

## Die Fragmentierung von Habitaten und die Folgen für das Überleben von Populationen

P.J. den Boer

Die Mehrzahl der stabilen, natürlichen Habitats erstrecken sich -oder jedenfalls erstreckten sich- nahezu ununterbrochen über große Oberflächen. Denke z.B. an die Amazonen-Regenwälder, die Afrikanischen Savannen, die Siberische Taiga und Tundra, die Nordamerikanischen Prärien, die ehemaligen Europäischen Hochmoore, u.s.w. Demzufolge werden die natürlichen Populationen vieler Arten, welche sich dieser Habitats angepasst haben, ebenfalls große Oberflächen bewohnen. Indem solche Gebiete lokale Unterschiede in Bodenstruktur und -zusammensetzung, in Höhe, in Entwässerung, in Deckung, in Futterbestand, und vielleicht sogar in Klima zeigen werden, wird eine solche natürliche Population aus einer Menge von Lokalpopulationen bestehen. Eine natürliche Population ist also eine **vierteilige** Population (**multipartite population**: Andrewartha & Birch 1984). Viele dieser Lokalpopulationen werden sowohl genetisch wie zahlenmäßig mehr oder weniger mit einander verbunden sein mittels Auswechslung von Individuen, das heißt, regelmäßig, oder sogar oft, werden Individuen von einer zur anderen Lokalpopulationen wandern. Deswegen interessiert uns die Frage: **"Hat das Wandern von Individuen zwischen Lokalpopulationen eine Bedeutung für das Überleben der natürlichen Population als Ganzes, und wenn ja, wie groß ist diese Bedeutung?"**. Oder umgekehrt: **"Was wird geschehen mit solchen Lokalpopulationen wenn sie isoliert werden vom Ganzen indem die erst ausgedehnten, natürlichen Habitats von uns reduziert und fragmentiert werden?"**.

Weil wir seit vielen Jahre (Biologische Station Wijster) eine Menge von Habitatfragmenten in Drenthe ununterbrochen auf Carabiden bemustert haben (Den Boer 1977), bekamen wir einen Eindruck der Dichteschwankungen vieler dieser Arten. Am Rande sei vermerkt, dass ein mit geeigneten Oberflächen-fallen gesammeltes Jahrmuster einer Carabidenart sich als ein zuverlässiges -jedoch relatives- Maß der mittleren Abundanz der Art in der Umgebung der Fallen herausgestellt hat (Baars 1979a, Den Boer 1979). Die Mehrzahl dieser Habitatfragmente sind klein -nur wenige Hektare- und mehr oder weniger isoliert im Kulturlandschaft. Meistens werden sie nur eine einzige Lokalpopulation (**interaction group**: Den Boer 1977, 1981, 1986a) jeder Carabidenart enthalten. Aus mehr als 6000 Jahrmuster (gesammelt während mehr als 25

Jahre) der 65 mehr allgemeinen Carabidenarten konnten wir für jede Art ein zuverlässiges Bild der Frequenzverteilung der jährlichen Dichteschwankungen herstellen. Für mathematisch gebildete Zuhörer sei vermerkt, dass diese Frequenzverteilungen sich ohne Ausnahmen wie logarithmisch-normal herausstellten, was genau mit der theoretischen Erwartung übereinstimmt. Deshalb war es möglich diese Dichteschwankungen auch mit der Komputernachahmen. Nachdem wir diese simulierten Dichteschwankungen mit denen im Felde verglichen und entsprechend korrigiert hatten, konnten wir das Dichteschwankungsmuster extrapolieren und für jede dieser Arten bestimmen wie lange eine Durchschnittslokalpopulation überleben wird (siehe weiter Den Boer 1985, 1986b): Figur 1. Die Figur zeigt, dass für die Mehrzahl der Arten die Überlebenserwartung von separierten Lokalpopulationen nicht gross ist, und nur ausnahmsweise mehrere Jahrzehnte übersteigt. Diese Tatsache braucht aber das endgültige Fortbestehen der Art im Gebiet nicht zu gefährden, wenn nur die Gründungsfrequenz von Lokalpopulationen durchschnittlich nicht niedriger ist als die Aussterbenswahrscheinlichkeit. Allein, die Wiederbesiedlungswahrscheinlichkeit von Habitatfragmenten wird in hohem Masse bestimmt durch den heutige Grad der Isolation, das heisst, durch die Verbreitungsmöglichkeiten der Art. Wenn z.B. die Käfer ungeflügelt sind, werden die Abstände zwischen den stark verstreuten Habitatfragmenten bald zu gross sein um aktiv überbrückt werden zu können. Aber auch wenn die Tiere dann und wann fliegen, kann die Wiederbesiedlungsfrequenz leicht mehr als 20% unter die Aussterbenswahrscheinlichkeit von gesonderten Lokalpopulationen herabsinken, und dann wird die Art ziemlich schnell aus dem Gebiet verschwinden. Komputersimulationen haben uns nämlich gezeigt, dass ein grösseres Unterschied als 20% zwischen Aussterben und Gründen von Lokalpopulationen zu einer positiven Rückkopplung führt: zu wenig Gründungen führt zu noch weniger Gründungen, u.s.w.

Schon während vieler Jahre versuchen wir die Verbreitungsmöglichkeiten der unterschiedlichen Arten abzuschätzen. Die Abstände welche Laufkäfer zu Fuss durch ungeeignetes Gelände überbrücken können, werden 1000 Meter nicht übersteigen, weil es den grössten von uns beobachteten Abstand war. Er wurde zurückgelegt von einem Individuum unserer grössten Carabidenart Carabus problematicus Hbst. (24 mm) auf der Heide (Figur 2; Lokalpopulationen dieser Art befinden sich im Walde, Den Boer 1970). Durch das Folgen von radioaktiv markierten Käfern konnte Baars (1979b) feststellen, dass die

kleineren Individuen der Art Pterostichus versicolor St. (11 mm) innerhalb einer Reproduktionsperiode (3 bis 4 Monate) vielleicht nicht mehr als 100 bis 400 Meter (nach der Luftlinie) zurücklegen, und Individuen von Calathus melanocephalus L. (7 mm) sogar nicht mehr als 50 bis 200 Meter. Wir können also ziemlich sicher davon sein dasz, wenn Abstände zwischen Habitatfragmenten einige hundert Meter übersteigen, Lokalpopulationen von nicht-(oder selten-)fliegenden Carabiden nach Aussterben nicht mehr wiedergegründet werden, um so mehr indem die Tiere unterwegs unüberbrückbare Sperrren begegnen können, und Ansiedlungsversuche oft scheitern. Vielleicht dürfen wir nur Carabus-Arten und Pterostichus niger Schall ausnehmen, weil die Individuen gröszer sind als 13 mm. Es ist interessant, dasz gerade Lokalpopulationen solcher Arten mit geringen Verbreitungsmöglichkeiten (L-Arten) relativ gut überleben: 30 bis 150 Jahre (das rechte Drittel von Figur 1). Obwohl es also Zeit fragen wird ehe die Mehrzahl der Lokalpopulationen von L-Arten verschwunden ist, müssen wir damit rechnen, dasz nach zwei Jahrhunderte keiner dieser Arten noch angetroffen werden soll in den Habitatfragmenten unsrer Kulturlandschaft, wenn wir nicht rasch angemessene Masznahmen treffen.

In der Zeit wenn Lokalpopulationen von L-Arten noch Teile waren einer natürlichen, vielteiligen Population, das heiszt, wenn ihre natürlichen Habitate noch nicht reduziert und fragmentiert waren, wurde Lokalaussterben entweder abgewendet durch regelmäsziiges Einwandern von Individuen aus benachbarten Lokalpopulationen, oder die freigewordene Stelle wurde wieder rasch durch Einwandern besiedelt. Diese natürlichen Prozesse können wir heute noch studieren -und deshalb vergleichen mit isolierten Lokalpopulationen- auf die Heide von Kralo und Dwingeloo, welche mit seiner Oberfläche von 1200 Hectare die Ausgedehntheit und Struktur eines natürlichen Habitats hat. Figur 3 zeigt die Dichteschwankungen von P. versicolor in einigen Lokalpopulationen auf dieser Heide. Jede Lokalpopulation nimmt 7 bis 13 Hektare ein, und ist ohne Unterbrechungen verbunden mit benachbarten Lokalpopulationen. Die durchschnittliche Überlebensdauer -wenn gesondert beobachtet- einer solchen Lokalgruppe wird geschätzt auf 150 bis 200 Jahre. Achte aber darauf, dasz diese Lebenserwartung schon stark begünstigt wird durch eine zahlenmäsziige Nivellierung infolge Wandern von Individuen zwischen Gruppen, weil dieser Einfluss nicht aus die Jahrmuster fortgeschafft werden kann. Wenn wir uns jetzt die vielteilige Population, welche

zusammengesetzt ist aus diese Lokalpopulationen, und welche schon leben könnte auf 100 Hektare, ansehen, dann stellen sich die Dichteschwankungen als stark reduziert heraus (oberste Graphik in Figur 3) und soll dementsprechend die Überlebensdauer auf 1000 bis 3000 Jahre geschätzt werden. Weil die studierten Lokalpopulationen nur ein beliebiges Muster aus der ganzen vielteiligen Population darstellen, soll die Art im ganzen Heidegebiet tatsächlich unbegrenzt fortleben können, das heisst, so lange die Lebensbedingungen sich nicht tiefschneidend und dauernd ändern.

Diese sehr günstige Aussicht für P. versicolor auf der Heide von Kralo und Dwingeloo kommt völlig hervor aus den zwischen Lokalpopulationen deutlich verschiedenen Dichteschwankungen (Figur 3), welche mittels wandern zwischen Gruppen einander kompensieren können. Demzufolge ist das **Aussterbensrisiko** wirksam **verteilt** über Lokalpopulationen und wird damit erheblich herabgesetzt (Den Boer 1968). Obwohl es Anweisungen gibt, dass viele andere Arten auf der Heide von Kralo und Dwingeloo entsprechend begünstigt werden, gibt es jedenfalls **eine** Ausnahme, C. melanocephalus, wobei die Dichteschwankungen in verschiedenen Lokalpopulationen gleichlaufend sind. Demzufolge ist in dieser Art das **Aussterbensrisiko** nicht wirksam über Lokalpopulationen **verteilt**, und wird die Totalpopulation nicht viel länger überleben als eine Durchschnittslokalpopulation, das heisst, nur 100 bis 200 Jahre (Figur 4). Computersimulationen zeigten uns, dass ohne Risikostreuung die Totalpopulation 100 bis 1000 Lokalpopulationen umfassen sollte um die Überlebensdauer im Vergleich mit einer einzigen Durchschnittslokalpopulation nur zu verdoppeln. Im Gegensatz zu P. versicolor "erfährt" C. melanocephalus das Heidegebiet offenbar nicht als **vielteilig** (multipartite) sondern als **gleichteilig** (unipartite), ungeachtet des achtbaren Oberflächen (1200 Hektare). Nur 10 Km entfernt von Kralo finden wir jedoch Lokalpopulationen dieser Art mit Dichteschwankungen welche sich klar unterscheiden von denen auf der Heide von Kralo und Dwingeloo. Also, vor 150 Jahre, wenn Drenthe noch groszenteils bedeckt war mit gegenseitig verbundenen Heidefelder wird auch diese Art dort gelebt haben wie eine **vielteilige** Population in einem vielteiligen Habitat, obwohl diese offenbar nach einen grösseren räumlichen Maszstab verteilt war als für P. versicolor notwendig ist.

Jetzt können wir unsre Frage beantworten: **"Wenn in verschiedenen Teilen einer vielteiligen Population die wirksamen Umgebungsbedingungen sich hinreichend unterscheiden um deutlich ungleiche Dichteschwankungen zu veran-**

lassen wird das Wandern von Individuen zwischen Lokalgruppen Streuung und damit Herabsetzung des Aussterbensrisiko zur Folge haben. Die Lebensdauer der Totalpopulation wird dadurch erheblich verlängert und kann geologische Zeiträumen erreichen" (Figur 3). Und auch umgekehrt: "Wenn ausgedehnte, heterogene Habitate stark reduziert und fragmentiert werden, wird die Überlebensdauer der also isolierten Lokalpopulationen stark herabgesetzt, und wird das Überleben der Art völlig bestimmt durch die Vollständigkeit der Auswechslung (turnover) von Lokalpopulationen, das heisst, wird durchschnittlich das Aussterben von Lokalpopulationen ja oder nein vollständig kompensiert durch Gründungen? Wenn die Auswechslung (turnover) von Lokalpopulationen nicht vollständig ist, wenn offenbar also mehr Gruppen aussterben als gegründet werden, wird die Art allmählig aber unabwendbar verschwinden.

Wie schon gesagt, die Wahrscheinlichkeit der Gründung oder Wiedergründung von Lokalgruppen wird bestimmt durch die Verbreitungsmöglichkeiten der Art. Wir besprachen nur Verbreitung zu Fuss und betonten die Beschränkungen. Aber viele Carabiden können auch fliegen, und fliegende Käfer können viel grössere Abstände überbrücken als einige hundert Meter. Das Fliegen von Carabiden hat jedoch seinen Preis: fliegende Laufkäfer werden leicht mitgenommen in Luftströmungen wodurch vielen niemals einen Bestimmungsort erreichen. Es liegt also nahe, dass aus der Population herausfliegen zahlenmässig wichtig sein wird für Arten wo Gründungen in der Regel von fliegenden Individuen zustande gebracht werden, weil geeignete Stellen gewöhnlich weit voneinander entfernt sind (Den Boer 1970). Das trifft allererst zu für Arten welche instabile Habitate besiedeln, so wie Ufer von Flüssen, Seen und Tümpel, und andere unvoraussagbar überschwemmten Stellen, aber auch Stellen wo stabile Habitate zeitweilig zerstört worden sind durch Sturm, Feuer, Erosion, Grosztiere, absterben von Waldriesen, u.s.w. Insbesondere bestimmte Arten der letzten Gruppe werden heute in anthropogenen Habitaten angetroffen, und weil die Gesamtoberfläche solcher Habitate stark gewachsen ist, werden diese Arten nicht mit Aussterben bedroht. Die Verbreitungsmöglichkeiten dieser Arten instabiler Habitate (T-Arten) sind im allgemeinen sehr gut, was gezeigt werden kann mittels Rahmfallen, worin sie häufig gefangen werden (Den Boer 1977; Van Huizen 1979). Diese "Investition" von T-Arten in Verbreitung kann so gross sein, dass nur dadurch die Überlebensdauer von Lokalpopulationen beträchtlich gekürzt wird (Den Boer

1985): das linke Drittel von Figur 1. Es ist interessant zu vermerken, dass diese schnelle Auswechslung (aussterben/gründen: turnover) von Lokalpopulationen **nicht unmittelbar** verursacht wird durch die niedrige Stabilität der bevorzugten Habitats, sondern **mittelbar** unter den Einfluss von natürlicher Selektion entstanden ist: auch auf der stabilen Heide von Kralo und Dwingeloo, wo solche Arten dann und wann ansiedeln, überleben die Lokalpopulationen nur einige Jahre im Gegensatz zu den "normalen Heidearten". Deshalb werden T-Arten im allgemeinen nicht leiden unter Habitatfragmentierung. Aber T-Arten welche angepasst sind an zeitweilig überschwemmten Stellen werden verschwinden durch erniedrigten Grundwasserstand und durch Fluszuregulation.

Nach mehreren Versuchen gelang es eine angemessene Zahl mit den Verbreitungsmöglichkeiten einer (Carabiden) Art zu verbinden: DPS (Distribution of Population Sizes); siehe weiter Den Boer (1977), worin eine mathematische Rechtfertigung der benutzten Formel von Reddingius, siehe auch Den Boer (1987). Je höher DPS, je größer die Wahrscheinlichkeit, dass das Aussterben von Lokalpopulationen hinreichend kompensiert wird durch Gründungen oder Wiedergründungen. Bestimmte Eigenschaften von DPS (Den Boer 1986b, 1987) zeigen uns, dass die DPS-Werte von L-Arten zu niedrig sind für vollständige Auswechslung (turnover) von Lokalpopulationen: Figur 5. Wie schon gesagt, solche Arten -ungefähr die Hälfte unserer Carabiden-Arten- werden unabwendbar aus unserer Kulturlandschaft verschwinden wenn wir nicht rasch angemessene Maßnahmen treffen. Die DPS-Werte von T-Arten sind hinreichend hoch um die Arten beibehalten zu können in unserer Kulturlandschaft, jedenfalls so lange wir instabile Habitats nicht vernichten oder stabil machen: Figur 5. Vielleicht ist nur die Zukunft der Arten, welche in anthropogenen Habitats gedeihen, gesichert.

Zwischen T-Arten mit guten Verbreitungsmöglichkeiten und L-Arten mit geringen Verbreitungsmöglichkeiten gibt es eine Artengruppe mit intermediären DPS-Werten und undeutlichem Status: Figur 5. Die Mehrzahl dieser Arten ist entweder vollgeflügelt oder flügeldimorph, aber -mit nur wenigen Ausnahmen- werden sie nicht oder sehr selten in Rahmfallen gefangen. Deshalb vermuten wir dass im allgemeinen diese Arten mehr die L-Arten als die T-Arten ähneln. Dies scheint unterstützt zu werden durch die Überlebenszeiten (Figur 5), welche mehr im Bereich der L-Arten als in den der T-Arten liegen. Weil die Mehrzahl dieser Arten überdies Wälder oder alte Heidefel-

der bevorzugen, sind wir ziemlich sicher, dass auch diese Arten durch Habitatfragmentierung mit Aussterben bedroht werden. Diese Wahrscheinlichkeit wird gefördert indem innerhalb isolierter, stabiler Habitatfragmente natürliche Selektion den Verlust von Verbreitungsmöglichkeiten begünstigen wird: die auswandernden Individuen selektieren sich selbst davon. Demzufolge bewegen Evolutionsprozesse sich hier in Richtung von niederhalten der Flugmuskelentwicklung (Nelemans 1987), Abnahme der Flügelgröße oder niederhalten der Entwicklung von wirksamen Flügeln (Aukema 1986), "bestrafen" von Verbreitungsverhalten (siehe weiter Den Boer et al. 1980). Deshalb setzen wir voraus, dass diese Intermediärarten unterwegs sind L-Arten zu werden und auch zusammen mit den L-Arten aus unsre Kulturlandschaft verschwinden werden. Zusammenfassend, die Mehrzahl der heutigen Carabidenarten der Kulturlandschaft wird innerhalb weniger Jahrhunderte aussterben wenn keine angemessene Maßnahmen getroffen werden (siehe auch Turin & Den Boer 1988).

Welche Maßnahmen können getroffen werden? Allererst, alle stabilen, nicht-agrarischen Gebietsteile größer als einige hundert Hektare sollen geschützt und in ihrem mehr oder weniger natürlichen Zustand gehalten werden. Wo möglich sollen kleinere Fragmente vergrößert werden oder miteinander verbunden mittels breiter (8 oder mehr Meter) Streifen desselben Characters. In der Forstwirtschaft soll Kahlschlag beschränkt bleiben zu Streifen von 50 bis 100 Meter (Szyszko 1986). Unsre Kulturlandschaft soll überall durchschnitten werden durch ein Netzwerk von untereinander verbundenen größeren und kleineren Habitatfragmente, worin Parke, Gärten, Straßenraine, Böschungen und Rekreationsgebiete aufgenommen werden können. Und schliesslich sollen wir, nach dem Vorbild der "World Wildlife Fund" bedrohte Arten weiterzüchten und wieder einführen in geeignete Gebiete wo sie schon verschwunden.

Schliesze jetzt nicht, dass diese entmutigende Geschichte ein Sonderfall für Carabiden sein wird. Ich habe nur über Carabiden gesprochen, weil es die einzige Gruppe ist worin die Untersuchungen hinreichend weit fortgeschritten sind um die Folgen der Fragmentierung von Habitaten einigermaßen quantitativ voraussagen zu können. Ich bin aber sicher davon dass, wenn zuverlässige Daten verfügbar sein würden, ähnliche Geschichten erzählt werden könnten über viele andere Käfergruppen, über Wanzen, Zikaden, Grillen und Heuschrecken, über Schnecken, Asseln, Tausendfüszler und Würmer, über

Kröten, Frösche, Eidechsen, Schlangen, u.s.w., aber auch über bestimmte geflügelte Tiere welche stabile Habitats bewohnen, wie Falter, Motten und vielleicht sogar bestimmte Vögel.

#### LITERATUR

- Andrewartha, H.G. and L.C. Birch (1984). The ecological web. More on the distribution and abundance of animals. Chicago Univ. Press
- Aukema, B. (1986). Winglength determination in relation to dispersal by flight in two wing dimorphic species of Calathus Bonelli (Coleoptera, Carabidae). In: P.J. den Boer, M.L. Luff, D. Mossakowski and F. Weber (eds): Carabid beetles, their adaptations and dynamics. Gustav Fischer, Stuttgart, pp. 91-99.
- Baars, M.A. (1979a). Catches in pitfall traps in relation to mean densities of carabid beetles. *Oecologia* 41: 25-46.
- Baars, M.A. (1979b). Patterns of movement of radioactive carabid beetles. *Oecologia* 44: 125-140.
- Den Boer, P.J. (1968). Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheor.* 18: 165-194.
- Den Boer, P.J. (1970). On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia* 4: 1-28.
- Den Boer, P.J. (1977). Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. *Miscell. Papers L.H. Wageningen* 14: 1-190.
- Den Boer, P.J. (1979). The individual behaviour and population dynamics of some carabid beetles of forest. *Miscell. Papers L.H. Wageningen* 18: 151-166.
- Den Boer, P.J. (1981). On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. *Oecologia* 50: 39-53.
- Den Boer, P.J. (1985). Fluctuations of density and survival of carabid populations. *Oecologia* 67: 322-330.
- Den Boer, P.J. (1986a). Environmental heterogeneity and the survival of natural populations. *Proc. 3rd Eur. Congress Entom., Amsterdam*, pp. 345-356.
- Den Boer, P.J. (1986b). What can carabid beetles tell us about dynamics of populations? In: P.J. den Boer, M.L. Luff, D. Mossakowski and F. Weber



- (eds): Carabid beetles, their adaptations and dynamics. Gustav Fischer, Stuttgart, pp. 315-330.
- Den Boer, P.J. (1987). On the turnover of (carabid) populations in changing environments. Report 6th meeting Eur. Carab., Balatonalmadi (im Druck).
- Den Boer, P.J., T.H.P. van Huizen, W. den Boer-Daanje, B. Aukema and C.F.M. den Bieman (1980). Wing polymorphism and dimorphism in ground beetles as stages in an evolutionary process. Ent. Gen. 6: 107-134.
- Nelemans, M.N.E. (1987). Possibilities for flight in the carabid beetle Nebria brevicollis (F.). The importance of food during larval development. Oecologia 72: 502-509.
- Szyszko, J. (1986). Dynamics of population size and development of the carabid fauna of pine stands on poor sandy soils (facts and suppositions). In: P.J. den Boer, M.L. Luff, D. Mossakowski and F. Weber (eds): Carabid beetles, their adaptations and dynamics. Gustav Fischer, Stuttgart, pp. 331-341.
- Turin, H. & P.J. den Boer (1988). Changes in the distribution of carabid beetles in The Netherlands since 1880. II. Isolation of habitats and long term trends in the occurrence of carabid species with different powers of dispersal (Coleoptera, Carabidae). Biol. Cons. (im Druck).
- Van Huizen, T.H.P. (1979). Individual and environmental factors determining flight in carabid beetles. Miscell. Papers L.H. Wageningen 18: 199-211.

Mitteilung Nr 352 der Biologischen Station Wijster  
Kampsweg 27 9418PD Wijster (Dr.) Niederlanden

## Erklärung der Figuren

- Figur 1. Frequenzverteilung von den durchschnittlichen Überlebenszeiten von Lokalpopulationen der 65 häufigsten Carabiden-Arten aus Drenthe (Niederlanden). Die Skala ist logarithmisch, das heisst, Klassenbreiten: 2-4, 4-8, 8-16, u.s.w. Vergleiche Figur 5.
- Figur 2. Abstände welche zurückgelegt wurden auf der Heide von Kralo und Dwingeloo von Käfer der Art Carabus problematicus, die das Wald verlassen hatten und gefangen wurden in Oberflächenfallen. Achte darauf, dass ein einziges Individuum gefangen während eines Jahres heisst, dass 10 bis 100 Käfer an die Fangstelle vorbeigegangen sind. Regression:  $Y = 0.0018X + 1$ . Aus Den Boer (1970).
- Figur 3. Dichteschwankungen (Jahrmuster) in zehn Lokalpopulationen der Art Pterostichus versicolor auf der Heide von Kralo und Dwingeloo, im Vergleich mit den Dichteschwankungen in der vielteiligen (multipartite) Population welche sich zusammensetzt aus diese Lokalpopulationen (oben). Aus Den Boer (1986a).
- Figur 4. Dichteschwankungen in vielteiligen Populationen von zwei Carabiden-Arten auf der Heide von Kralo und Dwingeloo. Beide Arten wurden bemustert mit denselben Oberflächenfallen an denselben zehn Stellen. (a.) Pterostichus versicolor; (b.) Calathus melanocephalus. Um den Vergleich zu erleichtern wurde in 1959 mit derselben (willkürlichen) Wert angefangen. Aus Den Boer (1986a).
- Figur 5. Die Beziehung zwischen der durchschnittlichen Auswechslung (turnover) von Lokalpopulationen (%T, ausgedrückt wie die Bogensinuwert der Quadratwurzel, und begleitet von einer Skala der angemessenen, Durchschnittsüberlebenszeiten) und DPS (eine Andeutung für die Grösze der Verbreitungsmöglichkeiten in unsrer Kulturlandschaft) in 65 Carabiden-Arten aus Drenthe. Weiteres im Text und in Den Boer (1985, 1986b, 1987).

