bos	3511.2	3230	627	6980.3	2463	2091	414	11.7	0	0
# ha water in leefgeb.	351.12	38.76	94.05	96.28	8.21	17.425	96.6	0	1.085	0
0 indiv per ha water	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha ven in leefgeb.	50.16	0	0	0	0	17.425	124.2	0	0	0
0 indiv per ha ven	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha zand in leefgeb.	3661.68	865.64	2288.55	1083.15	1001.62	1533.4	220.8	217.62	151.9	0
10 indiv per ha zand	36616.8	8656.4	22885.5	10831.5	10016.2	15334	2208	2176.2	1519	0
20 indiv per ha zand	73233.6	17312.8	45771	21663	20032.4	30668	4416	4352.4	3038	0
# ha weide in leefgeb.	150.48	38.76	62.7	48.14	82.1	17.425	69	11.7	10.85	1.08
1 indiv per ha weide	150.48	38.76	62.7	48.14	82.1	17.425	69	11.7	10.85	1.08
19 indiv per ha weide	2859.12	736.44	1191.3	914.66	1559.9	331.075	1311	222.3	206.15	20.52
# ha landbouw in leefgeb.	25.08	25.84	0	144.42	82.1	34.85	27.6	4.68	1.085	5.4
0 indiv per ha landbouw	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha spoor in leefgeb.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20 indiv per ha spoor	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
40 indiv per ha spoor	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ondergrens	37419	9018	24281	11915	10542	23158	3609	2189	1584	1231
bovengrens	82614	21279	54957	32928	26026	55743	8487	4586	3787	2224
verbinding mogelijk	nee	nee	nee	nee	nee	nee	ja	ja	ja	nee
opmerkingen										

Tabel 2b: Overzicht van de berekeningen van de 36 populaties van de levendbarende hagedis (*Lacerta vivipara*).

nummer gebied	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
naam gebied	Kavelijk van zee tot Scheveningen	Amsterdamse bos (Zuid)	Halfweg	Spaar Elst	Velsen zuum (6 meetpunten buitenterrein)	Brunssummer heide	Nieuw Bergen (bossen en heide rondom)	Meinweg	Loonsche & Drunensche Duinen	de grote Peel	Kempische heide	Bos & heide bewm Uden
strook	Inuitdevak	Oosgev. Velsen	Oosgev. Velsen	Velsen	Velsen	Zuid Limburg	Noord Limburg	Midden Limburg	NW Brabant	NO Brabant (ZL)	NO Brabant	NO Brabant
grootte leefgeb. (ha)	3174	310	20	180	3240	860	862	1495	1329	1288	2045	158
# ha heide in leefgeb.	0	0	0	23.4	974.4	154.8	353.42	492.69	265.8	399.28	409	39.5
100 leefkr per ha heide	0	0	0	2340	97440	15480	35342	49269	26580	39928	40900	3950
# ha zandleve in leefgeb.	95.22	0	0	57.6	976.96	0	344.8	418.04	372.12	38.64	0	0
50 leefkr per ha zandleve	4761	0	0	2880	43848	0	17240	20902	18606	1931	0	0
# ha leefleve in leefgeb	158.7	148.8	0	36	876.96	0	43.1	119.44	0	154.56	0	0
50 leefkr per ha leefleve	7935	7440	0	1800	43848	0	2155	5972	0	7728	0	0
# ha gemengd bos in leefgeb.	0	0	0	0	0	539	0	123.95	252.31	0	961.15	86.9
50 leefkr per ha gemengd bos	0	0	0	0	0	27950	0	11597.5	12625.5	0	48057.5	4345
# ha water in leefgeb	222.18	124	5	0	32.48	23.8	8.62	14.93	6.645	257.6	306.75	1.58
0 leefkr per ha water	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha veen in leefgeb.	15.87	0	12.6	0	0	8.6	34.48	89.58	6.645	257.6	224.95	0
100 leefkr per ha veen	1587	0	1260	0	0	860	3448	8958	664.5	25760	22495	0
# ha zand in leefgeb.	2602.68	0	0	0	0	51.6	8.62	0	265.41	0	0	4.74
0 leefkr per ha zand	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha wadde in leefgeb.	63.48	24.8	0	10.8	227.36	51.6	25.86	29.86	26.58	64.4	143.15	12.64
50 leefkr per ha wadde	3174	1240	0	540	11368	2580	1293	1493	1329	3220	7157.5	632
# ha landkeuve in leefgeb.	31.74	9.3	0	12.6	227.36	17.2	51.72	104.51	26.58	64.4	10.225	14.22
0 leefkr per ha landkeuve	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha spoor in leefgeb.	0	0	0	39.6	0	0	0	0	0	0	0	0
25 leefkr per ha spoor	0	0	0	990	0	0	0	0	0	0	0	0
potentiële draagkracht leefgeb. (# leefkr.)	17457	8680	1260	8550	196504	46870	59478	97792	59805	78568	118610	8927
verbinding mogelijk	nee	ja(tunnel)	nee	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja	nee	ja

vervolg Tabel 2b

nummer gebied	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
naam gebied	Utrechtsche heide	Brabantsche heide	Peelvenen	Biesbosch	Inzien Appelzak, Dieren en Veluwe	Dwingelerveld	Hardte	Dikkenleven	Dalfsenen	Oudehoven	Kalfjeveld	Wieden en Oosterveld
				% Bloeme bos								
eiwit	NO Brabant	NO Brabant	Prict., Gron., Dren.	Prict., Gron., Dren.	Prict., Gron., Dren.	Prict., Gron., Dren.	Prict., Gron., Dren.	Prict., Gron., Dren.	Prict., Gron., Dren.	Prict., Gron., Dren.	Prict., Gron., Dren.	Prict., Gron., Dren.
grootte hedgeh. (ha)	910	2089	3463	391	8143	4487	1835	40	345	90	65	586
# ha hedde in hedgeh.	220.5	1107.17	0	89.83	412.15	717.92	651.55	19.6	79.35	16.5	36.4	0
100 hedde per ha hedde	23950	110717	0	8993	41215	71792	65555	1960	7935	1650	3640	0
# ha sandduun in hedgeh.	36.72	167.12	277.04	0	412.15	2243.5	0	0	24.15	0	0	0
00 hedde per ha sandduun	1826	8356	13852	0	20607.5	112175	0	0	1207.5	0	0	0
# ha hoedmos in hedgeh	36.72	0	0	43.01	0	269.22	0	0	72.45	0	0	78.32
00 hedde per ha hoedmos	1836	0	0	2150.5	0	13461	0	0	2632.5	0	0	3516
# ha gemengd bos in hedgeh.	128.52	313.35	277.04	82.11	5357.95	0	697.3	0.4	0	16.5	13	0
00 hedde per ha gemengd bos	6426	15667.5	13852	4105.5	267897.5	0	34865	20	0	825	650	0
# ha water in hedgeh	4.59	167.12	172.15	11.73	247.29	269.22	72.4	0.4	13.8	0	2.6	183.38
o hedde per ha water	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha ven in hedgeh.	18.36	268.9	260.93	46.91	412.15	628.18	72.4	0	27.6	0	0	117.2
100 hedde per ha ven	1836	26890	26093	4691	41215	62818	7240	0	2760	0	0	11720
# ha zand in hedgeh.	449.82	0	1870.03	0	41.215	0	311.95	0	0	0	0	0
0 hedde per ha zand	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha vedde in hedgeh.	27.54	104.45	242.41	105.57	1236.45	358.96	72.4	19.6	10.35	17.5	13	210.96
00 hedde per ha vedde	1377	5222.5	12120.5	5278.5	61822.5	17948	3620	980	517.5	875	650	10548
# ha hoofdweer in hedgeh.	4.59	20.89	311.67	11.73	247.29	89.74	18.35	0	13.8	0	0	0
0 hedde per ha hoofdweer	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha spoor in hedgeh.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
00 hedde per ha spoor	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
potentiële droogtevoki	36.01	160853	77918	23220	432798	278194	106430	3960	16043	3350	4940	21784
hedgeh. (# hedde.)												
verbinding mogelijk	ja	ja	ja(over weg)	ja	ja (onderweg)	nee	nee	ja	ja	ja	nee	nee

vervolg Tabel 2b

nummer gebied	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
naam gebied	Lippenhuizerbuisle	Bosdercreeg	Wijnjeterperschar	Doornwaardschilde	Hide van Alkenveg	Reinjum	Hoekstergeveen	Leeuwarder Veld	Rgebeer	De Stompert/ Vlaakkiten	Dan Trek – Hanswier en Langevaen	Hidestein/Bornia
strook	Flört., Grou., Dron.	Flört., Grou., Dron.	Flört., Grou., Dron.	Flört., Grou., Dron.	Flört., Grou., Dron.	Overijsel	Overijsel	Utrecht	Utrecht	Utrecht	Utrecht	Utrecht
gemeente bevlgeh. (ha)	515	300	120	779	305	100	433	513	111	317	245	305
# ha hulde in bevlgeh.	123.6	30	49.2	148.01	100.65	39.4	168.87	102.6	66.83	174.35	78.4	48.96
100 hulle per ha hulde	12360	3900	4920	14801	10065	3940	16887	10260	6682	17435	7840	4896
# ha zandhuse in bevlgeh.	0	0	0	0	0	21.92	0	225.72	0	0	107.8	217.56
50 hulle per ha zandhuse	0	0	0	0	0	1296	0	11286	0	0	5390	10863
# ha hoeihuse in bevlgeh	0	0	32.4	0	0	16.2	90.93	54.43	0	0	26.95	36.72
50 hulle per ha hoeihuse	0	0	1620	0	0	810	4546.5	2721.5	0	0	1347.5	1836
# ha gemengd hus in bevlgeh.	1648	213	0	342.76	134.2	0	0	0	22.31	133.14	0	0
50 hulle per ha gemengd hus	8240	10650	0	17138	6710	0	0	0	1165.5	6657	0	0
# ha water in bevlgeh	2.575	18	0	46.74	12.2	0	21.65	41.04	0	1.585	0	1.53
0 hulle per ha water	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha ven in bevlgeh.	36.05	18	6	132.43	9.15	0	128.9	21.65	0	0	0	0
100 hulle per ha ven	3605	1800	600	13243	915	0	12890	2165	0	0	0	0
# ha zand in bevlgeh.	0	0	0	0	0	0	0	20.52	16.65	6.34	7.35	0
0 hulle per ha zand	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha veldz in bevlgeh.	193.7	12	32.4	109.06	30.5	1.08	17.32	21.65	2.22	1.585	26.95	3.06
50 hulle per ha veldz	9785	600	1620	5453	1525	54	866	1082.5	111	79.25	1347.5	153
# ha hoeihuse in bevlgeh.	2.575	0	0	7.79	18.3	5.4	12.99	26.32	0	0	1.225	0
0 hulle per ha hoeihuse	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
# ha spoor in bevlgeh.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.17	0	0
25 hulle per ha spoor	0	0	0	0	0	0	0	0	0	79.25	0	0
potentiële droogmaak bevlgeh. (# hulle)	33990	16950	8760	30633	19215	8100	35290	28215	8158	24251	15925	17748
verbinding mogelijk	ons	ons	ons	ons	ons	ons	ja	ons	ons	ja	ja	ons