

ZOOLOGISCH ONDERZOEK OP HET  
BIOLOGISCH STATION, WIJSTER,  
1959-1967

P. J. DEN BOER

(Mededeling van het Biologisch Station, Wijster, nr. 140)

Ervaren insektenverzamelaars kunnen dikwijls met opvallend succes in onbekend terrein de plekjes vinden waar door hen 'begeerde soorten' zouden huizen.

Dit zou moeten betekenen dat iets in de uiterlijke verschijningsvorm van een terreintype min of meer korreleert met de kans op aanwezigheid van bepaalde insektensoorten. Deze 'voorwetenschappelijke ervaring' werd het uitgangspunt van het zoölogisch onderzoek, dat in 1959 aan het Biologisch Station te Wijster werd gestart.

Daar 'ervaring' echter pleegt te worden opgebouwd door het onbewust selecteren van 'sprekende voorbeelden' kan zij een sterk scheefgetrokken beeld geven van de werkelijkheid.

Het was dus allereerst noodzakelijk de juistheid van bovengenoemde ervaring te toetsen. Dit kan geschieden door zo objectief mogelijk bemonsteren van een groot aantal verschillende terreintypen. Met 'zo objectief mogelijk' wordt bedoeld: zo onafhankelijk mogelijk van het subject van de onderzoeker, dus géén 'handvangsten' tijdens 'verzamelexcursies', maar een ononderbroken en volkomen gemechaniseerde bemonstering. Daar als object van onderzoek loopkevers (*Coleoptera*, *Carabidae*) werden gekozen, kon een dergelijke bemonstering met behulp van vangblikken en/of -trechters plaats vinden. Langs deze weg werd gehoopt een verband te vinden tussen de aan- of afwezigheid van bepaalde soorten en bepaalde fysiognomische eigenschappen van de onderzochte terreintypen, zoals structuur en samenstelling van de vegetatie, structuur van de bodem en de bodembedekkende laag (bijv. strooisel), grondsoort, expositie, 'natheid', e.d.

Daar vrijwel geen enkele soort geheel tot één terreintype beperkt blijft, kon worden verwacht, dat de kwantitatieve verdeling van de vangaantallen over een aantal terreintypen een belangrijke aanwijzing zou geven omtrent de relatieve betekenis van verschillende fysiognomische eigenschappen. Bovendien bleek spoedig dat de kwantitatieve verdeling van bepaalde soorten over een aantal terreintypen in de loop der jaren verandert, o.a.: onder invloed van weersomstandigheden en van veranderingen in de vegetatiestructuur, waaruit eveneens belangrijke aanwijzingen kunnen volgen. Aan de hand van dergelijke aanwijzingen kunnen hypothesen worden opgesteld omtrent de oorzaken van de binding van bepaalde soorten aan bepaalde terreintypen. Deze hypothesen kunnen met nieuwe veldgegevens (bijv. een

jaar met andere weersomstandigheden of gegevens uit een ander terreintype), maar vooral met kritische experimenten in het veld en in het laboratorium worden getoetst.

In het hier volgende zal een kort overzicht worden gegeven van de voorlopige resultaten van dit onderzoek. Voor meer formele gegevens en voor literatuurverwijzingen wordt verwezen naar het rapport: 'Zoö-oecologisch onderzoek op het Biologisch Station te Wijster', verkrijgbaar bij de bibliotheek van het Biologisch Station, Kampsweg 27 te Wijster (evenals enkele in dit rapport genoemde Mededelingen van het Biologisch Station). In genoemd rapport wordt tevens een overzicht gegeven van de techniek van onderzoek en van de mogelijkheden tot verder onderzoek. Dit rapport zal in het Engels worden gepubliceerd in Belmontia.

Loopkevers bewegen zich betrekkelijk ongericht – ze hebben geen 'home range' – over het oppervlak van de grond en kunnen daardoor betrekkelijk eenvoudig objectief en redelijk kwantitatief, ononderbroken worden bemonsterd met vangblikken en/of –trechters. Elke week worden de vangsten opgehaald, gedetermineerd, 'gesekt', geteld, geprepareerd of gekonserveerd, ingeschreven, enz. Sinds 1959 werden op deze wijze ruim 150.000 loopkevers verwerkt, behorende tot ongeveer 150 soorten en gevangen in 73 terreintypen, die gedurende één of meer (tot maximaal 8 jaren) ononderbroken werden bemonsterd. Tot eind 1966 werden ook de meeste andere arthropoden verzameld en bewaard. Met de bewerking van dit omvangrijke materiaal is nog slechts een bescheiden begin gemaakt.

Met uitzondering van enkele proeven op het terrein van het Biologisch Station werden tot dusverre uitsluitend zo natuurlijk mogelijke terreintypen bemonsterd. In Drente komen hiervoor vooral in aanmerking: natuurlijke loofbosresten (Mantinge, Bruntinge, Kralo, Lheebroek, Spier), heiden (vooral Kralose en Dwingelose heide), hoogveenresten (De Witten, Dalerpeel en Meerstalblok, Zwarte Meer), veentjes (aan Kampsweg en in Staatsbossen Dwingeloo), stuifzanden (Hullen Zand, Terhorster Zand en Lheebroeker Zand) en jeneverbesstruwelen (Lheebroeker Zand en Mantinger Zand). Daarnaast werden ter vergelijking ook enkele kulturbossen (zowel loof- als naaldbos: Kralo en Staatsbossen, Dwingeloo) bemonsterd en wij hopen t.z.t. eveneens akkers en weiden in het onderzoek te kunnen betrekken.

Daar wij over het algemeen slecht geïnformeerd zijn over de natuurlijke insektenfauna die ons omringt, levert een dergelijk onderzoek – ondanks de beperking tot slechts één keverfamilie – vele verrassingen. Naast enkele nieuwe soorten voor onze fauna – waaronder de Oost-Europese *Agonum krynickii* SPERK. uit moerasbossen, die hier op de Kralose heide leeft! – vallen vooral de boreale soorten op, zoals *Miscodera arctica* PAYK., *Cymindis vaporariorum* L., *Cymindis macularis* DEJ., *Amara quenseli* SCHÖNH., *Agonum ericeti* PANZ., e.a. De laatste blijkt in ons land zelfs geheel tot Drente beperkt te zijn, maar het is hier een gewone soort op hoogveenresten, veentjes en vochtige

heiden. Bijna hetzelfde geldt voor de boreo-montane loofbossoort *Harpalus 4-punctatus* DEJ. Ook andere 'zeldzaamheden' blijken in Drente talrijk te zijn: van *Amara brunnea* GYLL. bijv. waren slechts enkele inlandse exx. bekend. In 1961 werden in een klein berkenbosje bij Spier 822 exx. gevangen..., enz.

De verdeling van soorten over terreintypen blijkt vooral samen te hangen met de ruimtelijke structuur van de habitat (vooral de vegetatie) en met de bodemvochtigheid. Het grootste verschil bestaat tussen bossen en open terreinen: slechts enkele soorten worden in beide groepen terreintypen ongeveer even talrijk gevangen. Binnen de bossen worden de verschillen vooral bepaald door de tegenstellingen: nat bos – droog bos, dicht bos – licht bos, loofbos – naaldbos. Noch de soort-samenstelling van de boomlaag, noch die van de kruidlaag schijnen van enige betekenis; daarentegen blijken structuur en dikte van de strooisellaag een doorslaggevende rol te spelen. Naaldbossen bevatten slechts een verarmde loopkeverfauna van loofbossen (zowel wat aantal soorten als wat aantal individuen betreft); vooral de afwijkende structuur van de strooisellaag in naaldbossen schijnt ongunstig te zijn: bijmenging met bladstrooisel of afwisseling met moskussens (zoals in vele larix-bossen) geeft al enige verbetering. Verreweg het armste terreintype dat tot op heden werd bemonsterd wordt gevormd door jeneverbesstruvelen: waarschijnlijk slechts met uitzondering van *Carabus problematicus* HBST. worden er alleen wat migranten uit omringende terreintypen gevangen (ook de overige fauna van bodemarthropoden lijkt hier zeer arm). Misschien is dit een gevolg van een combinatie van ongunstige factoren: naaldstrooisel, droogte (op stuifzand), zeer dichte boomlaag en een betrekkelijk klein oppervlak.

Binnen de open terreinen worden de verschillen vooral bepaald door de structurele dichtheid van de vegetatie en door de bodemvochtigheid. Zeer dichte structuren, zoals uitgebreide mosbegroeiingen in beschaduwde heiden en in kraaiheide-vegetaties vormen waarschijnlijk een mechanische barrière voor loopkevers. In mindere mate bepaalt dezelfde structuurfactor misschien de betrekkelijke individuen- en soortenarmoede van dichte *Erica*-, *Molinia*- of *Sphagnum*-vegetaties. Zeer arm aan loopkevers – hoewel een aantal interessante soorten bevattend – zijn drijvende hoogveenvegetaties, waarschijnlijk als een gevolg van de combinatie van zeer dichte structuur en zeer grote 'natheid'. Tot de rijkste terreintypen in Drente behoren de interessante open mozaïek-heiden, vooral de vochtige. Enkele soorten blijken een sterke voorkeur te vertonen voor dit structuurtype – bijv. *Harpalus fuliginosus* DFTS. Overigens is de voorkeur van de meeste loopkeversoorten van open terreinen weinig uitgesproken. De belangrijkste verschillen worden nog bepaald door de tegenstellingen: nat-droog, grazig-niet grazig, gesloten vegetatie-open mozaïek, ruderaal – niet ruderaal. Ook voor de open terreinen lijkt de ruimtelijke structuur van de vegetatie aanzienlijk belangrijker dan de soort-samenstelling (althans in Drente), hoewel de laatste natuurlijk de eerste mede kan bepalen.

Fig. 1 & 2:

Verdeling van Carabidensoorten over bossen.

I. Soorten die uitsluitend in bossen worden gevangen, afgezien van enkele migranten.

II. Soorten die vooral in bossen worden gevangen.

III. Soorten die zowel in bossen als in andere terreinen worden gevangen.

*Distribution of carabid species over a number of woods.*

*I. Species which – except for some migrants – are caught exclusively in woods.*

*II. Species which are mainly caught in woods.*

*III. Species which are caught in woods as well as in other localities.*

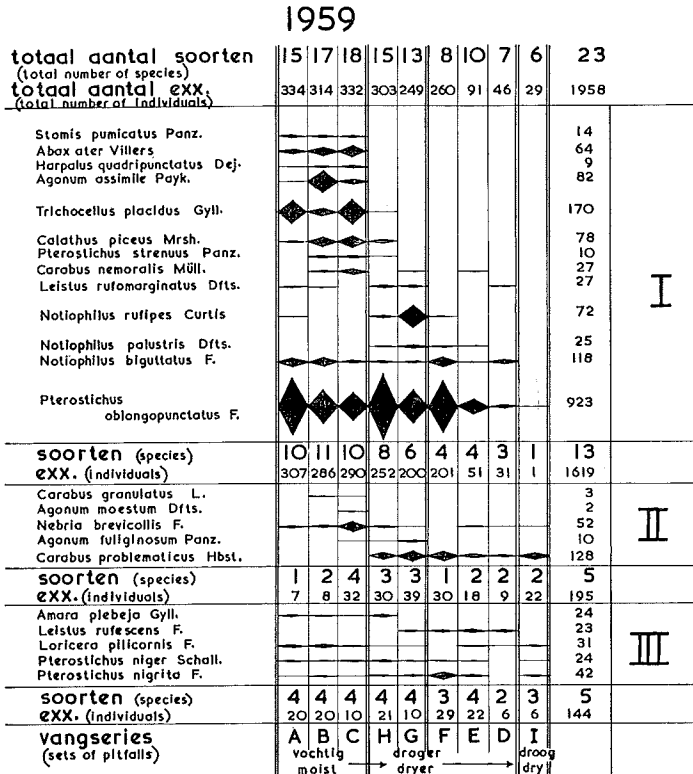
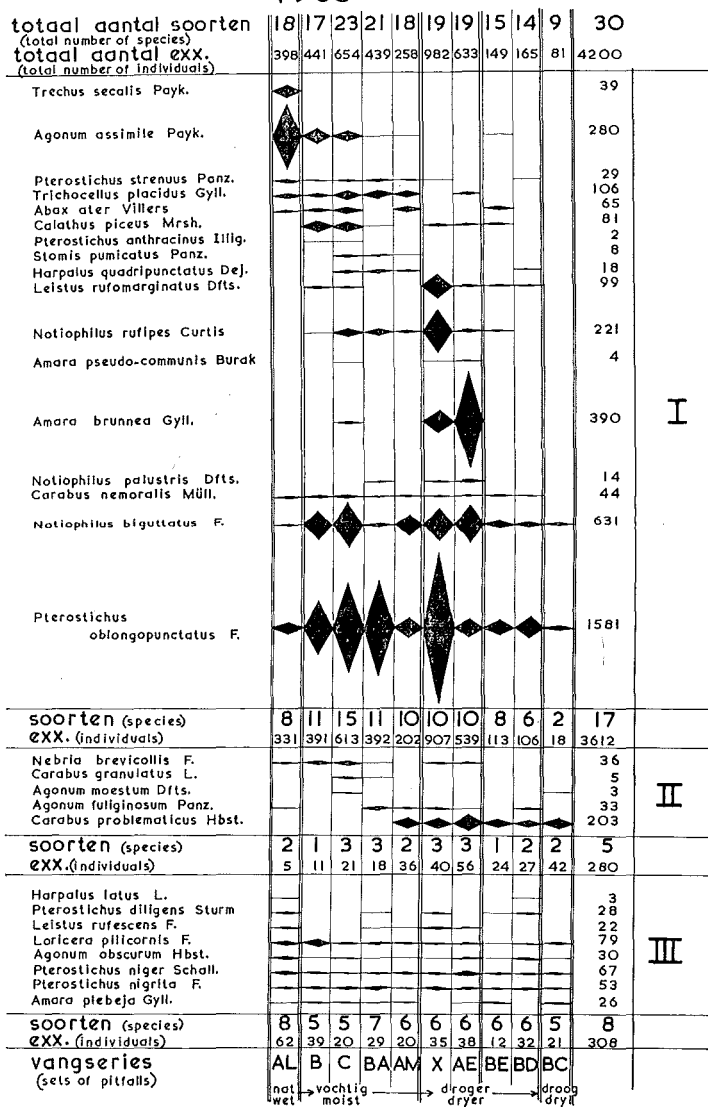


Fig. 1.

A, B, C: Vochtig loofbos op leemhoudend zand, A en B met veel hultst; H, G: Eikenbos op stuifzand; F, E, D: Aangeplant naaldbos (F: Larix, E: Pinus, D: Picea); I: Jeneverbesstruweel op stuifzand.

*A, B, C: Moist deciduous woods on loamy sand, A and B with much Ilex; H, G: Oak-wood on blowing sand; F, E, D: Plantations of coniferous trees (F: Larix, E: Pinus, D: Picea); I: Juniperus thicket on blowing sand.*

1965



I

II

III

Fig. 2.

AL: Nat loofbos op leem; B, C, BA: Als A, B, C in Fig. 1; AM: Loofbos op vochtig zand; X, AE: Loofbos op stuifzand (X: Eiken+berken; AE: Licht berkenbos); BE, BD: Grove dennenbos op zand; BC: Als I in Fig. 1.

AL: Wet deciduous wood on loam; B, C, BA: See A, B, C in Fig. 1; AM: Deciduous wood on moist sand; X, AE: Deciduous wood on blowing sand (X: Oak+birch; AE: light birch-wood); BE, BD: Pinus-wood on sand; BC: See I, Fig. 1).

Bij een geheel andere groep van dieren, namelijk mijtensorten op de bladeren van appelbomen, vond Mevr. W. DEN BOER-DAANJE, dat ook dáár de structuur van de habitat – in dit geval de mate van beharing van de bladeren – van doorslaggevende betekenis is voor de habitat-binding. Géén van de mijtensorten was gebonden aan een bepaalde *Malus*-soort.

In de verdeling van de loopkeversoorten over terreintypen (vooral open terreintypen) treden in de loop der jaren duidelijke verschuivingen op, waarschijnlijk vooral onder invloed van de weersomstandigheden en van veranderingen in vegetatiestructuur, welke te samen met de bodemvochtigheid het mikroweer ter plaatse bepalen. Samenvattend: de binding van loopkeversoorten aan terreintypen schijnt vooral te worden bepaald door substraatvochtigheid en structuur van de habitat, waarvan de laatste zowel een direkte (mechanische barrière) als een indirecte invloed ('transformator' van makro- tot mikroweer) heeft. Helaas is nog niets bekend over de betekenis van voedsel. Hiernaar wordt thans een onderzoek ingesteld door Drs. R. HENGVELD.

De handhaving van soorten in terreintypen wordt uiteraard bepaald door de mate van voortplanting, of precieser: door de schommelingen in de aantallen zich reproducerende wijfjes in opeenvolgende generaties. Dit betekent dat het voor een juist beeld van de binding van loopkeversoorten aan terreintypen noodzakelijk is de opbouw van de reproductiecyclus van de betrokken soorten nauwkeurig te kennen, vooral wat de factoren betreft die het 'reproductie-succes' beïnvloeden. Uit het verloop van de vangaantallen gedurende het jaar kan reeds iets worden geconcludeerd omtrent de tijd van reproductie. Dan blijkt o.a. dat in vochtige loofbossen en in hoogveenvegetaties vrijwel alle soorten zich in het voorjaar voortplanten, terwijl in stuifzand de meeste soorten zich in de nazomer en vooral in de winter (!) voortplanten. In droge bossen en op de heide zijn beide voortplantingsgroepen benevens 'zomer-voortplanters' aanwezig. Er wordt vermoed dat deze verdeling verband houdt met de vochtgevoeligheid van de larven van de meeste loopkeversoorten: in de zomer is het in stuifzandterreinen voor de ontwikkeling van de meeste larven te droog, terwijl het in vochtige loofbossen en in veentjes 's winters waarschijnlijk te nat is.

Voor een nauwkeuriger beeld van de opbouw van de voortplantingscyclus was het echter noodzakelijk om de ovaria van grote aantallen wijfjes te bestuderen. Aan de hand van de ontwikkelingstoestand van de ovaria is het niet alleen mogelijk om onderscheid te maken tussen wijfjes met en zonder eieren, maar ook tussen wijfjes die zich voor de eerste maal en wijfjes die zich voor de tweede maal reproduceren (aan- of afwezigheid van 'corpora lutea'). Hierbij bleek, dat bij alle 6 tot dusverre onderzochte soorten de voortplantingscyclus heterogeen is, d.w.z. aan de voortplanting nemen ten minste twee groepen wijfjes deel: oude, overwinterde wijfjes, die zich het vorige jaar reeds hebben voortgeplant en jonge wijfjes, die bij enkele soorten als larve hebben

# Verdeling van Carabidensoorten over hoogvenen, "veentjes" en vochtige heiden 1961

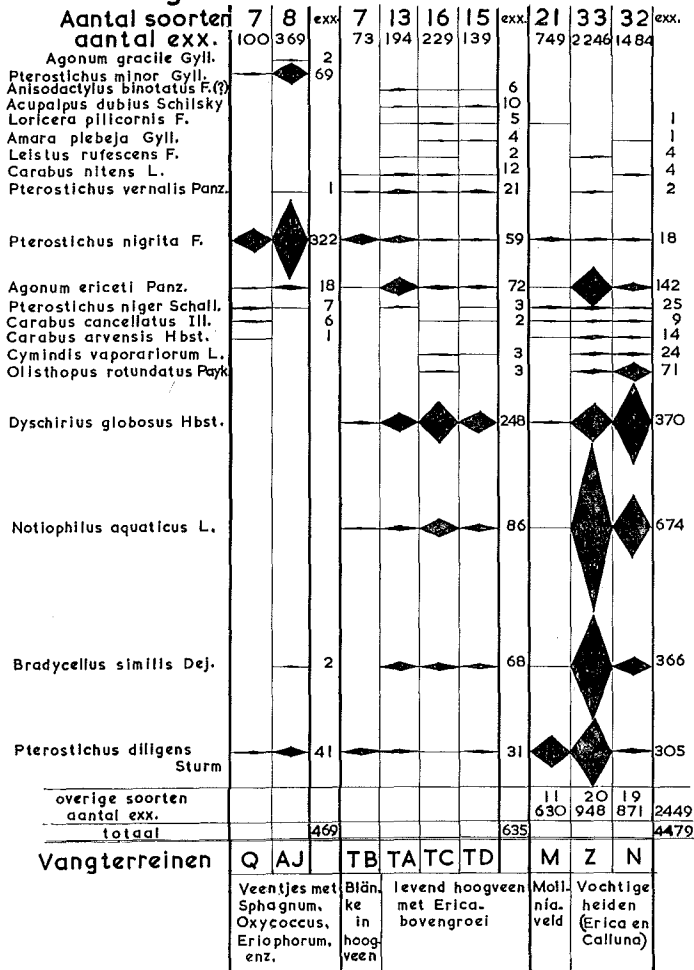


Fig. 3.

Verdeling van Carabidensoorten over hoogvenen, 'veentjes' en vochtige heiden.  
 Q, AJ, TB: Veen-  
tjes met drijvend Sphagnum; TA, TC, TD: Levend hoogveen met Erica-  
bovengroei; M, Z, N: Vochtige heiden (M: Molinia; Z, N: Erica(Calluna)).  
 N.B.: Door plaatsgebrek zijn voor de vochtige heiden (M, Z, N) niet alle soorten in de  
 figuur opgenomen.

*Distribution of carabid species over Sphagnum bogs and moist heaths.*  
 Q, AJ, TB: Floating Sphagnum; TA, TC, TD: Peat with Sphagnum and Erica; M, Z, N: Moist  
 heaths (M: Molinia; Z, N: Erica + Calluna). Note: For lack of space not all species from the moist  
 heaths (M, Z, N) are figured.

Fig. 4 & 5:

Stuk vegetatie van  $6 \times 6$  m rondom een vangblik loodrecht van boven gezien.  
*Vegetation around a catch-box, seen perpendicularly from above ( $6 \times 6$  m).*

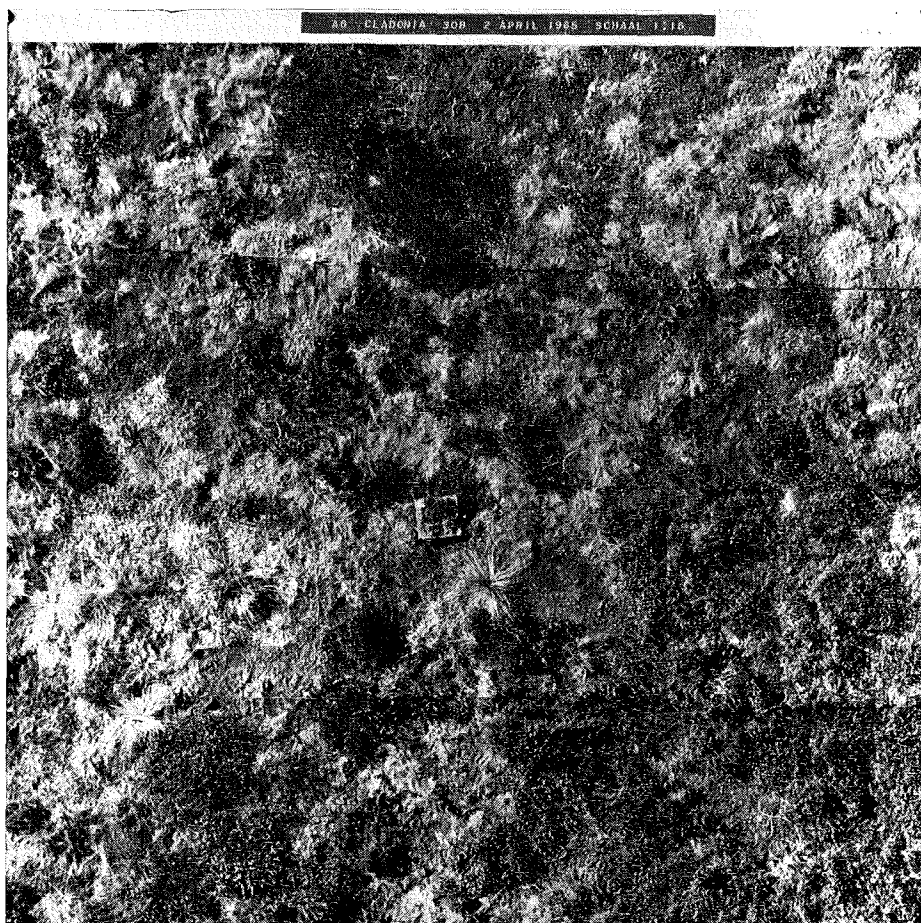


Fig. 4.

Mozaiek-vegetatie van pollen *Erica*, *Calluna*, *Festuca*, *Nardus*, enz. met ertussen *Cladonia*; AG.

*Mosaic vegetation of tussocks of Erica, Calluna, Festuca, Nardus, etc., mixed with Cladonia; AG.*

overwinterd. Het relatieve aandeel van beide groepen wijfjes aan de reproductie blijkt van jaar op jaar sterk te kunnen verschillen, ten dele waarschijnlijk als gevolg van een verschillend overwinteringssucces bij de twee groepen.

Het overlevings- en voortplantingsrisico blijkt bij deze soorten dus te zijn gespreid over verschillende leeftijdsgroepen; een eventueel 'tekort'



AT NARDUS 420 2 APRIL 1965 SCHAAI 1:10

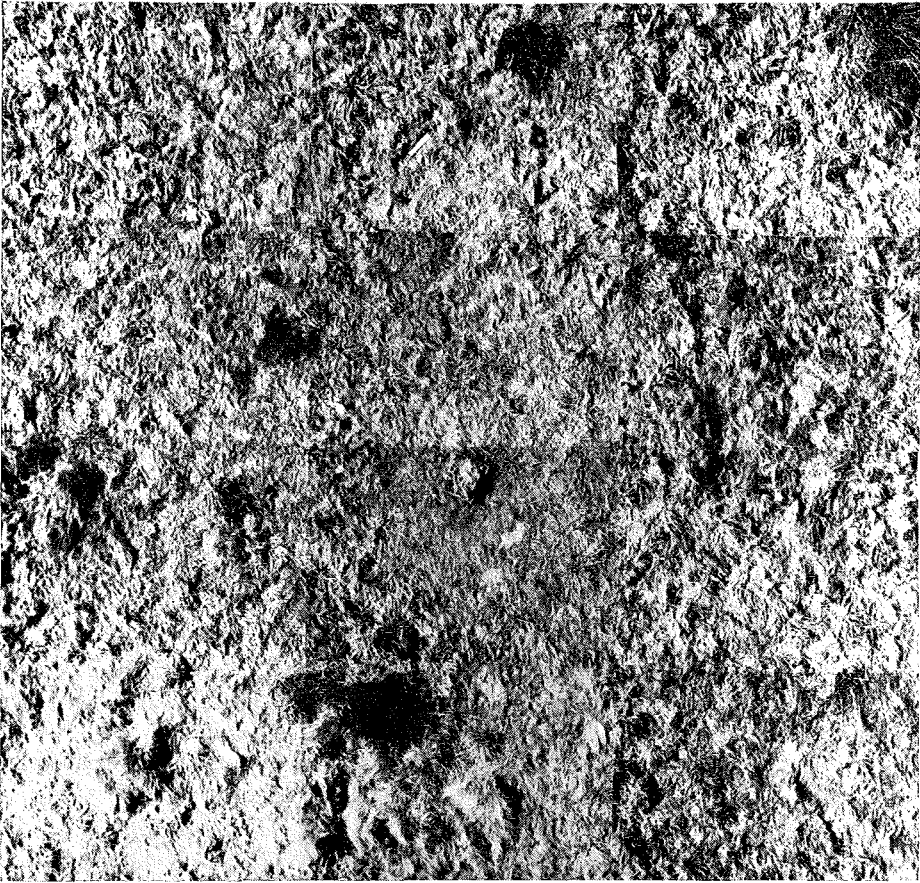


Fig. 5.

Betrekkelijk homogene vegetatie van *Festuca* en *Nardus*; AT.  
*Fairly homogeneous vegetation of Festuca and Nardus; AT.*

aan nageslacht bij één groep wordt min of meer gekompenseerd door een eventueel 'te veel' aan nageslacht bij een andere groep. Bovendien is dit risico gespreid over verschillende seizoenen (oude wijfjes hebben zich reeds éénmaal in het vorige seizoen voortgeplant): risico-spreiding in de tijd Bij *Calathus melanocephalus* L. en *Calathus erratus* SAHLB. en waarschijnlijk bij meer- zo niet alle - soorten is deze risico-spreiding in de tijd nog gekompli-

ceerder: er moet waarschijnlijk onderscheid worden gemaakt tussen 'vroeg' jonge wijfjes, die zich tweemaal in hetzelfde seizoen voortplanten en 'late' jonge wijfjes, die dit slechts éénmaal in hetzelfde seizoen doen en de tweede reproductie in het volgend seizoen als oude wijfjes volbrengen. Het zal duidelijk zijn, dat een dergelijke spreiding van de voortplanting de overlevingskansen van de populatie gedurende ongunstige seizoenen aanzienlijk vergroot; het effect van een ongunstige periode blijft min of meer beperkt tot het nageslacht van één reproductie-groep. Hetzelfde geldt uiteraard voor het effect van een extreem gunstige periode, zodat het totale resultaat van een dergelijke risico-spreiding in de tijd een nivellering (stabilisatie) van de fluktuaties in aantallen van generatie op generatie is. In het algemeen zal een heterogene opbouw van een populatie wat betreft de leeftijdsgroepen en/of ontwikkelingsstadia risico-spreiding in de tijd ten gevolge hebben en hiermede een relatieve stabilisatie van aantallen. Het relatieve aandeel van de verschillende reproductiegroepen in de grootte van het nageslacht blijkt niet alleen van jaar op jaar sterk te kunnen verschillen, maar ook binnen hetzelfde jaar van terreintype tot terreintype. Dit werd vooral duidelijk door het bestuderen van de ovaria van grote series wijfjes van *Calathus melanocephalus* L. uit verschillend gestructureerde delen van de Kralose heide (bijv. gesloten *Calluna*-, *Erica*-heide naast open mozaïekheide, naast *Molinia*-vegetatie en naast *Festuca-Nardus*-vegetatie, e.d.). Doordat de habitat van een natuurlijke populatie heterogeen is, zullen de overlevings- en reproductie-kansen van individuen in verschillend gestructureerde delen van de habitat eveneens verschillen (bijv. via verschillen in mikroweer). Ook deze vorm van heterogeniteit heeft dus risico-spreiding ten gevolge, nl. risico-spreiding in de ruimte: een extreme verandering in aantallen in één deel van de populatie wordt min of meer gecompenseerd door minder extreme of anders gerichte veranderingen in andere delen van de populatie.

Ook deze vorm van risico-spreiding heeft dus een relatieve stabilisatie van aantallen in de populatie als geheel ten gevolge.

Dit nivellerende effect zal nog worden versterkt door migratie tussen de verschillende deelpopulaties. Daar natuurlijke habitats een veelzijdige heterogeniteit vertonen, zal risico-spreiding in de ruimte in vrijwel elke natuurlijke populatie een rol spelen. Uiteraard zal het effect van deze risico-spreiding in de ruimte groter zijn naarmate het aantal deelpopulaties dat verschillend wordt beïnvloed groter is en dit zal in het algemeen weer betekenen: naarmate het oppervlak dat door de populatie als geheel wordt bewoond groter is (de 'hoeveelheid' heterogeniteit in het milieu neemt toe naarmate een groter oppervlak in de beschouwing wordt betrokken).

De meeste extreme aantalsverandering is het uitsterven van een deelpopulatie. Wanneer een populatie bestaat uit een groot aantal deelpopulaties (veel individuen) waarvan de overlevings- en reproductiekansen zódanig verschillend zijn, dat er geregeld deelpopulaties uitsterven, terwijl anderzijds het verspreidingsvermogen van de soort toereikend is om de open-

gevallen plaatsen binnen redelijke tijd weer te bevolken, dan kan zelfs in zo'n extreem geval de populatie als geheel betrekkelijk stabiel zijn wanneer de mate van risico-spreiding in de ruimte groot genoeg is. Dit betekent in dit speciale geval: wanneer de spreiding van het uitsterfrisico over deelpopulaties groot genoeg is, m.a.w. wanneer het gebied dat door de populatie min of meer ononderbroken wordt bewoond groot genoeg is. In dit verband is het verspreidingsvermogen van de soort natuurlijk zeer belangrijk: hoe groter dit vermogen, hoe groter de vestigingskans, maar ook hoe kleiner de uitsterfkans en dus hoe kleiner het bewoonde gebied kan zijn. De grootte van het bewoonde gebied zal vooral voor 'dunne' populaties (weinig individuen) kritisch zijn (zeldzame soorten!), waardoor een groot terrein meer van dergelijke zeldzame (schaarse) soorten zal kunnen bevatten dan een klein. Dit is in overeenstemming met de ervaringen van natuurbeschermers en verzamelaars: zeldzame soorten zijn in kleine geïsoleerde terreintjes veel moeilijker te handhaven dan in grote terreinen. Waarschijnlijk hebben hieraan de Kralose en Dwingelose Heide (meer dan 1200 ha aaneengesloten) hun grote rijkdom aan zeldzame loopkeversoorten te danken. Bovendien zullen schaarse soorten over een relatief groter verspreidingsvermogen moeten beschikken dan talrijke soorten (hetgeen helaas niet steeds het geval is).

In dit verband heeft het vleugeldimorfisme van vele loopkeversoorten (geveleugelde naast ongevleugelde exx.) een bijzondere betekenis. Er kon worden aangetoond, dat bij een aantal dimorfe soorten (o.a. *Pterostichus strenuus* PANZ.) de geveleugelde vorm als 'verspreidingsfase' (diaspore) van de populatie fungeert. Dit werd zeer fraai bevestigd door de grote aantallen geveleugelde exx. (macropter) in de vangsten van dimorfe loopkeversoorten in 1964 in O-Flevoland: *Trechus obtusus* SCHRK., geheel Nederland 18% macr., Flevoland 95% macr.; *Pterostichus strenuus* PANZ., Drente (Mantinge) 12 % macr., Flevoland 68% macr.; *Calathus melanocephalus* L., Drente 0.3% macr., Flevoland 34% macr.; *Dyschirius globosus* HBST., tot in 1964 géén macr. exx. bekend (!), Flevoland 48% macr.; *Pterostichus vulgaris* L., Drente 2% macr., Flevoland 25% macr. Naast deze dimorfe soorten werden in O-Flevoland uitsluitend konstant geveleugelde soorten gevangen (in Drente is ongeveer 15% van de loopkeversoorten konstant ongevleugeld).

Op een grotere (geografische) schaal kan hetzelfde verband tussen de grootte van het min of meer ononderbroken bewoonde gebied en de spreiding van het uitsterfrisico over populaties worden verwacht. Uit dien hoofde zou moeten blijken, dat een klein geïsoleerd gebied (bijv. een klein eiland) per oppervlakte-eenheid minder soorten bevat dan een groot geïsoleerd gebied en dat het speciaal de zeldzame soorten zijn die in het kleine gebied ontbreken. In de literatuur worden vele voorbeelden van een dergelijk verband genoemd (o.a. voor de loopkevers van de vier Grote Antillen).

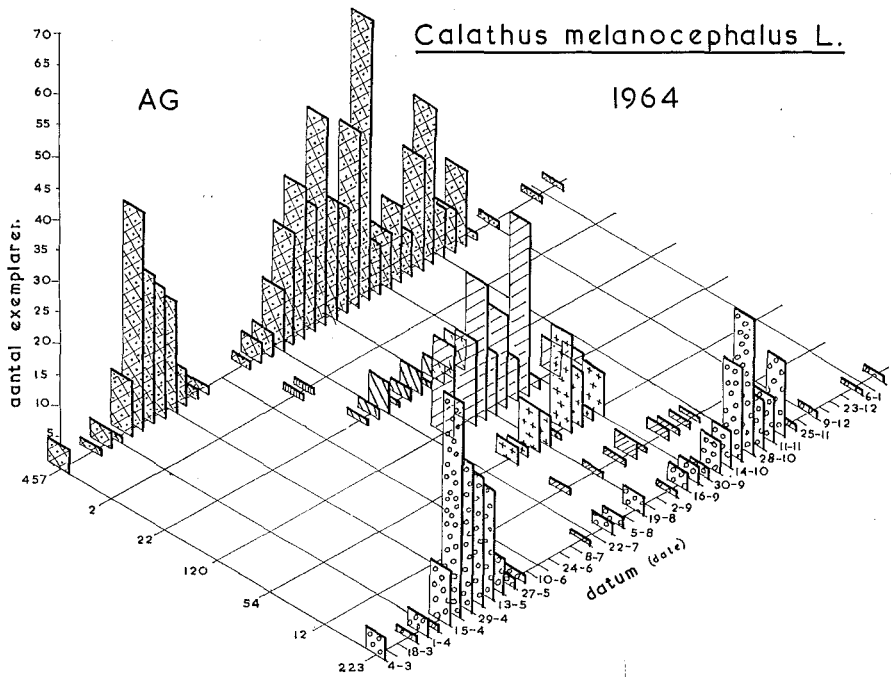
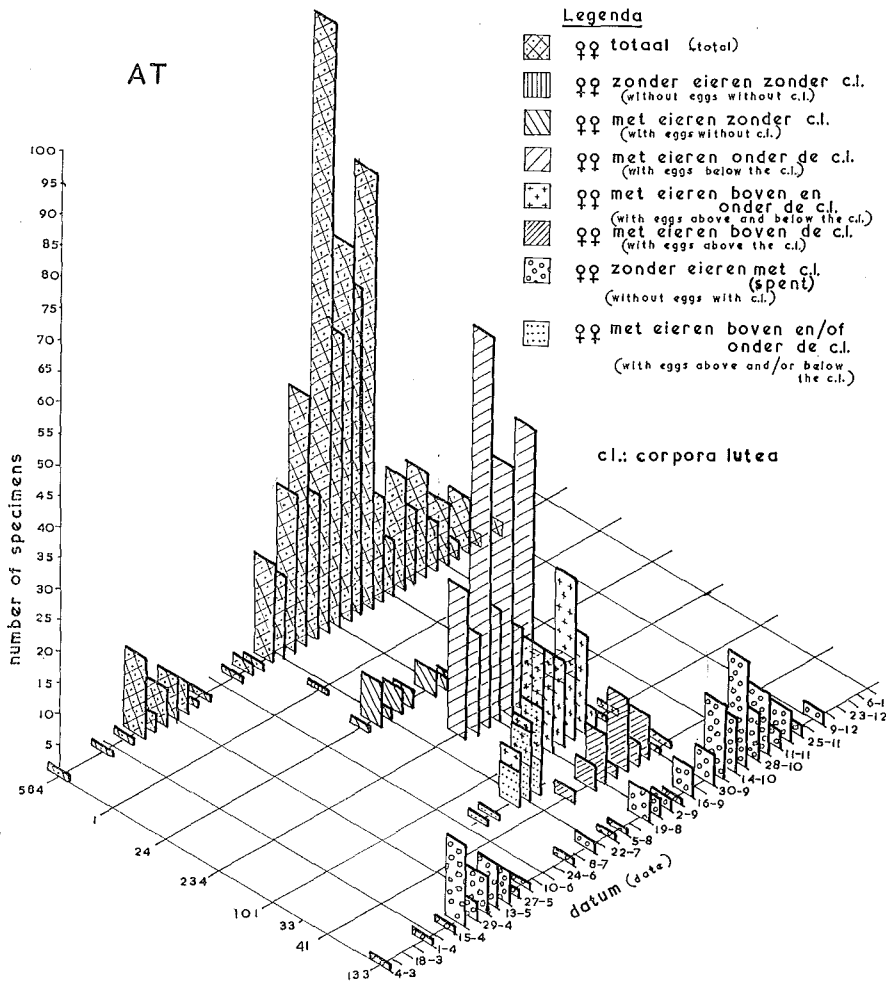


Fig. 6.

Quantitatieve verschillen in de reproductie-cycli van twee subpopulaties van *Calathus melanocephalus* in aangrenzende plaatsen (AG en AT. Zie Fig. 4, 5) op de Kralose Heide. *Quantitative differences in the reproductive cycles of two subpopulations of Calathus melanocephalus in adjacent sites (AG and AT. See Fig. 4, 5) at the heath of Kralo.*

Natuurlijke populaties zijn over het algemeen genetisch (en ook fenotypisch) zeer heterogeen: in een biseksuele populatie zullen zelfs géén twee individuen genetisch ooit geheel gelijk zijn (tenzij ééneïg). Dit betekent dat zelfs in een overigens homogeen milieu (wat in de natuur niet bestaat) de individuen van een natuurlijke populatie – zelfs wanneer ze alle precies even oud zouden zijn – een verschillende overlevings- en reproductiekans zullen vertonen, m.a.w. deze kans is gespreid over een aantal fenogeno- typen. Dikwijls zal de morfologische heterogeniteit van natuurlijke populaties min of meer korreleren met de gevoeligheid voor bepaalde milieufactoren. Eén voorbeeld hiervan werd tot dusverre uitgewerkt: het aantal stippen op de dekschilden van *Pterostichus oblongopunctatus* F. Door middel van kweekproeven kon worden aangetoond, dat er tenminste twee genetisch bepaalde morfën bestaan: één met 5 of minder en één met 6 of meer stippen per dekschild. Het percentage 'veel-stippers' (6 of meer stippen) bleek van jaar op jaar parallel met de hoeveelheid neerslag tijdens de larvale periode (mei-augustus) te veranderen. De overleving van larven van 'veel-stippers'



schijnt relatief te worden begunstigd door een vochtig substraat (veel neerslag) en die van larven van 'weinig-stippers' door een droger substraat (weinig neerslag). Het risico dat de larven lopen door een afwijkende hoeveelheid neerslag tijdens hun ontwikkeling wordt bij deze soort dus gespreid over tenminste twee morfën: fenotypische (genetische) risico-spreiding (de 'verliezen' van de ene vorm worden min of meer gecompenseerd door de 'winsten' van de andere). Ook deze vorm van risico-spreiding, die in elke natuurlijke (d.i. genetisch heterogene) populatie een rol zal spelen, zal resulteren in een relatieve stabilisatie van aantalsfluctuaties.

Terloops zij medegedeeld, dat de kwantitatieve methode ter bestudering

Gevleugelde loopkevers  
in oude (Drente) en nieuwe (Flevoland) populaties.

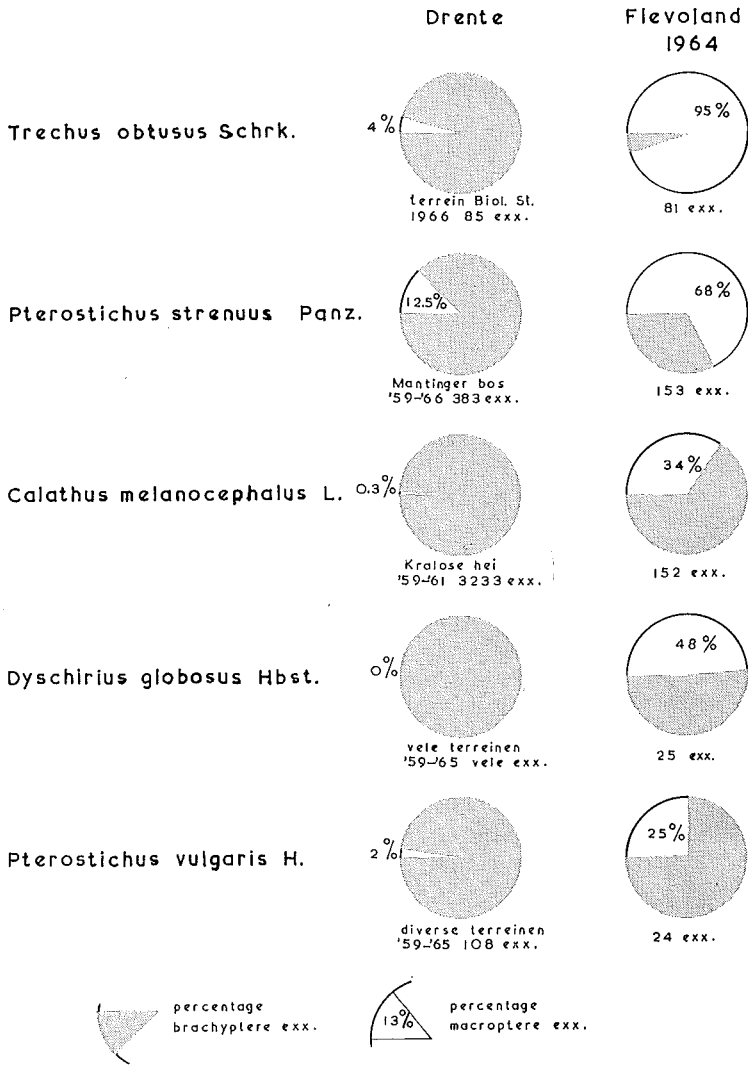


Fig. 7.

Gevleugelde loopkevers in oude (Drentse) en nieuwe (O-Flevoland) populaties.

N.B.: Alle verschillen zijn zeer significant.

*Winged specimens of dimorphic carabid species in old (Drenthe) and young (E-Flevoland) populations.*

*Note: All differences are highly significant.*

van de morfologische heterogeniteit van *Pterostichus oblongopunctatus* door Mevr. W. DEN BOER-DAANJE met succes werd toegepast bij bestudering van de morfologisch zéér variabele *Oxycoccus palustris* (veenbes). Bij deze sterk polymorfe soort bleken vele eigenschappen in verschillende mate aan elkander te zijn gekoppeld.

We hebben nu gezien, dat het onderzoek naar de binding van loopkeversoorten aan terreintypen o.a. heeft geleid tot de ontdekking van de overheersende rol die heterogeniteit en variabiliteit in de natuur spelen. Het uitgangspunt, dat elke loopkeverpopulatie keurig zou passen in een bepaalde habitat, die in de vorm van een aantal belangrijke oecologische factoren zou kunnen worden gedefinieerd, is dus feitelijk niet juist of op zijn minst veel te simplistisch. Ook de 'ervaring' van insectenverzamelaars in het lokaliseren van bepaalde soorten is gebleken wat overtrokken te zijn: kennelijk berust ook deze ervaring op het onbewust benadrukken van de enkele 'treffers' en het vergeten van de vele 'missers'. Toch is de verdeling van soorten over terreintypen natuurlijk niet geheel willekeurig, ze is slechts heterogeen en veranderlijk.

Het probleem van de binding van loopkeversoorten aan terreintypen is dus géén typologisch probleem, maar een dynamisch-statistisch probleem: een probleem van het passen van de heterogeniteit in de populatie (fenotypische (genetische) variabiliteit en heterogeniteit in leeftijdsopbouw en reproductiecyclus) in ruimte en tijd bij heterogeniteit in ruimte en tijd van de habitat. Deze heterogeniteit moet niet slechts worden beschouwd als een 'ongemak' van veldgegevens, die het ons slechts bemoeilijkt om het 'typische' of 'representatieve' geval te herkennen (en waar we met onze 'intuïtie doorheen moeten kijken') of die we moeten omzeilen door ons in het laboratorium terug te trekken met homogene stammen onder konstante omstandigheden (hoewel dit – los hiervan – als analysemethode natuurlijk zeer bruikbaar kan zijn), maar ze is een fundamenteel aspect van de situatie in het veld! Dié heterogeniteit in de populatie die haar in staat stelt het hoofd te bieden aan de heterogeniteit in ruimte en tijd van de habitat heeft evidente 'survival value' door middel van risico-spreiding. Uit dien hoofde geeft deze heterogeniteit zelf meer fundamentele informatie omtrent de werkelijkheid dan een eventueel hieruit te abstraheren 'typisch geval'. Iets dergelijks geldt voor het gezamenlijk optreden van soorten op dezelfde plaats: de veranderlijkheid in dit samengaan in de tijd en de variatie hierin in de ruimte geeft meer fundamentele informatie dan het samengaan zelf.

Zoals in het voorgaande uiteengezet, zijn uit het onderzoek naar de habitatbinding van loopkevers tot dusverre drie vormen van risico-spreiding naar voren gekomen: fenotypische (genetische) risico-spreiding, risico-spreiding in de tijd (beide berustend op heterogeniteit binnen de

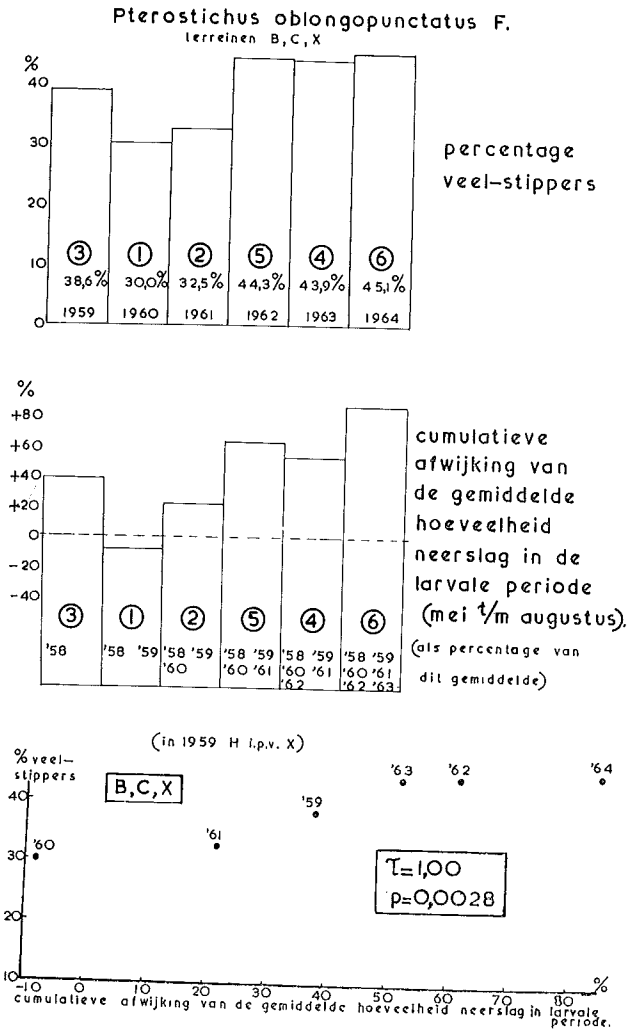


Fig. 8.

Relatie tussen het percentage 'veel-stippers' en de cumulatieve afwijking van de gemiddelde hoeveelheid neerslag in de larvale periode.

N.B.: De afwijking van de normale hoeveelheid neerslag is cumulatief genomen, omdat bleek dat het aantal stippen genetisch is bepaald, waardoor verschuivingen in de verhouding 'veel-stippers': 'weinig-stippers' eveneens worden gecumuleerd.

*Relation between the percentage of 'high-pitters' and the cumulative deviation from the mean amount of precipitation during larval development.*

*Note: The deviation of the normal amount of precipitation is cumulated, since the number of pits appeared to be genetically fixed by which shifts in the frequencies of 'low-pitters' and 'high-pitters' are cumulated too.*



populatie) en risico-spreiding in de ruimte (berustend op heterogeniteit in de habitat van de populatie). Geen enkele natuurlijke populatie leeft echter geïsoleerd van andere populaties. Naast de risico-spreiding ten gevolge van migratie tussen populaties van dezelfde soort, waarover in het voorgaande reeds sprake was, speelt risico-spreiding in de relaties tussen soorten in de natuur een belangrijke rol. Een polyfage predator heeft het risico van voedseltekort gespreid over een aantal prooi-soorten. Hetzelfde geldt uiteraard voor een polyfage parasiet. Ook een prooi-(gastheer-)populatie is er bij gebaat wanneer het risico om te worden gegeten (of anderszins te worden vernietigd) over een aantal predator-(parasiet)-soorten is gespreid: in de literatuur is al bij herhaling gewezen op de relatief kleinere aantals-fluctuaties in prooi-(gastheer-)populaties die door een aantal verschillende predator- en/of parasietsoorten worden belaagd. Iets dergelijks geldt waarschijnlijk voor alle soorten die elkander op een of andere wijze min of meer kwantitatief beïnvloeden, zoals symbionten, commensalen en zelfs concurrenten.

Men mag verwachten, dat deze rol van risicospreiding tussen soorten belangrijker is naarmate relaties met meer soorten bestaan, m.a.w. wanneer de biocoenose rijker is aan soorten.

Dit verschijnsel vormt naar mijn mening de achtergrond van het zgn. 'natuurlijk evenwicht': een netwerk van veelzijdige risico-spreidingen in de relaties tussen soorten. Let wel, dat de relatieve stabiliteit van soortenrijke biocoenosen dus niet tot stand komt door specifieke relaties tussen bepaalde soortenparen, maar juist door niet-specifieke d.i. 'gespreide' relaties tussen vele soorten, daar alleen de laatste de gewenste spreiding geven van de kansen op overleving en voortplanting. Als gevolg hiervan kan de 'rol' van een bepaalde soort gemakkelijk worden overgenomen door één of meer andere soorten (bijv. als prooi van een polyfage predator) zonder dat dit van invloed hoeft te zijn op de stabiliteit van de biocoenose. Uit dien hoofde lijkt mij het aantal soorten in een biocoenose belangrijker te zijn dan de soortsaamenstelling (zolang althans voldoende 'levensvormen' (fytofaag, predator, parasiet, saprofaag, e.d.) aanwezig blijven). De betekenis van de vaak gekompliceerde relaties tussen soorten in een soortenrijke biocoenose voor de stabilisatie van de aantalsfluctuaties in de samenstellende populaties en hiermede voor de stabiliteit van de gehele biocoenose lijkt mij moeilijk te overschatten. De habitat van een soortenrijke biocoenose zal sterk heterogeen zijn, daar enerzijds in een heterogeen milieu meer soorten zullen kunnen leven en anderzijds het grote aantal soorten door veelzijdig gerichte activiteiten de heterogeniteit zal vergroten.

De natuurbescherming dient er – als konklusie uit het voorgaande – op gericht te zijn grote (spreiding van het uitsterfrisico en behoud van schaarse soorten), heterogene (risico-spreiding in de ruimte) en soortenrijke (risico-spreiding in de relaties tussen soorten: natuurlijk evenwicht) terreinen te be-

houden of eventueel zelfs te scheppen om op lange termijn iets van de rijkdom van de natuur te kunnen bewaren. De activiteiten van de mens zullen dan ook onvermijdelijk 'verstoring van het natuurlijk evenwicht' tengevolge hebben:

- a. door direkt of indirekt vernietigen van een aantal soorten (vermindering van de risico-spreiding in de relaties tussen soorten) en
- b. door het 'homogeniseren' (in kultuur brengen) van de habitat (vermindering van de risico-spreiding in de ruimte) en hierdoor: grotere aantalsfluctuaties voor de ter plaatse levende populaties.

Dit laatste bereikt zijn extreem in mono-kulturen (minimale risico-spreiding in de ruimte) met als gevolg: catastrofale aantalsfluctuaties (plagen) bij een aantal soorten. Dit schept weer de noodzaak tot chemische bestrijding met als konsekwentie een verdere verarming van de fauna en vergrote kans op nieuwe plagen, enz. Daarentegen kunnen activiteiten van de mens op kleine schaal zonder gebruik van chemicaliën, e.d. (zoals in het oude cultuurlandschap) door vergroting van de ruimtelijke heterogeniteit verrijkend werken op flora en fauna.

Dit alles verklaart tevens waardoor in arktische gebieden met hun relatief soortenarme biocoenosen in relatief homogene milieus grotere aantalsfluctuaties optreden dan in tropische gebieden, op welk verschijnsel bij herhaling in de literatuur is gewezen.

Tot slot nog een enkel woord over de tegenstelling in de oecologische literatuur tussen de theorie van de regulatie van aantallen door dichtheidsafhankelijke factoren en de mening dat de aantallen in natuurlijke populaties geheel door het toeval zouden worden bepaald (belangstellenden wordt verwezen naar voornoemd rapport en naar een publicatie over dit probleem, die binnenkort zal verschijnen). Afgezien van de terminologische verwarring die rondom dit probleem heerst, kan er m.i. slechts sprake zijn van regulatie wanneer een op de dichtheid reagerende faktor deze kwantitatief min of meer adequaat korrigeert (dichtheidsafhankelijkheid in de strikte zin). Deze faktor moet dus specifiek en kwantitatief gericht zijn op de dichtheid van de betreffende populatie. Een dergelijke specifieke, kwantitatieve relatie zal echter door de heterogeniteit in populatie en milieu worden 'gespreid' en zijn specificiteit verliezen. Uit dien hoofde kan van zo'n faktor in een natuurlijke (heterogene) populatie in een natuurlijk (heterogeen) milieu slechts bij uitzondering een min of meer dichtheidsafhankelijk effect worden verwacht. Anderzijds zal dezelfde heterogeniteit die de afhankelijkheid 'spreidt', via risicospreiding in belangrijke mate bijdragen tot een relatieve stabilisatie van de aantalsfluctuaties. Tegenover de theorie van de regulatie van aantallen door dichtheidsafhankelijke factoren kan nu dus de stabilisatie van aantallen door risico-spreiding worden gesteld. Het heeft m.i. weinig zin te stellen, dat de aantallen in natuurlijke populaties door toeval worden bepaald, daar dit ons niet voldoende

informatie geeft. Naast stabilisatie van aantallen door risicospreiding zal er een beperking van de dichtheid optreden wanneer het 'bevattingsvermogen' van de habitat wordt bereikt of benaderd.

Verschillende vormen van intolerant gedrag tussen de leden van eenzelfde populatie (territoriumgedrag, kannibalisme, e.d.) kunnen in belangrijke mate bijdragen tot een tijdige beperking van de dichtheid.

Vele vormen van risicospreiding en verschillende vormen van dichtheidsbeperking bepalen m.i. te samen de aantalsfluctuaties zoals wij deze in natuurlijke populaties aantreffen.



Fig. 9.

G, eikenbos op stuifzand (vergelijk Fig. 1).

*G, oak-wood on blowing sand (cf. Fig. 1).*

#### SUMMARY

### ZOOLOGICAL RESEARCH AT THE BIOLOGICAL STATION, WIJSTER, 1959-1967

Experienced collectors will successfully spot, in an unknown locality, the most suitable sites to find the species they are interested in. This means that one or more of the physiognomical features in which certain types of habitat

differ from each other, must be correlated more or less to the habitat-determining factors. It seemed possible to find indications as to what the most important factors characterizing the habitat of certain animal species are by taking samples as objectively as possible in various types of habitat.

The investigation was started in 1959 and confined to carabid beetles, which are sampled with pitfalls and/or funnels. It soon became apparent that the numerical distribution of certain species over various habitats changed from year to year and that practically no species is confined to a single type of habitat.

The sites chosen for sampling are as 'natural' as possible: remnants of deciduous woods, heath, *Sphagnum* bogs and blowing sands. For comparisons some samples were also taken from plantations. Besides some carabids new to the Dutch fauna, especially the frequent occurrence of some boreal species and of some very 'rare' species is striking.

The quantitative distribution of the catches of different species over different localities suggests that the most important factors influencing carabids in their choice of habitat, are: the humidity of the substrate and the spatial structure of the habitat, especially of vegetation. The qualitative composition of the vegetation does not appear to be important. The poorest type of habitat in species and individuals of carabids is represented by extensive shrubs of *Juniperus*, the richest ones by mosaic vegetations in the heath. Also *Sphagnum*-bogs are relatively poor in carabid species.

From the catches —e.g. presence of callow individuals and of males with protruding genitals— a first indication of the time of reproduction may be derived. It appears that in moist deciduous woods and in *Sphagnum* bogs most carabids reproduce in spring, whereas in blowing sands they mainly reproduce in autumn and in winter. A quantitative picture of the reproductive period is obtained by studying the development of the ovaries in large series of females. The reproductive cycle of all species studied so far appeared to be heterogeneous: a second reproduction in the next season occurring at the same time as the first reproduction of young females, reproduction in two seasons of the same year, etc. Since the individual chance of survival and reproduction will vary during the year such heterogeneity in the reproductive cycle may result in a spreading of the risk in time: now one reproducing group, then another will be relatively favoured. The relative significance of different reproducing groups does not only vary between years but also within the same year between different adjacent sites of the same locality: spreading of the risk in space, i.e. extreme changes in numbers in one site may be compensated more or less by less extreme ones in others. The risk of extinction of a population (species) may thus be spread over a number of (sub)populations: some groups die out while others replace them in time by producing migrants. In this connection the dispersal capacity of the species and the size of the inhabited area are very important, especially for sparse populations (rare species).

The dispersal of most carabid species depends largely on the number of winged specimens, which is nicely demonstrated by the high percentage of winged specimens of wing-dimorphic species in the catches in 1964 from the polder E-Flevoland – which was reclaimed in 1957 – as compared with the situation in Drenthe.

The chance to survive and to reproduce will vary between different phenotypes within the same population, which may result in a spreading of the risk. This is demonstrated in the ground-beetle *Pterostichus oblongopunctatus*. The discovery of the phenomenon of spreading of risk taught us that our problem is not a typological but a statistical one: a problem concerning the developmental and phenotypic variation in space and time within a population, the pattern of which is more or less correlated to the variation in space and time of effective ecological factors in the habitat. Hence, variation should not be considered a drawback of field-data which should be neglected or circumvented, but it should be recognized as a fundamental feature of a natural situation.

Not only heterogeneity within a population and in its environment may result in spreading of the risk, but also heterogeneity in the relations with other species: predators, parasites, symbionts, commensals, competitors, etc. It may be expected that the greater the number of interrelations between species living together, i.e. the richer in species the 'biocoenosis', the greater the chance will be that spreading of risk plays an important part. In my opinion the 'balance of nature' is the result of an intricate system of spreading of risk in the relations between species. Since only non-specific (spread) relations will yield the necessary variations in the chances to survive and reproduce, the number of species in a biocoenosis may be more important to its stability than its faunistic composition. Nature Preservation management should thus be directed at the preservation (or even creation) of large and heterogeneous areas rich in species. The large-scale activities of man will inevitably upset the 'balance of nature' by diminishing the spreading of risk: extermination, directly or indirectly, of a number of species and making more homogeneous of habitats.

The different ways of spreading of risk all have one and the same effect: a relative reduction in the amplitude of fluctuations of animal numbers. As opposed to the hypothesis according to which the regulation of animal numbers is due to density-dependent factors, is now proposed the hypothesis: stabilization of animal numbers is due to spreading of risk. Apart of this, density will be limited in a more or less density-dependent way when the capacity allowed by the habitat is approached.