

Advies betreffende de grootte van een duurzame populatie bever (*Castor fiber*)

Nummer:	INBO.A.2012.147
Datum advisering:	21 november 2012
Auteurs:	Jan Stuyck, Jim Casaer & Joachim Mergeay
Contact:	Lon Lommaert (lon.lommaert@inbo.be)
Kenmerk aanvraag:	e-mail op datum van 12 november 2012
Geadresseerde:	Agentschap voor Natuur en Bos T.a.v. Sarah Roggeman Centrale dienst Koning Albert II laan 20 bus 8 1000 Brussel sarah.roggeman@lne.vlaanderen.be
Cc:	Agentschap voor Natuur en Bos Carl De Schepper (carl.deschepper@lne.vlaanderen.be)

AANLEIDING

Vanuit autochtone restpopulaties is de Europese bever (*Castor fiber*) in West-Europa sinds enkele decennia terug in opgang. Ook in Vlaanderen kende de soort vrij recent een populatie- en areaaluitbreiding.

VRAAGSTELLING

Welke populatiegrootte van de bever kan als duurzaam beschouwd worden?

Het begrip 'duurzaam' beperkt zich in dit advies tot de 'ecologische leefbaarheid' van de populatie. Economische en socio-culturele aspecten (die eveneens deel uitmaken van 'duurzaamheid' in de Rio verklaring) worden hier buiten beschouwing gelaten.

TOELICHTING

1. Situering

In het begin van de 20ste eeuw was de populatie van Europese bever (*Castor fiber*) van naar schatting 60 miljoen dieren (Czech & Schwab 2001) teruggelopen tot nog slecht ongeveer 1200 à 1300 dieren. Overbejaging wordt hiervoor verantwoordelijk geacht. Deze bevers overleefden in acht gescheiden relictpopulaties in Europa en Azië: 30 dieren langs de Beneden-Rhône in Frankrijk, 200 langs de midden-Elbe in Duitsland, 60-120 in het zuidoosten van Noorwegen, >300 in het Berezina- en Dnjepr-bekken in Wit-Rusland, 70 langs de Don (Woronezj) in Rusland, 300 bevers langs de Konda en Sosva rivieren in westelijk Siberië, 30-40 dieren in de Tuva bergen van Centraal Siberië, en <100-150 dieren in Mongolië en China (Halley & Rosell 2003).

Na het instellen van jachtbeperkingen en het uitvoeren van verschillende translocatieprogramma's herstelde de bever zich langzaam in delen van zijn vroegere areaal. Om dit proces verder te faciliteren werden ook Europese initiatieven genomen.

Door de Bern Conventie (Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats), die in werking trad in 1982, werd de bever beschermd onder Appendix III, wat betekent dat zijn exploitatie dermate moet worden gecontroleerd dat de leefbaarheid (viability) van de populatie niet vermindert.

De Habitat richtlijn¹ plaatste de bever in Annex II en IV, wat betekent dat de soort strikte bescherming geniet en er speciale gebieden voor bever moeten worden aangewezen.

In een document uitgegeven door de Raad Van Europa, "Management of the beaver (*Castor fiber*): towards restoration of its former distribution and ecological function in Europe", werden generieke doelstellingen betreffende de Europese bever geformuleerd (Nolet 1997). Hierin worden het behoud van de genetische diversiteit van de soort binnen Europa en Azië alsook het herstel van het historisch areaal vooropgesteld. De verschillende 'ondersoorten' van de Europese bever, zoals bepaald op basis van de verschillende relictpopulaties (geografische vormen), moeten in hun kerngebieden duurzaam in stand gehouden worden. Dit wordt geformuleerd als volgt: "*In order to conserve the biological diversity within the species, preservation of the original, unmixed populations therefore deserves top priority. The five original populations in Europe have all reached **the minimum viable population size of 1500-2000 animals**. The three original populations in Asia are however still endangered. The conservation of the original populations should be executed at the level of the water catchment of the rivers they inhabit, namely: in Europe, (A) along the Rhône (France) and (B) along the Elbe (Germany), (C) in south Norway, (D) along the Neman and tributaries of the Dnjepr in Belorussia, and (E) along the Don (Voronezh) in Russia, and in Asia in the Konda-Sosva basin, in the Tu-*

¹ RICHTLIJN 92/43/EEG van 21 mei 1992 inzake de instandhouding van de natuurlijke habitats en de wilde flora en fauna

va mountains and in Mongolia". Buiten deze kerngebieden met hoge prioriteit moeten maatregelen genomen worden om de historische range van de bever te herstellen en kunnen hier mengpopulaties ontstaan. Verschillende krachtlijnen hiervoor werden in het document uitgezet.

De doorgevoerde jachtrestricties en de vele translocaties en beschermingsprogramma's die in de Europese landen werden uitgevoerd, hebben er toe geleid dat de Europese beverpopulatie zich inmiddels gedeeltelijk heeft hersteld. De aanwezigheid van grote gebieden met geschikt habitat en het grote aanpassingsvermogen van de bever aan het cultuurlandschap liggen mee aan de basis van dit succes (Sjöberg & Ball 2011).

Ook de doelstelling om het vroegere areaal te herstellen wordt stilaan gerealiseerd. In het voormalige verspreidingsgebied komen in de meeste Europese landen weer bevers voor of zijn herintroductieprogramma's gaande met uitzondering van Italië, Portugal en enkele zuidelijke Balkanstaten. De totale populatie werd in 2009 geschat op ca. 642.000 dieren (Halley & Rosell 2009). In Estland, Finland, Letland, Litouwen, Noorwegen, Oekraïne, Rusland, Wit-Rusland en Zweden is de beverpopulatie al dermate toegenomen dat bejaging er opnieuw toegelaten wordt (Nitsche 2004, Sjöberg & Ball 2011).

De internationale aanpak van het herstel van de bever gebeurde zoals bij andere bedreigde diersoorten: de oorzaak van de achteruitgang, nl. bejaging, diende te worden gestopt en een strikte bescherming van de bever en zijn leefgebied zou tot een populatiegroei moeten leiden.

Al snel bewees de bever over goede expansieve eigenschappen te beschikken, waarbij een hoge groeisnelheid van de (geïntroduceerde) populaties samengaat met een goede dispersiecapaciteit. Hij blijkt daarbij over een groot gedragsmatig aanpassingsvermogen te beschikken: ook gebieden met minder geschikt geacht habitat werden door de bever ingenomen en barrières die vooraf als problematisch werden ingeschat, bleken op termijn toch te worden overwonnen.

Voor Vlaanderen wordt de grootte van populatie momenteel ingeschat tussen de 60 à 140 dieren. In Wallonië waren er in 2009 zowat 800-1000 aanwezig, verspreid over minstens 220 vestigingsplaatsen (Dewas et al. 2012). In Duitsland is de populatie langsheen de Elbe al gegroeid tot ruim 5.500 stuks (Zahner et al. 2009 in Kurstjens & Niewold 2011), aantallen voor de totale Duitse populatie ontbreken voorlopig. In Nederland zouden er anno 2010 minimaal 509 dieren geleefd hebben, zonder de jongen van datzelfde jaar in rekening te brengen. Men verwacht een verdere toename van de populatie tegen 2035 tot rond de 7.000 bevers, met mogelijk nog een verdere groei tot 10.000 dieren (Kurstjens & Niewold 2011). Dewas et al. (2012) brachten de snelle uitbreiding van de bever in Frankrijk en zijn buurregio's in kaart. Voor Frankrijk wordt de totale populatie op 14.000 bevers geschat. Angst (2010) registreerde in Zwitserland 1600 bevers in 2007/2008.

Algemeen kan gesteld worden dat de populatie-groeisnelheden bij geïntroduceerde populaties in Europa zeer hoog liggen (tot >30%). De populatiegroei wordt schijnbaar enkel afgeremd door de draagkracht van het milieu.

In 2008 werd de bever door de World Conservation Union (IUCN) als LC (Least Concern) beschouwd (<http://www.iucnredlist.org/details/4007/0>). Bij de evaluatie van de status van een soort - die tot een indeling in categorieën leidt, een prioritering in beschermingsdoelen op wereldschaal - wordt een veel bredere set van criteria gehanteerd (IUCN 2010). Hierbij wordt naast extinctierisico ook rekening gehouden met andere factoren: verspreiding, biologische kenmerken van de soort, sociale elementen, logistieke factoren, economische factoren en bestaande wetgeving of akkoorden, betrokkenheid van NGO's of overheden. Ook voor de inschatting van het extinctierisico wordt een brede waaier van criteria gebruikt, waarbij de grootte van de populatie slechts één van de criteria is.

Over de toepassing van IUCN evaluatiecriteria op regionale en lokale schaal, weergegeven in de IUCN Regional Guidelines (IUCN 2003) werd al aardig wat gepubliceerd. De relatie tussen het extinctierisico, dat voor kleine geografische entiteiten veelal hoger moet worden ingeschat dan voor grote, en de daaruit volgende hogere beschermingsprioriteit, wordt in vraag gesteld (Miller et al. 2007, Mace et al 2008). Deze auteurs oordelen dat rekening moet worden gehouden met de situatie in buurregio's. De klassering binnen IUCN is gericht op het leggen van prioriteiten in de beschermingsdoelen in een breder overwegingskader, wat niet noodzakelijk een indicatie inhoudt voor een doelstelling i.v.m. de grootte van de populatie.

Met de toename van bevers in bewoond gebied begonnen ook de oude conflicten met de mens opnieuw op te duiken (Nolet & Rosell 1998). Meer en meer speelt nu de vraag naar schadepreventie en mitigerende maatregelen (zie bv Kurstjens & Niewold, 2011). Welk beheer kan gevoerd worden waarbij de schade op een maatschappelijk aanvaardbaar peil wordt gehouden zonder het voortbestaan van de bever in gevaar te brengen of afbreuk te doen aan zijn rol van leverancier van ecosysteemdiensten? In dit verband wordt ook wel de term duurzame populatie gebruikt, waarbij er naast ecologische ook economische en socio-culturele elementen mee in rekening worden gebracht. De term krijgt hier meer een betekenis in de zin van maatschappelijk 'wenselijke', 'haalbare' populatie.

In publicaties over lokale beverpopulaties wordt soms de term duurzame populatie gehanteerd. Zo is er bijvoorbeeld sprake van het voorkomen van 'een duurzame beverpopulatie' in Nederlands Limburg (Kurstjens, Voskamps & Meertens 2009). De criteria voor de beoordeling van de duurzaamheid worden evenwel zelden of nooit vermeld. Gezien dergelijke lokale populaties veelal deel uitmaken van een veel grotere metapopulatie, wordt hun dynamiek sterk beïnvloed door omliggende deelpopulaties en hun onderlinge relaties. Een lokale deelpopulatie kan immers ook leefbaar (b)lijken (sink), maar hiervoor volledig afhankelijk te zijn van immigratie vanuit een omliggende deelpopulatie (source).

In volgende paragrafen zullen we de verschillende methoden toelichten om een 'leefbare' populatie te schatten. Onder de term 'duurzame' populatie wordt dus in het kader van dit advies een ecologisch leefbare populatie verstaan.

2. Minimum viable population (MVP) versus Population Viability analysis (PVA)

Onder een duurzame populatie wordt in dit kader verstaan dat de statistische kans op uitsterven binnen een te beschouwen tijdsvenster zeer klein is. In het natuurbehoud wordt hierbij de term *minimum viable population* (MVP) gebruikt. De MVP geeft het alarmniveau in populatiegrootte aan waaronder de kans op uitsterven van de populatie sterk toeneemt. Kleine populaties worden immers veel gevoeliger voor een toevallige combinatie van factoren die de populatie negatief beïnvloeden.

Het MVP concept werd voor het eerst gebruikt door Shaffer die de minimum leefbare populatie definieerde als: '*the smallest isolated population having a 99% chance of remaining extant for 1000 years despite the foreseeable effects of demographic, environmental, and genetic stochasticity, and natural catastrophes*' (Shaffer 1981). Deze criteria om de leefbaarheid te evalueren, zowel het tijdsvenster als de geassocieerde extinctierisico's, werden toen door Shaffer tentatief en arbitrair gekozen. In de praktijk zijn een tijdsvenster van 50-100 jaar en een extinctierisico van 5% de meest frequent gebruikte criteria (Flather et al. 2011b).

Het bepalen van de MVP kan (minstens) op vijf manieren worden benaderd: via experimenten, analyse van biogeografische patronen, door theoretische modellen, door genetische overwegingen en door middel van *Population Viability Analysis* (PVA). Deze benaderingen weerspiegelen ook zeer verschillende manieren om met de grote onzekerheden om te springen die inherent verbonden zijn met een voorspelling van de ontwikkeling van

een populatie gedurende 100 jaar of langer. Terwijl de ene methode tracht zo volledig mogelijk alle relevante informatie over de betreffende populatie en het beschouwde gebied te benutten om onzekerheden te reduceren, beroept de andere benadering zich precies op generiek afgeleide wetmatigheden en normen, dikwijls volledig los van de soort- of landschapsskenmerken. Welke risico's worden als prioritair beoordeeld voor het behoud en hoe sterk wil men zich ervoor indekken; is het bekomen resultaat een eindresultaat of een tussenstap in een evaluatieproces? Zeer verschillende benaderingen die soms tot zeer uiteenlopende cijfers kunnen leiden maar die ook allen een andere lading dekken.

2.1. Experimenten

In een experimentele opzet kan men de grootte van verschillende vergelijkbare populaties (replicaties) manipuleren om dan hun verdere ontwikkeling en overleving in de tijd op volgen. Zo werden er laboratoriumonderzoeken uitgevoerd met *Drosophila melanogaster* of *Musca domestica* en andere soorten met een korte generatietijd (zie bv. Frankham 1995, Reed & Bryant 2000). Deze experimenten zijn veelal bedoeld om generieke mechanismen en normen af te leiden, eerder dan om beschermingsdoelstellingen voor de soort te formuleren.

Dergelijke experimenten zijn in de natuur bijzonder moeilijk uit te voeren. Voor een ruimtebehoevende soort als de bever, lijkt dit een onmogelijke zaak.

2.2. Biogeografische patronen

Op basis van de aanwezigheid van geschikt beverhabitat in een landschap en de behoeften van bevers kan men een inschatting maken van de mogelijkheden van het gebied .

In Verboom et al. (1997) wordt de ontwikkeling van een tool, LARCH, beschreven om op basis van een habitatgeschiktheidsanalyse de leefbaarheid (duurzaamheid) van een populatie in een gebied in te schatten. Door middel van fusieregels worden gebieden met voldoende geschikte habitatkwaliteit (habitatvlekken) in het landschap afgebakend waar zich deelpopulaties zouden kunnen vestigen. Deze vlekken vormen samen een habitatnetwerk waarbij tussen vlekken, indien ze voldoende dicht bij elkaar liggen of er geen barrières zijn, uitwisseling van dieren mogelijk is (metapopulatiemodel). De module DASSIM simuleert op eenvoudige wijze de metapopulatiedynamiek tussen de verschillende habitatvlekken voor grote zoogdieren (modelsoort das) binnen zo een habitatnetwerk. De functie van kerngebieden (gebieden met een positief migratiesaldo, sources) voor het instandhouden van de metapopulatie werden onderzocht en via simulaties werd benaderd uit hoeveel dieren die moeten bestaan om 95% overlevingskans te hebben op 100 jaar. Op basis van modelsimulaties voor de das en empirische gegevens over dikhoornschapen (Berger, 1990), werd besloten dat voor grote langlevende terrestrische zoogdieren, de vuistregel kan worden gehanteerd dat 40 reproducerende eenheden voldoende zijn om een duurzame kernpopulatie te vormen. De auteurs benadrukken evenwel dat het hier om projecties van de huidige toestand in de toekomst betreft en echte duurzaamheid onvoorspelbaar is.

In een aantal publicaties in verband met de introductieplanning en de eerste fase van expansie van de bever in Europese landen, werd het voorkomen van de optimale habitat voor introductie van bevers in kaart gebracht. De aanwezigheid van voldoende kwaliteitsvolle waterlopen en geschikt bos (bv. Macdonald et al 1995, Niewold & Müskens 2000) werd per km²-hok geanalyseerd en hokken met geschikt habitat werden daarop geselecteerd. Op basis van de ruimtelijke verdeling van de habitatpatches in het beschouwde gebied, het gemiddelde ruimtegebruik van bevers en de te verwachten dispersieafstanden, eventueel rekening houdend met gekende barrières en ecologische verbindingen, werd de grootte van de propagule bepaald om overleving op korte termijn te verzekeren. Ook de verwachte toename van de populatie op korte termijn kon zo ingeschat worden aan de hand van de voorspelde bezettingsgraad van km²-uurhokken (Nolet & Baveco 1996; Macdonald et al. 2000; South et al. 2000; South et al. 2001; Kurstjens &

Niewold 2011). Hierbij kunnen bovendien Allee effecten in rekening gebracht worden, zoals de kans op het vinden van een partner (South & Kenward 2001).

De vestigingsmogelijkheden van de bever in Vlaanderen werd op een afgeleide manier geanalyseerd (Niewold & Rossaert 2002, Niewold 2003, Niewold 2004), waarbij op basis van expert judgement de habitatgeschiktheid van patches werd beoordeeld en afhankelijk van hun grootte werd ingeschat hoeveel beverterritoria er op termijn in het gebied zouden kunnen voorkomen.

Hoewel deze benadering waardevolle informatie kan bieden betreffende de te verwachten uitbreiding van de populatie in een bepaald gebied op korte termijn, zij het onder de strikte voorwaarden van elk model afzonderlijk, biedt ze weinig perspectief voor het inschatten van het extinctierisico van een populatie op lange termijn. Zo is deze benadering sterk gebaseerd op het voorkomen van geschikt habitat op het ogenblik van de analyse, waarvan wordt verwacht dat er in de loop van 100 jaar geen wijzigen zullen optreden in grootte, kwaliteit of configuratie van de habitatvlekken.

Bij deze benadering wordt er vanuit gegaan dat geschikt habitat na verloop van tijd ook effectief permanent kan en zal ingenomen worden. Dit veronderstelt o.a. een blijvende 100% tolerantie voor de aanwezigheid en de activiteiten van bevers, zonder eventuele conflicten in landgebruik. De onzekerheid neemt dan ook sterk toe naarmate de voorspellingsperiode langer wordt en de populatie toeneemt. Men kan er immers van uitgaan dat een sterk geurbaniseerd en antropogeen landschap op 100 jaar sterk zal evolueren, inclusief het ontstaan van nieuwe barrières of het verdwijnen van stepstones of corridors. De aanwezigheid van bever in het landschap beperkt zich immers niet tot beschermde natuurgebieden, waarvan verondersteld mag worden dat zij de volgende 100 jaar hun functie zullen behouden.

Ook de impact van de beveraanwezigheid op zowel hydrologie als vegetatieontwikkeling zou tijdens deze periode mee in rekening moeten kunnen worden gebracht. In de analyses wordt er van uitgegaan dat alle ingenomen habitatpatches ook op termijn geschikt blijven, er o.a. geen overexploitatie door bever optreedt. Onderzoek in climaxpopulaties spreken dit echter tegen. Onderzoek toonde aan dat 63% van territoria er niet meer dan 4 jaar worden bezet (Zavyalov 2011 en Djakov daarin). De essentiële rol van graaf-, knaag- en bouwgedrag voor het onderhouden, maar ook het creëren van noodzakelijk nieuw geschikt habitat wordt daarbij onderstreept (Sjöberg & Ball 2011). Bevers hebben immers een sterke invloed op de dynamiek van de waterloop en de vegetatie waardoor ze als echte landschapsarchitecten een toename van de algemene biodiversiteit, maar ook van hun eigen uitbreidingsmogelijkheden bewerkstelligen (Rosell et al. 2005, Angst 2010).

Beheermaatregelen gericht op het voorkomen of mitigeren van "beverschade", zoals het verhinderen van overstromingen en vernatting, het verhinderen van knaagschade en het opruimen van dammen, burchten en dode en afgeknaagde bomen, (zelfs in reeds verlaten territoria), kunnen op termijn een zeer sterke impact hebben op hun verdere ontwikkelingsmogelijkheden. Naarmate een rivierbekken verder verzadigd wordt met bevers, zullen ze zich meer en meer in marginaal habitat vestigen, zoals irrigatiekanaaltjes, straatbeken en kleinere waterlopen, waar ze meer dammen zullen bouwen (Halley & Rosell 2002). Bij gebrek aan natuurlijke voedselbronnen zullen bevers ook meer gebruik maken van gecultiveerde gewassen en bomen. Hierdoor kan ook het illegaal verwijderen van bevers die overlast bezorgen toenemen en een beperkende factor worden in de verdere ontwikkeling van de beverpopulatie.

2.3. Theoretische modellen

Volgens de *Caughley paradigms* (Caughley 1966), kan men zich beter richten op het bestuderen van wegwijkende populaties en trachten de oorzaken van de achteruitgang te achterhalen om hun duurzaamheid te kunnen schatten. Het voortbestaan van een populatie wordt immers bepaald door de balans tussen reproductie en immigratie enerzijds en mortaliteit en emigratie anderzijds. Op basis van deze eenvoudige populatie-ecologische wetmatigheid kunnen bestaande populatietrends geëxtrapoleerd worden of de impact van bedreigingen bij verschillende populatiegroottes worden bepaald.

Caughley (1994) stelde vast dat verschillende bedreigingen (demografische stochasticiteit, genetische effecten, extrinsieke bedreigingen) een zeer verschillende impact hebben op de overleving, afhankelijk van de grootte van de populatie (*small population paradigm* en *declining population paradigm*).

Op basis van deze theoretische benadering is het mogelijk om veralgemeende relaties te leggen tussen populatiegrootte, groeisnelheden, fluctuaties in populatiegroeisnelheden en extinctietijden (Lande 1993).

Deze benadering wordt, mits de nodige omzichtigheid, succesvol toegepast bij de classificatie van soorten op de rode lijst. De toepassing van deze algemene theorie is echter moeilijk toepasbaar voor het inschatten van het extinctierisico van wilde populaties in een reële veldsituatie. Enerzijds omwille van specifieke soortkenmerken en de contextuele situatie van de populatie in het veld, anderzijds omwille van de variatie in de bedreigingen in tijd en ruimte (Mace et al. 2008). Hiervoor is een soortspecifiek assessment nodig, met accuratere data en een zorgvuldig gekozen of ontwikkeld model.

2.4. Genetische overwegingen

Centraal bij deze benadering staat het uitgangspunt dat het behoud van een voldoende hoeveelheid genetische variatie in een bedreigde soort van cruciaal belang is voor het behoud van de soort, gezien de potentiële gevolgen van inteelt op de fitness en op het vermogen van de populatie om zich aan te passen aan nieuwe bedreigingen en een veranderende leefomgeving (*environment*). Dit betekent dat het aantal dieren in de populatie dat effectief aan de voortplanting deelneemt (N_e) en daardoor een effectieve bijdrage levert aan de instandhouding van de genetische variatie, groot genoeg moet zijn om op lange-termijn de overleving van de populatie (soort) te garanderen (Frankham 1995a).

In hun pionierswerk onderzochten Franklin (1980) en Soulé (1980) de adaptieve evolutie van kwantitatieve kenmerken en stelden dat het evenwicht tussen mutatie en genetische drift ligt bij een $N_e=500$. Hoewel er in de literatuur veelal naar dit zgn. 'Franklin-Soulé aantal' wordt verwezen, is er geen eensgezindheid over de algemene bruikbaarheid van dit getal.

Lande (1995) argumenteerde dat 90% van de mutaties nadelig zijn en dus geen adaptieve waarde heeft. Wanneer slechts 10% van de spontane mutatievariantie quasi neutraal zijn, moet in de berekening een waarde voor de mutatiesnelheid worden ingevuld die 10 maal lager ligt, wat het Franklin-Soulé-aantal met een factor 10 doet toenemen tot $N_e=5000$.

Franklin en Frankham (1998) stellen dan weer dat de meeste levensgeschiedenis-, gedrags- en fysiologische kenmerken een heritabiliteit hebben die veel lager ligt dan 0.5 waarmee in het Franklin-Soulé aantal aanvankelijk werd gerekend. Zij stellen een waarde van 0.1-0.2 voorop. Dit vermindert de N_e opnieuw tot een waarde 500-1000.

Lynch en Lande (1998) stellen dat er in populaties met een N_e van minder dan 1000 toch belangrijke genetische drift zal optreden waardoor ze een ernstig extinctierisico lopen wanneer ze bedreigd worden door veranderde leefomstandigheden. De mutatiesnelheid

van single-locus kenmerken, zoals ziekte-resistentie, ligt immers drie grootteordes lager dan voor polygene kenmerken. Dit betekent dat er grotere N_e nodig zijn om voldoende variatie in dergelijke loci te behouden. Terug naar 5000 dus...

Deze discussie loopt zo al jaren en is zeker nog niet uitgevochten. De waarden 500/5000 blijven herhaaldelijk opduiken als vuistregel, zij het met voorstanders (Traill et al. 2010) en tegenstanders (Flather et al. 2011a, Flather et al. 2011b). Niet alleen de grootte van deze waarde staat hierbij ter discussie, ook de algemene bruikbaarheid van de afgeleide waarden als generieke norm voor het extinctierisico van populaties (Brook et al. 2006, Brook et al. 2011).

In deze context wordt steeds in algemene termen gesproken over het bewaren van voldoende genetische variatie, los van de specifieke situatie waarin de soort zich bevindt. Een gedeelte van de historische genetische variatie kan nl. reeds verloren gegaan zijn tijdens een recente bottleneck. Het onderscheid in de acht ondersoorten van de Euro-Aziatische bever (*Castor fiber*) berust voornamelijk op de acht relictpopulaties die nog aanwezig waren in het begin van de 20^{ste} eeuw (Freye 1960, Freye 1978, Gabrys & Wazna 2003). Ze moeten dan ook meer beschouwd worden als geografische groepen. Verschillende onderzoekers trachten daarom de genetische variatie binnen en tussen de verschillende deelpopulaties van de Europese bever in kaart te brengen (Milishnikov & Savel'ev 2001, Milishnikov 2004, Ducroz et al. 2005). De genetische verschillen tussen de populaties blijken veelal kleiner dan men op basis van hun geografische afstand zou kunnen verwachten of die men verwacht van ondersoorten in de taxonomische betekenis (Halley 2011).

De discussie over het behoud van genetische variatie in de totale populatie van de Europese bever, die inmiddels tot ruim boven de 650.000 dieren kan worden geschat, wordt in dit advies niet behandeld. Maar ook voor een benadering op het Vlaamse niveau moeten er keuzes gemaakt worden over welke risico's en onzekerheden men mee in rekening wil brengen in de weging. Het willen indekken van een klein extra risico kan grote gevolgen hebben voor de gestelde MVP en op het uiteindelijke beheerplan.

In het kader van het stellen van lokale beschermingsdoelen, beveelt Mergeay (2012) als criterium voor het behoud van voldoende genetische diversiteit een temporeel expliciete benadering aan. Dit criterium bepaalt dat de effectieve populatiegrootte zodanig moet zijn dat op een periode van honderd jaar 95 % van de genetische diversiteit wordt behouden. Hierbij wordt rekening gehouden met de generatietijd van de beschouwde soort. Hij stelt het gebruik van de volgende waarden van N_{e95} voor:

Generatieduur (jaar)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Aantal generaties per 100 jaar	100	50	33	25	20	17	14	13	11	10
N_e nodig voor behoud van 95% GD over 100 jaar	975	487	325	244	195	162	139	122	108	97

Bevers worden geslachtsrijp op 2.5-3 jaar, een dracht duurt 105 dagen. Stellen we de generatieduur gelijk aan 3 jaar, dan bekommen we een N_{e95} van 325 effectieve individuen. Rekenen we verder met een schatting van de gemiddelde generatietijd van 6 jaar, dan moeten we eerder een waarde van N_{e95} van 162 individuen.

Hoe dan ook, een bijkomend probleem voor de beheerder is dat er vaak een behoorlijk verschil is tussen enerzijds de effectieve grootte (N_e) van een populatie en anderzijds de grootte van de reële populatie (N) zoals ze daadwerkelijk in het veld voorkomt en de populatiegrootte zoals ze in de praktijk door de beheerder via censusmethodes kan worden geschat (N_c).

Bij een genetische benadering heeft men bij de bepaling van de N_e een "ideale" populatie voor ogen, waarbij men uitgaat van een gelijke geslachtsverhouding en een gelijke kans op onderlinge voortplanting. Bevers zijn echter monogaam en territoriaal en hun dispersieafstanden zijn relatief klein in verhouding met de totale range van de populatie. Vaak wordt het begrip effectieve populatiegrootte vereenvoudigd tot "het aantal reproducerende individuen". Dit is enkel correct wanneer de familie-grootte (\sim het aantal nakomelingen per paar) van alle reproducerende individuen nagenoeg gelijk is. In de praktijk is dat quasi nooit het geval, waardoor de effectieve populatiegrootte toch veel kleiner is dan het aantal reproducerende individuen. Voor bever blijkt zowel nestsucces als het aantal solitaire dieren in de populatie sterk afhankelijk van densiteit en habitatkwaliteit. Heel wat onzekerheden die het gevolg zijn van zowel demografische als omgevingsstochasticiteit, wat precies de focus uitmaakt in de meeste populatiedynamische (PVA) en biogeografische benaderingen, worden in deze genetische benadering in de variatie van deze omzettingsfactor vervat.

Een omzetting van N_e naar N_c is dan ook zeer precair en rond de omzettingsfactor 3 tot 10 die hierbij soms gebruikt wordt en voor sommige organismen nog behoorlijk kan oplopen, is er dus een brede marge voor interpretatie (Frankham 1995b). In het eerder aangehaalde document van de Europese Raad (Nolet 1997) wordt de N_e waarde van 500 van Franklin (1980) omgerekend naar 1880 op basis van de informatie in Lande & Barrowdough (1987), wat overeenkomt met een omzettingsfactor 3,76. Een omrekening die ook in Nolet & Rosell (1998) wordt toegepast zonder enige nuancering.

2.5. Population Viability Analysis (PVA)

Deze methode, Population Viability Analysis (PVA), simulaties op basis van een modellering van het landschap en de levensgeschiedenis, is de meest algemene en meest populaire benadering om de duurzaamheid van populaties in te schatten. Hierbij wordt een stochastisch populatie-projectie-model geconstrueerd op basis van schattingen van het gemiddelde en de variantie van de verschillende demografische parameters. Door middel van simulaties waarbij Monte Carlo methoden worden toegepast, worden populaties geprojecteerd in de toekomst, rekening houdend met variatie en kansmomenten zoals demografische en omgevings- (environmental) stochasticiteit, genetische effecten van in-teelt en catastrofes, maar ook andere processen die de populatie kunnen beïnvloeden (o.a. beheer, Allee effecten, ruimtelijke structuur enz). Op basis van deze modellen wordt de kans op extinctie op verschillende periodes in de toekomst berekend. De berekening van de MVP, slechts één van de vele functionaliteiten van een PVA, wordt gevonden door iteratief de initiële populatiegrootte te veranderen tot de kleinste populatiegrootte wordt bereikt waarbij de populatie nog 95% kans heeft om overleefd te blijven op het einde van de evaluatieperiode in de simulatie (Akçakaya 2000). Hierbij kan ook gebruik gemaakt worden van dynamische landschapsdata (bv LANDIS) zodat wijzigingen in de habitatbeschikbaarheid mee kunnen opgenomen worden in de modellering (Akçakaya 2001). Hierdoor kan dan ook de kritiek op de klassieke biogeografische methodes worden ondervangen. Dynamische habitatgeschiktheidskaarten worden gecombineerd met een volwaardig gestructureerd stochastisch metapopulatie-model. De ontwikkeling van specifieke computerpakketten heeft de implementatie van deze simulatietechnieken sterk bevorderd (Akçakaya et al 2004, Akçakaya 2005).

In de context van een PVA is de MVP dus een inschatting voor een populatiegrootte, berekend op basis van een populatie-simulatiemodel waarin demografie en ecologie van de soort, alsook bedreigingen en catastrofes worden verrekend in het (dynamische) landschap van het bestudeerde gebied. De nauwkeurigheid waarmee de verschillende demografische parameters kunnen worden geschat en de juistheid waarmee dynamische processen worden ingebracht, bepalen de voorspellende waarde van het model en dus ook de betrouwbaarheid van de MVP.

De initiële verwachting om PVA-MVP schatting als generieke instandhoudings-maatstaf te hanteren verminderde naarmate duidelijk werd dat extinctie-inschattingen op basis van PVA modellen dikwijls zeer onnauwkeurig of zelfs onjuist zijn, sterk afhankelijk zijn van de huidige kennis betreffende bedreigingen en beïnvloed worden door de structuur en de accuraatheid van het model, de beschouwde periode in de simulatie en andere ongecontroleerde factoren (Beissinger & Westphal 1998; Ludwig 1996).

PVA modellen worden dan ook het best gebruikt om relatieve extinctierisico's met elkaar te vergelijken (Beissinger & Westphal 1998, Reed et al. 2003). Hierbij wordt de relatieve kans op het voortbestaan van populaties onder verschillende uitgangspunten of aannames betreffende toekomstige ontwikkelingen of beheeropties in alternatieve scenario's met elkaar vergeleken.

Deze benadering richt zich in eerste instantie op het verwerven van inzichten in de onderliggende mechanismen en processen en biedt tevens een instrument aan beheerders om oplossingen te zoeken voor concrete problemen voor instandhouding. Anderzijds zijn de analyses daardoor uiteraard ook specifiek voor het bestudeerde gebied. Het afleiden van algemeen geldende normwaarden wordt dan ook minder relevant.

Dergelijke PVA kunnen ook, afhankelijk van de vraagstelling, op een verschillende geografische schaal uitgevoerd worden. In een eerste benadering van de vraagstelling : "hoe groot is (kan zijn) een duurzame populatie voor Vlaanderen?", zou een vereenvoudigd metapopulatiemodel al enige voorspellingswaarde kunnen bieden. Hierin kan de Vlaamse populatie als één deelpopulatie worden beschouwd, omringd door de deelpopulaties in onze buurregio's. Uiteraard bevat deze benadering geen enkele informatie over hoe en waar deze Vlaamse deelpopulatie dan wel zou gerealiseerd worden noch over hoe realistisch dit is gezien de beschikbare oppervlakte en het mogelijk geschikte habitat in Vlaanderen.

Born (2002) voerde een PVA uit voor de uitbreiding en de kansen op een duurzame populatie van de bever in de Semois vallei. Haskoning (2007) werkte een overwegingskader voor de aanwezigheid van de bever in de valleigebieden in Vlaanderen uit op basis van een PVA. In deze studie werden slechts enkele scenario's met elkaar vergeleken, waarbij afhankelijk van de aannames zich in de verschillende deelgebieden (deelpopulaties in een metapopulatiestructuur) bevers zich duurzaam konden vestigen. De totale beverpopulatie in Vlaanderen zou volgens deze PVA in geval van een totale habitatbeschikbaarheid tot ruim 1200 families kunnen toenemen (maximale draagkracht). Hierbij werd echter geen sensibiliteitsanalyse op het model uitgevoerd. Ook werden de simulaties uitgevoerd op basis van één habitatgeschiktheidskaart (slechts één set van habitatvereisten gebaseerd op enkele kaartlagen) en volgens de 'huidige' situatie. Het landschap wordt niet verondersteld te wijzigen in de loop van de tijd; ook met reeds geplande infrastructuurwerken en inrichtingsplannen werd geen of nauwelijks rekening gehouden. Wel werd er een simulatie uitgevoerd op basis van de "beleidsmatige geschiktheid" van gebieden voor de bever alsook een simulatie vertrekkende van de aanwezige populatie op het moment van de studie.

Hoewel deze studies slechts een beperkt deel van de mogelijkheden van een PVA benutten, en er op verschillende punten plaats is voor verbetering aan de modellen en hun interpretatie, tonen ze toch ook aan tot welk een krachtig instrument dergelijke modellen kunnen ontwikkeld worden. Meer en meer wordt er dan ook voor gepleit om de enorme onzekerheden, die eigen zijn aan lange termijn voorspellingen i.v.m. bescherming- en beheerprogramma's, te benaderen via adaptief beheer, bij voorkeur gestoeld op dynamische PVA's in plaats van te werken met vaste, dikwijls onrealistische en niet onderbouwde streefgetallen (Akçakaya 2005). Theoretische inzichten kunnen hierbij in de loop van het proces bijgestuurd worden

3. Naar een inschatting van een duurzame beverpopulatie voor Vlaanderen op basis van de verschillende mogelijke benaderingen

De verschillende benaderingen leveren zeer uiteenlopende schattingen op voor wat betreft de minimumgrootte van een duurzame populatie (MVP). Sommige inschattingen berusten op generieke principes en mechanismen, anderen houden maximaal rekening met de specifieke kenmerken van de beschouwde populatie. Overeenkomst of verschillen in getalwaarden betekenen op zich niet veel, gezien de verschillende benaderingen ook een verschillende informatie-inhoud hebben. Sommige benaderingen zijn deterministisch, andere uitermate stochastisch.

Getalwaarden voor een MVP, bekomen door een generieke benadering, waarin de MVP berekend wordt op basis van algemene wetmatigheden, eventueel los van de particuliere kenmerken van de soort noch van het gebied waarin de populatie voorkomt, worden teruggevonden in de internationale wetenschappelijke literatuur. Het is kwestie van standpunten innemen in een ellenlange discussie en te beoordelen welke argumenten hierin doorslaggevend zijn.

Vanuit een genetisch standpunt zou, op basis van een minimum generatietijd van drie jaar, een effectieve grootte van $N_{e95}=325$ bevers in de regionale metapopulatie gesteld kunnen worden. Op basis van een meer gemiddelde generatietijd van 6 jaar wordt $N_{e95}=162$. Gelet op een verhouding N_e/N van c. 3.76 (Nolet & Rosell 1998) tot 10 (Frankham 1995b) komt dit overeen met een totale populatiegrootte die 3.76 tot 10 keer groter is. We zouden kunnen stellen dat de MVP tussen de $N=605$ en de $N=3250$ moet gesitueerd worden.

Dit is de totale grootte van een set van populaties die verbonden zijn door ecologische corridors, in casu waterlopen. De mobiliteit van bevers in Vlaanderen en Wallonië, weergegeven door de recente kolonisationsnelheid, toont aan dat bevers in België en Zuid-Nederland kunnen beschouwd worden als behorende tot dezelfde regionale metapopulatie. Hierdoor kan dit aantal worden teruggebracht worden tot een veel lagere waarde. Voor een Vlaamse deelpopulatie kunnen we uitgaan van $\frac{1}{3}$ van de metapopulatie, wat zowat 200 tot 1000 bevers zou kunnen betekenen.

Door habitatgeschiktheidsanalyse op basis van het huidige Vlaamse landschap werd de totale draagkracht van Vlaanderen voor bever ingeschat op ongeveer 1200 families. Indien enkel rekening werd gehouden met de beleidsmatige geschiktheid van de beschikbare habitat in het beste geval (simulatie) uitgroeien tot 430 families. Rekening houdend met een gemiddelde bezetting van 3.5-4 bevers per vestiging levert dit een ruwe inschatting van een maximale draagkracht van 3600 tot 4800 bevers, rekening houdend met de beleidsmatige geschiktheid 1500 tot 1720 bevers. Voldoende dus om aan de MVP die op basis van een genetische benadering werd bekomen te voldoen.

Inschattingen die gemaakt worden op basis van een ruimtelijk expliciete PVA zijn uiteraard zeer gevoelig voor landschapskenmerken, alsook voor de structuur van het model en de aannames die werden gedaan. Hierdoor hebben zij slechts een relatieve waarde voor het vergelijken van scenario's betreffende dezelfde populatieontwikkeling en het inschatten van het effect van stochasticiteit (variatie op parameters), van verschillende onzekerheden (foutmarges op schatters), beheermaatregelen, effectieve of veronderstelde bedreigingen enz. Kortom om de impact van de verschillende onzekerheden op de voorspellende waarde van het model te onderzoeken. Verschillende PVA's die uitgevoerd werden ter voorbereiding of begeleiding van Europese introductieprogramma's zijn dan ook niet onmiddellijk bruikbaar voor de Vlaamse situatie. Ondanks de ruimtelijke verschillen en de uiteenlopende aannames in de modellering, vermelden verscheidene onderzoekers dat populaties van minstens 200 volwassen (of reproducerende) dieren duurzaam zouden zijn. Omgerekend naar de totale populatiegrootte betekent dit een schatting van 350 tot 800 dieren.

Deze aantallen zijn slechts richtinggevend. Zeer vele aspecten zijn in deze benaderingen nog niet verrekend. De kennis over de snel ontwikkelende populatie Europese bever neemt snel toe. Deze inschattingen moeten dan ook permanent bijgesteld worden naarmate er meer inzicht komt in deze materie en er betere beslissingstools ter beschikking komen. De ontwikkelingen in dit werkveld gedurende de laatste 10 jaar zijn in elk geval zeer hoopgevend.

CONCLUSIE

Binnen het werkveld van de populatie-ecologie en het natuurbehoud wordt een populatie als duurzaam beschouwd wanneer er minstens 95% kans bestaat dat ze een periode van 100 jaar zal overleven.

Eén van de criteria voor een duurzame populatie is de minimale grootte van de populatie.

Op basis van de beschikbare generieke inschattingen van een leefbare populatie, waarbij verschillende benaderingen voor het inschatten werden gebruikt en de eraan gekoppelde randvoorwaarden, komt men voor Vlaanderen een minimale populatiegrootte van 200 tot 1000 dieren.

Het is belangrijk hierbij te benadrukken dat deze aantallen slechts richtinggevend zijn. De vork verfijnen, veronderstelt een gedetailleerdere benadering voor Vlaanderen die rekening houdt met de concrete habitatsituatie in Vlaanderen en de kenmerken van de (deel)populatie. Voor deze benadering, waarin rekening wordt gehouden met de concrete populatie en gebiedskenmerken, moet een specifiek simulatiemodel ontwikkeld worden. Dit levert dan een werkinstrument op waarmee het effect van verschillende onzekerheden op de ontwikkeling van de populatie kan worden doorgerekend.

Voor een aantal bedreigingen neemt voor kleine populaties de kans op uitsterven immers sterk toe. Uiteraard houdt het voorspellen van de overleving van een populatie gedurende 100 jaar zeer veel onzekerheden in. Tal van onderzoekers uit verschillende disciplines hebben zich in de loop der jaren over deze problematiek gebogen en brengen hun eigen benadering, al dan niet sterk aangevochten door anderen.

REFERENTIES

Akçakaya, H.R. (2000) Population Viability Analyses with Demographically and Spatially Structured Models. *Ecological Bulletins* 48:23-38.

Akçakaya, H.R. (2001) Linking population-level risk assessment with landscape and habitat models. *Science of the Total Environment* 274[1-3]:283-291.

Akçakaya, H.R. et al. (2004) Species conservation and management. Oxford University Press. ISBN 0-19-516646-9.

Akçakaya, H.R. (2005) RAMAS GIS – Linking spatial data with population viability analysis. User manual for version 5. *Applied Biomathematics*, Setauket, New York.

Angst, C. (2010) Vivre avec le castor. Recensement national de 2008. Perspectives pour la cohabitation avec le castor en Suisse. Office fédéral de l'environnement et Centre Suisse de cartographie de la faune, Berne, Switzerland.

Beissinger, S.R. & Westphal, M.I. (1998) On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife Management* 62:821-841.

- Berger, J. (1990) Persistence of different-sized populations: an empirical assessment of rapid extinctions in bighorn sheep. Conservation Biology 4:91-98.
- Born, C.-H. (2002) Analyse de viabilité de population du Castor européen dans le bassin de la haute et moyenne Semois. Université Catholique de Louvain. Louvain-la-Neuve.
- Brook, B.W., Traill, L.W., Bradshaw, C.J.A. (2006) Minimum viable population sizes and global extinction risk are unrelated. Ecology Letters 9[4]: 375-382.
- Brook, B.W. et al. (2011) Minimum viable population size: not magic, but necessary. Trends in Ecology & Evolution 26[12]:619-620.
- Caughley, G. (1966) Mortality Patterns in Mammals. Ecology 47[6]: 906-918.
- Caughley, G. (1994) Directions in conservation biology. Journal of Animal Ecology 63:215-244.
- Czech, A. & Schwab, A. (2001) The European Beaver in a New Millennium. Proceedings of 2nd European Beaver Symposium, 27-30 September 2000, Bialowieza, Poland.
- Dewas, M. et al. (2011) Recovery and status of native and introduced beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* in France and neighbouring countries. Mammal Review 42[2]:144-165.
- Ducroz, J.-F., Stubbe, M., Saveljev, A.P., Heidecke, D., Samjaa, R., Ulevicius, A., Stubbe, A., Durka, W. (2005) Genetic variation and population structure of the Eurasian beaver *Castor fiber* in Eastern Europe and Asia. Journal of Mammalogy 86[6]:1059-1067.
- Durka, W. et al. (2005) Mitochondrial phylogeography of the Eurasian beaver *Castor fiber* L. Molecular Ecology 14[12]: 3843-3856.
- Flather, C.H., Wilson, K.R. & Shriner, S.A. (2009) Geographic Approaches to Biodiversity Conservation: Implications of Scale and Error to Landscape Planning. In: Models for Planning Wildlife Conservation in Large Landscapes. Ed. Millspaugh, J.J. & Thompson III, F.R. Academic Press. 85-121.
- Flather, C.H. et al. (2011a) A general target for MVPs: unsupported and unnecessary. Trends in Ecology & Evolution 26[12]:620-622.
- Flather, C.H. et al. (2011b) Minimum viable populations: is there a 'magic number' for conservation practitioners? Trends in Ecology & Evolution 26[6]:307-316.
- Frankham, R. (1995a) Inbreeding and extinction: a threshold effect. Conservation Biology 9[4]:792-799.
- Frankham, R. (1995b) Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. Genetic Research 66:95-107.
- Franklin, I.R. (1980) Evolutionary changes in small populations. In: Conservation biology: An evolutionary-ecological perspective. Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. (Eds.) Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Franklin, I.R. & Frankham, R. (1998) How large must populations be to retain evolutionary potential. Animal Conservation 1:69-70.

- Freye H.-A. (1960) Zur Systematik der Castoridae (Rodentia, Mammalia). Mitteilungen der Zoologische Museum Berlin 36[1]:105–122.
- Freye, H.-A. (1978) *Castor fiber* Linnaeus, 1758 – Europäischer Biber. In: Handbuch der Säugetiere Europas. Niethammer, J. & Krapp, F. (Eds). Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden. p.184–200.
- Gabrys, G. & Wazna, A. (2003) Subspecies of the European beaver *Castor fiber* Linnaeus, 1758. Acta Theriologica 48:433–439.
- Halley, D.J. & Rosell, F. (2002) The beaver's reconquest of Eurasia: status, population development and management of a conservation success. Mammal Review 32:153-178.
- Halley, D.J. & Rosell, F. (2003) Population and distribution of European beavers (*Castor fiber*). Lutra 46[2], 91-101.
- Halley, D. & Rosell, F. (2009) Population and distribution of Eurasian beavers. Declaring victory and moving on. 5th International Beaver symposium, Dubingiai, Lithuania. p.34.
- Halley, D.J. (2011) Sourcing Eurasian beaver *Castor fiber* stock for reintroductions in Great Britain and Western Europe. Mammal Review 41[1]:40-53.
- Haskoning (2007) Overwegingkader voor de aanwezigheid van de bever in de valleigebieden in Vlaanderen. 2005/NVP/01. Eindrapport.
- IUCN (2003) Guidelines for application of IUCN Red List criteria at regional levels. http://www.catsg.org/catsgportal/red-list/02_documentation/red-list-regional-guidelines.pdf .
- IUCN (2010) Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 8.1 <http://intranet.iucn.org/webfiles/doc/SSC/RedList/RedListGuidelines.pdf>.
- Kurstjens, G., Voskamp, P. & Meertens, H. (2009) Op weg naar een duurzame populatie Bevers in Limburg. Natuurhistorisch Maandblad 98[4]: 61-64.
- Kurstjens, G. & Niewold, F. (2011) De verwachte ontwikkeling van de beverpopulatie in Nederland: naar een bevermanagement. Rapport van onderzoek in opdracht van het Faunafonds. 70pp.
- Lande, R. & Barrowdough, G.F. (1987) Effective population size, genetic variation, and their use in population management. In: *Viable Populations for Management* (M.E. Soulé, ed.), pp. 87-124. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lande, R. (1993) Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. American Naturalist 142:911–927.
- Lande, R. (1995) Mutation and Conservation. Conservation Biology 9:782-791.
- Lavrov, L.S. (1983) Evolutionary developments of the genus *Castor* and taxonomy of the contemporary beavers of Eurasia. Acta Zoologica Fennica 174:87–90.
- Ludwig, D. (1996) Uncertainty and the assessment of extinction probabilities. Ecological Applications 6:1067–1076.
- Lynch, M. & Lande, R. (1998) The critical effective size for a genetically secure population. Animal Conservation 1:70-72.

- Macdonald, D.W., Tattersall, F.H., Brown, E.D., Balharry, D. (1995) Reintroducing the European Beaver to Britain: Nostalgic Meddling or Restoring Biodiversity? *Mammal Review* 25[4]:161-200.
- Macdonald, D.W., Tattersall, F.H., Rushton, S.P., South, A.B., Rao, S., Maitland, P. & Strachan, R. (2000). Reintroducing the beaver (*Castor fiber*) to Scotland: a protocol for identifying and assessing suitable release sites. *Animal Conservation* 3:125-133.
- Mace, G.M., Collar, N.J., Gaston, K.J., Hilton-Taylor, C., Akcakaya, H.R., Leader-Williams, N., Milner-Gulland, E.J., Stuart, S.N. (2008) Quantification of Extinction Risk: IUCN's System for Classifying Threatened Species. *Conservation Biology* 22[6]:1424-1442.
- Mergeay, J. (2012) Afwegingskader voor de versterking van populaties van Europees beschermde soorten. INBO.A.2012.141.
- Milishnikov, A.N. & Savel'ev, A.P. (2001) Genetic divergence and similarity of introduced populations of European beaver (*Castor fiber* L., 1758) from Kirov and Novosibirsk oblasts of Russia. *Russian Journal of Genetics* 37[1]:108-111.
- Milishnikov, A.N. (2004) Population-genetic structure of beaver (*Castor fiber* L., 1758) communities and estimation of effective reproductive size N_e of an elementary population. *Russian Journal of Genetics* 40[7]:772-781.
- Miller, R.M. et al. (2007) National threatened species listing based on IUCN criteria and regional guidelines: current status and future perspectives. *Conservation Biology* 21[3]:684-696.
- Niewold, F.J.J. & Müskens, G.J.D.M. (2000) Perspectief van de beaver in Nederland. Herintroductie in de Gelderse Poort en ontwikkelingen elders van 1994-2000. Alterra rapport 159.
- Niewold, F. & Rossaert, G. (2002) Haalbaarheidsonderzoek naar de terugkeer van de beaver (*Castor fiber*) in Vlaanderen. *Lutra* 45[2], 123-40. 2002.
- Niewold, F.J.J. (2003) Haalbaarheidsonderzoek naar de herkolonisatie van de beaver in het bekken van de Schelde en Dijle. Alterra-rapport 705, 1-93. 2003.
- Niewold, F.J.J. (2004) De onverwachte terugkeer van de beaver in Vlaanderen. Alterra-rapport 996, 1-41.
- Nitsche, K.A. (2004) Beaver (*Castor sp.*) in Europe: facts and problems, a survey of the situation. *Game and Wildlife Science* 21:137-146.
- Nolet, B.A. & Baveco, J.M. (1996). Development and viability of a translocated beaver (*Castor fiber*) population in the Netherlands. *Biological Conservation* 75:125-135.
- Nolet, B.A. (1997) Management of the beaver (*Castor fiber*): towards restoration of its former distribution and ecological function in Europe. *Nature and environment* 86:1-38.
- Nolet, B. & F. Rosell, F. (1998) Comeback of the beaver *Castor fiber*: an overview of old and new conservation problems. *Biological Conservation* 83:165-173.
- Reed, D.H., Bryant, E.H. (2000) Experimental tests of minimum viable population size. *Animal Conservation* 3:7-14.
- Reed, D.H. et al. (2003) Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates. *Biological Conservation* 113[1]:23-34.

Rosell, F. et al. (2005) Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems. Mammal Review 35[3-4]:248-276.

Shaffer, M.L. (1981) Minimum population sizes for species conservation. Bioscience 31[2], 131-34.

Sjöberg, G. & Ball, J.P. (2011) Restoring the European beaver: 50 years of experience. Pensoft. Sofia-Moscow. 280pp. ISBN 978-954-642-581-2.

Soulé, M.E. (1980) Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. In: Conservation biology: An evolutionary-ecological perspective. Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. (Eds.) Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

South, A., Rushton, S., Macdonald, D. (2000) Simulating the proposed reintroduction of the European beaver (*Castor fiber*) to Scotland. Biological Conservation 93:103–116.

South, A.B., Rushton, S.P., Macdonald, D. W., Fuller, R. (2001) Reintroduction of the European beaver (*Castor fiber*) to Norfolk, UK: a preliminary modelling analysis. Journal of Zoology 254:473-479.

South, A.B. & Kenward, N.E. (2001) Mate finding, dispersal distances and population growth in invading species: a spatially explicit model. Oikos 95[1]:53-58.

Trall, L. W., Brook, B. W., Frankham, R., Bradshaw, C. J. A. (2010) Pragmatic population viability targets in a rapidly changing world. Biological Conservation 143:28–34.

Verboom, J., Luttikhuisen, P.C. & Kalkhoven, J.T.R. (1997) Minimumarealen voor dieren in duurzame populatienetwerken. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek. Rapport 259.

Zavjalov, N.A. (2011) Settlement history, population dynamics and the ecology of beavers (*Castor fiber* L.) in the Darwin Reserve. In: Sjöberg, G. & Ball, J.P. (Eds.) Restoring the European beaver: 50 years of experience. Pensoft. Sofia-Moscow. 280pp. ISBN 978-954-642-581-2.