

HET UITSTERVEN VAN LOKALE POPULATIES ALS EEN NATUURLIJK PROCES

P.J. den Boer

Lce

Toen ik in Leiden biologie studeerde rustte er een soort taboe op de veronderstelling dat populaties onder natuurlijke omstandigheden zouden uitsterven. Men zag uitsterven als een proces dat slechts op een geologische tijdschaal een rol van betekenis speelt o.i.v. grootschalige klimaatsveranderingen, continentaal drift, en derg. Daarnaast kon natuurlijk het optreden van de mens oorzaak van uitsterven zijn, zoals het uitroeien van dodo, reuzenalk en trekduif, en het bijna uitroeien van bison en wisent. Populatie-oecologen waren geheel in de ban van het idee dat populaties zouden voortbestaan doordat ze gereguleerd zouden worden door dichtheidsafhankelijke processen (Nicholson, 1933; Smith, 1935). Men veronderstelde dat in een voor de soort gunstig milieu populaties logistisch groeien tot aan het draagvermogen van het habitat en rondom dat niveau zouden worden gereguleerd door concurrentie, predatoren, parasieten en pathogenen (Nicholson, 1958). De voortplantingsdruk, de "intrinsic rate of increase", zou altijd groot genoeg zijn om -misschien niet onmiddellijk, maar na 1 of 2 generaties- de verliezen te compenseren, zodat de aantallen rondom de "carrying capacity" zouden blijven fluctueren. In het laboratorium kon men deze logistische groei volgens de bekende S-kromme inderdaad keurig nabootsen (bijv. Pearl, 1930; Gause, 1934), en als men daar wat "ruis" door wisselende weersinvloeden en andere incidenten aan toegevoegd dacht, kon men zich de fluctuaties in aantallen, zoals die in veldpopulaties werden waargenomen, uitstekend voorstellen (Allee et al., 1949).

1

Ik heb altijd wat moeite gehad met deze nogal deterministische voorstellingen, daar ze niet strookten met mijn veldervaringen, waardoor ik snel bekend stond als een eigenwijze student, die voortdurend overhoop lag met Herman Klomp. Eén van mijn argumenten tegen regulatie van aantallen was, dat dichtheidsafhankelijke sterfte bij hoge dichtheden er slechts toe bijdraagt dat de populatie in latere generaties extra lage dichtheden bereikt (den Boer, 1968: 183/184). Ik was er namelijk van overtuigd, dat de reproductie lang niet altijd in staat is om de verliezen te compenseren. Ik geef daarvan een voorbeeld uit het m.i. meest nauwkeurige populatie-dynamische onderzoek naar regulatie bij insecten, nl. dat van Klomp (1966) aan de dennespanner (Bupalus piniarius). In de 14 jaar van het onderzoek varieerde de eiproductie per wijfje tussen 130 en 215 (open blokjes), terwijl deze ter compensatie van de generatie-sterfte had moeten variëren tussen 19 en 9120 eieren per wijfje. In 8 van de 14 jaar was de eiproductie hiervoor te laag tot veel te laag (tot 60X te laag): Fig. 1. Ik heb dit voor meer daartoe geschikte gevallen uitgerekend, o.a. voor de wintervlinder van Varley & Gradwell (Varley et al., 1973), en voor een van onze loopkevers Calathus melanocephalus (Baars & van Dijk, 1984). Steeds blijkt de eipro-

duktie in vele jaren volstrekt onvoldoende te zijn om de verliezen te compenseren (o.a. den Boer, 1986a). Dit betekent dat de reproductie tesamen met dichtheidsafhankelijke sterfte geen terugkoppelingskring (negative feedback) vormt, zoals werd verondersteld (o.a. Wilbert, 1974). Wel kan dichtheidsafhankelijke sterfte in bepaalde gevallen te hoge dichtheden reduceren, maar te lage dichtheden kunnen niet door compenserende reproductie worden voorkomen. En dit betekent, dat de populatie kans loopt om uit te sterven door het bereiken van dichtheden, die zo laag zijn dat mannetjes moeite hebben om alle wijfjes te vinden en te bevruchten, waardoor de populatie verder afneemt, nog minder wijfjes worden bevrucht, enz. (underpopulation: Andrewartha & Birch, 1954: Ch. 9.1), en de populatie via een positieve terugkoppeling uitsterft.

Al vrij snel nadat ik Wijster was begonnen met het vergelijkend bemonsteren van loopkeverpopulaties kreeg ik de eerste aanwijzingen voor het uitsterven van lokale populaties: Tabel 1 (den Boer, 1977). Het gebeurde regelmatig, dat een bepaalde soort, die jaren achtereen in redelijk grote aantallen was gevangen sterk in aantallen terugliep en geheel uit de vangsten verdween. Ook omgekeerd: een bepaalde soort die jarenlang in een bepaald terrein ontbrak, trad ineens op in de vangsten, eerst in kleine, maar in latere jaren in grotere aantallen. Een kritische luisteraar -en dat bent U natuurlijk- zal nu protesteren en opmerken:

(1) Geven die vangblikvangsten wel een goede indruk van de populatiedichtheid?

(2) Met een stel vangblikken bemonster je maar een klein stukje van de populatie.

(3) In zo'n vangblik zul je maar een kleine fractie van de individuen in de populatie vangen, zodat als je niets meer vangt dit nog niet hoeft te betekenen, dat de soort ter plaatse is verdwenen.

Het is dus duidelijk dat ik iets zal moeten uitleggen om die kritische luisteraar van het lijf te houden en tevreden te stellen.

(1) Met intensieve merk-terugvangproeven kon ik aantonen dat vangblikken een vrij nauwkeurige indruk geven van de populatiedichtheid ter plaatse. Dan is het wel nodig om continu te blijven vangen gedurende het hele jaar, of ten minste gedurende de volledige reproductieperiode van die soort, en al die vangsten op te tellen tot een jaarvangst (den Boer, 1979). Martien Baars (1979a) pakte dit nog direkter aan: hij zette een bepaald deel van het terrein af en ving daaruit alle kevers weg. Hij kende dan het aantal kevers per m^2 , dus de dichtheid. Aan het eind van het jaar vroeg hij mij hoe groot de jaarvangst van die soort in de dichtbijzijnde open serie vangblikken was geweest. Voor 2 soorten zette hij de dichtheden op een aantal plaatsen en in verschillende jaren uit tegen de betreffende jaarvangsten (Fig. 2,3) en liet zien, dat die jaarvangsten zeer significant met de dichtheid correleren. Telkens bleek dat jaarvangsten in gestandaardiseerde vangopstellingen binnen de soort goed vergelijkbare, maar relatieve,

schattingen van de gemiddelde dichtheid rondom die vangblikken geven, zowel tussen jaren als tussen terreinen. Dit geldt echter niet tussen de soorten, daar de index die de relatie tussen dichtheid en jaarvangst weergeeft voor elke soort anders is (den Boer, 1986b).

(2) Martien Baars (1979b) volgde radio-actief gemerkte kevers gedurende het hele jaar en kon zo vaststellen welke afstanden ze lopend in een jaar kunnen afleggen. Deze afstanden geven een indruk van welk oppervlak de jaarvangst van een bepaalde soort afkomstig was. Het oppervlak waarvan 90% van de jaarvangst werd betrokken, beschouwen we als het oppervlak waarop de vangbare populatie, de interactiegroep leefde (den Boer, 1977). Voor Pterostichus versicolor (ind. 12 mm) leeft zo'n interactiegroep op ongeveer 12 ha rondom de vangblikken, voor Calathus melanocephalus (ind. 7 mm) op ongeveer 2 ha. Voor kevers kleiner dan 7 mm is dit oppervlak ook kleiner dan 2 ha, voor kevers groter dan 12 mm groter dan 12 ha, tot enkele km² voor kevers groter dan 20 mm. Baars (1979b) beschreef het looppatroon als een bewegen in willekeurige richtingen zonder home range, zodat kevers die worden weggevangen geregeld worden aangevuld en het oppervlak van de interactiegroep betrekkelijk homogeen wordt bemonsterd. Als het habitat van de populatie even groot of kleiner is dan het oppervlak van een interactiegroep wordt dus de gehele populatie bemonsterd (lokale populatie), als het oppervlak van het habitat veel groter is slechts een deel van de populatie (subpopulatie), wat vooral op het Dwingelder Veld het geval is: (Fig. 4, 5). Daar echter meer dan 90% van alle heide- en hoogveenterreinen in het Noorden van het land kleiner is dan 5 ha, en voor loofbos hetzelfde geldt, leven de meeste loopkeversoorten daar als lokale populaties, d.w.z. als enkelvoudige interactiegroepen. Het lijkt dus speciaal van belang om te weten hoe het gesteld is met de overlevenskans van lokale populaties.

(3) In een standaardserie vangblikken vangen we in een jaar zoiets als 0.1% tot 1%, of zelfs nog minder, van de individuen in een subpopulatie, bijv. in de series op het Dwingelder Veld. In een klein geïsoleerd terreintje echter kan het deel van de populatie dat in een jaar wordt gevangen oplopen tot enkele procenten, soms misschien zelfs tot 10%. Voor het doen van merkerugvangproeven kan men zo'n terreintje gemakkelijk zo intensief bemonsteren, door het plaatsen van een groot aantal vangpotten, dat men tegen het einde van het reproductieseizoen vrijwel geen ongemerkte dieren meer aantreft; blijkbaar zijn dan bijna alle dieren ten minste eenmaal gevangen en dus gemerkt. Door intensieve bemonstering is het dus mogelijk om met aan zekerheid grenzende waarschijnlijkheid vast te stellen of op een geïsoleerd oppervlak kleiner dan dat van een interactiegroep een bepaalde loopkeversoort al of niet aanwezig is. Om te voorkomen dat men de soort ter plaatse uitroeit zal men echter wel moeten vangen met terugzetten (in levendvalen).

Tabel 1 geeft dus binnen elke soort goede, en onderling vergelijkbare, doch relatieve dichtheidsschattingen voor een oppervlak van ten minste

enkele ha's (voor 8 van de 11 soorten), maar we kunnen er niet in alle gevallen zeker van zijn, dat nulvangsten ook werkelijk absolute afwezigheid van de soort aangeeft, daar onze standaardseries -met opzet- weinig intensief vangen. Om te kunnen nagaan of lokale populaties uitsterven moesten we dus een andere strategie ontwikkelen. Er kwamen drie strategieën in aanmerking:

X (1) We ontdekten al vrij snel dat de jaarvangsten van soorten, die zich slecht lijken te verbreiden (bijv. doordat zij geen vleugels hebben), **L-soorten**, weinig spreiding vertonen; meestal zijn die jaarvangsten vrij hoog. Dit in tegenstelling tot soorten, die zich goed verbreiden (bijv. doordat zij zo nu en dan vliegen), **T-soorten**, waarvan de jaarvangsten veel variatie vertonen, en als er voldoende jaarvangsten zijn, d.w.z. meer dan 30-50 van verschillende plaatsen en uit verschillende jaren, een keurige log-normale verdeling vormen (een rechte lijn op waarschijnlijkheidspapier). Als we er van zouden mogen uitgaan dat ook de jaarvangsten van L-soorten een log-normale verdeling zouden moeten vormen (en daar zijn goede redenen voor) dan blijken met name de lage jaarvangsten sterk te zijn ondervertegenwoordigd of zelfs te ontbreken (een geknikte lijn op waarschijnlijkheidspapier): Fig. 6. Dit zou kunnen betekenen dat L-soorten te weinig in populaties met lage aantallen voorkomen, hetzij te weinig in kleine populaties, hetzij te weinig in voor de soort marginale habitats. Dit zou weer kunnen betekenen, dat zij daar snel uitsterven en door het slechte verbreidingsvermogen zich niet meer -of pas na lange tijd- weer op die plaats kunnen vestigen, vooral wanneer die habitats moeilijk bereikbaar zijn voor niet vliegende kevers. Bij bemonsteringen hebben we dus een goede kans ze daar niet meer aan te treffen. Natuurlijk moeten we aannemen dat ook T-soorten in kleine populaties en/of in marginale habitats snel uitsterven, maar daar deze zich goed verbreiden, blijven die plaatsen niet lang onbezet, er vindt weer snel -misschien al het volgende jaar- hervestiging plaats. Ik ga U niet uitleggen hoe dit alles theoretisch werd onderbouwd en uitgewerkt; zie hiervoor den Boer (1977, 1987). Het is voldoende om te weten, dat deze voorstelling van zaken juist bleek te zijn.

X (2) Wanneer van een bepaalde soort het patroon van aantalsfluctuaties voldoende bekend is, d.w.z. wanneer op een aantal plaatsen in een aantal jaren de verandering in aantallen van jaar op jaar is vastgesteld, kan een frequentieverdeling van de vermenigvuldigingsfactoren, netto reproducties, worden samengesteld. Na vele jaren bemonsteren op veel plaatsen bleek dit voor 65 loopkeversoorten mogelijk te zijn, en in al die gevallen bleek de frequentieverdeling van netto reproductie-waarden (R) niet significant te verschillen van de best passende log-normale verdeling: Fig. 7. Dit stelde ons in staat om voor elk van die soorten het fluctuatiepatroon van aantallen te simuleren en na te gaan hoe lang het zou duren voor het laatste exemplaar uit een lokale populatie van die soort zou zijn verdwenen, de populatie dus zou zijn uitgestorven. Ik zal U niet lastig vallen met de-

tails van deze procedure, die toch nog wel wat complicaties gaf; deze is beschreven in den Boer (1985). Hier zij slechts vermeld, dat de gemiddelde overlevingsduur, die uit 500 computersimulaties voor elke soort werd berekend, als een schatting van de te verwachten overlevingsduur van een lokale populatie van die soort werd beschouwd onder omstandigheden, die niet essentieel verschillen van die waaronder in de afgelopen 30 jaar de veldbepalingen werden gedaan. Het resultaat laat zien, dat voor het merendeel van de soorten geen grotere overlevingsduur dan zo'n 30 jaar per lokale populatie kan worden verwacht. Wanneer we de soorten opsplitsen naar verspreidingsvermogen, dan blijken de slechte verspreiders, L-soorten, het aanzienlijk beter te doen (30-100 jaar) dan de goede verspreiders, T-soorten (4-30 jaar): Fig. 8. Dit was te verwachten, daar loopkevers die goed vliegen (T-soorten) vooral instabiele habitats bewonen, oevers van plassen en stromen, cultuurland, vegetaties in een overgangssituatie, terwijl ongeveugelde loopkevers (L-soorten) vooral stabiele habitats bewonen, bossen, hoogvenen, oude heidevelden. Wanneer deze schattingen enigszins betrouwbaar zijn, zou het er voor de L-soorten in ons sterk versnipperde cultuurlandschap niet zo best uitzien: in de loop van 100-200 jaar zouden zij geleidelijk verdwijnen uit alle kleine, geïsoleerde habitatresten (kleiner dan 5-10 ha om de gedachten te bepalen), zonder dat hervestiging mogelijk is. Dit klopt overigens met de onvolledige log-normale verdelingen van jaarvangsten van L-soorten (geknikte lijnen op waarschijnlijkheidspapier: Fig. 6), want die zouden dan laten zien, dat een flink aantal van deze kleine populaties al zijn verdwenen uit kleine habitatresten.

(3) Het voorgaande betrefte indirecte -hoewel sterke- aanwijzingen voor het uitsterven van lokale populaties. Ik zocht daarom naar een ongeveugelde loopkeversoort, die vroeger in Drenthe grote oppervlakken moet hebben bewoond, waarvan het habitat ondubbelzinnig herkenbaar is, en waarvoor de simulaties een lage overlevingsduur voor lokale populaties gaf. Ik vond zo'n soort in Agonum ericeti, een ongeveugelde hoogveensoort, waarvoor de simulaties een gemiddelde overlevingsduur van 19 jaar (voor 80% van de gevallen tussen 7 en 44 jaar) gaven. Ik vond Henk de Vries bereid om een flink aantal kleine hoogveenresten en een paar grote hoogveengebieden in Drenthe te bemonsteren, met de verwachting dat de soort uit resten kleiner dan zo'n 5 ha (hoogstens 2-3 interactiegroepen) zal zijn verdwenen, maar in resten groter dan zo'n 20 ha (10 interactiegroepen) nog aanwezig zal zijn. Tabel 2 laat zien, dat aan deze verwachting nauwkeurig wordt voldaan: in slechts 1 van 12 kleine resten werd de soort nog aangetroffen (na 54 jaar isolatie), terwijl hij in alle resten groter dan 50 ha aanwezig was. Interessant is, dat er zich onder de kleine hoogveenresten 2 bevonden waar de soort 28-30 jaar geleden nog was aangetroffen (de Vries & den Boer, 1990). Henk de Vries zet dit onderzoek als AIO voort, en het ziet er naar uit dat hetzelfde geldt voor andere slecht verspreidende heide- en hoogveensoorten, zodat onze sombere voorspelling helaas juist lijkt te zijn: slecht versprei-

dende soorten verdwijnen uit kleine, geïsoleerde natuurreservaten in ons cultuurlandschap. Dit is een overtuigende bevestiging van de voor habitat-eilanden lang omstreden "eiland theorie" (MacArthur & Wilson, 1967).

Bij het interpreteren van de gegevens van Agonum ericeti hebben we stilzwijgend gebruik gemaakt van de veronderstelling dat de fluctuaties van aantallen in subpopulaties van een veel grotere (meerdelige) populatie voldoende asynchroon verlopen om te voorkomen dat onder zeer ongunstige omstandigheden alle subpopulaties tegelijk uitsterven of het niveau van "underpopulation" passeren (wat op hetzelfde neer komt). Anders gezegd: we veronderstelden dat het uitsterfrisico gespreid was over een aantal asynchroon fluctuerende subpopulaties (den Boer, 1968, 1981) ~~Fig. 9~~. Deze risicospreiding is heel overtuigend voor Pterostichus versicolor op het Dwingelder Veld (Fig. 10): gemiddeld zou de overlevingsduur van een subpopulatie (wanneer geïsoleerd) 150-200 jaar zijn, maar voor de meerdelige populatie die men zich kan denken te bestaan uit de 10 bemonsterde subpopulaties (op 150-200 ha) is het fluctuatiepatroon zo gunstig, dat een overlevingsduur van 3000-6000 jaar mag worden verwacht (cereris paribus). Ook voor Agonum ericeti bleken de fluctuaties in subpopulaties op het Dwingelder Veld voldoende asynchroon te verlopen (Fig. 11) om risicospreiding en daarmee een veel langere overlevingsduur in grotere habitatresten te mogen verwachten. We nemen aan dat hetzelfde geldt voor de grotere hoogveengebieden uit Tabel 2. Dit asynchroon verlopen van aantalsfluctuaties in subpopulaties van meerdelige populaties -en dus de daaraan verbonden risicospreiding- blijkt een betrekkelijk algemeen verschijnsel te zijn. Ik geef hier nog het voorbeeld van Pterostichus lepidus op het Dwingelder Veld (Fig. 12): subpopulaties overleven gemiddeld 90 jaar, een meerdelige populatie 400-600 jaar. Tot dusverre kennen we slechts één soort, Calathus melanocephalus, waar de fluctuaties in subpopulaties op het Dwingelder Veld dermate synchroon verlopen, dat geen spreiding van het uitsterfrisico plaatsvindt (Fig. 12), en de overlevingsduur van zowel een gemiddelde subpopulatie als van de uit 10 subpopulaties bestaande meerdelige populatie op ongeveer 100 jaar wordt geschat. Merk op dat het ongeveer 10X grotere aantal kevers in de meerdelige populatie hierbij nauwelijks een rol speelt: het fluctuatiepatroon van aantallen blijkt een veel grotere rol te spelen dan het aantalsniveau.

Spreiding van het uitsterfrisico over subpopulaties is dus erg belangrijk voor het overleven van natuurlijke populaties, daar deze vrijwel altijd in grote meer of minder geschikte gebieden leven. De mens heeft deze gebieden echter zo sterk gereduceerd dat nu vele soorten gevaar lopen uit die laatste te kleine, en sterk geïsoleerde resten te verdwijnen, ook wanneer deze als habitat geschikt blijven.

Wijster, 22 november 1991

LITERATUUR

- Allee, W.C., O. Park, A.E. Emerson, T. Park & K.P. Schmidt (1949). Principles of animal ecology. Saunders & Co, Philadelphia.
- Andrewartha, H.G. & L.C. Birch (1954). The distribution and abundance of animals. Chicago Univ. Press, Chicago.
- Baars, M.A. (1979a). Patterns of movement of radioactive carabid beetles. *Oecologia* 44: 125-140.
- Baars, M.A. (1979b). Catches in pitfall traps in relation to mean densities of carabid beetles. *Oecologia* 41: 25-46.
- Baars, M.A. & Th.S. van Dijk (1984). Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland. II. Egg production and survival in relation to density. *J. Anim. Ecol.* 53: 389-400.
- Den Boer, P.J. (1968). Spreading of risk and the stabilization of animal numbers. *Acta Biotheor.* (Leiden) 18: 165-194.
- Den Boer, P.J. (1977). Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. *Miscell. Papers, L.H. Wageningen* 14. Veenman & Zn, Wageningen.
- Den Boer, P.J. (1979). The individual behaviour and population dynamics of some carabid beetles of forests. In: On the evolution of behaviour in carabid beetles by P.J. den Boer, H.U. Thiele & F. Weber (eds). *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). Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch Heathland. The significance of density-related egg production. In: Carabid beetles, their adaptations and dynamics by P.J. den Boer, M.L. Luff, D. Mossakowski & F. Weber (eds): 361-370. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Den Boer, P.J. (1986b). Concluding remarks: Carabids as objects of study. In: Carabid beetles, their adaptations and dynamics by P.J. den Boer, M.L. Luff, D. Mossakowski & F. Weber (eds): 539-551. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Den Boer, P.J. (1987). On the turnover of carabid populations in changing environments. *Acta Phytopath. Entom. Hung.* 22: 71-83.
- De Vries, H.H. & P.J. den Boer (1990). Survival of populations of Agonum ericeti (Col., Carabidae) in relation to fragmentation of habitats. *Neth. J. Zool.* 40: 484-498.
- Gause, G.F. (1934). The struggle for existence. Williams & Wilkins, Baltimore.
- Klomp, H. (1966). The dynamics of a field population of the pine looper, Bupalus piniarius L. (Lep., Geom.). *Adv. Ecol. Res.* 3: 207-305.
- MacArthur, R.M. & E.O. Wilson (1967). The theory of island biogeography.

- Monogr. Pop. Biology 1. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Nicholson, A.J. (1933). The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 2: 132-178.
- Nicholson, A.J. (1958). Dynamics of insect populations. *A. Rev. Ent.* 3: 107-136.
- Pearl, R. (1930). The biology of population growth. 2nd ed. Knopf, New York.
- Smith, H.S. (1935). The role of biotic factors in the determination of population densities. *J. econ. Entom.* 38: 873-898.
- Varley, G.C., G.R. Gradwell & M.P. Hassell (1973). Insect population ecology, an analytical approach. Blackwell, Oxford.
- Wilbert, H. (1971). Feedback control by competition. In: Dynamics of populations, by P.J. den Boer & G.R. Gradwell (eds): 174-188. PUDOC, Wageningen.

P.J. den Boer (Biological Station LUW, Wijster): **The extinction of local populations as a natural process.**

For a long time natural populations were thought to die out at a geological time scale only as a result of climatic changes, continental drift, competition, etc., and more recently also because of activities of man (destruction and fragmentation of habitats). Local populations were supposed to be regulated by density-dependent processes and thus to persist under natural conditions.

After a number of years comparative investigations at the Biological Station Wijster (The Netherlands) on the dynamics of carabid populations indicated extinction and refoundation of local populations under more or less natural conditions. As these indications came from samplings (year-catches in pitfalls) they were not conclusive and had to be confirmed by other, independent data. These came available from three sources:

(1) The year-catches of the 23-26 well dispersing (by flight) species, T-species, form a lognormal distribution, and it was supposed that the same should apply to the 20-25 badly dispersing species, L-species. But the distributions of year-catches of L-species showed a significant shortage of low catches, which is explained as: small and/or sparse populations became extinct and could not be refounded because of increasing isolation of habitat fragments.

(2) As the net reproduction (R)-values of each of 65 carabid species form lognormal distributions the fluctuation pattern of numbers could be simulated and survival times estimated. Local populations of T-species are expected to survive for 4-30 years, but are easily refounded, those of L-species for 30-100 years, but can usually not be refounded. Therefore, L-species are thought gradually to disappear from the habitat fragments in our cultivated countrysides.

(3) By intensively sampling many small and isolated habitat fragments as compared with larger habitats of the unwinged peat-moor species Agonum ericeti Henk de Vries could show that it disappeared from all but one small fragments after 24-71 years of isolation, but persisted in all larger habitats (> 50 ha). The mean survival time of local populations was estimated at 19 (7-44) years. Other L-species show similar patterns.

At Dwingelder Veld (1600 ha) local populations of Agonum ericeti fluctuate asynchronously, by which the chance to survive is highly increased: **the risk of extinction is spread over these asynchronously fluctuating subpopulations.** This kind of risk spreading is quite common among carabid species in larger habitats. In Pterostichus versicolor simulations (500) show local populations to survive for 150-200 years, but a group of 10 asynchronously fluctuating subpopulations (at 150-200 ha) for 3000-6000 years. Fragmentation and isolation of habitats increase the chance of extinction 5-20 times, so that small nature reserves will lose all badly dispersing species in the course of a few centuries.