

FACULTEIT BIO-INGENIEURSWETENSCHAPPEN

Academiejaar 2012–2013

DATAGEDREVEN MODELLERING VAN DIERENMIGRATIE A.D.H.V. BROWNSE BRUGGEN

Niels Vanheuverbeke

Promotoren: Prof. dr. B. De Baets en dr. ir. Jan Baetens Tutor: ir. Steffie Van Nieuland

Masterproef voorgedragen tot het behalen van de graad van MASTER IN DE BIO-INGENIEURSWETENSCHAPPEN



FACULTEIT BIO-INGENIEURSWETENSCHAPPEN

Academiejaar 2012–2013

DATAGEDREVEN MODELLERING VAN DIERENMIGRATIE A.D.H.V. BROWNSE BRUGGEN

Niels Vanheuverbeke

Promotoren: Prof. dr. B. De Baets en dr. ir. Jan Baetens Tutor: ir. Steffie Van Nieuland

Masterproef voorgedragen tot het behalen van de graad van MASTER IN DE BIO-INGENIEURSWETENSCHAPPEN

De auteur en promotoren geven de toelating deze scriptie voor consultatie beschikbaar te stellen en delen ervan te kopiëren voor persoonlijk gebruik. Elk ander gebruik valt onder de beperkingen van het auteursrecht, in het bijzonder met betrekking tot de verplichting uitdrukkelijk de bron te vermelden bij het aanhalen van resultaten uit deze scriptie.

The author and promoters give the permission to use this thesis for consultation and to copy parts of it for personal use. Every other use is subject to the copyright laws, more specifically the source must be extensively specified when using results from this thesis.

Gent, 6 Juni 2013

De promotor,

De promotor,

De auteur,

Prof. dr. Bernard De Baets

dr. ir. Jan Baetens

Niels Vanheuverbeke

Woord vooraf

Hoewel ik de auteur van deze masterproef ben, moet ik eerlijkheidshalve bekennen dat het geheel er zonder de (in)directe hulp van een aantal mensen een stuk minder fraai zou uitzien. Via dit dankwoordje wil ik dit select gezelschap toch even de eer toekennen die ze verdienen.

Vooreerst moet ik mijn tutor, ir. Steffie Van Nieuland, bedanken voor de leerrijke en aangename samenwerking gedurende het afgelopen academiejaar. De vele suggesties en verbeteringen, de gezonde werkdruk en de motiverende gesprekken droegen er in grote mate toe bij dat ik deze thesis tot een goed einde kon brengen. Ook mijn promotoren, dr. ir. Jan Baetens en Prof dr. Bernard De Baets, verdienen een woordje van dank. Dankzij hun kennis van zaken leerde ik niet alleen structuur brengen in een werk zoals dit, maar leerde ik ook hoe een onderwerp op een wetenschappelijk correcte manier aangebracht wordt, iets wat ik daarvoor nog niet onder de knie had.

Ik wil zeker ook de andere leden van de vakgroep bedanken voor het creëren van een optimale werksfeer waar veel gelachen wordt en plaats is voor informele babbels over minder wetenschappelijke onderwerpen. In het bijzonder hierbij wil ik Tinne vermelden, omdat ze met haar spraakzaamheid, haar georganiseerde koffiepauzes en haar overheerlijke baksels voor een groot deel bijdroeg aan deze sfeer.

Ook mijn klasgenoten, de befaamde "land- en bossers", mag ik niet vergeten. De ontelbare gezamelijke pauzes waar ik dagelijks naar toe leefde waren tussen al dat schrijf-, typ- en modelleerwerk dikwijls een verademing. Hierbij verdienen tevens mijn kot- en ex-kotgenoten een speciale vermelding. Zij zorgden er allen voor dat de sfeer op kot en daarbuiten optimaal was, dat er genoeg afleiding was en dat er plaats was voor persoonlijke en minder persoonlijke babbels.

Tot slot wil ik zeker mijn ouders in de bloemetjes zetten. Dankzij hen heb ik de kans gekregen om te studeren en daar ben ik erg dankbaar voor. Bovendien kon ik altijd bij hen terecht, waren ze altijd bereid te luisteren naar mijn niet altijd even interessant gepraat en zorgden ze voor een aangename, huiselijke sfeer waar het altijd heerlijk vertoeven was.

Samenvatting

Dierenmigratie is een tot de verbeelding sprekend fenomeen dat reeds in alle takken van het dierenrijk is vastgesteld. Het onderzoek ernaar geraakte in een stroomversnelling toen men er begin jaren negentig in slaagde dieren van een zender te voorzien en hun positie via satellieten op te volgen. De kwantitatieve technieken om de spatio-temporele datasets te analyseren hielden evenwel geen gelijke tred met deze technologische vernieuwingen. De moeilijkheid zat veelal in het implementeren van de temporele resolutie en de opeenvolging van de data. Hierdoor werd het Brownian Bridge Movement Model, het BBMM, vooropgesteld als een alternatief voor de conventionele methodes. Het model houdt immers rekening met zowel de temporele resolutie als de opeenvolging van de data en implementeert via een mobiliteitsfactor het migratiegedrag van het opgevolgde dier. De output ervan betreft een probabiliteitsdichtheidsfunctie (PDF) die op iedere locatie een schatting berekent van de probabiliteitsdichtheid dat het dier wordt aangetroffen. Vooreerst werd het model geïmplementeerd, waarna het kon toepgepast worden op twee datasets van migrerende diersoorten, het muildierhert (Odocoileus hemionus) en de noordkaper (Eubalaena glacialis). Aangezien het BBMM evenwel gebaseerd is op volledig willekeurige of Brownse beweging en dit in werkelijkheid zelden voorkomt, werd onderzocht of de implementatie van de habitatgeschiktheid zou leiden tot een meer realistische PDF. Dit werd zowel in de één- als tweedimensionale ruimte theoretisch nagegaan door de PDF horend bij twee datapunten te combineren met een fictieve habitatgeschiktheid. De herschaalde PDF voldeed aan de verwachtingen en toonde aan dat het implementeren van de habitatgeschiktheid er toe kan leiden dat de gemodelleerde beweging niet meer volledig willekeurig is. Dit impliceert echter niet meteen dat een soortgelijke methode een meerwaarde biedt aan het BBMM wanneer het wordt toegepast op een volledige dataset, aangezien de temporele resolutie waarmee men de positie van dieren opvolgt heden ten dage zeer hoog is. Bovendien is de habitatgeschiktheid een zeer complex begrip. Wanneer de temporele resolutie van de data, bijvoorbeeld in het geval van zeedieren, laag is, kan de implementatie van de habitatgeschiktheid mogelijk van grotere waarde zijn.

Inhoudsopgave

1	Inlei	ding		1				
2	Lite	Literatuurstudie						
	2.1	Migrat	ie	3				
		2.1.1	Het migratiefenomeen	3				
		2.1.2	Sturende factoren	4				
		2.1.3	Belang van migratie	4				
		2.1.4	Problematiek	5				
		2.1.5	Dataverzameling	6				
		2.1.6	Dataverwerking	7				
		2.1.7	Modellering van migratie	9				
	2.2	Wisku	ndige achtergrond	10				
		2.2.1	Probabiliteitstheorie	10				
		2.2.2	Random walk	11				
		2.2.3	Brownse beweging	14				
	2.3	Brown	se brug	17				
		2.3.1	De ééndimensionale Brownse brug	18				
		2.3.2	De tweedimensionale Brownse brug	19				
		2.3.3	Het BBMM	22				
		2.3.4	Brownse mobiliteitsfactor	22				
3	Best	udeerd	e diersoorten	25				
	3.1	Muildi	erhert (Odocoileus hemionus)	25				
		3.1.1	Beschrijving	25				
		3.1.2	Populaties en huidige status	27				
		3.1.3	Verspreidingsgebied en habitat	27				
		3.1.4	Studiegebied	28				

	3.2	Noord	kaper (Eubalaena glacialis)	29			
		3.2.1	Beschrijving	29			
		3.2.2	Populaties en huidige status	30			
		3.2.3	Verspreidingsgebied en habitat	30			
		3.2.4	Studiegebied	32			
4	Implementatie van de Brownse beweging en brug						
	4.1	Rando	m walk	34			
		4.1.1	Eéndimensionaal	34			
		4.1.2	Tweedimensionaal	35			
	4.2	Brown	se beweging	36			
	4.3	Brown	se brug	38			
	4.4	Het BI	ЗММ	41			
		4.4.1	Artificiële data	41			
		4.4.2	Opgevraagde data	43			
			4.4.2.1 Muildierhert	43			
			4.4.2.2 Noordkaper	48			
5	Uitbreiding BBMM door implementatie van de habitatgeschiktheid						
	5.1	Eéndir	nensionaal	53			
		5.1.1	Lineair toenemende habitatgeschiktheid	54			
		5.1.2	Dalparabolisch verdeelde habitatgeschiktheid	55			
		5.1.3	Bergparabolisch verdeelde habitatgeschiktheid	56			
	5.2	Tweed	imensionaal	57			
		5.2.1	Lineair toenemende habitatgeschiktheid	57			
		5.2.2	Minimale habitatgeschiktheid tussen de observaties	58			
		5.2.3	Radiaal stijgende habitatgeschiktheid	60			
6	Algemene conclusies						
7 Bibliografie							

Inleiding

Dierenmigratie is een wereldwijd gekend fenomeen dat reeds in alle takken van het dierenrijk is vastgesteld. Het is een adaptieve levensstrategie die dieren hebben ontwikkeld als antwoord op verschillende externe en interne sturende factoren. Zo ondernemen zowel vogels, walvissen als krabben een dergelijke tocht doorheen hun levenscyclus om de voortzetting van hun genen te waarborgen. Heden ten dage is het dankzij verschillende geavanceerde technieken mogelijk geworden om de positie van dieren nauwkeurig en op frequente basis op te volgen. Zo werd de migratie van verschillende diersoorten op dagelijkse tot zelfs uurlijkse basis vastgelegd.

De kwantitatieve technieken om een spatio-temporele dataset, waarin het opvolgen van de positie van een dier resulteert, te analyseren, hielden evenwel geen gelijke tred met de technologische vernieuwingen en bleven steken op de conventionele methodes. Het (verbonden) scatterplot geeft een initiële indruk van de migratieroute, maar schiet tekort bij het afleiden van kwantitatieve informatie. Bovendien wordt het bij grote datasets snel chaotisch en kunnen observaties door overlapping gemaskeerd worden. Andere methodes trachten via een interpollatievenster een driedimensionale probabiliteitsdichtheidsfunctie (PDF) op te stellen, die op basis van de gegevens op iedere locatie de probabiliteitsdichtheid dat het gevolgde dier wordt aangetroffen berekent. Hoewel het resultaat van dergelijke technieken reeds gebruiksvriendelijker is dan het (verbonden) scatterplot, worden nog steeds een aantal zaken over het hoofd gezien. Hierdoor kan de PDF een verkeerd beeld van de werkelijke migratieroute geven en kunnen foutieve conclusies gemaakt worden.

Teneinde de tekortkomingen van de conventionele technieken aan te pakken, werd het Brownian Bridge Movement Model (BBMM), een model dat gebaseerd is op willekeurige of Brownse beweging, als alternatief vooropgesteld. Ook dit model resulteert in een driedimensionale PDF die op iedere locatie een schatting berekent van de probabiliteitsdichtheid van aantreffen. In tegenstelling tot de voorafgaande methodes houdt het model evenwel rekening met de (eventueel variërende) temporele resolutie en de opeenvolging van de gegevens en incorporeert het tevens een datagedreven mobiliteitsfactor. Het BBMM werd reeds meermaals toegepast op een spatio-temporele dataset en bleek te resulteren in een meer representatieve voorstelling van de werkelijkheid. Edoch is het model gebaseerd op volledig willekeurige beweging, wat in realiteit zelden voorkomt. In deze masterscriptie zal, na het implementeren en toepassen van het BBMM, derhalve getracht worden de resulterende PDF aan te passen op basis van de habitatgeschiktheid. Het BBMM zal toegepast worden op datasets van het muildierhert (*Odocoileus hemionus*) en de noordkaper (*Eubalaena glacialis*). De implementatie van de habitatgeschiktheid zal theoretisch behandeld worden.

2 Literatuurstudie

2.1 Migratie

2.1.1 Het migratiefenomeen

Migratie van dieren, ook wel "de trek" genoemd, is een wereldwijd voorkomend fenomeen dat nog steeds tot de menselijke verbeelding spreekt. Elk jaar ondernemen meer dan een miljoen gnoes (*Connochaetes taurinus*) en 200 000 zebra's (*Equus quagga burchellii*) een 500 kilometer lange tocht doorheen de savanne van Kenia en Tanzania [27]. Monarchvlinders (*Danaus plexippus*) trekken jaarlijks van Mexico naar Noord-Amerika en terug. Vier generaties zijn nodig om deze calvarietocht tot een goed einde te brengen, maar het is de vierde en laatste generatie, de supergeneratie, die de gehele terugrit op zich neemt, een reis van 3000 kilometer of 900 vlieguren [27]. Ook bultruggen (*Megaptera novaeangliae*) kennen een seizoenaal migratiepatroon. Nagenoeg onafgebroken leggen ze jaarlijks 5000 kilometer af tussen de polaire en tropische wateren [66]. Migratie wordt sinds lange tijd onderzocht. Inmiddels wordt het fenomeen deels begrepen, maar nog steeds bestaat er geen sluitende theorie die antwoord biedt op de vele vragen die het onderwerp met zich mee brengt.

Migratie vindt zowel plaats op het land als in het water en de lucht en is vastgesteld bij soorten uit alle takken van het dierenrijk [5]. Het omvat zoveel meer dan alleen maar bewegen, wat een verandering van locatie doorheen de tijd betekent. Het is een levensstrategie die zich van andere bewegingsvormen onderscheidt door de omvang in duur en afgelegde afstand, het aantal participerende individuen, een vaste en doorgaans rechtlijnige route en de timing in de jaar- of levenscyclus [55].

Er wordt onderscheid gemaakt tussen enkel- en meervoudige migraties. De eerstgenoemde vinden eenmalig plaats in de levenscyclus van een dier. Zo onderneemt de Atlantische zalm een anadrome migratie van de open zee naar z'n geboorterivier, waar de meeste individuen, na het uitvoeren van de balts en het afzetten van kuit, sterven [55]. Meervoudige migraties kennen een cyclisch karakter en treden meermaals, in vele gevallen zelfs jaarlijks, op gedurende de levenscyclus. De boerenzwaluw (*Hirundo rustica*) bijvoorbeeld trekt jaarlijks vanuit West-Europa naar de zuidelijke helft van Afrika, om er te overwinteren. In de lente van het daaropvolgende jaar keren de vogels

terug, om voor het nageslacht te zorgen [51]. Ook de Europese pad (*Bufo bufo*) onderneemt een jaarlijkse reis tussen de paai- en overwinteringsplaats, zij het op een veel kleinere schaal [68]. In deze masterscriptie zal de focus liggen op de meervoudige migraties.

2.1.2 Sturende factoren

Hoewel de verscheidenheid aan migrerende dieren immens is, zijn de sturende factoren die de eigenlijke migratie beïnvloeden veelal gelijkaardig. Er kan onderscheid gemaakt worden tussen externe en interne factoren [5]. Externe factoren zijn niet soortspecifiek en omvatten fluctuaties aan voedselaanbod, klimatologische omstandigheden, barrières, antropogene factoren en invloeden van andere soorten. Interne factoren zijn soortgebonden en omvatten morfologische, fysiologische en gedragsaanpassingen.

Externe factoren resulteren in een dynamisch, heterogeen landschap waar dieren zich naar schikken om te kunnen overleven en het voortbestaan van hun genen veilig te stellen. Zo wordt de trek van de Noordse stern (Sterna paradiasaea) geregeld door de instraling van de zon. Om zichzelf een leefbaar voedselaanbod te garanderen volgt deze zeevogel de breedtegraad met maximale instraling, wat resulteert in een enorme afstand die jaarlijks afgelegd wordt [5]. De gnoes (Connochaetes taurinus) en zebra's (Equus quagga burchellii) van de Serengetistreek in Kenia en Tanzania ondernemen, zoals reeds aangehaald, jaarlijks een tocht van 500 kilometer, waarbij ze de subtropische regens achtervolgen en zo extreme droogte pogen te vermijden. Ook lokale barrières, die zowel van natuurlijke als van antropogene aard kunnen zijn, sturen migratie. Zo kan het overbruggen van bergketens een enorme inspanning vergen van over het land trekkende dieren, zoals het rendier (Rangifer tarandus). Bijgevolg worden deze zo veel mogelijk gemeden [32]. Autosnelwegen die op een steeds dominanter wordende schaal het landschap doorkruisen, vormen voor dieren een bijna niet-overbrugbare hindernis. Getuigen hiervan zijn de vele verkeersslachtoffers die de overkant van de weg niet halen [60]. Tenslotte dient de invloed van andere soorten eveneens aangeduid te worden als een externe factor. Predatie door wolven (Canis Lupus) bijvoorbeeld zet de elken (ervus elaphus) van het Banff National Park (Canada) er toe aan te migreren en zo hun overlevingskansen te verhogen [24].

Interne factoren hebben betrekking op de soortspecifieke aanpassingen aan migratie en kunnen van morfologische, fysiologische en psychologische aard zijn. Zo bepaalt de manier van voortbewegen het medium waarin de migratie plaatsvindt. Grootte en vorm van een organisme zijn dan weer kritiek voor de energiekost en opslagcapaciteit van energie [31]. Daarnaast is een goed ontwikkelde oriëntatietechniek cruciaal voor het garanderen van een betrouwbare plaatsbepaling. Het stelt dieren in staat om bepaalde habitats, paaiplaatsen of voedselbronnen terug te vinden. Dergelijke mechanismen zijn onder meer gebaseerd op de zon, de sterren en het aardmagnetisch veld [48, 5].

2.1.3 Belang van migratie

Het migratiefenomeen heeft een vaak onderschatte impact op de natuurlijke en antropogene leefomgeving. Zo maakt een migrerend dier overal waar het komt deel uit van de voedselketen. Op die manier fungeert het als een externe nutriëntenbron en draagt het bij tot het in stand houden van het natuurlijk evenwicht tussen verschillende habitats [4]. Zo levert de Atlantische zalm (*Oncorhynchus keta*) door zijn migratie van oceaan naar rivier nutriënten aan de plaatselijke ecosystemen onder de vorm van dood organisch materiaal of faeces. Tevens vormt de vis er een belangrijke voedselbron voor de zwarte beer (*Ursus americanus*) en heeft deze soort aldus een belangrijke invloed op de locale ecologie [4, 56]. Hetzelfde geldt voor de noordelijke zeeolifant (*Mirounga angustirostris*). Deze migreert jaarlijks naar de kusten van het eiland Guadalupe om er te paren. De witte haai (*Carcharodon carcharias*) heeft hierop zijn levencyclus afgestemd en trekt op zijn beurt massaal naar Guadalupe om zich er te voeden met de zeeolifanten [27].

Tevens kan er een economisch aspect gekoppeld worden aan migratie. Zo lokt de trek van de monarchvlinder (*Danaus plexippus*) en de blauwe gnoe (*Connochaetes taurinus*) jaarlijks vele toeristen [58].

2.1.4 Problematiek

Ondanks het ecologisch belang kent migratie een sterk dalende tendens ten gevolge van antropogene invloeden [30]. Zo leidt overexploitatie van natuurlijke grondstoffen tot de vernieling van habitats die voorheen fungeerden als overwinterings- of pleistergebied. Hooggelegen bosgebieden in het zuidwesten van Mexico worden bijvoorbeeld illegaal gekapt, ten koste van de Monarchvlinder, die er in grote getale de winter doorbrengt [73]. Ook de steeds in aantal toenemende barrières belemmeren migrerende soorten. Zo is de zalmigratie de afgelopen eeuw met maar liefst 95% gedaald, wat hoofdzakelijk te wijten valt aan de fragmentering van rivieren [4]. De waterlopen worden namelijk versnipperd door stuwen, watermolens, sluizen en bruggen. Hierdoor slaagt een groot deel van de zalmpopulatie in Noord-West Amerika er niet in de volledige levenscyclus te doorlopen, wat resulteert in een dalende populatietrend [4, 55]. Tenslotte kan de klimaatverandering als indirecte antropogene factor aangehaald worden. Insectenetende zangvogels zijn gedurende het broedseizoen volledig afhankelijk van het voedselaanbod om zichzelf en hun jongen in leven te houden. De klimaatopwarming zorgt er echter voor dat insecten steeds vroeger op het jaar verschijnen, waardoor de voedselpiek niet meer geheel samenvalt met de broedtijd [73]. Studies hebben aangetoond dat in gebieden waar de voedselpieken vroeger optreden, populaties van de bonte vliegenvanger (Ficedula hypoleuca) een daling kennen van ongeveer 90% over de laatste twee decennia's [10]. Het mag aldus duidelijk zijn dat de huidige toestand van migrerende soorten kritiek is.

Om migrerende soorten te beschermen, dient er specifieke aandacht te worden besteed aan de identificatie van hun trekroutes en pleistergebieden. Het groeiende besef hiervan leidde op het einde van de vorige eeuw tot het instellen van wetgevende maatregelen, zowel op nationaal als internationaal niveau. Habitat- en vogelrichtlijngebieden werden zo naar Europese normen respectievelijk in 1992 en 1979 voor het eerst gedecreteerd, ter bescherming van zeldzame en/of kwetsbare habitats en soorten. Later vormden deze gebieden de basis voor het Europese NATURA 2000 netwerk [2]. Bovendien werd in 2009 een aanpassing doorgevoerd die stelt dat er extra aandacht dient besteed te worden aan de bescherming van migrerende soorten [20]. Ook de bescherming van vismigratie won de laatste jaren aan aandacht. Door de substantiële fragmentering die het rivierstelsel de laatste decennia in onze contreien heeft ondergaan, ontstond in 1996 de zogenaamde Benelux Beschikking. Deze beoogt een betere waterkwaliteit en een migratieherstel van de waterlopen in de Benelux [41]. Dit laatste behelst voornamelijk het wegwerken van knelpunten, zodat een open rivierstelsel bekomen wordt waarin ongehinderde migratie terug mogelijk is. In België werden in 2007 reeds 110 knelpunten of 14% van het totaal aantal knelpunten geneutraliseerd [50]. Verder werd in 2007 de aalverordening ingevoerd, die stelt dat Europese lidstaten beheersmaatregelen moeten instellen ter in stand houding van de Europese aal (*Anguilla anguilla*). Op lange termijn moet 40% van de aalpopulatie, dewelke zou migreren zonder enige antropogene invloed, in staat zijn de open zee te bereiken [69].

2.1.5 Dataverzameling

Om maatregelen inzake migratiebescherming op een doeltreffende manier in de praktijk te brengen, is er nood aan kennis over de migratieroutes. Verschillende methoden werden reeds ontwikkeld om de locatie van trekkende dieren doorheen hun reis op te volgen. Het ringen van vogels, dat dateert van 1559, is hiervan wellicht de oudste [23]. Deze methode bestaat erin een vogel te vangen en te voorzien van een ring met een unieke code. Wanneer de vogel later elders gevangen of gevonden wordt, kan er aan de hand van de code achterhaald worden waar de vogel origineel geringd werd én of hij intussen al dan niet op andere locaties werd aangetroffen [78]. Wegens zijn eenvoud wordt het "ringen" nog steeds veelvuldig toegepast [19]. Een groot nadeel is echter de uiterst lage temporele resolutie van de verkregen data, wat de analyse ervan bemoeilijkt. Voor het ontrafelen van migratieroutes, zeker wanneer men deze gedetailleerd wenst te kennen, zijn dergelijke data quasi onbruikbaar. Om de datadichtheid op te drijven dienen aldus meer geavanceerde methodes aangewend te worden.

Radiotechnologie was de eerste technologie waarmee frequent en op een betrouwbare manier de locatie van dieren kon bepaald worden en wordt nog steeds toegepast voor het verzamelen van grote hoeveelheden data [35]. Er wordt een onderscheid gemaakt tussen passieve en actieve radiotechnologie. Kleinere dieren zoals insecten kunnen als zwerm waargenomen worden op radarbeelden (passieve radiotechnologie). Zo werd bijvoorbeeld de trek van de wereldzwerverlibel (*Pantala flavescens*) ontrafeld [7]. In het geval van actieve radiotechnologie wordt een dier voorzien van een zender die specifieke radiogolven uitzendt. Via een draagbare ontvanger worden deze signalen opgevangen en kan de locatie van elk gemerkt dier bepaald worden. De afstand tussen zender en ontvanger mag evenwel niet te groot worden, waardoor de metingen in het veld dienen te gebeuren. Dit impliceert echter dat het gedrag van het dier verstoord kan worden en de lokalisering niet meer representatief is [12].

Bij GPS-telemetrie, de meest recente techniek, hoeven observaties niet langer in het veld te gebeuren. Het Global Positioning System (GPS) bestaat uit 26 satellieten die zich in een welbepaalde baan om de aarde voortbewegen en signalen uitzenden. In tegenstelling tot radiotechnologie wordt het dier ditmaal voorzien van een ontvanger. Aan de hand van de tijd die het signaal nodig heeft om zich te bewegen van de satelliet tot de ontvanger is een zeer accurate plaatsbepaling mogelijk [47].

2.1.6 Dataverwerking

Het opvolgen van een migrerend dier resulteert in een grote hoeveelheid discrete, spatio-temporele gegevens. Een tweedimensionale scatterplot geeft een eerste indruk over het ruimtelijk gebruik door het dier (Figuur 2.1). Ieder punt in een dergelijke plot stemt overeen met een bepaalde locatie en een bepaald tijdstip.



Figuur 2.1: Het scatterplot van een fictieve spatio-temporele dataset. Ieder punt stemt overeen met een bepaald tijdstip en de corresponderende locatie.

Een dergelijke visualisatie vormt een uitstekende manier voor een kwalitatieve analyse van de gegevens [13]. Zo kunnen druk bezochte regio's geïdentificeerd worden als een cluster punten. Gebieden die weinig of niet bezocht worden zullen anderzijds een lage dichtheid aan punten vertonen. Indien het een migrerend dier betreft, levert een dergelijke plot de eigenheden van de migratieroute. Immers, dieren migreren vaak in etappes, gescheiden door tussenstops. Deze laatste worden ingelast om de voedselreserves aan te vullen en te rusten. Naarmate de totale af te leggen afstand groter wordt, wordt een dergelijke strategie bovendien een noodzaak [63, 62]. Een gebied met veel waarnemingen stemt in dat geval overeen met een tussenstop, terwijl een gebied met een lage densiteit aan punten duidt op een snelle passage [62]. Deze conclusies kunnen helpen bij het nemen van beslissingen inzake bescherming van natuurgebieden.

Hoewel een scatterplot ideaal is om een snel beeld te vormen van de onderliggende migratieroute, heeft het enkele belangrijke beperkingen [13]:

- 1. Het geeft geen informatie betreffende de volgorde van de waarnemingen, wat nochthans nuttig is om een bewegingspatroon in beeld te brengen;
- 2. Het tijdsinterval tussen opeenvolgende waarnemingen kan variëren. Hiermee houdt het scatterplot geen rekening;

- 3. Er is overlapping van punten mogelijk waardoor gebieden met een groot aantal waarnemingen nog vaker bezocht kunnen zijn dan ze lijken. Bovendien kan een scatterplot voor grote datasets zeer chaotisch en quasi "onleesbaar" worden;
- 4. Het geeft geen kwantitatieve informatie omtrent de aanwezigheid van het dier. Zo kan geen relatieve tijdsfractie berekend worden voor een bepaalde regio, wat slaat op een inschatting van het relatief deel van het totale tijdsinterval dat het dier in die regio doorbracht. Dit kan niettemin bruikbaar zijn bij het maken van een vergelijkende studie tussen bepaalde gebieden.

Een manier om de opeenvolgende posities van een dier duidelijker visueel voor te stellen wordt bekomen door het verbinden van alle opeenvolgende locaties in een scatterplot door een rechte lijn. Aldus bekomt met het verbonden scatterplot (Figuur 2.2) [13].



Figuur 2.2: Het verbonden scatterplot van de fictieve dataset weergegeven in Figuur 2.1. Alle opeenvolgende observaties worden door een rechte lijn verbonden.

Het verbonden scatterplot geeft wel de volgorde van de observaties weer. Ieder paar opeenvolgende posities wordt nu immers verbonden door een rechte lijn. De overige tekortkomingen van het gewone scatterplot blijven echter onopgelost. Bovendien vormt er zich een nieuw probleem. De rechte lijnen zijn namelijk niet met zekerheid gelijk aan het gevolgde pad en geven aldus een mogelijk onbetrouwbaar beeld van de werkelijke migratieroute [13]. De representativiteit van een verbonden scatterplot is afhankelijk van de tijd die verstrijkt tussen twee opeenvolgende observaties en de mobiliteit van het dier in kwestie. De eerstgenoemde is doorgaans een door de apparatuur bepaalde constante, maar kan door bijvoorbeeld een tijdelijk falen van het systeem variëren [32]. Algemeen geldt dat hoe kleiner het tijdsinterval tussen twee opeenvolgende observaties wordt, hoe beter de gevolgde migratieroute zal aansluiten bij de rechtlijnige verbinding die door het verbonden scatterplot wordt weergegeven. Een groter tijdsinterval tussen twee opeenvolgende observaties laat echter meandering van het gevolgde pad toe, waardoor de representativiteit van een verbonden scatterplot proportioneel daalt [13]. Daarnaast dient de mobiliteit van het dier in rekening gebracht worden. Zo kan een ree (*Capreolus capreolus*) gedurende een bepaald tijdsinterval een veel grotere afstand afleggen dan bijvoorbeeld een veldmuis (*Microtus arvalis*) [13]. De invloed van deze twee factoren wordt door het verbonden scatterplot echter niet in rekenschap gebracht.

2.1.7 Modellering van migratie

Modelleren is het vertalen van een natuurlijk of fysisch systeem/proces naar een verzameling van wiskundige vergelijkingen. Het resultaat hiervan, het wiskundig model, vormt steeds een benadering van de werkelijkheid. Naargelang het type wiskundige vergelijkingen kunnen verschillende soorten modellen onderscheiden worden. Via simulatie, het daadwerkelijk evalueren van het model, wordt na definitie van de modelinput(s) en eventuele parameter(s) finaal de modeloutput verkregen [52].

Modelleren is vooral nuttig wanneer de kennis van het systeem ontoereikend is om bepaalde zaken ervan te analyseren of te optimaliseren [52]. In dit geval vergt experimentele analyse vaak enorm veel tijd waardoor slechts enkele experimenten kunnen uitgevoerd worden en de verworven informatie omtrent het bestudeerde proces beperkt is. Modelleren biedt in dergelijke omstandigheden een geschikt alternatief. Immers, de *in silico* simulaties zijn veel minder tijdrovend dan het *in vivo* experimenteren. Zeker in het huidige tijdperk waarin de computationele capaciteit enorm is toegenomen, is de simulatietijd veelal beduidend lager dan de experimentele tijd [52].

Bij spatio-temporele modellen wordt een systeem of proces beschreven dat varieert doorheen tijd en ruimte. Migratie is een voorbeeld van een soortgelijk proces. Hoewel het met GPS-telemetrie intussen mogelijk geworden is om de locatie van een dier over een grote tijdsspanne accuraat op te volgen, is er tussen twee opeenvolgende observaties van het gevolgde dier geen informatie voorhanden betreffende zijn positie. Om zoveel mogelijk kwalitatieve én kwantitatieve informatie uit een spatio-temporele dataset van een migrerend dier te filteren, is er nood aan een meer wiskundig onderbouwde benadering [63]. Het simuleren van de migratieroute tussen opeenvolgende waarnemingen met behulp van een spatio-temporeel model biedt hier een waardige optie.

Verschillende wiskundige modellen werden reeds gebruikt om dit doel te bereiken. Voorbeelden hiervan zijn Markov modellen [53], random walk [34] en de Brownse brug [13, 63]. De finale modeloutput is veelal een tweedimensionale kartering van het dierlijk bewegingspatroon. De focus van deze scriptie zal liggen op het gebruik van de Brownse brug, meerbepaald BBMM.

De Brownse brug werd voor de analyse van spatio-temporele data voor het eerst gelanceerd door Bullard in 1991 [13]. Dergelijke bruggen laten toe om een tweedimensionale, continue kansverdeling op te stellen die in elk punt de probabiliteitsdichtheid geeft dat het betreffende dier er wordt aangetroffen. Hierbij wordt rekening gehouden met het tijdsinterval tussen elk paar opeenvolgende observaties, de mobiliteit van het dier en de eventuele onzekerheid op de metingen. Door niet alleen te steunen op de ruimtelijke verdeling van de waarnemingen, maar ook het temporele aspect in rekening te brengen, is het mogelijk om het dierlijke bewegingspatroon te achterhalen en in kaart te brengen [13]. Tussen twee opeenvolgende observaties veronderstelt het model evenwel willekeurige beweging, wat in werkelijkheid zelden het geval is. Aangezien tussen de observaties echter geen enkele informatie voorhanden is betreffende de positie van het gevolgde dier, kan deze assumptie verantwoord worden. Een dergelijke kartering die de probabiliteitsdichtheid van aantreffen weergeeft is een erg bruikbare tool om de belangrijke gebieden voor het dier in kwestie af te lijnen en migratieroutes te achterhalen [40, 63]. In het bijzonder kan het voor een gefragmenteerde en antropogeen gedomineerde omgeving een helpende hand bieden om de problematiek besproken in Sectie 2.1.4 in te perken.

Ondertussen werd het door Bullard ontwikkelde model op verschillende datasets toegepast [63, 32] en werd reeds getracht om het verder te verfijnen. Deze aanvulligen betreffen voornamelijk het in rekening brengen van interne en externe factoren die de migratieroute kunnen beïnvloeden, zoals het gedrag van het dier en de kans op predatie [40].

In deze scriptie zal het BBMM opgesteld worden voor een dataset van een migrerend dier en zal het originele model uitgebreid worden door de bewegingsrichting te sturen met omgevingsfactoren die een impact hebben op het migratiepatroon. Op deze manier kan een meer realistische migratieroute gesimuleerd worden, aangezien de beweging tussen twee opeenvolgende posities niet volledig willekeurig wordt verondersteld.

2.2 Wiskundige achtergrond

In deze sectie wordt de wiskundige basis gegeven die noodzakelijk is om het BBMM te kunnen opstellen. Vooreerst worden de relevante beginselen uit de probabiliteitstheorie besproken. Daarna wordt de random walk toegelicht, zijnde de discrete tegenhanger van de Brownse beweging, die in het laatste deel van deze sectie besproken wordt.

2.2.1 Probabiliteitstheorie

Een probabilistisch model is een wiskundige beschrijving van een onzekere situatie. De hoofdconstituenten zijn de verzameling van alle mogelijke uitkomsten van een bepaald experiment, dit is de resultatenruimte Ω , en een probabiliteitsmaat die aangeeft met welke probabiliteit een verzameling A van mogelijke uitkomsten (ook een gebeurtenis genoemd) zich zal voordoen, dit is P(A), waarvoor geldt dat $0 \le P(A) \le 1$. Indien alle gebeurtenissen A een partitie van Ω vormen, geldt bovendien dat $\sum_{A \in \Omega} P(A) = 1$ [17]. Een probabilistisch model steunt op een experiment met een onzekere output, wat het aldus onmogelijk maakt om met zekerheid de afloop ervan te voorspellen. Er kan echter wel een resultatenruimte met een bijhorende probabiliteitsmaat worden opgesteld.

Stel bijvoorbeeld een experiment waarbij een dier kan bewegen volgens een rechte en dus ofwel naar links, ofwel naar rechts kan bewegen, en dit met een vaste afstand 1. Het startpunt van de beweging wordt hierbij vastgelegd op het nulpunt (Figuur 2.3).



Figuur 2.3: Een hypothetisch experiment waarbij een dier zich op een rechte met een stapgroote gelijk aan 1 voortbeweegt. Het experiment start op het nulpunt.

De uitkomstenverzameling die hiermee gepaard gaat is $\Omega = \{links, rechts\}$. Verder wordt verondersteld dat het dier zich op volledig willekeurige wijze voortbeweegt en het derhalve geen voorkeur heeft voor één van de twee mogelijke bewegingsrichtingen. Het is onmogelijk om met zekerheid de afloop van het experiment te voorspellen, maar er kan wel een probabiliteitsmaat aan de uitkomstenverzameling van het experiment gekoppeld worden. Immers, uit het feit dat het dier zich willekeurig voortbeweegt volgt dat $P(links) = P(rechts) = \frac{1}{2}$, zodat $\sum_{A \in \Omega} P(A) = 1$.

In heel wat probabilistische modellen zijn de uitkomsten van numerieke aard, zoals bijvoorbeeld de waardeaflezing van een meettoestel [17]. Op basis van het voorgaande voorbeeld is het duidelijk dat er tevens experimenten bestaan waar Ω niet-numerieke uitkomsten bevat. In dergelijke gevallen is het niettemin interessant om de uitkomsten te associëren met een getal. Dit is mogelijk door de introductie van toevalsveranderlijken. Algemeen identificeert een toevalsveranderlijke ieder element van de resultatenruimte met een bepaald getal, de experimentele waarde van de toevalsveranderlijke [17]. De probabiliteit van deze experimentele waarden wordt gekarakteriseerd door de probabiliteitsmassafunctie (PMF). Toepassing op het voorbeeld levert volgende toevalsveranderlijke X:

$$X(A) = \begin{cases} 1 & \text{, A = rechts} \\ -1 & \text{, A = links,} \end{cases}$$
(2.1)

met als PMF $p_X(x)$, dewelke gedefinieerd wordt als de probabiliteit van de gebeurtenis $\{X = x\}$ die bestaat uit alle uitkomsten van Ω waarbij X gelijk is aan x:

$$p_X(x) = \begin{cases} \frac{1}{2} & , x = 1\\ \frac{1}{2} & , x = -1 \end{cases}$$
(2.2)

Er kan onderscheid gemaakt worden tussen discrete en continue toevalsveranderlijken. In het eerste geval heeft het experiment een discrete resultatenruimte, wat wil zeggen dat de uitkomsten aftelbaar zijn. Indien de resultatenruimte bestaat uit een continu bereik aan experimentele waarden, wordt de overeenkomstige toevalsveranderlijke continu genoemd [17]. Stel bijvoorbeeld een toevalsveranderlijke waarbij de snelheid van een wagen gemeten wordt. Indien een digitale snelheidsmeter gebruikt wordt, waarbij op eenheden wordt afgerond, is deze corresponderende toevalsveranderlijke discreet. Wanneer echter de exacte snelheid zou kunnen gemeten worden, zal een continue toevalsveranderlijke vereist zijn.

2.2.2 Random walk

Om de random walk toe te lichten dienen we eerst een stochastisch proces te definiëren:

Een stochastisch proces is een verzameling $\{X_n\}_{(n\in\tau)}$ van toevalsveranderlijken $X_{n+1} - X_n$, waarbij n de tijd(stap) voorstelt. Bij een discreet stochastisch proces is τ een discrete of aftelbare verzameling, terwijl bij een continu stochastisch proces τ een continu bereik heeft [77].

Hierop voortbouwend kan de simple random walk in een ééndimensionale ruimte beschreven worden. Het is een stochastisch proces $\{X_n\}_{(n \in \tau)}$, waarbij X_n geïnterpreteerd wordt als de positie op tijdstap n. Het voldoet aan voorwaarden die voor het beschouwde voorbeeld als volgt kunnen worden neergeschreven [77]:

- $X_0 = 0;$
- $X_{n+1} X_n$ is onafhankelijk van X_0, X_1, \ldots, X_n voor alle $n \in \mathbb{N}$;
- $X_{n+1} X_n$ is een toevalsveranderlijke met volgende PMF:

$$p_X(x) = \begin{cases} \frac{1}{2} & , x = 1\\ \frac{1}{2} & , x = -1 \end{cases}$$

Door kleine aanpassingen aan te brengen aan deze definitie, worden verschillende types random walks verkregen, die echter alle een variatie zijn op de simple random walk. Zo kan ervoor gekozen worden om het startpunt X_0 vrij te kiezen of de experimentele waarden van de toevalsveranderlijke, die in de context van de random walk als stapgroottes kunnen geïnterpreteerd worden, te veranderen. Algemeen kan de PMF van de random walk als volgt worden geschreven [45]:

$$p_X(x) = \begin{cases} p & , \mathbf{x} = \mathbf{a} \\ 1 - p & , \mathbf{x} = \mathbf{b}, \end{cases}$$
(2.3)

waarbij p een willekeurige waarde tussen 0 en 1 aanneemt, terwijl a en b vrij kunnen gekozen worden. Indien de PMF verschilt van deze van de simple random walk, spreekt men van een biased random walk [11]. In Figuur 2.4 is een realisatie van een ééndimensionale simple random walk te zien.



Figuur 2.4: Een realisatie van een ééndimensionale simple random walk. De verticale as geeft de positie op tijdstap n weer. De horizontale as staat voor het aantal tijdstappen n.

De verticale as geeft hierbij de positie van het dier ten opzichte van de oorsprong op tijd n weer, bepaald door de som van de eerste n waarden van de toevalsveranderlijke. In het symmetrische geval zal de positie, onafhankelijk van het aantal tijdstappen n, fluctueren rond één en dezelfde waarde, zijnde het startpunt. Dit is dan ook de verwachtingswaarde van dit experiment. Algemeen wordt de verwachtingswaarde op iedere tijdstap n gedefinieerd als de som van alle producten van de positie van de random walk en de respectievelijke kans van voorkomen [17]. Indien dit wordt toegepast op een toevalsveranderlijke met een PMF zoals gegeven voor Vgl. (2.3) bekomen we:

$$E[X] = a p + b (1 - p)$$

= -p + (1 - p)
= 1 - 2 p (2.4)

Aangezien een random walk een som van toevalsveranderlijken voorstelt, kan uit Vgl. (2.4) voor iedere tijdstap n de verwachtingswaarde worden afgeleid:

$$E[X_n] = n (1 - 2p),$$
 (2.5)

waarbij gebruik werd gemaakt van de eigenschap dat de verwachtingswaarde van een som gelijk is aan de som van de verwachtingswaarden [17]. Uit Vgl. (2.5) blijkt dat de verwachtingswaarde enkel constant blijft indien $p = \frac{1}{2}$. Anders zal de verwachtingswaarde divergeren van het startpunt naarmate het aantal tijdstappen toeneemt.

Evenals de verwachtingswaarde kan de variantie van een random walk bepaald worden. Deze grootheid wordt gedefinieerd als de gemiddelde kwadratische afwijking ten opzichte van de verwachtingswaarde en is een maat voor de spreiding rond de verwachtingswaarde [17]. Vermits voor de som van ongecorreleerde toevalsveranderlijken geldt dat de variantie van de som gelijk is aan de som van de varianties [72] kan voor iedere tijdstap n een vergelijking worden opgesteld voor de variantie gebruik makende van Vgl. (2.3):

$$Var[X_n] = (a^2 p + b^2 q - (a p + b q)^2) n$$
(2.6)

Voor iedere random walk is de factor tussen de buitenste haakjes een constante, waaruit volgt dat de variantie lineair toeneemt met het aantal tijdstappen n. Voor een simple random walk vereenvoudigt Vgl. (2.6) zich tot n.

Tenslotte kan een random walk ook in meerdere dimensies gedefinieerd worden. Een gestandardiseerde, tweedimensionale simple random walk is een stochastisch proces dat voldoet aan volgende voorwaarden:

- $X_0 = 0, Y_0 = 0;$
- $X_{n+1} X_n$ is onafhankelijk van X_0, X_1, \ldots, X_n voor alle $n \in \mathbb{N}$;
- $Y_{n+1} Y_n$ is onafhankelijk van Y_0, Y_1, \ldots, Y_n voor alle $n \in \mathbb{N}$;

• $X_{n+1} - X_n$ en $Y_{n+1} - Y_n$ zijn beide toevalsveranderlijken met volgende PMF:

$$p_X(x) = \begin{cases} p & , \mathbf{x} = \mathbf{a} \\ 1 - p & , \mathbf{x} = \mathbf{b} \end{cases}$$

Een tweedimensionale random walk kan met andere woorden verkregen worden door twee ééndimensionale random walks volgens de orthogonale richtingen te combineren. Een andere mogelijkheid is gebaseerd op een willekeurige hoek. In dit geval zijn $X_{n+1} - X_n$ en $Y_{n+1} - Y_n$ respectievelijk gelijk aan $\cos[r]$ en $\sin[r]$, waarbij r een willekeurige hoek tussen 0 en 2Π voorstelt. Ook hier leiden variaties inzake startpunt, stapgrootte en PMF tot alternatieve definities. De afleiding en conclusies betreffende de verwachtingswaarde en de variantie van de tweedimensionale random walk zijn volledig analoog aan deze in gemaakt voor het ééndimensionale geval.

2.2.3 Brownse beweging

De Brownse beweging is een stochastisch proces dat een "willekeurige continue beweging" modelleert. Eigenlijk kan het beschouwd worden als de continue tegenhanger van de random walk [13]. Om te voldoen aan "willekeurige continue beweging" dienen enkele veronderstellingen gemaakt te worden, net zoals bij de laatstgenoemde.

Stel dat X_t de ééndimensionale positie van een dier weergeeft op tijdstap t. Vooreerst wordt, analoog aan de simple random walk, verondersteld dat $X_0 = 0$. Daarnaast dient er te gelden dat $X_t - X_s$, zijnde de afstand tussen de posities op twee willekeurige tijdstappen s en t waarvoor geldt dat s < t, onafhankelijk is van X_s . Dit betekent formeel dat de beweging na een bepaald tijdstap s, niet afhangt van de positie op dat tijdstap s. Aangezien s en t willekeurig gekozen werden, is het voorgaande van toepassing op ieder koppel tijdstappen. Dit vertaalt zich finaal in een nog sterkere eigenschap van de Brownse beweging, met name de Markov eigenschap:

$$E[X_t|\Gamma_s] = E[X_t|X_s], \tag{2.7}$$

waarbij s < t en Γ_s de volledige gekende informatie betreffende X_t tot en met tijdstap s voorstellen. Deze eigenschap stelt dus dat het voor de predictie van X_t gegeven alle informatie tot en met tijdstap s, volstaat om enkel X_s te kennen. Of met andere woorden, de Brownse beweging betreft een geheugenloos proces [13, 45].

Om aan de definitie van de Brownse beweging te beantwoorden dient de kansverdeling \mathcal{D} van X_t gelijk te blijven doorheen de tijd, dit is $X_t \sim \mathcal{D}, \forall t$. Bovendien wordt de verdeling van $X_t - X_s$ verondersteld enkel afhankelijk te zijn van het tijdsverschil t - s. Bijgevolg zijn er bij de standaard Brownse beweging, de tijd buiten beschouwing gelaten, geen andere factoren die X_t beïnvloeden. Het proces bevat verder geen enkele drift, zodat $E[X_t] = X_0$. Dit is volledig analoog aan de simple random walk. Tenslotte moet X_t een continue functie zijn van t.

Teneinde de beschrijving van de Brownse beweging te vervolledigen, dient de verdeling \mathcal{D} bepaald te worden. Hiervoor kan voor ieder tijdstip de volgende opdeling gemaakt worden (hier t = 1):

$$X_1 = [X_{1/m} - X_0] + [X_{2/m} - X_{1/m}] + \dots + [X_{m/m} - X_{(m-1)/m}],$$
(2.8)

met $m \in \mathbb{N}$.

Hierbij is $X_{1/m}$ de positie van de Brownse beweging om tijdstip $\frac{1}{m}$, $X_{2/m}$ de positie op $\frac{2}{m}$ enzovoort. X_1 kan met andere woorden geschreven worden als de som van m onafhankelijke toevalsveranderlijken met gelijke distributie. Daarenboven worden de afzonderlijke verschillen zeer klein bij groter wordende m. Meerbepaald, voor $m \to \infty$ geldt dat $\max[|X_{1/m} - X_0|, |X_{2/m} - X_{1/m}|, ..., |X_{m/m} - X_{(m-1)/m}|] \to 0$. Dit is de wiskundige vertaling van het feit dat X_t een continue functie is van t [45]. Finaal kan een beroep gedaan worden op de centrale limietstelling, die stelt dat de enige distributie die geschreven kan worden als de som van m onafhankelijke, gelijk verdeelde toevalsveranderlijken waarbij het maximum van de toevalsveranderlijken naar 0 gaat voor $m \to \infty$, de normale verdeling is [57]. Vermits Vgl. (2.8) geldig is voor ieder tijdstap t is de gezochte distributie van X_t aldus de normale verdeling $\mathcal{N}(0, t \sigma_m^2)$. Hierbij duidt t op het tijdsverschil tussen de startpositie X_0 en de positie waarop gefocused wordt, zijnde X_t . De startpositie kan in feite de positie van de Brownse beweging zijn op eender welke tijdstap s < t. Hierbij geldt dan evenwel dat de gezochte verdeling van X_t gelijk is aan $\mathcal{N}(0, (t-s) \sigma_m^2)$.

Een standaard Brownse beweging X_t kan nu gedefinieerd worden als een stochastisch proces waarvoor geldt dat:

- $X_0 = 0;$
- Voor alle s en t, met s < t, geldt dat $X_t X_s$ onafhankelijk is van X_0, X_1, \ldots, X_s ;
- Voor alle s en t, met s < t, geldt dat $(X_t X_s) \sim \mathcal{N}(0, (t s)\sigma_m^2);$
- $f: t \mapsto y = X_t$ is een continue functie van t.

Bij de standaard Brownse beweging is σ_m^2 , zijnde de Brownse mobiliteitsfactor, gelijk aan 1, waardoor de verdeling zich herleidt tot $\mathcal{N}(0,t)$. Gebruik makende van de probabiliteitsdichtheidsfunctie (PDF) van de normale verdeling $\mathcal{N}(\mu, \sigma^2) = \frac{1}{\sqrt{2\pi t \sigma^2}} \exp\left(\frac{-(x-\mu)^2}{2\sigma^2}\right)$ kan de distributie X_t opgesteld worden [17]. Immers, indien $X_t - X_s \sim \mathcal{N}(0, (t-s)\sigma_m^2)$ geldt er dat $X_t \sim \mathcal{N}(0, t\sigma_m^2)$:

$$X_t \sim \mathcal{N}(0, t\sigma_m^2) = \frac{1}{\sqrt{2\pi t \sigma_m^2}} \exp\left(\frac{-(x-\mu)^2}{2t\sigma_m^2}\right)$$
(2.9)

Deze functie geeft aldus de probabiliteitsdichtheid dat het dier zich op tijdstip t bevindt op locatie x, gegeven dat het op tijdstip t = 0 startte op X = 0 [13]. Uit deze vergelijking kunnen enkele conclusies getrokken worden die stroken met onze intuïtieve verwachtingen. Vooreerst geldt dat bij een groter wordende afwijking van de verwachtingswaarde X_0 de probabiliteitsdichtheid het dier aan te treffen kleiner wordt. Er geldt immers dat bij een volledig willekeurige beweging het dier constant rond zijn startpositie fluctueert. Tevens is de variantie afhankelijk van de tijd t en de Brownse mobiliteitsfactor σ_m^2 . Hierbij impliceert een grotere tijd een grotere variantie. Dit kan verklaard worden daar een grotere tijdsspanne het dier in staat stelt verder weg te migreren van z'n startpositie. Tenslotte brengt een grotere σ_m^2 een grotere variantie met zich mee. Deze Brownse mobiliteitsfactor is een parameter die proportioneel is met de bewegingssnelheid van het dier. Een grote waarde voor σ_m^2 betekent dat het dier zich snel kan verplaatsen en aldus in staat is om verder van de verwachtingswaarde te migreren en vice versa.

Concreet zal de kansverdeling bepaald door Vgl. (2.9) bij het toenemen van t of σ_m^2 afgevlakt worden. Dit wordt grafisch geïllustreerd door Vgl. (2.9) te plotten voor verschillende waarden t en σ_m^2 (Figuur 2.5).



Figuur 2.5: De verdeling van een ééndimensionale, standaard Brownse beweging waarbij t en σ_m^2 verschillende waarden aannemen. Algemeen geldt dat de verdeling proportioneel met de grootte van de variantie afvlakt.

Nu kan, net zoals in het geval van de simple random walk, de definitie aangepast worden waardoor verschillende variëteiten van de standaard Brownse beweging verkregen worden [45]. Zo kan men de startpositie X_0 opnieuw om het even welke waarde laten aannemen of kan de variantie gewijzigd worden via de parameters t en σ_m^2 . Dit laatste komt de facto neer op het veranderen van de stapgrootte bij de random walk. Finaal kan de Brownse beweging ook naar meerdere dimensies uitgebreid worden [45]. De PDF van een standaard tweedimensionale Brownse beweging ziet er als volgt uit [13]:

$$\mathcal{N}(\mathbf{x},\mu,t\,\sigma_m^2\,I_2) = \frac{1}{2\pi t \sigma_m^2} \exp\left(\frac{1}{2\,t\,\sigma_m^2}(\mathbf{x}-\mu)'(\mathbf{x}-\mu)\right) \tag{2.10}$$

Hierbij is er geen correlatie tussen de orthogonale bewegingsrichtingen x en y. Indien dit wel het geval zou zijn, zou een beweging in de ene richting een invloed hebben op de beweging in de andere richting en vice versa. De Brownse beweging zou in dat geval een zekere drift vertonen en naar een bepaalde richting convergeren. Figuur 2.6 geeft de probabiliteitsdichtheid dat het dier wordt aantreffen na 5 tijdstappen weer voor een dier dat initieel aanwezig was op het punt (0,0) en waarvoor de Brownse mobiliteitsfactor 0.1 bedroeg.



Figuur 2.6: De verdeling van een tweedimensionale Brownse beweging na 5 tijdstappen, met $X_0 = (0,0)$ en $\sigma_m^2 = 0.1$. De verticale as staat voor de probabiliteitsdichtheid.

Merk ook op dat in Vgl. (2.10) met vectoren gewerkt wordt, welke in het tweedimensionale geval telkens een coördinatenpaar voorstellen. I_2 tenslotte is de tweedimensionale identiteitsmatrix. De variantie $\sigma_m^2 I_2$ van een tweedimensionale Brownse beweging is met andere woorden in beide orthogonale richtingen even groot, namelijk $t\sigma_m^2$. De niet-diagonaalelementen zijn gelijk aan nul. Dit impliceert dat, zoals reeds aangehaald, de beweging volgens de *x*-as niet afhankelijk is van deze volgens de *y*-as en vice versa [13].

2.3 Brownse brug

De centrale probleemstelling met betrekking tot de analyse van migratiegegevens luidt als volgt: gegeven een dier dat zich tijdens een tijdsinterval [0, T] verplaatst van locatie A naar locatie B, is het mogelijk de weg hiertussen te reconstrueren? Het meest voor de hand liggende antwoord bleek de kortste weg tussen beide locaties te zijn (verbonden scatterplot), maar hier werden reeds enkele kanttekeningen bij geplaatst (Sectie 2.1.6). Bij een dergelijke plot wordt er namelijk noch met de tussen twee waarnemingen verstreken tijd, noch met de mobiliteit van het dier rekening gehouden. Bijgevolg kan de betrouwbaarheid van het pad niet gegarandeerd worden, zeker niet wanneer de tijdspanne tussen twee observaties groot is [13]. Om de recente technologische ontwikkelingen, zijnde GPS-telemetrie, ten volle te benutten, werd gezocht naar modellen die een meer betrouwbare inschatting van het tussen twee observaties gevolgde pad mogelijk maken. Op basis van dit migratiepatroon kunnen dan ecologische conclusies getrokken worden. Bullard bewees reeds in 1991 de doeltreffendheid van het BBMM [13]. In Sectie 2.2.3 de werd Brownse beweging gedefinieerd als een stochastisch proces dat willekeurige continue beweging modelleert, na vastlegging van het startpunt $X_0 = 0$. Men zegt dat de Brownse beweging enkel door het startpunt wordt geconditioneerd, terwijl start- en eindpunt als condities gelden bij Brownse bruggen.

Er kan een opsplitsing gemaakt worden tussen een een-, twee- en driedimensionale brug. Deze laatste zal hier niet behandeld worden, hoewel het voor bepaalde diersoorten een extra verfijning kan betekenen. Hierbij wordt voornamelijk gerefereerd naar vogels en zeedieren, gezien de migratie zich in deze gevallen meer uitgesproken in een driedimensionale omgeving afspeelt. Hoogte (vogels) en diepte (zeedieren) zal immers ook een rol spelen.

Vooreerst zal de ééndimensionale Brownse brug besproken worden, waarna de tweedimensionale zal toegelicht worden. Finaal wordt het BBMM aangewend om uitgaande van een reële dataset met observaties een PDF te bekomen die de kans weergeeft dat het dier op een bepaalde positie aangetroffen wordt. Hierbij wordt volledig gebaseerd op het werk van Bullard [13].

2.3.1 De ééndimensionale Brownse brug

Stel dat een dier zich enkel op een lijn kan voortbewegen. Op het tijdstip t = 0 bevindt het zich op x = 0, en op tijdstip t = T op x = b, zodat $x_0 = 0$ en $x_T = b$. Gedurende het tijdsinterval]0, T[is er geen informatie beschikbaar omtrent de positie van het dier, waardoor een exacte plaatsbepaling tijdens]0, T[dan ook onmogelijk is. Het is echter wel mogelijk om de PDF voor het betreffende tijdsinterval op te stellen, indien een willekeurige beweging tussen t = 0 en t = T wordt verondersteld. Aangezien elke informatie tussen tijdstip t = 0 en t = T ontbreekt, is dit een acceptabele veronderstelling [13].

De PDF die gezocht wordt, is een door $x_T = b$ geconditioneerde PDF:

$$f(x_t \mid x_T = b) \tag{2.11}$$

Deze ééndimensionale PDF bepaalt de kans dat het dier zich op tijdstip t op positie x bevindt, gegeven het start- en eindpunt. Nu kan het proces tijdens het interval [0, T] opgesplitst worden in het deelproces gedurende [0, t] en het deelproces gedurende [t, T]. Volgens de Markov eigenschap (Vgl. (2.7)) mogen beide processen als onafhankelijk beschouwd worden. Hiervan gebruik makend én steunend op de definitie van conditionele probabiliteit verkrijgen we [77]:

$$f(x_t \mid x_T = b) = \frac{f(x_t)f(x_T = b \mid x_t)}{f(x_T = b)}$$
(2.12)

Aangezien $x_t \sim \mathcal{N}(0, t\sigma_m^2)$ én de Markov eigenschap opnieuw kan toegepast worden, kunnen de PDF's bepaald worden:

$$f(x_t \mid x_T = b) = \frac{\mathcal{N}(x, 0, t\sigma_m^2)\mathcal{N}(b - x_t, 0, (T - t)\sigma_m^2)}{\mathcal{N}(b, 0, T\sigma_m^2)}$$
(2.13)

Hierbij werd de verdeling van de conditionele PDF $f(x_T = b \mid x_t)$ bekomen door te steunen op de lineaire transformatie van normale verdelingen; d.i. $\mathcal{N}(b, x_t, (T - t)\sigma_m^2) = \mathcal{N}(b - x_t, 0, (T - t)\sigma_m^2)$. Dit is niets anders dan de normale verdeling met een term x_t verschuiven [17]. Gegeven de densiteitsfuncties in Sectie 2.2.3, kan Vgl. (2.13) na het invullen van de PDF's en het uitrekenen van het product vereenvoudigd worden tot:

$$(x_t \mid x_T = b) \sim \mathcal{N}\left(\frac{t}{T}b, \frac{t(T-t)}{T}\sigma_m^2\right)$$
(2.14)

Het verloop van deze PDF kan intuïtief bevestigd worden. Het gemiddelde glijdt proportioneel met de tijd lineair van 0 naar b. Tevens is de variantie tijdsafhankelijk. Deze is 0 wanneer t = 0 en t = T, wat logisch is aangezien op deze tijdstippen de exacte positie gekend is, terwijl de maximale variantie bereikt wordt op $t = \frac{T}{2}$. Dit kan verklaard worden vermits we ons dan in tijd het verst bevinden van de gekende posities. Opnieuw is de variantie van de normale verdeling afhankelijk van de Brownse mobiliteitsfactor, σ_m . Zoals reeds vermeld in Sectie 2.2.3 incorporeert deze term de mobiliteit van het dier in kwestie.

Vgl. (2.14) geeft op ieder tijdstip $t \in [0, T]$ de probabiliteitsdichtheid dat het dier kan worden aangetroffen. Met ieder tijdstip gaat aldus een afzonderlijke PDF gepaard. Dit is praktisch gezien echter weinig gebruiksvriendelijk, vermits de klemtoon op de tijd in plaats van de locatie ligt. Eigenlijk dient er gezocht te worden naar een functie die voor een locatie x de probabiliteitsdichtheid geeft dat het dier er gedurende [0, T] kan aangetroffen worden, gegeven zijn start- en eindpositie. Deze beoogde functie kan eenvoudig afgeleid worden door:

$$f(x) = \frac{1}{T} \int_0^T \mathcal{N}\left(x, \frac{t}{T}b, \frac{t(T-t)}{T}\sigma_m^2\right) dt$$
(2.15)

Deze functie, de ééndimensionale Brownse brug genoemd, sommeert in feite voor een bepaalde locatie x iedere probabiliteitsdichtheid overeenstemmend met een t binnen het interval [0, T] en herschaalt dit door het resultaat te delen door T. Op die manier wordt voor iedere willekeurige locatie x een tijdsgemiddelde probabiliteitsdichtheid op voorkomen van het dier berekend.

2.3.2 De tweedimensionale Brownse brug

De afleiding van het tweedimensionale BBMM is volledig analoog aan zijn ééndimensionale tegenhanger. In tegenstelling tot deze laatste kan het dier zich nu echter in twee dimensies voortbewegen.

Stel dat een dier zich op t = 0 bevond op de locatie $\mathbf{0} = (0, 0)'$, en op tijdstip t op de locatie $\mathbf{b} = (b_1, b_2)'$. Opnieuw is er geen informatie beschikbaar omtrent de positie tijdens het interval]0, T[, waardoor de in het ééndimensionale geval gemaakte veronderstelling van willekeurige beweging

gerechtvaardigd kan worden. De beoogde dichtheidsfunctie is nu de volgende:

$$f(\mathbf{x_t} \mid \mathbf{x_T} = \mathbf{b}) \tag{2.16}$$

Deze PDF kan nu volgens dezelfde werkwijze als diegene leidend tot Vgl. (2.13) geschreven worden als:

$$(\mathbf{x_t} \mid \mathbf{x_T} = \mathbf{b}) \sim \mathcal{N}\left(\frac{t}{T}\mathbf{b}, \frac{t(T-t)}{T}\sigma_m^2 I_2\right)$$
 (2.17)

Net als in het geval van de ééndimensionale verdeling glijdt het gemiddelde proportioneel met de tijd naar het eindpunt b. De variantie is op de tijdstippen t = 0 en t = T gelijk aan nul, en wordt maximaal als $t = \frac{T}{2}$.

Om andermaal de tijdsgemiddelde probabiliteitsdichtheid op voorkomen van iedere locatie x te berekenen, dient een sommering zoals in Vgl. (2.15) uitgevoerd te worden, hetgeen voor het tweedimensionale geval leidt tot:

$$f(\mathbf{x}) = \frac{1}{T} \int_0^T \mathcal{N}\left(\mathbf{x}, \frac{t}{T}\mathbf{b}, \frac{t(T-t)}{T} \sigma_m^2 I_2\right) \mathrm{d}t$$
(2.18)

Deze functie, de tweedimensionale Brownse brug, geeft voor iedere x de probabiliteitsdichtheid dat het dier is gepasseerd gedurende het interval [0, T], wat grafisch wordt weergegeven in Figuur 2.7. Tevens kan deze probabiliteitsdichtheid berekend worden voor een regio A. De uitkomst hiervan dient geïnterpreteerd te worden als de gemiddelde tijdsfractie van [0, T] die het dier in A doorbracht.



Figuur 2.7: De twee-dimensionale Brownse brug waarbij $\mathbf{x_0} = (1, 1)'$ en $\mathbf{x_1} = (2, 2)'$. De verticale as staat voor de probabiliteitsdichtheid.

De intuïtieve interpretatie van Vgl. (2.17) wordt in Figuur 2.7 grafisch bevestigd. Vooreerst is er geen enkele onzekerheid op de start- en eindpositie, aangezien dit de opgemeten locaties zijn. Dit resulteert in twee pieken met een zeer hoge probabiliteitsdichtheid. Verder is de probabiliteitsdichtheid om een dier aan te treffen het grootst langsheen de rechte lijn die de waargenomen posities verbindt. Daarbuiten daalt deze snel tot quasi nul. De snelheid van deze afname hangt samen met de lengte van het tijdsinterval en de Brownse mobiliteitsfactor. Zoals reeds in Figuur 2.5 werd getoond, zij het evenwel voor het ééndimensionale geval, resulteert een grotere duur tussen opeenvolgende waarnemingen en/of een grotere mobiliteitsfacor in een afvlakking van de distributie, wat betekent dat de onzekerheid op de plaatsbepaling toeneemt.

Naar (ecologische) interpretatie van de Brownse brug toe, is het feit dat er op de plaatsen van de observaties pieken aanwezig zijn in de dichtheidsfunctie, een ongewenst neveneffect. Wanneer het model door meerdere observaties geconditioneerd wordt (Sectie 2.3.3), verkrijgt men op die manier een densiteitsfunctie waarbij op iedere plaats van een observatie een piek ontstaat. Dit hiaat kan voorkomen worden door iedere observatie te koppelen aan een PDF, wat bovendien fysisch aannemelijker is aangezien zowat alle technische apparatuur, waaronder ook het GPS, systematische meetfouten opleveren. Deze meetfouten lopen voor de meest courante apparatuur snel op tot ettelijke meters [70, 32]. Het is gebruikelijk om GPS-waarnemingen te associëren met een bivariate normale verdeling, waarbij er geen correlatie aanwezig is tussen beide orthogonale richtingen. Stel bijvoorbeeld dat de locaties op tijdstip t = 0 en t = T bepaald worden door volgende normale distributies:

$$\mathbf{x}_0 \sim \mathcal{N}(\mathbf{0}, \sigma_1^2 I_2), \tag{2.19}$$
$$\mathbf{x}_T \sim \mathcal{N}(\mathbf{b}, \sigma_1^2 I_2)$$

Door het incorporeren van een extra onzekerheidsfactor, σ_1^2 , blijft de totale variantie op iedere locatie verschillend van 0. Wordt deze onzekerheid nu opgenomen in de reeds opgestelde tweedimensionale Brownse brug, dan verkrijgen we:

$$f(\mathbf{x}) = \frac{1}{T} \int_0^T \mathcal{N}\left(\mathbf{x}, \frac{t}{T} \mathbf{b}, \left(\frac{t(T-t)}{T} \sigma_m^2 + \frac{(T-t)^2 + t^2}{T^2} \sigma_1^2\right) I_2\right) \mathrm{d}t$$
(2.20)

Deze "afgevlakte" Brownse brug geeft een PDF zonder de ongewenste pieken, en kent aldus een meer golvend karakter. De pieken op de plaats van de waarnemingen dalen proportioneel met een stijgende σ_1^2 :



Figuur 2.8: De tweedimensionale Brownse brug met $\mathbf{x_0} = (1, 1)'$ en $\mathbf{x_1} = (2, 2)'$ die bekomen werd na toepassing van Vgl. (2.20). De verticale as stelt de probabiliteitsdichtheid voor.

Een volledig analoge afleiding kan gemaakt worden in de ééndimensionale ruimte, wat leidt tot Vgl. (2.21):

$$f(x) = \frac{1}{T} \int_0^T \mathcal{N}\left(x, \frac{t}{T} b, \left(\frac{t(T-t)}{T} \sigma_m^2 + \frac{(T-t)^2 + t^2}{T^2} \sigma_1^2\right)\right) dt$$
(2.21)

2.3.3 Het BBMM

In Sectie 2.3.2 werd de tweedimensionale Brownse brug afgeleid, gegeven start- en eindpositie én rekening houdend met een onzekerheidsfactor op de metingen. De uitbreiding naar een volledige dataset, wat resulteert in het BBMM, kan nu gemaakt worden door elk opeenvolgend paar observaties te beschouwen. In tegenstelling tot de eerder opgestelde bruggen, waarbij de totale probabiliteitsdichtheid herschaald werd aan de hand van de lengte van het tijdsinterval [0, T], dient hier herschaald te worden op T_{tot} , zijnde de tijd die verstrijkt tussen de eerste en laatste waarneming. Ook moet de lengte van het tijdsinterval tussen ieder paar opeenvolgende observaties in rekening genomen worden, gezien dit de variantie van het genomen pad bepaalt. Het ligt aldus voor de hand de totale probabiliteitsdichtheid horende bij een paar opeenvolgende waarnemingen te wegen met een factor $\frac{T_i}{T_{tot}}$, waarbij $T_i = t_{i+1} - t_i$. Stellen we de observatie op t_i voor als $Z_i = (x_i, y_i)'$, dan wordt het BBMM:

$$\sum_{i=1}^{n-1} \frac{1}{T_{tot}} \int_0^{T_i} \mathcal{N}\left(\mathbf{x}, Z_i + \frac{t}{T_i} (Z_{i+1} - Z_i), \left(\frac{t(T_i - t)}{T_i} \sigma_m^2 + \frac{(T_i - t)^2 + t^2}{T_i^2} \sigma_1^2\right) I_2\right) \mathrm{d}t. \quad (2.22)$$

Vgl. (2.22) geeft de probabiliteit dat het dier zich gedurende het interval $[t_1, t_n]$ bevond op locatie x, gegeven alle waarnemingen. Dit kan tevens geïnterpreteerd worden als de fractie van T_{tot} die op locatie x werd doorgebracht.

2.3.4 Brownse mobiliteitsfactor

Wanneer met behulp van Vgl. (2.22) de kans wordt berekend dat een bepaald dier voorkomt op een locatie x, dan hangt deze af van verschillende parameters. De factor $\frac{T_i}{T_{\text{tot}}}$ is het gewicht dat aan ieder paar opeenvolgende observaties gegeven wordt, terwijl σ_1 staat voor de onzekerheid op de waarnemingen en σ_m voor de Brownse mobiliteitsfactor.

De factor $\frac{T_i}{T_{tot}}$ wordt bepaald door de temporele resolutie en de lengte van het totale tijdsinterval waarover de observaties gedaan werden, terwijl σ_1^2 veelal wordt vastgelegd door de apparatuur waarmee de observaties werden gemaakt. Enkel de Brownse mobiliteitsfactor is een onbekende die niet rechtstreeks uit de gegevens kan afgeleid worden. Aangezien de potentiële mobiliteit een dierspecifieke eigenschap is, kan in de eerste plaats biologische kennis omtrent het betreffend dier een helpende hand bieden bij het schatten van deze parameter. Het is echter ook mogelijk om op basis van de observaties een empirische inschatting van σ_m te maken. Hiertoe wordt verondersteld dat ieder willekeurig paar observaties verbonden wordt door een Brownse brug [63].
Vooreerst worden de even observaties, zijnde de observaties op de tijdstippen t_2 , t_4 , t_6 enzovoort, genegeerd en worden enkel de oneven observaties beschouwd. Voor de eenvoud wordt verondersteld dat de dataset is opgebouwd uit een even aantal, n, observaties. De even observaties kunnen nu beschouwd worden als een onafhankelijke dataset waarbij, de veronderstelling dat elk willekeurig paar observaties verbonden kan worden door een Brownse brug in acht nemend, de locatie op het even tijdstip t_i , \mathbf{x}_i , normaal verdeeld is volgens $\mathcal{D} \sim \mathcal{N}(\mu_i, \sigma_i^2 I_2)$. Hierbij is $\mu_i = \mathbf{x}_{i-1} + \frac{t_i - t_{i-1}}{T_i} (\mathbf{x}_{i-1} - \mathbf{x}_{i+1})$ en $\sigma_i^2 = \frac{(t_i - t_{i-1})(T_i - (t_i - t_{i-1}))}{T_i} \sigma_m^2 + \frac{(T_i - (t_i - t_{i-1}))^2 + (t_i - t_{i-1})^2}{T_i^2} \sigma_1^2$. Op die manier wordt de probabiliteitsdichtheid op voorkomen op locatie \mathbf{x}_i bepaald op basis van de Brownse brug tussen de voorgaande en de daaropvolgende observatie, respectievelijk \mathbf{x}_{i-1} en \mathbf{x}_{i+1} . Nu kan de volgende kansfunctie worden opgesteld [63]:

$$L(\sigma_m^2) = \prod_{i=2}^n \mathcal{N}\left(\mathbf{x}_i, \mu_i, \sigma_i^2 I_2\right).$$
(2.23)

Met andere woorden, hoe groter de functiewaarde voor een bepaalde σ_m^2 , hoe groter de globale kans op voorkomen op de oneven observaties, berekend door het BBMM toe te passen op ieder opeenvolgend paar even observaties. De beste schatting voor σ_m^2 is die waarde waarvoor de functie L zijn maximum bereikt.

3

Bestudeerde diersoorten

3.1 Muildierhert (Odocoileus hemionus)

3.1.1 Beschrijving

Het muildierhert kan opgesplitst worden in twee groepen: de groep van de muildierherten, die de ondersoorten *Odocoileus hemionus hemionus*, *Odocoileus hemionus californicus*, *Odocoileus hemionus fuliginatus*, *Odocoileus hemionus peninsulae* en *Odocoileus hemionus eremicus* bevat, en de groep van de zwartstaartherten, met de ondersoorten *Odocoileus hemionus columbianus* en *Odocoileus hemionus sitkensis*. Onderzoek van het mitochondriaal DNA wees uit dat er tussen deze twee groepen een duidelijk genetisch verschil bestaat, terwijl er tussen de ondersoorten van dezelfde groep slechts een lichte afwijking werd vastgesteld [21]. Het onderscheid tussen de verschillende ondersoorten zal in het verdere verloop van deze masterscriptie buiten beschouwing gelaten worden, en aldus zal er algemeen gesproken worden van "het muildierhert". De volledige taxonomische beschrijving van het muildierhert wordt weergegeven in Tabel 3.1.

Rijk	Animalia
Stam	Chordata
Klasse	Mammalia
Orde	Artiodactyla
Familie	Cervidae
Geslacht	Odocoileus
Species	hemionus

Tabel 3.1: De taxonomische beschrijving van het muildierhert (Odocoileus hemionus).

Het muildierhert is een middelgroot hert: mannetjes bereiken een gemiddelde lengte van 126 tot 168 cm en een schofthoogte van 84 tot 106 cm, terwijl de kleinere wijfjes 125 tot 156 cm lang worden en een schofthoogte van 80 tot 100 cm bereiken. Het gewicht varieert van 45 tot 150 kg en van 43 tot 75 kg, voor respectievelijk mannetjes en wijfjes. De vacht is bruin-grijs tot bruin en in sommige gevallen zelfs bruin-rood. Muildierherten hebben een witte keel, evenals een witte

staart die eindigt in een zwarte punt. Hoewel het kleurenpatroon doorgaans gelijkaardig is, kunnen variaties optreden. Zo hebben sommige exemplaren een dorsale lijn die eindigt in de zwarte punt [21]. (Figuur 3.1)



Figuur 3.1: Het muildierhert (Odocoileus hemionus) (Bron: Greg Lasley Nature Photography))

Het dieet van het muildierhert is afhankelijk van het seizoen, de leeftijd en het geslacht en behelst een grote variëteit aan planten. Zo werden 788 plantensoorten geïdentificeerd die op het menu stonden van het muildierhert [44]. Het grootste deel hiervan wordt ingenomen door jonge twijgen en kruidachtige vegetatie, maar ook eikels en vlezige vruchten worden niet geweerd [67]. Deze zijn echter niet het gehele jaar door voorhanden, maar hun beschikbaarheid is afhankelijk van het seizoenale weerspatroon, wat resulteert in een jaarlijkse seizoensgebonden stofwisseling. 's Zomers laat een groter en kwalitatief voedselaanbod een grotere opname toe ten bate van groei en vetopslag. 's Winters is het voedselaanbod zowel kwalitatief als kwantitatief veel lager, waardoor geteerd moet worden op de reserves die de voorafgaande zomer werden aangelegd [6]. Bepalend hiervoor is de nazomerse neerslag, die een vergroening van het landschap teweeg brengt en aldus het voedselaanbod in de late zomer en de herfst bepaalt. Een droge nazomer resulteert 's winters in een hogere mortaliteit.

Muildierherten zijn polygame dieren. De bronsttijd valt in de herfst, met een piek rond eind november. Gedurende deze periode tracht het dominante mannetje, veelal het mannetje met het grootste gewei, met zoveel mogelijk wijfjes van de roedel te paren [26, 43]. De hierop volgende dracht duurt gemiddeld 204 dagen. Finaal vindt de geboorte plaats tussen eind juni en begin juli, maar het exacte tijdstip is afhankelijk van omgevingsfactoren. Zo heeft men vastgesteld dat de geboorte later plaatsvindt naarmate de dieren hun leefomgeving hoger boven het zeeniveau gelegen is [59]. Het kroost bestaat uit één of twee kalveren, die na 5 tot 16 weken gespeend worden.

3.1.2 Populaties en huidige status

Het aantal muildierherten kende in het verleden een fluctuerend patroon, afhankelijk van de jachtregulering, de klimatologische omstandigheden en de kwaliteit van de geschikte habitats [28]. Hoewel cijfers veelal variëren van gebied tot gebied werd gedurende de laatste decennia echter een sterk dalende trend vastgesteld. Vele uiteenlopende oorzaken worden naar voor geschoven om dit te verklaren. Zo zorgt het wijzigende landgebruik en de toenemende infrastructuur ervoor dat steeds minder habitats geschikt zijn voor het muildierhert [63]. Ook de introductie van invasieve exotische plantensoorten, die voor het muildierhert moeilijk verteerbaar zijn, en de druk van de competitief sterkere elk (*Cervus canadensis*) kunnen een oorzaak zijn voor de dalende populatietrend. Tenslotte worden tevens de jacht, predatie en ziekte aangehaald als mogelijke verklarende factoren [28]. Het is moeilijk te zeggen welke nu de belangrijkste oorzaak is waaraan de dalende trend kan toegeschreven worden. Men is het er echter unaniem over eens dat de sterk uitbreidende infrastructuur en de toenemende fragmentering van het landschap een nefaste invloed hebben op de populatie [63].

De IUCN, de International Union for Conservation of Nature, tenslotte, catalogeert het muildierhert als "Least Concern".

3.1.3 Verspreidingsgebied en habitat

Het muildierhert komt enkel voor in Noord-Amerika. Grofweg strekt zijn verspreidingsgebied zich uit ten Westen van de honderdste meridiaan, en tussen 23 °en 60 °noorderbreedte (Figuur 3.2).



Figuur 3.2: Het verspreidingsgebied van het muildierhert. De verschilldende kleuren vertegenwoordigen de verschillende ondersoorten [21].

Muildierherten migreren jaarlijks tussen hun hooggelegen voortplantingsgebied en hun laaggelegen overwinteringsgebied om de extreme omstandigheden die de winter met zich meebrengt te vermijden en zich gedurende de zomer te kunnen voorzien van kwalitatief hoogstaand voedsel, om een succesvolle voortplanting te garanderen [8, 76]. De migratie gebeurt doorgaans langsheen traditionele routes die van moeder op jong worden doorgegeven [49].

Het muildierhert benut verschillende habitats, maar wordt typisch teruggevonden in open naaldbossen en jonge ecosystemen met een variëteit aan grassen en struiken. De omgeving waarin muildierherten te vinden zijn, hangt veelal af van het seizoen en de hierop afgestemde migratie tussen het voortplantingsgebied en de overwinteringsplaats [8]. In het voorjaar zoeken de herten zuid- en westwaarts gerichte hellingen op waar na de winterperiode een primaire vergroening is ontstaan. De zomer wordt doorgebracht in hoger gelegen alpiene weiden met een grassige tot struikige vegetatie en een natte ondergrond. In het najaar trekken de dieren terug naar de lager gelegen gebieden waar ze gedurende de lente vertoefden. Tenslotte wordt de winter doorgebracht in laaggelegen, oude sparrenbestanden, doorgaans bestaande uit douglasspar (*Pseudotsuga menziesii*). Deze bossen bieden genoeg bescherming, voedsel en warmte en beperken bovendien sneeuwaccumulatie op de bodem [8].

3.1.4 Studiegebied

De data die zullen worden gebruikt zijn afkomstig van 20 wijfjes uit de *Atlantic Rim Project Area* (*ARPA*), een gebied in het zuidwesten van de staat Wyoming, waar één van de grootste muidierhertenpopulaties wordt aangetroffen (zie zwarte stip op Figuur 3.2). Het gebied heeft een totale oppervlakte van 1093 km² en wordt gekenmerkt door een golvende topografie met pieken die variëren van 1920 tot 2530 m en droge valleien die voornamelijk gedomineerd worden door alsem (*Artemisia sp.*), *Sacrobatus vermiculatus*, Utahjeneverbes (*juniperus osteosperma*) en andere kruidachtige soorten. De populatie telt ongeveer 2000-3000 herten die 's winters twee verschillende gebieden, het *Wild Horse* gebied en het *Dad Winter* gebied, bevolken. De in deze masterscriptie gebruikte gegevens betreffen herten die overwinteren in het *Wild Horse* gebied [63]. De langste migratie die werd vastgesteld behelst de periode van 3 oktober tot 18 november 2009 en wordt weergegeven in Figuur 3.3.



Figuur 3.3: Weergave van de migratie van een wijfjesmuildierhert uit de in deze scriptie gebruikte dataset.

De *ARPA* is tevens een van 's werelds grootste aardgasbronnen. De toenemende infrastructuur leidt tot het omzetten van gebieden die eerder door het muildierhert bevolkt werden in een netwerk van pijpleidingen, toegangswegen en boorputten, en dit aan een aanzienlijk tempo. Zo werd in 2007 gestart met de aanleg van 2000 extra boorputten en 1609 km extra pijpleiding en toegangsweg [63].

3.2 Noordkaper (Eubalaena glacialis)

3.2.1 Beschrijving

De noordkaper (*Eubalaena glacialis*) is een walvis die samen met de zuidkaper (*Eubalaena australis*) en de grote oceaannoordkaper (*Eubalaena japonica*) deel uitmaakt van de familie van de echte walvissen. Door de sterke morfologische gelijkenissen tussen de soorten werd het onderscheid pas in 2000 aangetoond door vergelijking van het mitochondriaal DNA. Bovendien bleken de zuidkaper en de grote oceaannoordkaper meer met elkaar verwant te zijn dan de noordkaper [61]. De volledige taxonomische beschrijving wordt weergegeven in Tabel 3.2.

Rijk	Animalia
Stam	Chordata
Klasse	Mammalia
Orde	Cetacea (walvissen)
Onderorde	Mysticeti (Baleinwalvissen)
Familie	Balaenidae (Echte walvissen)
Geslacht	Eubalaena (Noordkapers)

Tabel 3.2: De taxonomische beschrijving van de noordkaper (Eubalaena glacialis).

De noordkaper is een grote walvis: de mannetjes bereiken een lengte van 14.9 tot 16.4 meter, terwijl de wijfjes 15.5 tot 18.3 meter lang worden. De robuuste kop neemt hiervan een kwart tot een derde in. Het gewicht kan oplopen tot 90 ton, maar ligt gewoonlijk ergens tussen 40 en 70 ton [14, 15]. De buikvinnen zijn spatelachtig en de staartvin is groot en diep gevorkt. Net zoals bij de andere leden van het geslacht *Eubalaena* is een rugvin afwezig. Doorgaans is de noordkaper zwart met enige witte, ventrale vlekken. Deze laatste kunnen echter uitzonderlijk prominent aanwezig zijn, wat resulteert in een gevlekt kleurenpatroon [14]. De bovenkaak bevat aan de linker- en rechterzijde telkens 200 tot 270 uit keratine bestaande baleinen van zo'n 2 tot 2.8 meter lang, waarmee kleine voedseldeeltjes uit het water worden gefilterd. Tenslotte zijn de zeepokken (*Sessilia*) op de kop van de walvis karakteristiek. Deze hechten zich tijdens hun larvale stadium vast op de kop van de walvis en bouwen vervolgens een kalkachtig omhulsel [14]. Op die manier ontstaan heuse kolonies zeepokken die iedere walvis een uniek patroon geven, waardoor elk dier visueel herkend kan worden (Figuur 3.4).



Figuur 3.4: De Noordkaper (Eubalaena glacialis) (Bron: Michigan Science Art)

Het voedsel van de noordkaper bestaat uit zoöplankton, waarbij copepoden van de orde *Calanoida* het meest gegeerd zijn. Ook krill, kleine copepoden en larven van zeepokken worden gegeten. Het is geweten dat noordkapers veelal opportunistisch te werk gaan, waarbij alles wat klein en traag genoeg is, én in voldoende mate aanwezig is, wordt verorberd [14].

Noordkapers zijn polygame dieren. De copulatie vindt 's winters plaats, tussen december en april. De daaropvolgende dracht neemt een jaar in beslag, waardoor de geboorte plaatsvindt in dezelfde periode. Het pasgeboren kalf is 4.5 tot 6 meter lang en weegt zo'n 910 kg [9]. Na een jaar wordt het gespeend.

3.2.2 Populaties en huidige status

De populatie van de noordkaper is door historische jacht zeer sterk gereduceerd. Noordkapers waren in het verleden namelijk het geliefkoosde doelwit van walvisvaarders. Het waren trage zwemmers, nagenoeg het gehele lichaam was interessant voor vleesverwerking en het dier bleek niet te zinken eenmaal het geharpoeneerd was [64]. Dit resulteerde in een intensieve jacht die er in het begin van de twintigste eeuw voor zorgde dat de populatie de uitsterving nabij was. De "Convention for the Regulation of Whaling" van 1931, die het verbood nog op noordkapers te jagen, betekende een eerste stap in de goede richting [16]. Bij de hierop volgende "International Convention for the Regulation of Whaling", die in 1946 plaatsvond, waren echter meer naties betrokken wat aldus resulteerde in een internationale bescherming van de noordkaper.

De huidige populatie wordt geschat op zo'n 300-350 exemplaren, waarvan het aantal seksueel actieve wijfjes op 70 exemplaren geraamd wordt. Sinds 1986 is de noordkaper door het IUCN opgenomen in de internationale lijst van bedreigde diersoorten [22].

3.2.3 Verspreidingsgebied en habitat

Het verspreidingsgebied van de noorkaper strekt zich uit over het noordelijk deel van de Atlantische Oceaan, meerbepaald tussen 23° en 71° noorderbreedte (Figuur 3.5).



Figuur 3.5: Het verspreidingsgebied van de noordkaper (Eubalaena glacialis) [22].

Jaarlijks migreert het dier tussen de noordelijke delen van z'n leefgebied, waar het gedurende het voorjaar, de zomer en het najaar verblijft, en z'n overwinteringsplaats, die zich situeert op een lagere breedteligging en waar ook het kalven plaatsvindt [54]. De noordelijke voedselgebieden bevinden zich voornamelijk in de ondiepe wateren nabij de kust, in de zogenaamde continentale shelf, waar de concentratie aan zoöplankton van voor- tot najaar constant hoog is [38]. Omdat ze erg dicht tegen de kust kunnen foerageren, komen noordkapers vaak in aanvaring met schepen en visnetten. Dit vormt, na het stopzetten van de jacht, nog steeds de grootste bedreiging voor de populatie [39]. De zuidelijkere leefgebieden bestaan hoofdzakelijk uit ondiepe kustgebieden en baaien. Noordkapers hebben een voorkeur voor gebieden met een diepte van 13-19 meter en een temperatuur van 13-16°C [36].

In het verleden kon de globale populatie opgedeeld worden in een Westelijke en een Oostelijke stock. De Westelijke noordkapers kalven 's winters voor de kust van Florida en Georgia en brengen de rest van het jaar door in noordelijke streken, zoals de Golf van Maine, de Baai van Fundy en de Schotse Plaat. Sporadisch worden zelfs exemplaren gesignaleerd ter hoogte van de kusten van Groenland, Ijsland en Noorwegen. Het Oostelijk deel van de populatie blijkt heden ten dage nagenoeg volledig uitgestorven. Zo zijn er tussen 1960 en 1999 slechts acht bevestigde waarnemingen van noordkapers in het Oostelijk deel van hun verspreidingsgebied [3]. Bovendien is het niet zeker of deze dieren daadwerkelijk deel uitmaken van de Oostelijke populatie.

3.2.4 Studiegebied

De gebruikte data zijn afkomstig van een wijfje dat bij de aanvang van de datacaptering (24 januari 1996) 9 jaar oud was. Toen de walvis voor het eerst opgemerkt werd, zo'n 30 km ten noordoosten van Jacksonville (Florida), sleepte het een lange vislijn en verschillende boeien met zich mee. Gezien de kritieke toestand van de populatie (Sectie 3.2.2) werd niet alleen beslist het dier te bevrijden, maar het ook nog eens te voorzien van een transmitter om de migratie vast te leggen.

De positie van de walvis kon van 9 februari tot 4 juli opgevolgd worden, waardoor de migratie van het overwinteringsgebied naar het zomergebied in kaart kon gebracht worden (Figuur 3.6).



Figuur 3.6: Weergave van de in deze scriptie gebruikte dataset voor de migratie van de noordkaper.

Het studiegebied bevindt zich aldus in het westelijk deel van de Noord-Atlantische oceaan. Het gematigde klimaat wordt er voornamelijk bepaald door de dominante westenwinden, die op hun beurt aanleiding geven tot de Golfstroom. Deze oppervlaktestroom vervoert warm water in noord-oostelijke richting [33].

4

Implementatie van de Brownse beweging en brug

In dit hoofdstuk worden de theoretische vergelijkingen uit Secties 2.2 en 2.3 omtrent de random walk, de Brownse beweging en de Brownse brug omgezet in een code die wordt geïnterpreteerd door de wiskundige software *Wolfram Mathematica 8.0* (Wolfram Research Inc., Champaign, USA). Op die manier kan een continue willekeurige beweging en de PDF van de probabiliteitsdichtheid op voorkomen gevisualiseerd worden. Finaal zal deze code toegepast worden op de spatio-temporele gegevens van het muildierhert en de noordkaper.

Analoog aan Secties 2.2 en 2.3 zal ook hier eerst de random walk besproken worden, waarna de Brownse beweging en ten slotte de Brownse brug aan bod komen. Zowel bij de Brownse beweging als bij de Brownse brug zal enkel het tweedimensionale geval behandeld worden.

4.1 Random walk

4.1.1 Eéndimensionaal

Een realisatie van een ééndimensionale random walk kan verkregen worden met Algoritme 1. Algoritme 1: De pseudocode van een realisatie van een ééndimensionale random walk

```
 \begin{array}{l} x_0 \ \{ \text{het startpunt van de random walk} \}; \\ \Delta x \ \{ \text{de stapgrootte} \}; \\ n \ \{ \text{het aantal tijdstappen} \}; \\ \text{initialiseer } data \ \text{als een } n + 1 \text{-vector waarbij } data(1) = x_0 \ \{ \text{deze vector bevat de posities van het deeltje dat de random walk uitvoert} \}; \\ \text{for } i \leftarrow 1 \ \text{to } n \ \text{do} \\ \ \left\{ \text{deze for-lus doorloopt ieder element van de vector } data \ \text{en schrijft} \\ \ \text{telkens de positie van het deeltje weg} \}; \\ \text{if } rand(0,1) < \frac{1}{2} \ \text{then} \\ \ \left| \begin{array}{c} x \leftarrow x + \Delta x \ \{ \text{beweging naar rechts} \}; \\ \text{else} \\ \ \left| \begin{array}{c} x \leftarrow x - \Delta x \ \{ \text{beweging naar links} \}; \\ \text{end} \\ data(i+1) \leftarrow (x) \ \{ \text{de positie } x \ \text{wordt weggeschreven} \}; \end{array} \right. \\ \end{array}
```

Figuur 4.1 toont het histogram van de gemiddelde positie na 50 tijdstappen voor 10000 random walks, alsook één realisatie bekomen met Algoritme 1, waarbij $x_0 = 0$ en $\Delta x = 1$. Het histogram onderbouwt hetgeen reeds door Vgl. (2.5) gesteld werd, namelijk dat de gemiddelde positie op een bepaalde tijdstap n van een simple random walk in theorie altijd gelijk is aan het startpunt. De variantie van de posities op tijdstap 50 bedraagt 50.252, wat reeds een benadering is van de theoretische variantie n = 50 (Vgl. (2.6)).





(a) Het histogram der gemiddelde positie na 50 tijdstappen van 10000 random walks.

(b) Een realisatie van een random walk die bekomen werd met Algoritme 1

Figuur 4.1: Het experiment waarbij de positie na 50 tijdstappen van 10000 ééndimensionale random walks, bekomen volgens Algoritme 1, geanalyseerd werd. x_0 en Δx werden hierbij respectievelijk gelijkgesteld aan 0 en 1.

4.1.2 Tweedimensionaal

Een realisatie van een tweedimensionale random walk kan via verschillende codes verkregen worden. In deze masterscriptie werd geopteerd voor de code uit Algoritme 2.

Algoritme 2: De pseudocode van een realisatie van een tweedimensionale Random Walk

```
 \begin{array}{l} \mathbf{x_0} \{ \text{het startpunt van de random walk} \}; \\ \Delta x \{ \text{de stapgrootte} \}; \\ n \{ \text{het aantal stappen} \}; \\ \text{initialiseer } data \ \text{als een } n+1 \times 2 \text{-matrix waarbij} \ data(1) = \mathbf{x_0} \{ \text{deze matrix bevat de posities van het deeltje dat de random walk uitvoert} \}; \\ \text{for } i \leftarrow 1 \ \text{to} \ n \ \text{do} \\ & r \leftarrow rand(0, 2\pi) \{ \text{r is een willekeurig getal tussen 0 en } 2\pi \ \text{en stelt} \\ & \text{aldus een willekeurige hoek voor} \}; \\ & x \leftarrow data(i, 1) + \Delta x \cos(r); \\ & y \leftarrow data(i, 2) + \Delta x \sin(r); \\ & data(i+1) \leftarrow (x,y) \{ \text{de } x \text{- en } y \text{-coördinaat van de positie worden } \\ & \text{weggeschreven} \}; \end{array}
```

In Figuur 4.2 wordt het histogram van de gemiddelde positie na 50 tijdstappen van 10000 random walks weergegeven, alsook een realisatie bekomen met Algoritme 2, waarbij $\mathbf{x}_0 = (0,0)$ en $\Delta x = 1$. Evenals het ééndimensionale geval kan in het tweedimensionale geval aangetoond worden dat de gemiddelde positie na n tijdstappen altijd gelijk is aan het startpunt.





(a) Het histogram der gemiddelde positie na 50 tijdstappen van 10000 random walks.

(b) Een realisatie van een random walk die bekomen werd met Algoritme 2. De start- en eindpositie worden beiden door een zwarte stip aangeduid.

Figuur 4.2: Het experiment waarbij de positie na 50 tijdstappen van 10000 tweedimensionale random walks, bekomen volgens Algoritme 2, geanalyseerd werd. x_0 en Δx werden hierbij respectievelijk gelijkgesteld aan 0 en 1.

4.2 Brownse beweging

Zoals reeds aangehaald in Sectie 2.2.3 is Brownse beweging de continue tegenhanger van de random walk. Merk op dat het continu zijn van Brownse beweging wordt benaderd door voor de tijdstap Δt een zeer lage waarde te kiezen.

Algoritme 3: De pseudocode van een realisatie van tweedimensionale Brownse beweging.

$$\begin{split} &\mathbf{x_0} \text{ \{het startpunt van de Brownse beweging\};} \\ &\sigma_m^2 \text{ \{de Brownse mobiliteitsfactor\};} \\ &T \text{ \{de tijd waarover de Brownse beweging loopt\};} \\ &n \text{ \{het aantal stappen om het tijdsinterval T te doorlopen, zodat de tijdsstap $\Delta t = \frac{T}{n}$;} \\ &\text{initialiseer data als een $n + 1 \times 2$-matrix waarbij } data(1) = \mathbf{x_0} \text{ \{deze matrix bevat de posities van het deeltje dat de Brownse beweging uitvoert}$;} \\ &\text{for $i \leftarrow 1$ to n do $ \\ & \Delta_{(x,y)} \leftarrow rand (\mathcal{N}(0, \Delta t \sigma_m^2 I))$ {I$ is hierbij de tweedimensionale identiteitsmatrix. Er wordt aldus een willekeurige vector geselecteerd uit de bivariate normale distributie met gemiddelde 0 en variantie $\Delta t \sigma_m^2$ in beide orthogonale richtingen}; \\ & data(i+1) \leftarrow data(i) + \Delta_{(x,y)}$ {de x- en y-coördinaat van de positie op tijdstap $i+1$ worden weggeschreven}; \\ &\text{end} \end{split}$$

Een realisatie van een tweedimensionale Brownse beweging verkregen met Algoritme 3 wordt weergegeven in Figuur 4.3. Hierbij was $\mathbf{x_0} = 0$, $\sigma_m^2 = 3$, T = 10 en n = 1000.



Figuur 4.3: Een realisatie van een tweedimensionale Brownse beweging verkregen met Algoritme 3. Het start- en eindpunt zijn beiden als zwarte stippen aangeduid.

De PDF van de positie van het deeltje na een bepaalde tijd T wordt nu bekomen door Vgl. (2.6) te integreren over het betreffende tijdsinterval, zoals in Sectie 2.3.1 reeds voor de Brownse brug bewerkstelligd werd. Dit leidt tot Vgl. (4.1):

$$f(\mathbf{x}) = \frac{1}{T} \int_0^T \mathcal{N}\left(\mathbf{x}, \mathbf{x_0}, t \,\sigma_m^2\right) \mathrm{d}t \tag{4.1}$$

Algoritme 4: De pseudocode voor het berekenen van de PDF van de positie van het deeltje bij de tweedimensionale Brownse beweging uit Algoritme 3.

 $\mathbf{x_0}$ {het startpunt van de Brownse beweging}; σ_m^2 {de Brownse mobiliteitsfactor}; T {de tijd waarover de Brownse beweging loopt}; $grenzen \leftarrow \begin{pmatrix} x_{min} & x_{max} \\ y_{min} & y_{max} \end{pmatrix}$ {de grenzen in de ruimte waartussen de PDF berekend wordt}; dx = dy {de afstand volgens de orthogonale richtingen tussen twee opeenvolgende punten op dewelke de PDF berekend wordt}; $\begin{array}{l} aantal_x \leftarrow \frac{x_{max}-x_{min}}{dx}+1 \text{ ;} \\ aantal_y \leftarrow \frac{y_{max}-y_{min}}{dy}+1 \text{ {het aantal posities tussen de } grenzen \text{ waarop de PDF} \end{array}$ berekend wordt}; initialiseer data als een $aantal_x \times aantal_y \times 3$ -matrix met 0 als elementen {deze matrix bevat de coördinaten van de punten tussen de opgelegde grenzen op dewelke de PDF berekend wordt en de overeenkomstige waarde van de PDF}; for $i \leftarrow 1$ to $aantal_x$ do for $j \leftarrow 1$ to $aantal_u$ do met behulp van Vgl. (2.15) wordt de waarde van de PDF berekend voor de positie $(x_{min} + (j-1) dx, y_{min} + (i-1) dy);$ $data(i, j, 1) \leftarrow x_{min} + (j - 1) dx;$ $data(i, j, 2) \leftarrow y_{min} + (i - 1) dy;$ $data(i, j, 3) \leftarrow \{ \text{de waarde van de PDF} \};$ end end

De PDF van de positie van het deeltje dat de tweedimensionale Brownse beweging uitvoert, bekomen met Algoritme 3, wordt weergegeven in Figuur 4.4. Hierbij was $dx = \frac{1}{10}$, $dy = \frac{1}{10}$ en $grenzen = \begin{pmatrix} -20 & 20 \\ -20 & 20 \end{pmatrix}$. De rest van de parameters bleef gelijk aan deze gebruikt bij Figuur 4.3.



Figuur 4.4: De PDF van de positie van het deeltje bij de tweedimensionale Brownse beweging, bekomen met Algoritme 3.

Een realisatie alsook de PDF van de positie van een ééndimensionale Brownse beweging kan op een volledig analoge manier verkregen worden.

4.3 Brownse brug

Bij een Brownse brug dient de conditie opgelegd te worden dat de Brownse beweging op tijdstip T eindigt op de locatie x_T . Een realisatie van een Brownse brug kan verkregen worden via Algoritme 5.

Algoritme 5: De pseudocode voor een realisatie van een tweedimensionale Brownse brug [42].

```
\mathbf{x_0} {het startpunt van de Brownse beweging};
\mathbf{x_T} {het eindpunt van de Brownse beweging};
\sigma_m^2 {de Brownse mobiliteitsfactor};
T {de tijd waarover de Brownse beweging loopt};
n {het aantal stappen om het tijdsinterval T te doorlopen, zodat de
tijdsstap \Delta t = \frac{T}{n};
initialiseer data als een n + 1 \times 2-matrix waarbij data(1) = \mathbf{x_0} {deze matrix bevat de
posities van het deeltje dat de Brownse beweging uitvoert};
for i \leftarrow 1 to n do
   \Delta_{(x,y)} \leftarrow rand\left(\mathcal{N}(\mathbf{0},\Delta t\left(1-\frac{i}{n}\right)\sigma_m^2 I)\right) \text{ (een willekeurige vector wordt}
   geselecteerd uit de bivariate normale distributie met gemiddelde 0 en
   variantie \Delta t \left(1 - \frac{i}{n}\right) \sigma_m^2 in beide orthogonale richtingen};
   positie wordt weggeschreven};
   data(i+1,2) \leftarrow data(i,2) + \Delta_{(x,y)}(2) + \frac{data(i,2) - x_T(2)}{n+1-i} {de y-coördinaat van de
   positie wordt weggeschreven};
end
```

Het verschil tussen twee opeenvolgende posities van de Brownse brug bestaat aldus enerzijds uit een term die willekeurig geselecteerd wordt uit $\mathcal{N}(\mathbf{0}, \Delta t (1 - \frac{i}{n}) \sigma_m^2 I)$ en anderzijds uit een term die corrigeert voor het eindpunt x_T . Deze laatste is recht evenredig met de afstand tussen de positie en het eindpunt ($data(i, 1/2) - x_T(1/2)$) en omgekeerd evenredig met de resterende tijd om het eindpunt te bereiken (n + 1 - i). Er kan nagegaan worden dat de PDF van de Brownse brug op die manier voldoet aan Vgl. (2.14).

Een realisatie van de tweedimensionale Brownse beweging verkregen met Algoritme 5 wordt weergegeven in Figuur 4.5. Hierbij was $\mathbf{x_0} = (0, 0)$, $\mathbf{x_T} = (5, 5)$, σ_m^2 , T = 5 en n = 1000.



Figuur 4.5: Een realisatie van de tweedimensionale Brownse beweging verkregen met Algoritme 5.

Door gebruik te maken van Vgl. (2.18) kan nu, analoog aan de Brownse beweging, een PDF opgesteld worden die de probabiliteitsdichtheid op voorkomen weergeeft.

Algoritme 6: De pseudocode voor het berekenen van de PDF van de positie van het deeltje bij de tweedimensionale Brownse beweging uit Algoritme 5.

x₀ {de startpositie van de Brownse beweging}; x_T {de eindpositie van de Brownse beweging}; σ_m^2 {de Brownse mobiliteitsfactor}; σ_1^2 {de onzekerheid op de observaties}; T {de tijd waarover de Brownse beweging loopt}; $grenzen \leftarrow \begin{pmatrix} x_{min} & x_{max} \\ y_{min} & y_{max} \end{pmatrix} \{ \text{de grenzen in de ruimte waartussen de PDF} \}$ berekend wordt}; $dx = dy \leftarrow \frac{1}{10}$ {de afstand volgens de orthogonale richtingen tussen twee opeenvolgende punten waarop de PDF berekend wordt}; $aantal_x \leftarrow \frac{x_{max} - x_{min}}{dx} + 1;$ $aantal_y \leftarrow \frac{y_{max} - y_{min}}{dy} + 1$ {het aantal posities tussen de grenzen volgens de orthogonale richtingen op dewelke de PDF berekend wordt}; initialiseer data als een $aantal_x \times aantal_y \times 3$ -matrix met 0 als elementen {deze matrix bevat voor iedere positie tussen de opgelegde grenzen de waarde van de PDF, met andere woorden de probabiliteitsdichtheid op voorkomen}; for $i \leftarrow 1$ to $aantal_x$ do for $j \leftarrow 1$ to $aantal_u$ do met behulp van Vgl. (2.18) wordt de waarde van de PDF berekend voor de positie $(x_{min} + (j-1) dx, y_{min} + (i-1) dy);$ $data(i, j, 1) \leftarrow x_{min} + (j - 1) dx;$ $data(i, j, 2) \leftarrow y_{min} + (i - 1) dy;$ $data(i, j, 3) \leftarrow \{ \text{waarde van de PDF} \};$ end end

De PDF van de tweedimensionale Brownse beweging verkregen met Algoritme 6 wordt weergegeven in Figuur 4.8. Hierbij was $dx = \frac{1}{10}$, $dy = \frac{1}{10}$ en $grenzen = \begin{pmatrix} -5 & 10 \\ -5 & 10 \end{pmatrix}$. De andere parameters bleven gelijk aan deze gebruikt bij Figuur 4.5.



Figuur 4.6: De PDF van de positie van het deeltje bij de tweedimensionale Brownse beweging verkregen met Algoritme 6.

Volledig analoog aan Algoritme 6 kan een code opgesteld worden voor de PDF van de positie van een ééndimensionale Brownse beweging. Figuur 4.7 toont de PDF van de positie van een deeltje dat een ééndimensionale Brownse beweging uitvoert met start- en eindpunt respectievelijk -10 en 10, en T = 20. De overige parameters werden gelijkgesteld aan deze uit Algoritme 6.



Figuur 4.7: De PDF van de positie van een deeltje dat een ééndimensionale Brownse beweging uitvoert met start- en eindpunt respectievelijk -10 en 10, en T = 20.

Figuur 4.7 toont dat de maximale probabiliteitsdichtheid zich tussen het start- en eindpunt bevindt. Dit is evident, aangezien er tussen het start- en eindpunt slechts één weg bestaat waarlangs het deeltje dat de Brownse beweging uitvoert moet passeren. Bijgevolg is de probabiliteitsdichtheid op aantreffen tussen start- en eindpunt overal even groot. Buiten deze zone daalt de PDF snel, volgens een trend die bepaald wordt door T en σ_m^2 .

Wanneer Figuur 4.7 vergeleken wordt met de analoge figuur uit Bullard [13] kan vastgesteld worden dat deze niet aan elkaar gelijk zijn. Tussen het start- en eindpunt kent de PDF uit Bullard immers een gebogen trend, met een minimale probabiliteitsdichtheid in het midden van de genoemde punten, daar waar de PDF uit Figuur 4.7 duidelijk constant blijft. Het verschil tussen het verloop van beide functies kan te wijten zijn aan een verschillende integratiemethode.

4.4 Het BBMM

4.4.1 Artificiële data

Vooraleer over te gaan tot reële data, wordt het BBMM toegepast op een artificiële dataset. Dit wordt gedemonstreerd in Algoritme 7.

Algoritme 7: De Browse brug toegepast op een fictieve dataset.

 \mathbf{X} {de fictieve dataset met telkens respectievelijk het tijdstip, de x-coördinaat en de y-coördinaat}; σ_m^2 {de Brownse mobiliteitsfactor}; $\sigma_1^{m} \{ de \text{ onzekerheid op de observaties} \};$ $grenzen \leftarrow \begin{pmatrix} x_{min} & x_{max} \\ y_{min} & y_{max} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \min x(All,2) - 2\sigma_m & \max x(All,2) + 2\sigma_m \\ \min x(All,3) - 2\sigma_m & \max x(All,3) + 2\sigma_m \end{pmatrix} \{ de \}$ grenzen in de ruimte waartussen de PDF berekend wordt}; $dx=dy \; \{ {\rm de \; afstand \; volgens \; de \; orhtogonale \; richtingen \; tussen \; twee }$ opeenvolgende punten op dewelke de PDF berekend wordt}; $aantal_x \leftarrow \frac{x_{max} - x_{min}}{dx} + 1;$ $aantal_y \leftarrow \frac{y_{max} - y_{min}}{dy} + 1$ {het aantal posities tussen de grenzen volgens de orthogonale richtingen op dewelke de PDF berekend wordt}; initialiseer data als een $aantal_x \times aantal_y \times 3$ -matrix met 0 als elementen {deze matrix bevat voor iedere positie tussen de opgelegde grenzen de waarde van de PDF, met andere woorden de probabiliteitsdichtheid op voorkomen}; for $i \leftarrow 1$ to $aantal_x$ do for $j \leftarrow 1$ to $aantal_u$ do met behulp van Vgl. (2.22) wordt de waarde van de PDF berekend voor de positie $(x_{min} + (j-1) dx, y_{min} + (i-1) dy);$ $data(i, j, 1) \leftarrow x_{min} + (j - 1) dx;$ $data(i, j, 2) \leftarrow y_{min} + (i - 1) dy;$ $data(i,j,3) \gets \{ \texttt{waarde van de PDF} \};$ end end

Figuur 4.8 geeft de PDF voor de fictieve dataset $\mathbf{x} = ((0, 1, 3), (4, -2, -5), (8, -3, 8), (12, 6, 6), (16, 9, 10), (20, 10, 11)$ weer, bekomen met Algoritme 7. Verder was $\sigma_m^2 = 5$, $\sigma_1^2 = 0$, 5, dx = 0, 5 en dy = 0, 5.



Figuur 4.8: Het BBMM toegepast op een fictieve dataset volgens Algoritme 7.

4.4.2 Opgevraagde data

Na de toepassing op een theoretische dataset kan het model gebruikt worden voor de reële datasets van het muildierhert en de noordkaper. Hiervoor wordt eerst de Brownse mobiliteitsfactor van de dataset bepaald, welke dan gebruikt wordt in het BBMM (Sectie 4.4.1).

4.4.2.1 Muildierhert

De data die zullen gebruikt worden zijn afkomstig van 20 muildierherten uit de *ARPA* regio die overwinterden in het *Wild Horse* gebied (Sectie 3.1.4) [63]. De grootte van de populatie werd op het tijdstip van de datacaptering (voorjaar 2005) geschat op 1300 – 2000 exemplaren, zijnde circa twee derden van de totale populatie die gevestigd is in de *ARPA* regio [63]. Vijftien van de 20 herten werden in februari 2005 van een zender voorzien, terwijl de overige 5 individuen in december van datzelfde jaar behandeld werden. Dit resulteerde in data van 15 voorjaarsmigraties, welke de herten ondernemen van het *Wild Horse* overwinteringsgebied naar hun voortplantingsgebied, en 5 najaarsmigraties, waarin de omgekeerde trek volbracht wordt. Tussen de voorjaars- en najaarsmigraties bleven de herten sedentair. De temporele resolutie van de gegevens was constant en gelijk aan twee uur. Op die manier werden 2975 posities van 20 muildierherten verzameld, waarbij de langste migratie bestond uit 563 locaties en aldus een periode van 47 dagen bestreek, en de kortste migratie uit 36 locaties en bijgevolg slechts 3 dagen bestreek. Zowel een voorjaars- als najaarsmigratie worden als verbonden scatterplot weergegeven in Figuur 4.9.



Figuur 4.9: Twee migraties die als verbonden scatterplot worden weergegeven. De voorjaars- en najaarsmigratie worden respectievelijk groen en rood weergegeven.

Figuur 4.9 suggereert dat de herten tijdens hun voorjaars- en najaarsmigratie grosso modo dezelfde regio's doorkruisten. Beide groepen (de voorjaars- en najaarsmigraties) kunnen bijgevolg samengevoegd worden en als één dataset behandeld worden. Door op deze dataset het BBMM toe te passen kan een PDF bekomen worden die representatief is voor de gehele populatie, meerbepaald door de afzonderlijke PDF's te sommeren en de resultante hiervan te herschalen zodat de totale probabiliteitsdichtheid opnieuw één wordt. De Brownse mobiliteitsfactor σ_m^2 werd bepaald door het gemiddelde te nemen van de 20 afzonderlijke mobiliteitsfactoren die afgeleid werden van de gegevens van de muildierherten. Op die manier werd een factor van 0.00101 graden bekomen, wat omgerekend gelijk is aan 111.9 meter. De meetfout σ_1^2 werd, gezien het GPS-waarnemingen betrof, gelijkgesteld aan 20 meter in beide orthogonale richtingen [18]. Figuur 4.10 toont deze herschaalde PDF.



Figuur 4.10: De totale PDF van de muildierherten. Deze werd bekomen door het BBMM herhaaldelijk toe te passen op de migratiegegevens van 20 dieren en de resultaten te combineren tot de getoonde PDF.

Uit Figuur 4.10 kan afgeleid worden waar de probabiliteitsdichtheid een muildierhert aan te treffen hoog is en waar deze eerder laag is. Naar gebruik en interpretatie toe, zoals het aflijnen van zones die belangrijk zijn voor het muildierhert, is een contourplot evenwel beter geschikt. De contouren in zo'n contourplot omsluiten regio's met een bepaald percentage van de totale probabiliteitsdichtheid (zijnde één). Een contourplot van de PDF uit Figuur 4.10 wordt weergegeven in Figuur 4.11.



Figuur 4.11: Een contourplot van de totale PDF van de muildierherten waarop ook de start- en eindlocaties van de migraties respectievelijk blauw en rood zijn weergegeven. Een sterretje (*) staat voor een najaarsmigratie, een punt voor een voorjaarsmigratie. De contouren stellen de decielen (10%, 20%, etc.) van de PDF voor.

Figuur 4.11 is gemakkelijk hanteerbaar daar gebieden meteen worden afgelijnd volgens hun respectievelijk belang voor het muildierhert. Om de interpretatie te vereenvoudigen werden ook de start- en eindlocatie van iedere migratie weergegeven. Aangezien de gebruikte dataset zowel bestond uit voorjaars- als najaarsmigraties, werden hiervoor verschillende kleuren gebruikt.

De voorjaarsmigraties startten allen in de zuidwestelijke regio rond de coördinaten (252.4, 41.2), waarna de herten zich verspreidden in noordoostelijke richting. De wintermigraties daarentegen startten verspreid in het noordoostelijke gebied en kwamen samen daar waar de voorjaarsmigraties startten. Dit suggereert dat het overwinteringsgebied van de populatie zich bevindt in het zuidwestelijke deel en ruimtelijk eerder beperkt is, terwijl het overzomeringsgebied zich bevindt in het noordoostelijke deel en veel uitgestrekter is. Een groot oppervlakteverschil tussen het overwinterings- en overzomeringsgebied werd reeds door [63] als plausibele hypothese vooropgesteld, aangezien geschikte habitats 's winters eerder schaars zijn en het in groep leven hogere overlevingskansen met zich mee brengt [74]. De wijdverspreide overzomeringsgebieden impliceren dat de muildierherten verschillende migratieroutes nemen en onderstrepen het belang dat het management van dierlijke populaties, zoals hier het behoud van een populatie muildierherten in een industrialiserende omgeving, op populatieniveau behandeld worden.

In Sectie 3.1.3 werd reeds vermeld dat muildierherten de zomer doorbrengen op hoog gelegen gebieden, om in het najaar af te dalen naar lagere regio's, waar ze gedurende de hele winter verblijven. Dit patroon wordt ook in de gebruikte dataset aangetroffen. Figuur 4.12 toont aan de hand van een contourplot de topografie van het gebied dat het gehele verspreidingsgebied van de populatie omvat alsook het vermoedelijke overwinterings- en de verschillende overzomeringsgebieden. De contouren verschillen telkens 200 meter. Aldus wordt vastgesteld dat het *Wild Horse* overwinteringsgebied tussen 200 en 600 meter lager ligt dan de verschillende overzomeringsgebieden.



Figuur 4.12: Een contourplot van de topografie van het verspreidingsgebied van de muildierhertenpopulatie in de *ARPA* regio. De vermoedelijke overwinterings- en overzomeringsgebieden zijn respectievelijk blauw en rood weergegeven.



Figuur 4.13: Een contourplot van de PDF van een individuele migratieroute, alsook de observaties die als rode stippen geplot zijn. De contouren stellen de decielen (10%, 20%, etc.) van de PDF voor.

De vorm van de contouren van de individuele migratieroute (Figuur 4.13) correspondeert met de dichtheid aan observaties. In de zones waar deze dichtheid hoog is, verbreden de contouren en neemt de probabiliteitsdichtheid op aantreffen toe. Dergelijke zones zouden kunnen geïnterpreteerd worden als rustgebieden, waar het hert zich voornamelijk bezighoudt met foerageren en uitrusten. Deze worden vermoedelijk gekarakteriseerd door een geschikt habitat met een voldoende groot voedselaanbod en weinig menselijke verstoring. Tussen deze zones versmallen de contouren en neemt de probabiliteitsdichtheid af, wat suggereert dat het hert zich daar eerder snel verplaatstte. Op die manier kan een onderscheid gemaakt worden tussen enerzijds gebieden die voor het hert van groot belang zijn en anderzijds gebieden waardoor het hert snel migreert en bijgevolg van minder groot belang zijn (Zie ook Sectie 2.1.6). Ook Figuur 4.13 kan op dezelfde manier geïnterpreteerd worden. In de veronderstelling dat de 20 migraties representatief zijn voor de hele populatie, kunnen de rustgebieden van de gehele populatie afgelijnd worden. Het management van de totale *ARPA* regio zou hierop afgesteld kunnen worden door de graad van verstoring in deze rustgebieden zo laag mogelijk te houden, terwijl in de zones waar de herten snel doorheen migreren de connectiviteit behouden moet blijven [63].

Tenslotte werd nagegaan of de migratieroutes van de 20 muildierherten gecorreleerd waren met de hellingsgraad van het gebied. Er kan immers verwacht worden dat de herten steile hellingen vermijden en een minder risicovol pad kiezen [46]. De hellingskaart werd bekomen op basis van topografische data die het gehele verspreidingsgebied van de muildierherten volgens een gridpatroon bestreken (het gebied tussen -105 en -110 lengtegraden en 40 en 43 breedtegraden) [71]. Hierbij werd iedere cel van de topografische dataset vervangen door de maximale helling met één van de acht buurcellen. De spatiale resolutie van de topografische data, en aldus ook van de berekende hellingskaart, was gelijk aan 0.0083 graden of 922.6 meter in beide orthogonale richtingen. Zowel de topografische kaart als de hellingskaart worden weergegeven in Figuur 4.14.



Figuur 4.14: (a): Een contourplot van de topografische dataset. (b) Een contourplot van de berekende hellingsgraden op basis van de topografische dataset. Beide kaarten bestrijken het gebied tussen -105 en -110 lengtegraden en 40 en 43 breedtegraden.

Om de invloed van de helling op het migratiepatroon van de muildierherten na ta gaan, werd voor iedere observatie van de dataset de gemiddelde hellingsgraad bepaald. Dit werd bewerkstelligd via de "inverse afstandsmethode", waarbij voor iedere observatie een gewogen gemiddelde genomen werd van de berekende hellingsgraden die niet verder gelegen zijn dan 652.38 meter van de observatie in kwestie. De grootte van het zoekvenster werd berekend door de maximale afstand te nemen tussen een locatie waar de helling gekend is en een fictieve locatie. Aangezien de berekende hellingsgraden volgens een gridpatroon geordend zijn, is deze laatste aldus gelegen in het midden van een vierkant met als hoekpunten locaties waar de helling gekend is en als zijden de spatiale resolutie. Hieruit volgt dan de maximale afstand als zijnde de helft van de schuine zijde van het vierkant. Op die manier wordt iedere observatie geassocieerd met een helling, waardoor finaal 2975 hellingen bekomen worden. Deze worden in Figuur 4.15 gerangschikt in een histogram.



Figuur 4.15: Het histogram dat iedere observatie van de dataset associeert met de gemiddelde hellingsgraad op die locatie (in procent). De x- en y-as staan respectievelijk voor de hoogte en het aantal observaties.

Hoewel de observaties een breed bereik aan hellingen bestrijken, vertoont het histogram een hoog

aantal waarnemingen naar de hellingen tussen 0.05 en 0.22 procent toe. Meerbepaald omvat deze range 87 procent van alle observaties. Dit kan betekenen dat de hellingsgraad een bepalende factor is in het migratiegedrag van muildierherten, waarbij lichte tot gemiddelde hellingen lager dan 0.22 de voorkeur genieten, hetgeen reeds gesuggereerd werd door [46]. Een hellingskaart met een grotere spatiale resolutie zou wellicht resulteren in een duidelijker verband tussen de topografische helling en de migratieroute van muildierherten.

4.4.2.2 Noordkaper

De dataset van de noordkaper is afkomstig van een wijfje dat in het voorjaar van 1996 (9 februari tot 4 juli) migreerde in het noordelijk deel van de Atlantische oceaan [1]. De temporele resolutie was hier evenwel niet constant en bedroeg gemiddeld 26.18 uur, met een minimale en maximale waarde van respectievelijk 0.37 en 167.98 uur. Bij het opvolgen van de positie van mariene organismen door GPS-telemetrie is de beperking dat de zender die op het betreffende dier bevestigd werd zich boven het wateroppervlak moet bevinden om een dedecteerbaar signaal uit te zenden, waardoor de temporele resolutie in deze gevallen steeds varieert [75]. De grootte van de maximale waarde is hier echter hoogstwaarschijnlijk toe te schrijven aan slechte omgevingscondities, aangezien geen enkele walvis in staat is gedurende een dergelijke tijdspanne onder water te blijven. In totaal werden 159 posities van de noordkaper vastgelegd.

In Figuur 4.16 wordt de PDF weergegeven die bekomen werd door het BBMM toe te passen voor de dataset van de noordkaper. De berekende σ_m^2 bedroeg 0.0169 graden of omgerekend in afstand 1.88 km, wat in vergelijking met de horizontale en verticale range van de dataset, respectievelijk 4680.12 en 1300.65 km, én de gemiddelde temporele resolutie (26.18 uur) een lage waarde lijkt. Een mogelijke verklaring hiervoor is het trage tempo waarmee noordkapers zich voortbewegen. Ze halen namelijk een topsnelheid van slechts 9.3 km/u, maar zwemmen doorgaans niet sneller dan 2 km/u [29, 37]. De meetfout σ_1^2 werd ook hier gelijkgesteld aan 20 meter in beide orthogonale richtingen [18].



Figuur 4.16: De PDF voor de dataset van de noordkaper.

Uit Figuur 4.16 kan afgeleid worden waar de probabiliteitsdichtheid de noordkaper gedurende haar migratie aan te treffen hoog is en waar deze laag is. Ook hier werd de PDF omgevormd in een contourplot. Figuur 4.17 toont deze contourplot, alsook de observaties van de noordkaper zelf.



Figuur 4.17: Een contourplot van de PDF van de migrerende noordkaper met contouren die respectievelijk 100, 80, 60, 40 en 20 procent van de totale probabiliteitsdichtheid op aantreffen insluiten. De observaties zelf zijn weergegeven als rode punten.

De PDF bereikt telkens een piek op de plaats waar een observatie geregistreerd werd. Dit is niet onlogisch gezien de onzekerheid op die locaties het laagst is. De grootste en breedtste piek(en) worden op het einde van de migratieroute bereikt, wat consistent is met de dichtheid aan observaties aangezien deze daar het grootst is. Dit suggereert dat de noordkaper zich daar eerder stationair gedraagt en zich vermoedelijk focust op andere activiteiten zoals foerageren en rusten, in plaats van migreren. Het feit dat de opeenvolging van observaties op het einde van de dataset een eerder willekeurig patroon aannemen, onderbouwt deze conclusie. Met grote waarschijnlijkheid is dit gebied het overzomeringsgebied van de noordkaper, wat echter dient bevestigd te worden in de data na 4/07/1996, zijnde de datum van de laatst geregistreerde observatie. Ook aan het begin van de migratieroute vertoont de PDF een duidelijke piek, wat op basis van de dichtheid aan observaties visueel niet te voorspellen was. Wanneer de data evenwel ter hand genomen worden, valt op dat er in feite meerdere overlappende observaties zijn die door de scatterplot worden gemaskeerd. Algemeen kunnen hierdoor, wanneer men zich enkel op het scatterplot baseert, verkeerde conclusies gemaakt worden inzake het belang van bepaalde regio's voor dieren (zie ook Sectie 2.1.6). Dit illustreert hoe het BBMM een meerwaarde vormt naar interpretatie van spatio-temporele data toe.

De breedte van de contour die 100% van de probabiliteitsdichtheid insluit, blijft over de hele migratieroute, de piek op het einde buiten beschouwing gelaten, bij benadering even breed, niettegenstaande de densiteit aan observaties op sommige plaatsen duidelijk hoger is. Naar analogie met Figuur 4.11 (b) zou immers vermoed worden dat de PDF op dergelijke plaatsen breder wordt. Het verschil met de dataset van de muildierherten is evenwel dat de temporele resolutie in dit geval niet constant is. Hierbij worden dicht bijeen liggende observaties veelal gescheiden door een klein tijdsinterval, terwijl observaties die verder van elkaar liggen doorgaans door een grotere tijdsspanne gescheiden worden. Indien dit niet het geval zou zijn, zou de breedte van de contourplot in Figuur 4.17 sterker variëren. Het BBMM houdt evenwel rekening met het tijdsinterval tussen opeenvolgende waarnemingen, waardoor het probleemloos kan toegepast worden op datasets waarbij de temporele resolutie niet constant is. Figuur 4.17 suggereert aldus, ondanks de wijzigende densiteit aan observaties, dat de noordkaper aan een relatief constante snelheid migreerde.

Tenslotte werd nagegaan of de bathymetrie een rol speelde bij de migratieroute van de noordkaper. Hierbij werd dezelfde methode toegepast als bij de dataset van de muildierherten. De bathymetrische data bestreken het gebied tussen de coördinaten (-36, -82) en (28, 44) (respectievelijk lengte- en breedteligging), waarbij de spatiale resolutie gelijk was aan 0.083 graden of 9.226 kilometer in beide orthogonale richtingen (Figuur 4.18) [25].



Figuur 4.18: Een contourplot van de bathymetrische data van het gebied de -36 en -82 lengtegraden en 28 en 44 breedtegraden.

Er werd reeds aangetoond dat noordkapers veelal dicht tegen de kust foerageren en migreren, wat zou impliceren dat ze voornamelijk door ondiepe wateren trekken [65]. Hierbij dient echter in rekening gebracht te worden dat een groot deel van de waarnemingen van noordkapers eerder opportunistisch gebeurden in plaats van puur operationeel. Het is voor onderzoekers immers gemakkelijker om walvissen te spotten vanop de kustlijn dan ergens in open oceaan, waardoor de waarnemingen een sterke anomalie vertonen naar de kust toe. Een dergelijk patroon is in de in deze masterscriptie gebruikte dataset evenwel niet merkbaar (Figuur 4.19). Uit het histogram valt af te leiden dat het grootste deel van de observaties geassocieerd wordt met een diepte tussen 4000 en 5500 meter.



Figuur 4.19: Het histogram dat iedere observatie van de dataset associeert met de gemiddelde diepte op die locatie. De x- en y-as staan respectievelijk voor de diepte en het aantal observaties.

De noordkaper migreerde aldus hoofdzakelijk door diepe wateren, wat op basis van Figuur 3.6 reeds kon verwacht worden aangezien het grootste deel van de observaties ver weg van de kust gelocaliseerd is. Desondanks is het weinig plausibel dat de diepte bij de migratie van dit wijfje daadwerkelijk een sturende rol had, aangezien de bathymetrie eenmaal ze de kust had verlaten nog weinig varieerde (Figuur 4.18).

5

Uitbreiding BBMM door implementatie van de habitatgeschiktheid

Het BBMM veronderstelt willekeurige beweging tussen ieder paar opeenvolgende observaties. Dit is een plausibele veronderstelling aangezien er tussen de observaties geen informatie beschikbaar is betreffende de locatie van het gevolgde dier. In de realiteit komt willekeurige beweging evenwel zelden voor [13]. In deze sectie zal derhalve getracht worden dit hiaat aan te pakken door implementatie van de habitatgeschiktheid, waardoor de migratie niet meer volledig willekeurig gemodelleerd wordt. Er kan immers verwacht worden dat een dier gedurende zijn migratie de gebieden met een grote habitatgeschiktheid zal verkiezen boven deze met een lage habitatgeschiktheid. De omgevingsfactoren die de geschiktheid van een habitat bepalen zullen in deze sectie niet verder in detail besproken worden, aangezien ze afhankelijk zijn van het dier in kwestie.

De insluiting van de habitatgeschiktheid in het BBMM zal gedemonstreerd worden door het opstellen van fictieve scenario's in de één- en tweedimensionale ruimte, telkens bij twee observaties.

5.1 Eéndimensionaal

Figuur 5.1 toont de PDF van een deeltje dat een Brownse beweging uitvoerde over een afstand van 20 lengte-eenheden, met als start- en eindlocatie respectievelijk -10 en 10. Het feit dat de probabiliteitsdichtheid tussen de observaties overal even groot is en de symmetrische vorm van de PDF onderstrepen nogmaals dat de beweging tussen start- en eindlocatie volledig willekeurig verliep.



Figuur 5.1: De PDF van een deeltje dat een Brownse beweging uitvoert van de x-coördinaat -10 naar 10. σ_m^2 en het tijdsinterval tussen start- en eindpositie bedroegen respectievelijk 10 en 20.

De invloed van de habitatgeschiktheid kan geïmplementeerd worden door op iedere locatie de probabiliteitsdichtheid te vermenigvuldigen met de habitatgeschiktheid op die locatie, waarbij deze laatste waarden aanneemt tussen nul en één. Hierdoor krijgen locaties met een lage habitatgeschiktheid aldus een lagere probabiliteitsdichtheid, terwijl locaties met een hoge habitatgeschiktheid een hoge probabiliteitsdichtheid krijgen. Hierbij wordt ervoor gezorgd dat de locaties op dewelke de originele PDF (Figuur 5.1) berekend werd, overeenkomen met de locaties waar de habitatgeschiktheid gegeven is. Tenslotte wordt de PDF herschaald zodanig dat de totale oppervlakte onder de curve terug gelijk is aan één (Algoritme 8).

Algoritme 8: De werkwijze die wordt toegepast om de originele PDF te herschalen door de implementatie van de habitatgeschiktheid.

```
res \leftarrow de posities en de respectievelijke waarden van de originele PDF die weergegeven
wordt in Figuur 5.1;
Habitat \leftarrow de posities en de respectievelijke waarden van de habitatgeschiktheid ;
initialiseer PDF als een x \times 2-matrix met 0 als elementen {Hierbij is x gelijk aan
het aantal elementen van res};
for i \leftarrow 1 to x + 1 do
   for j \leftarrow 1 to x + 1 do
       if res(i, 1) - Habitat(j, 1) = 0 then
           PDF(i,1) \leftarrow res(i,1);
           PDF(i,2) \leftarrow res(i,2) * Habitat(j,2) {Voor iedere locatie wordt de
           waarde van de originele PDF herschaald door vermenigvuldiging
           met de habitatgeschiktheid op die locatie};
       end
   end
end
Herschaling PDF;
```

5.1.1 Lineair toenemende habitatgeschiktheid

In dit geval stijgt de habitatgeschiktheid lineair tussen de grenzen van het beschouwde gebied, meerbepaald x = -30 en x = 30, van nul naar één, en dit volgens de richting van de beweging. Figuur 5.2 toont zowel de herschaalde PDF die bekomen werd door toepassing van de methode uit Algoritme 8 als de habitatgeschiktheid.



Figuur 5.2: (a): De herschaalde PDF na toepassing van Algoritme 8 (b): De habitatgeschiktheid

Figuur 5.2 (a) toont aan dat de herschaalde PDF een andere vorm aanneemt dan de originele PDF, waarbij de probabiliteitsdichtheid tussen de observaties, in de richting van de beweging lineair stijgt. Dit strookt met de verwachtingen aangezien ook de habitatgeschiktheid in die richting beter wordt. Links en rechts van respectievelijk het start- en eindpunt daalt de probabiliteitsdichtheid snel. Er valt evenwel op dat deze dalende trend links van de eerste observatie groter is dan deze rechts van de tweede observatie. Dit valt te verklaren door een groot verschil in habitatgeschiktheid, waarbij het gebied rechts van de tweede observatie beter scoort.

Het deeltje moet, om van zijn startpunt naar zijn eindpunt te geraken, iedere locatie tussen x = -10en x = 10 passeren, aangezien het zich slechts in de ééndimensionale ruimte kan bewegen. Het doorkruist dus sowieso locaties met een lage habitatgeschiktheid als locaties met een hogere habitatgeschiktheid (Figuur 5.2 (b)). Aangezien het deeltje met grote waarschijnlijkheid enerzijds trager en anderzijds sneller zal migreren doorheen gebieden met respectievelijk een hoge en lage habitatgeschiktheid [63], kan de probabiliteitsdichtheid geïnterpreteerd worden als een maat voor de verblijftijd van het deeltje op een bepaalde locatie. Figuur 5.2 (a) suggereert aldus dat de verblijftijd lineair toeneemt tussen het start- en eindpunt.

Tenslotte kan ook de link gelegd worden tussen de probabiliteitsdichtheid en de migratiesnelheid, aangezien deze laatste omgekeerd evenredig is met de verblijftijd op een locatie. Men kan bijgevolg stellen dat het deeltje tussen start- en eindpositie vermoedelijk steeds trager migreerde, omdat de habitatgeschiktheid toenam.

5.1.2 Dalparabolisch verdeelde habitatgeschiktheid

In dit voorbeeld is de habitatgeschiktheid parabolisch verdeeld met een minimum tussen het starten eindpunt, meerbepaald op de locatie 0. De herschaalde PDF en de habitatgeschiktheid worden beide weergegeven in Figuur 5.3.



Figuur 5.3: (a): De herschaalde PDF na toepassing van Algoritme 8 (b): De habitatgeschiktheid

Het verloop van de herschaalde PDF kent een lokaal minimum op de locatie met de laagste habitatgeschiktheid, wat reeds kon verwacht worden. Op de start- en eindpositie wordt de maximale probabiliteitsdichheid bereikt. Buiten het gebied tussen deze posities daalt de probabiliteitsdichtheid minder snel dan dit het geval was bij de originele PDF, aangezien de habitatgeschiktheid daar telkens het hoogst is.

Indien opnieuw de link gelegd wordt tussen de probabiliteitsdichtheid en de migratiesnelheid, kan men op basis van Figuur 5.3 (a) concluderen dat het deeltje rond zijn start- en eindpositie vermoedelijk trager migreerde dan in het midden.

5.1.3 Bergparabolisch verdeelde habitatgeschiktheid

Dit voorbeeld is volledig analoog met Sectie 5.1.2. De habitatgeschiktheid kent in dit geval evenwel een maximum tussen de start- en eindpositie. De herschaalde PDF en de habitatgeschiktheid worden beide weergegeven in Figuur 5.4.



Figuur 5.4: (a): De herschaalde PDF na toepassing van Algoritme 8 (b): De habitatgeschiktheid

De herschaalde PDF is zeer gelijkend aan de originele uit Figuur 5.1. De probabiliteitsdichteid is echter maximaal tussen de start- en eindpositie, op de locatie waar ook de habitatgeschikheid maximaal wordt. Vermoedelijk migreerde het deeltje op deze locatie het traagst.

5.2 Tweedimensionaal



Figuur 5.5 toont de PDF van de Brownse beweging tussen start- en eindpunt (5,3) en (5,7) alsook een contourplot ervan.

Figur 5.5: (a): De PDF van de Brownse beweging tussen (5,3) en (5,7). (b): Een contourplot van de PDF, waarbij de contouren de kwartielen (25%,50%,75% en 100%) voorstellen. σ_m^2 en het tijdsinterval tussen start- en eindpositie bedroegen respectievelijk 5 en 5.

De habitatgeschiktheid wordt nu volledig analoog aan het ééndimensionale geval geïmplementeerd door op iedere locatie de probabiliteitsdichtheid van de originele PDF (Figuur 5.5) te vermenigvuldigen met de lokale habitatgeschiktheid. Opnieuw wordt ervoor gezorgd dat de locaties op dewelke de originele PDF berekend werd, overeen komen met deze waarop de habitatgeschiktheid gegeven is.

5.2.1 Lineair toenemende habitatgeschiktheid

In dit geval stijgt de habitatgeschiktheid lineair van 0 naar 1. Vooreerst kan het scenario nagegaan worden waarin de habitatgeschiktheid stijgt volgens de richting van de beweging. Figuur 5.6 toont een contourplot van de herschaalde PDF en de habitatgeschiktheid.



Figuur 5.6: (a): Een contourplot van de herschaalde PDF, waarbij de contouren de kwartielen (25%,50%, 75% en 100%) voorstellen. (b): De habitatgeschiktheid. Het start- en eindpunt zijn telkens als rode punten weergegeven en worden aangeduid met respectievelijk 0 en 1.

Net zoals in het ééndimensionale geval neemt ook hier de herschaalde PDF een andere vorm aan in vergelijking met de originele PDF. Hierbij neemt de probabiliteitsdichtheid rond het eindpunt toe, terwijl deze rond het startpunt daalt. Dit kon verwacht worden, aangezien de habitatgeschiktheid rond het eindpunt hoger ligt (Figuur 5.6 (b)). Indien de probabiliteitsdichtheid geïnterpreteerd wordt als zijnde recht evenredig met de verblijftijd op een locatie, kan geconcludeerd worden dat er meer tijd werd doorgebracht rond het eindpunt. Bovendien suggereert Figuur 5.6 (b) dat het deeltje aanvankelijk snel migreerde, maar naarmate het dichter bij zijn eindpunt kwam, zijn migratiesnelheid minderde.

Vervolgens kan het scenario opgesteld worden waarin de habitatgeschiktheid lineair stijgt loodrecht op de bewegingsrichting. Figuur 5.7 toont een contourplot van de herschaalde PDF en de habitatgeschiktheid.



Figuur 5.7: (a): Een contourplot van de herschaalde PDF, waarbij de contouren de kwartielen (25%,50%, 75% en 100%) voorstellen. (b): De habitatgeschiktheid. Het start- en eindpunt zijn telkens als rode punten weergegeven en worden aangeduid met respectievelijk 0 en 1.

In tegenstelling tot het scenario waarin de habitatgeschiktheid evenwijdig met de migratierichting stijgt, hebben het start- en eindpunt nu een gelijke habitatgeschiktheid, wat resulteert in een PDF met twee even grote pieken rond deze punten. Het pad met de grootste probabiliteitsdichtheid is evenwel niet het kortste pad tussen het start- en eindpunt, maar een pad dat enigszins naar rechts verschoven is (Figuur 5.7 (a)). Dit is conform de verwachtingen aangezien het pad op die manier een betere habitatgeschiktheid doorkruist.

5.2.2 Minimale habitatgeschiktheid tussen de observaties

In dit voorbeeld wijzigt de habitatgeschiktheid volgens de migratierichting, waarbij een minimum wordt bereikt tussen het start- en eindpunt. Vanuit dit minimum stijgt de habitatgeschiktheid lineair zowel naar boven als naar onder toe. Een dergelijk scenario kan zich voordoen wanneer twee observaties gescheiden worden door een weg. Hierbij is de habitatgeschiktheid dan bijvoorbeeld omgekeerd evenredig met de graad van menselijke verstoring (kans op aanrijding, afval, geluid
etc.). In Figuur 5.8 wordt zowel een contourplot van de herschaalde PDF als de habitatgeschiktheid weergegeven.



Figuur 5.8: (a): Een contourplot van de herschaalde PDF, waarbij de contouren de kwartielen (25%,50%, 75% en 100%) voorstellen. (b): De habitatgeschiktheid. Het start- en eindpunt zijn telkens als rode punten weergegeven en worden aangeduid met respectievelijk 0 en 1.

De contouren van Figuur 5.8 (a) tonen aan dat de PDF twee pieken vertoont rond het start- en eindpunt en een veel lagere probabiliteitsdichtheid bereikt tussen deze punten. Opnieuw is het interessant om de link te leggen met de migratiesnelheid. De herschaalde PDF suggereert immers dat de grootste migratiesnelheid werd bereikt in het midden van het start- en eindpunt. Dit is niet onlogisch, aangezien een dier een verkeersweg doorgaans zo snel mogelijk oversteekt.

Nu kan de habitatgeschiktheid dermate aangepast worden dat er zich tussen het start- en eindpunt nog steeds een minimum bevindt, maar er als het ware twee doorgangen gecreëerd worden waar de habitatgeschiktheid hoger ligt dan de directe omgeving. Hierbij heeft de rechtse doorgang een betere geschiktheid, waardoor er kan verwacht worden dat het pad met de grootste probabiliteitsdichtheid naar deze doorgang zal verschuiven (Figuur 5.9).



Figuur 5.9: (a): Een contourplot van de herschaalde PDF, waarbij de contouren de kwartielen (25%,50%, 75% en 100%) voorstellen. (b): De habitatgeschiktheid. Het start- en eindpunt zijn telkens als rode punten weergegeven en worden aangeduid met respectievelijk 0 en 1.

De contouren in Figuur 5.9 (a) geven duidelijk weer dat het pad met de grootste probabiliteitsdichtheid samenvalt met de rechtse doorgang, zijnde de doorgang met de hoogste habitatgeschiktheid. Op de plaats van de linkse doorgang vertoont de herschaalde PDF een lagere waarde, wat conform is met de lagere habitatgeschiktheid van deze doorgang.

5.2.3 Radiaal stijgende habitatgeschiktheid

In dit geval bereikt de habitatgeschiktheid opnieuw een minimum in het midden van het starten eindpunt, maar in tegenstelling tot de scenario's uit Sectie 5.2.1 stijgt de waarde radiaal en niet volgens één bepaalde richting (Figuur 5.10). Een dergelijke situatie kan zich bijvoorbeeld voortdoen wanneer twee observaties door een dorp of industrieterrein gescheiden worden. Net zoals in Sectie 5.2.2 kan de habitatgeschiktheid dan omgekeerd evenredig gesteld worden aan de graad van menselijke verstoring. Men kan verwachten dat het gevolgde dier in dat geval van het kortste pad zal afwijken en het dorp of industrieterrein zal mijden.



Figuur 5.10: (a): Een contourplot van de herschaalde PDF, waarbij de contouren de kwartielen (25%,50%, 75% en 100%) voorstellen. (b): De habitatgeschiktheid. Het start- en eindpunt zijn telkens als rode punten weergegeven en worden aangeduid met respectievelijk 0 en 1.

Opnieuw stroken de contouren van de herschaalde PDF met de verwachtingen. Het gebied dat zich tussen het start- en eindpunt bevindt heeft een lage probabiliteitsdichtheid, wat suggereert dat deze regio vermeden werd en eromheen, waar de habitatgeschikheid hoger ligt, werd gemigreerd.

6

Algemene conclusies

In deze masterscriptie werd de Brownse brug gebruikt als basis voor het opstellen van een spatiotemporeel model, het BBMM, dat uitgaande van een spatio-temporele dataset een PDF genereert die de probabiliteitsdichtheid van aantreffen karteert. Dit werd zowel bewerkstelligd voor de éénals voor de tweedimensionale ruimte, waarbij de modeloutput respectievelijk een twee- en een driedimensionale PDF is. De probabiliteitsdichtheid op een locatie of, indien men volgens de orthogonale richtingen integreert, van een gebied, is een maat voor de probabiliteitsdichtheid dat het gevolgde dier er wordt aangetroffen. In het bijzonder wanneer datasets van meerdere dieren van de betreffende populatie worden samengevoegd, kan ze tevens geïnterpreteerd worden als een maat voor het belang van het gebied voor de gevolgde diersoort. Op die manier kunnen belangrijke gebieden afgelijnd worden en kunnen evenzeer gebieden met elkaar vergeleken worden. Het BBMM werd hier specifiek gebruikt voor datasets van migrerende dieren.

De PDF die het BBMM genereert, biedt ten opzichte van andere, conventionele technieken enkele voordelen. Zo geeft het op iedere locatie, afhankelijk van de onderliggende spatiale resolutie, een berekende schatting van de probabiliteitsdichtheid van aantreffen waardoor zones die cruciaal zijn voor het gevolgde dier kunnen afgelijnd en geclassificeerd worden. Een voorbeeld van dit laatste werd gegeven door de PDF om te vormen in een contourplot, waarbij de contouren een bepaald percentage van de totale probabiliteitsdichtheid insluiten. Dit ligt minder voor de hand bij meer eenvoudige technieken zoals het (verbonden) scatterplot, aangezien er geen rekening wordt gehouden met het tijdsinterval tussen opeenvolgende observaties en observaties elkaar kunnen maskeren. Bovendien veronderstelt het verbonden scatterplot dat het gevolgde pad samenvalt met de kortste route tussen de observaties, wat een verkeerd beeld van de werkelijkheid kan geven. Ook andere technieken die net zoals het BBMM op iedere locatie een schatting van de probabiliteitsdensiteit van aantreffen berekenen, hebben dezelfde tekortkomingen. Dit werd reeds aangetoond door [13]. Daarenboven implementeert het BBMM een mobiliteitsfactor, σ_m^2 , die aan de hand van een datagedreven methode geschat wordt en in zekere zin het migratiegedrag van het gevolgde dier opneemt. Tenslotte kan de PDF die door het BBMM berekend wordt gemakkelijker gehanteerd worden en is ze direct interpreteerbaar, wat niet het geval is bij het (verbonden) scatterplot dat bij grote datasets bovendien zeer chaotisch oogt. Het bijkomende rekenwerk en -tijd dat het gebruik van het BBMM met zich meebrengt kan aldus verantwoord worden door de meerwaarde die de bekomen PDF biedt ten opzichte van de andere technieken.

Finaal werd in deze masterscriptie getracht de PDF van het BBMM aan te passen door de implementatie van de habitatgeschikheid. Dit werd gedaan omdat het BBMM volledig willekeurige beweging veronderstelt, wat in werkelijkheid nauwelijks voorkomt. Hierdoor werd gesuggereerd dat de insluiting van omgevingsfactoren die bepalend zijn voor de migratieroute soulaas kunnen bieden aangezien de gemodelleerde beweging in dit geval niet meer volledig willekeurig is. Verschillende fictieve scenario's met hetzelfde start- en eindpunt werden opgesteld waarbij de habitatgeschikheid telkens een andere vorm aannam. Op die manier werd geanalyseerd of de vorm van de aangepaste PDF strookte met de habitatgeschiktheid. Dit bleek voor de verschillende scenario's te kloppen. Gebieden met een lage habitatgeschiktheid kregen een lagere probabiliteitsdichtheid, terwijl bij gebieden met een hoge habitatgeschiktheid het omgekeerde gebeurde.

Men kan zich nu de vraag stellen of de implementatie van omgevingsfactoren een meerwaarde kan bieden aan het BBMM. Met andere woorden, zou een door het BBMM gegenereerde PDF niet meer representatief zijn voor de migratieroute, mocht het herschaald worden op basis van omgevingsfactoren? Enkele kanttekeningen dienen hierbij gemaakt te worden. Ten eerste is men heden ten dage reeds in staat om de positie van dieren zeer frequent op te volgen. Door deze hoge temporele resolutie is de afstand tussen opeenvolgende observaties gering en worden de geschikte habitats reeds deels door de data vrijgegeven. Dit laatste is zeker het geval wanneer meerdere datasets van individuele dieren gecombineerd worden, iets wat een must is om een meer representatief beeld van de werkelijkheid te krijgen. Een herschaling van de PDF op basis van een of meerdere omgevingsfactoren zal met grote waarschijnlijkheid slechts een minimale aanpassing inhouden. Bovendien is de habitatgeschiktheid een zeer complex begrip, aangezien het uiterst moeilijk is om te ontrafelen welke omgevingsfactoren precies een rol spelen bij het migreren. Vanzelfsprekend dient er voor een verantwoorde herschaling van de PDF een duidelijk verband te bestaan tussen de omgevinsfactor(en) en het gevolgde dier.

Bij zeedieren kan de temporele resolutie sterk variëren aangezien de zender zich boven het wateroppervlak moet bevinden om een detecteerbaar signaal uit te zenden. Bijgevolg is het bij zeedieren moeilijker om gedurende de migratie hun positie frequent waar te nemen. De implementatie van omgevingsfactoren kan in dit geval, en algemeen in elk geval waar de temporele resolutie zeer laag is, mogelijk van grotere waarde zijn.

T Bibliografie

- [1] Whalenet. http://whale.wheelock.edu/Welcome.html. [gelezen in 2013].
- [2] T. Adriaens, J. Peymen, and K. Decleer. Afbakening en inrichting van de natuurverbindingsgebieden (nvbg): opmaak van een methodologische studie. Technical report, INBO, 2004.
- [3] A. Aguilar. The black right whale, *Eubalaena glacialis*, in the cantabrian sea. *International Whaling Commision*, (31):457–459, 1981.
- [4] T. Alerstam. An estimation of historic and current levels of salmon production in the northeast pacific ecosystem: Evidence of a nutrient deficit in the freshwater systems of the pacific northwest. *Fisheries*, 25(1):15–21, 2000.
- [5] T. Alerstam, A. Hedenstrom, and S. Akesson. Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos*, 103(2):247–260, 2003.
- [6] A. Anderson and O. Wallmo. *Mammalian Species*. 1 edition, 1984.
- [7] R. C. Anderson. Do dragonflies migrate across the western indian ocean? *Journal of Tropical Ecology*, 25(4):347–358, 2009.
- [8] T. S. Bennett and P. Corbett. Ungulate winter range inventory: Year 2 1996/97. 1998.
- [9] W. N. Bonner. Whales of the world. Cassell Illustrated, 1989.
- [10] C. Both, S. Bouwhuis, C. M. Lessells, and M. E. Visser. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*, 441:81–83, 2006.
- [11] J. N. Boyd and P. N. Raychowdhury. A biased random walk with symmetry. *Mathematics Magazine*, 65(5):330–333, 1992.
- [12] E. S. Bridge, K. Thorup, M. S. Bowlin, P. B. Chilson, R. H. Diehl, R. W. Fleron, P. Hartl, R. Kays, J. F. Kelly, W. D. Robinson, and M. Wikelski. Technology on the move: recent and forthcoming innovations for traching migratory birds. *Bioscience*, 61(9):689–698, 2011.
- [13] F. Bullard. *Estimating the home range of an animal: A Brownian Bridge Approach*. PhD thesis, 1991.

- [14] D. Burnie and D. E. Wilson. *Animal: The Definitive Visual Guide to the World's Wildlife*. Dorling Kindersley, 2011.
- [15] M. Carwardine, H. Erich, F. R. Ewan, and G. Peter. *Walvissen, dolfijnen & bruinvissen De complete gids voor zeezoogdieren.* Könemann, 2000.
- [16] W. Cummings. Right Whales. Academic Press, 1985.
- [17] B. De Baets. Wiskunde 3: Probabilistische modellen. "cursusnota's".
- [18] A. P. Di Orio, R. Callas, and R. J. Schaefer. Performance of two gps telemetry collars under different habitat conditions. *Wildlife Society Bulletin*, 31(2):372–379, 2003.
- [19] Euring. Bird ringing for science and conservation. http://www.euring.org/index. html/. [gelezen in 2013].
- [20] J. Everaert, J. Peymen, and D. van Straaten. Risico's voor vogels en vleermuizen bij geplande windturbines in vlaanderen. Technical report, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, 2011.
- [21] G. A. Feldhamer, B. C. Thompson, and J. A. Chapman. Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation. JHU Press, 2 edition, 2003.
- [22] International Union for Conservation of Nature. The iucn red list of threatened species. http://www.iucnredlist.org/details/41712/0/. [gelezen in 2013].
- [23] International Union for Conservation of Nature. Migration research foundation. http: //www.migrationresearch.org/methods.htlm/. [gelezen in 2013].
- [24] J. D. Forester, A. R. Ives, M. G. Turner, D. P. Anderson, D. Fortin, H. L. Beyer, Smith, and M. S. Boyce. State-space models link elk movement patterns to landscape characteristics in yellowstone national park. *Ecological monographs*, 77:15, 2007.
- [25] GEBCO. General bathymetric charts of the oceans. http://www.gebco.net/. [gelezen in 2013].
- [26] V. Geist. Adaptive strategies in Mule deer and Black-tailed deer of North America. Univ. Nebraska Press, Lincoln, 1 edition, 1981.
- [27] National geographic. Great migrations. DVD, 2010.
- [28] R.B. Gill. Declining mule deer populations in colorado: Reasons and responses. Technical report, Colorado Division of Wildlife, 1999.
- [29] J. H. W. Hain, J. D. Hampp, S. A. McKenney, J. A. Albert, and R. D. Kenney. Swim speed, behavior, and movement of north atlantic right whales (eubalaena glacialis) in coastal waters of northeastern florida, usa. *PLoS ONE*, 8(1), 2013.
- [30] G. Harris, S. Thirgood, J. G. C. Hopcraft, J. P.G.M. Cromsigt, and J. Berger. Global decline in aggregated migrations of large terrestrial mammals. *Endagnered species research*, 7, 2009.

- [31] M. A. Hein, C. Hou, and J.F. Gillooly. Energetic and biomechanical constraints on animal migration distance. *Ecology Letters*, 15(2):7, 2012.
- [32] J. S. Horne, E. O. Garton, S. M. Krone, and J. S. Lewis. Analyzing animal movements using brownian bridges. *Ecological Society of America*, 88(9):2354–2363, 2007.
- [33] C. Janssen. Marine ecology. "cursusnota's", 2010.
- [34] D. S. Johnson, J. M. London, M. Lean, and J. W. Durban. Continuous-time correlated random walk model for animal telemetry data. *Ecology*, 89:8, 2008.
- [35] R. Kays, S. Tilak, M. Crofoot, T. Fountain, D. Obando, A. Ortega, F. Kuemmeth, J. Mandel, G. Swenson, T. Lambert, B. Hirsch, and M. Wikelski. Tracking animal location and activity with an automated radio telemetry system in a tropical rainforest. *The Computer Journal*, 52:1932–1947, 2011.
- [36] C. A. Keller, L. I. Ward-Geiger, W. B. Brooks, C. K. Slay, C. R. Taylor, and B. J. Zoodsma. North atlantic right whale distribution in relation to sea-surface temperature in the southeastern united states calving grounds. *Marine Mammal Science*, 22(2):426–445, 2006.
- [37] R. D. Kenney. *Right Whales (Eubalaena glacialis, E. japonica and E. australis)*. Academic Press, 2009.
- [38] R. D. Kenney and K. F. Wishner. The south channel ocean productivity experiment. *Continental Shelf Research*, 15(4\5):373–384, 1995.
- [39] A. R. Knowlton, P. K. Hamilton, M. K. Marx, H. M. Pettis, and S. D. Kraus. Monitoring north atlantic right whale eubalaena glacialis entanglement rates: a 30 yr retrospective. *Marine Ecology Progress Series*, 466:293–302, 2012.
- [40] B. Kranstauber, R. Kays, S. D. LaPoint, M. Wikelski, and K. Safi. A dynamic brownian bridge movement model to estimate utilization distributions for heterogeneous animal movement. *Journal of animal ecology*, 81(4):738–746, 2012.
- [41] M. J. Kroes and S. Monden. Herstel van vismigratie. De levende natuur, 2006.
- [42] D. P. Kroese, T. Taimre, and Z. I. Botev. Handbook of Monte Carlo Methods. John Wiley & Sons, 2011.
- [43] T. E. Kucera. *Social behavior and breeding system of the Desert mule deer*. Univ. Nebraska Press, Lincoln, 1 edition, 1978.
- [44] R. C. Kufeld, O. C. Wallmo, and C. Feddema. *Foods of the Rocky Mountain Mule deer*. Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Forest Service, U.S. Dept. of Agriculture, 1 edition, 1973.
- [45] G. F. Lawler. Introduction to stochastic processes. Chapman and Hall/CRC, 2 edition, 2006.
- [46] P. E. Lendrum, C. R. Anderson, Jr. R. A. Long, J. G. Kie, and R. T. Bowyer. Habitat selection by mule deer during migration: effects of landscape structure and natural-gas development. *Ecosphere*, 3(9), 2012.

- [47] T. Lillesand, R. W. kiefer, and J. Chipman. *Remote Sensing and Image Interpretation*. John Wiley & Sons, Inc., 6 edition, 2008.
- [48] K. J. Lohmann. Detection of magnetic field intensity by sea turtles. *Nature*, 380:59–61, 1996.
- [49] D. R. McCullough. Long range movements of large terrestrial animals. Contributions in Marine Science, 80(5):444–465, 1985.
- [50] S. Monden. Vismigratie en het oplossen van vismigratieknelpunten. Technical report, Vlaamse Milieumaatschappij, 2006-2007.
- [51] K. Mullarney, L. Svensson, D. Zetterström, and P. J. Grant. *Europese Vogels*. Tirion Uigevers BV, 2001.
- [52] I. Nopens. Modelleren en simuleren van biosystemen. "cursusnota's", 2010.
- [53] T. A. Patterson, M. Basson, M. V. Bravington, and J. S. Gunn. Classifying movement behaviour in relation to environmental conditions using hidden markov models. *Journal of Animal ecology*, 78(6):1113–1123, 2009.
- [54] W. F. Perrin, B. Wursig, and J. G.M. Thewissen. *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, 2 edition, 2009.
- [55] D. Quammen. De grote dierentrek. National Geographic magazine, 2010.
- [56] T. E. Reimche. Some ecological and evolutionary aspects of bear-salmon interactions in coastal british columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 78:448–457, 2000.
- [57] J. A. Rice. *Mathematical Statistics and Data Analysis*. Duxbury Press, 2 edition, 1995.
- [58] T. Richard. Wildlife watching and tourism: a study on the benefits and risks of a fast growing tourism activity and its impacts on species. United Nations Environment Programme, Secretariat, Convention on Migratory Species, 2006.
- [59] W.L. Robinette, N.V. Hancock, and D.A. Jones. *The Oak Creek Mule Deer Herd in Utah*. Utah Division of Wildlife Resources, 1 edition, 1977.
- [60] J. Rodts. Dieren onder de wielen. Technical report, Natuurpunt, 2012.
- [61] H. C. Rosenbaum, R. L. Brownell, M. W. Brown, C. Schaeff, V. Portway, B. N. White, S. Malik, L. A. Pastene, N. J. Patenaude, C. S. Baker, M. Goto, P. Best, P. J. Clapham, P. Hamilton, M. Moore, R. Payne, V. Rowntree, C. T. Tynan, J. L. Bannister, and R. Desalle. Worldwide genetic differentiation of eubalaena: Questioning the number of right whale species. *Molecular Ecology*, 9(11):1793–1802, 2000.
- [62] H. Sawyer and M. J. Kauffman. Stopover ecology of a migratory ungulate. *Journal of Animal Ecology*, 80(5):1078–1087, 2011.
- [63] H. Sawyer, M. J. Kauffman, R. M. Nielson, and J. S. Horne. Identifying and prioritizing ungulate migration routes for landscape-level conservation. *The Ecological Society of America*, 19(8):2016–2025, 2009.

- [64] J. E. Scarff. Preliminary estimates of whaling-induced mortality in the 19th century pacific northern right whale (eubalaena glacialis) fishery, adjusting for struck-but-lost whales and non-american whaling. *Journal of Cetacean Research and Management*, (2):261–268, 2001.
- [65] R. S. Schick, P. N. Halpin, A. J. Read, C. K. Slay, S. D. Kraus, B. R. Mate, M. F. Baumgartner, J. J. Roberts, B. D. Best, C. P. Good, S. R. Loarie, and J. S. Clark. Striking the right balance in right whale conservation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66(9):1399– 1403, 2009.
- [66] Sea Shepherd. Feiten over de bultrug. http://www.seashepherd.nl/ divine-wind/humpback-whale.html. [gelezen in 2013].
- [67] H.L. Short. *Nutrition and metabolism in Mule and Black-tailed deer of North America*. Univ. Nebraska Press, Lincoln, 1 edition, 1981.
- [68] U. Sinsch. Seasonal changes in the migratory behaviour of the toad bufo bulb: direction and magnitude of movements. *Oecologia*, 76(3):390–398, 1988.
- [69] M. Stevens, J. Coeck, and J. van Vessem. *Wetenschappelijke onderbouwing van de palingbeheersplannen voor Vlaanderen.* Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, 2009.
- [70] S. M. Tomkiewicz, M. R. Fuller, J. G. Kie, and K. K. Bates. Global positioning system and associated technologies in animal behaviour and ecological research. *The Royal Society*, 365(1550):2163–2176, 2010.
- [71] USGS. The national elevation dataset. http://ned.usgs.gov/index.asp. [gelezen in 2013].
- [72] S. Vansteelandt. Statistiek. 2009.
- [73] D. S. Wilcove. No Way Home: The Decline of the World's Great Animal Migrations. Princeton University, 2011.
- [74] J. Wiley and C. Hulsey. How deer survive winter. Maine Fish and Wildlife, 2010.
- [75] T. Yasuda and N. Aria. Fine-scale tracking of marine turtles using gps-argos ptts. Zoological Science, 22(5):547–553, 2005.
- [76] D.L. Zeigler. The Okanogan mule deer. Washington Department of Game, 1978.
- [77] G. Zitkovic. *Introduction to Stochastic Processes*. The University of Texas at Austin, 1 edition, 2010.
- [78] Vogelwergroep Zuid-West-Vlaanderen. Vogels ringen. http://vwg.natuurkoepel. be/ringen.html/. [gelezen in 2013].