

DE VESTIGINGSHYPOTHESE STELT: ONDER NATUURLIJKE OMSTANDIGHEDEN VERTOONT HET VERBREIDINGSVERMOGEN VAN EEN SOORT EEN POSITIEVE RELATIE MET DE TURNOVERSNEELHEID VAN POPULATIES. DEZE HYPOTHESE WORDT GEILLUSTREERD DOOR DE VERSCHILLEN IN Vliegvermogen TUSSEN LOOPKEVERSOORTEN EN DE VERANDERINGEN HIERIN WANNEER DE OMSTANDIGHEDEN ZICH WIJZIGEN (O.A. IN EEN CULTUURLANDSCHAP). DE HYPOTHESE IS IN OVEREENSTEMMING MET DE VERSCHILLEN IN GESCHATTE LEVENSDUUR TUSSEN POPULATIES VAN SOORTEN MET EEN GOED RESPECTIEVELIJK EEN SLECHT VERBREIDINGSVERMOGEN. DE ACHTERUITGANG VAN SOORTEN MET EEN SLECHT VERBREIDINGSVERMOGEN IN EEN CULTUURLANDSCHAP MET STERK VERSNIPPERDE NATUURLIJKE OF HALF-NATUURLIJKE HABITATS KAN WORDEN AANGEPOOND. DE KERN VAN DE EILAND-THEORIE IS IN OVEREENSTEMMING MET DE VESTIGINGSHYPOTHESE EN BETREFT EEN BIJZONDER GEVAL VAN DEZE HYPOTHESE: DE GEVOLGEN VAN ONDUBBELZINNIGE ISOLATIE.

#### INLEIDING

In het vorige artikel (1) liet ik zien, dat verschillen in verspreidingsvermogen tussen soorten een voldoende voorwaarde vormen om de feiten te kunnen verklaren, die in de literatuur ter ondersteuning van de eiland-theorie worden aangevoerd. Het lijkt daarom van groot belang om die verschillen te kunnen meten. Dit blijkt in de meeste gevallen echter bijzonder moeilijk, bijvoorbeeld bij vogels waaraan nu juist verreweg het meeste onderzoek in het kader van de eiland-theorie is gedaan. Dit is mogelijk de oorzaak dat binnen de eiland-theorie de betekenis van verschillen in verspreidingsvermogen sterk onderbelicht is gebleven. Opdam laat in dit nummer overigens zien, dat er binnen een kleine groep goed bekende vogels wel degelijk duidelijke verschillen in verspreidingsvermogen zijn vast te stellen en tevens dat deze van groot belang zijn voor het overleven in een cultuurlandschap. In dit opzicht hebben entomologen het wat gemakkelijker; de aan- of afwezigheid van vleugels zegt al heel veel over verschillen in verspreidingsmogelijkheden. Vooral loopkevers waarbij zowel constant brachyptere (kortvleugelige) als constant macroptere (langvleugelige) soorten voorkomen naast vleugeldimorfe soorten (beide vormen in dezelfde populaties) trokken al vroeg de aandacht (zelfs al van Darwin). Voor literatuur en meer details zie Den Boer (1981a).

Vanaf het begin (1958) van het populatie-ecologische onderzoek aan loopkevers, dat aan het Biologisch Station te Wijster wordt bedreven (meer over dit onderzoek in WLO-Medelingen 5(1978): 19-21), is er dan ook veel aandacht besteed aan de populatie-biologische betekenis van de grote verschillen in vliegvermogen tussen soorten en zelfs tussen individuen van dezelfde populatie (zie bijvoor-

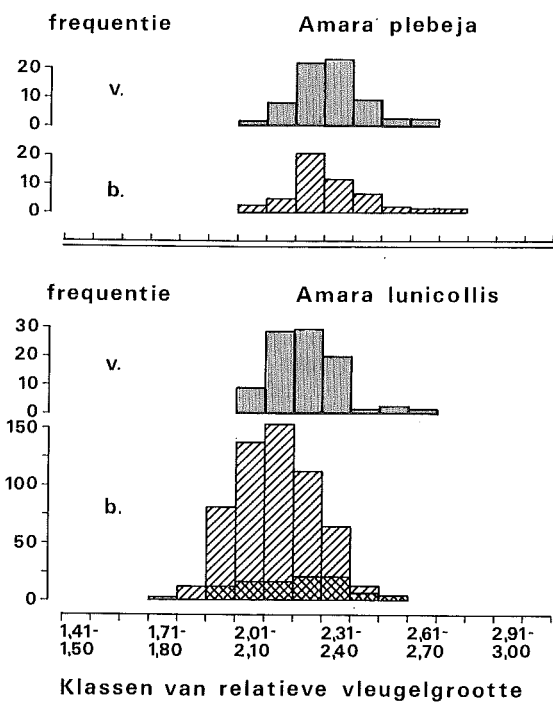
beeld Den Boer, 1970). Dit lag mede voor de hand omdat reeds was aangetoond, dat het vleugeldimorfisme van kevers een genetische basis heeft (voor literatuur, zie: Den Boer, 1981a) zodat natuurlijke selectie de verhouding macropteer/brachypteer in populaties (en daarmee het verspreidingsvermogen) kan beïnvloeden. Darwin en later Darlington (1943) begrepen reeds dat hierdoor sterk geïsoleerde populaties (zoals op eilanden en bergtoppen) - waaruit wel individuen kunnen wegvliegen, maar waarin zelden of nooit een individu van elders zal binnenvliegen - op den duur hun vliegvermogen zullen verliezen. Voor een goed begrip van het volgende zij hier opgemerkt, dat loopkevers slechts gedurende een korte periode kunnen vliegen (voor zover zij over vleugels beschikken natuurlijk), meestal vóór de reproductie. Tijdens de enkele maanden durende reproductieperiode verplaatsen ze zich lopend en kunnen ze met bodemvallen worden bemonsterd.

#### SELECTIE TEGEN Vliegvermogen

Selectie tegen vliegvermogen vindt niet alleen op eilanden plaats: we zien het overal waar populaties zich lang hebben kunnen handhaven, dus in uitgestrekte, oude, stabiele habitats. Lindroth (1949) gebruikte deze eigenschap zelfs om oude populaties van vleugeldimorfe loopkeversoorten (met weinig gevleugelde exemplaren) te kunnen onderscheiden van jonge (met veel gevleugelde exemplaren). Voorbeelden zijn te vinden in: Lindroth (1949, 1957, 1969). Voorwaarde is slechts, dat het aantal individuen, dat uit de populatie wegvliegt gemiddeld groter is dan het aantal dat van elders binnenvliegt, zodat met dispersie verbonden genen gemiddeld uit de populatie worden afgevoerd. We kregen dan ook hetzelfde beeld van Lindroth toen we in 1964 enkele hoogstens 7 jaar oude populaties van enkele vleugeldimorfe loopkeversoorten in O-Flevoland (veel gevleugelde exemplaren) vergeleken met veel oudere populaties van diezelfde soorten in Drenthe (weinig gevleugelde exemplaren): Den Boer (1970); Den Boer (1981c). Door van grote aantallen individuen de relatieve vleugelgrootte (grootte vleugel/grootte dekschild) te meten konden Den Boer et al. (1980) aantonen, dat ook in oudere populaties van constant macroptere soorten blijkbaar al selectie tegen vliegvermogen plaats vindt. Hiertoe vergeleken zij vliegende individuen - die in vlieg-schermen (raamvallen; zie Den Boer, 1971) worden gevangen - met lopende individuen - die in bodemvallen worden gevangen - van dezelfde soorten. Bij *Amara plebeja*, die habitatwisseling vertoont zodat een lokale reproductie-populatie slechts één seizoen bestaat, is de relatieve vleugelgrootte bij vliegende individuen gemiddeld nog hetzelfde als bij lopende individuen: figuur 1, boven. Vrijwel

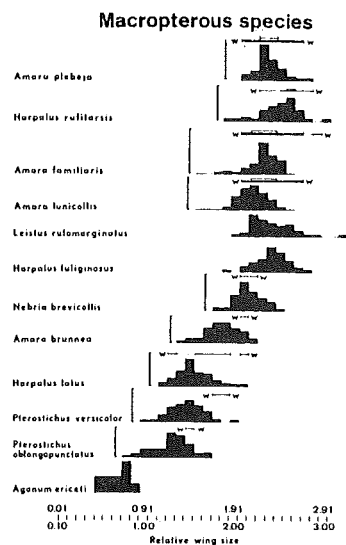
P.J. den Boer is als populatie-oecoloog verbonden aan het Biologisch Station te Wijster, wat weer verbonden is aan de Landbouwhogeschool te Wageningen (Natuurbeheer).

Dit artikel is ook verschenen als Mededeling No. 256 van het Biologisch Station te Wijster.



Figuur 1  
Verdeling van relatieve vleugelgroottes (opp. vleugel/opp. dekschild) over klassen met een breedte van 0,1 voor vliegende exx. (v = gevangen in vliegschermen) vergeleken met lopende exx. (b = gevangen in bodemvallen) bij twee loopkeversoorten: *Amara plebeja* ( $\chi^2$  voor verschil = 2,42 (d.f. = 6),  $0,90 > p > 0,80$ ) en *Amara lunicollis* ( $\chi^2$  voor verschil = 50,56 (d.f. = 8),  $p \ll 0,001$ ). Slechts de dubbel gearceerde exx. (*A. lunicollis*) waren in het bezit van volledig ontwikkelde vliegschermen. Zie verder de tekst. Naar Den Boer et al. (1980); zie ook: Den Boer (1981a).

alle individuen vliegen immers enkele keren om van habitat te wisselen (van loofbos naar grazige akkers): Van Huizen (1977). Bij *Amara lunicollis*, waar bepaalde populaties vrij lang kunnen bestaan en waar slechts een klein deel van de dieren vliegt, is de relatieve vleugelgrootte van lopende individuen gemiddeld kleiner dan van vliegende: figuur 1, onder. Van Huizen (1979) vond zelfs, dat slechts een deel van de dieren nog in staat is om vliegschermen op te bouwen (figuur 1, onder). Dit blijkt echter niet zozeer door genetische factoren te worden beïnvloed maar veel meer door bepaalde uitwendige omstandigheden, zoals Nelemans (in prep.) kon aantonen bij *Nebria brevicollis*. Bij andere macroptere soorten is dit reductie-proces nog veel verder voortgeschreden, zodat we een hele reeks van afnemende vleugelgrootte = afnemend vliegvermogen (dat is relatief afnemende vangsten in vliegschermen) konden opstellen, die eindigt in de reeds brachyptere *Agonum ericeti*: figuur 2. Hoe verder naar beneden in deze reeks hoe stabiel het habitat (vooral vanaf *Leistus refomarginatus*), dus hoe langer de populatie in principe zou kunnen blijven voortbestaan. Zie verder (onder andere voor het ontstaan van dimorfe soorten): Den Boer et al. (1980), Den Boer (1981a, 1981c).



Figuur 2  
Verdeling van relatieve vleugelgroottes bij een aantal macroptere loopkeversoorten. Boven de frequentieverdeling voor vangsten in bodemvallen is tussen twee letters w de range van vleugelgroottes van vliegende exx. (in vliegschermen) aangegeven (vergelijk figuur 1), voor zover aanwezig. Parallel aan de verschuiving van de relatieve vleugelgrootte naar lagere waarden neemt de stabiliteit van het overwegend bewoonde habitat toe (selectie tegen vliegvermogen?). *Agonum ericeti* is reeds geheel brachypteer. Naar Den Boer et al. (1980); zie ook: Den Boer (1981a).

#### DE VESTIGINGSHYPOTHESE

Toen nog slechts een deel van de gegevens over de in het voorgaande kort geschetste evolutie van het vliegvermogen van carabiden bekend was (Den Boer, 1970), werd onafhankelijk van de eilandtheorie de vestigingshypothese opgesteld (Den Boer, 1971) en verder uitgewerkt voor loopkevers (Den Boer, 1977, 1979): onder natuurlijke omstandigheden vertoont het verbreidingsvermogen van een soort een positieve relatie met de turnoversnelheid van populaties (tempo van uitsterven en (her)vestigen van lokale populaties en subpopulaties). De in het vorige artikel behandelde simulaties zijn dus eigenlijk modellen van deze hypothese bedoeld om de logische structuur ervan te toetsen.

Nu dringt zich echter welhaast onafwendbaar de vraag op: kunnen we bij de bestudeerde loopkevers ook laten zien, dat de logische conclusie waartoe die modellen leidden, namelijk dat per soort de uitsterfkans en de vestigingskans van populaties van dezelfde grootte-orde moeten zijn, door feiten uit het veld wordt bevestigd? Als we aannemen, dat soorten, waarvan de meeste individuen goed kunnen vliegen (aangetoond met vangsten in vliegschermen) een beter verbreidingsvermogen hebben (B-soorten) dan soorten, waarvan de individuen niet of hoogst zelden vliegen (A-

soorten: brachypteer of dimorf met minder dan 1% gevleugelden en geen vangsten in vlieg-schermen), dan moeten we dus aantonen, dat populaties van B-soorten gemiddeld een kortere levensduur hebben dan populaties van A-soorten. Onder de 50% talrijkste loopkeversoorten die we in 73 min of meer natuurlijke habitats in Drenthe aantreffen gedurende vele jaren van continue bodemvalbemonsteringen bevonden zich 25 A-soorten, 26 B-soorten en 23 C-soorten (soorten, waarvan meer dan 1% van de individuen - maar meestal meer dan 10% of alle - goede vleugels bezitten, maar die toch niet in vliegschermen werden aangetroffen): Den Boer (1977).

De (relatieve) dichtheidgegevens (jaarvangsten) van dezelfde loopkeversoort op verschillende plaatsen en/of in verschillende jaren zijn onderling goed vergelijkbaar, doordat we overal en altijd bemonsteren met geheel gestandaardiseerde series bodemvallen; zie verder Baars (1979a), die dit door leegvangen van omheinde oppervlakken en vergelijken met de jaarvangsten in open bodemvalseries aantoonde. De lokale populatie (of subpopulatie) die met een standaardserie wordt bemonsterd, leeft op een voor de soort karakteristiek oppervlak rondom de vallen: voor een soort met grote individuen is dit oppervlak bijvoorbeeld groter dan voor een soort met kleine individuen. Om enig idee te geven: 90% van de individuen van *Pterostichus versicolor* (individuen van 9-12 mm), die in één jaar in een standaardserie bodemvallen worden gevangen, komen uit een gebied met een straal van 200 m rondom die bodemvallen (uitgerekend - en in het veld getoetst - door het looppatroon te bestuderen en vervolgens in een computermodel te simuleren: Baars, 1979b). Een subpopulatie van die soort op de Kralose heide leeft dus op een oppervlak van 12½ ha en zal zo'n 10.000 - 130.000 individuen omvatten (dit geeft jaarvangsten van 50 - 650 exemplaren). Van de kleinere *Calathus melanocephalus* (individuen van 6 - 8 mm) leeft een subpopulatie op 2 ha en zal zo'n 200 - 200.000 individuen omvatten (zie ook: Baars & Van Dijk, in druk).

Nu komt het in langere bemonsteringsseries (4 - 12 jaren) in hetzelfde habitat geregeld voor, dat van bepaalde soorten gedurende één of meer jaren geen enkel exemplaar wordt gevangen, zodat men zich afvraagt of zo'n soort dan ter plaatse aanwezig is, of dat de dichtheid zo laag is geworden, dat zelfs een vangst van één exemplaar per jaar niet meer wordt gerealiseerd. Om deze twee mogelijkheden te kunnen onderscheiden, werden voor elk van die soorten waarvoor veel jaarvangsten met meer dan één exemplaar beschikbaar waren (62 soorten), de eigenschappen van het meest waarschijnlijke fluctuatiepatroon van aantallen berekend, en hiermede werden per soort de fluctuaties van 500 'populaties' zodanig gesimuleerd, dat ze gedurende de reeks van jaren waarin een bepaald habitat werd bemonsterd niet 'uitstierven'. Door vervolgens in deze 'populaties' het vangproces met bodemvallen te simuleren op het vangstniveau zoals dit in een bepaald habitat werd waargenomen, konden we voor elke bemonsteringsreeks van elke soort schatten hoeveel nulvangsten (per jaar) - verwachtingswaarde + variantie - moeten worden beschouwd als het gevolg van zeer lage dicht-

heden. Door de werkelijke vangsten in deze reeksen hiervoor te corrigeren, kon voor elke soort de frequentie worden geschat waarmede (sub)populaties uitsterven respectievelijk vestigen (turnover) en dit geeft weer een schatting voor de gemiddelde levensduur van lokale populaties en subpopulaties van die soort: figuur 3 (Den Boer, in voorbereiding).

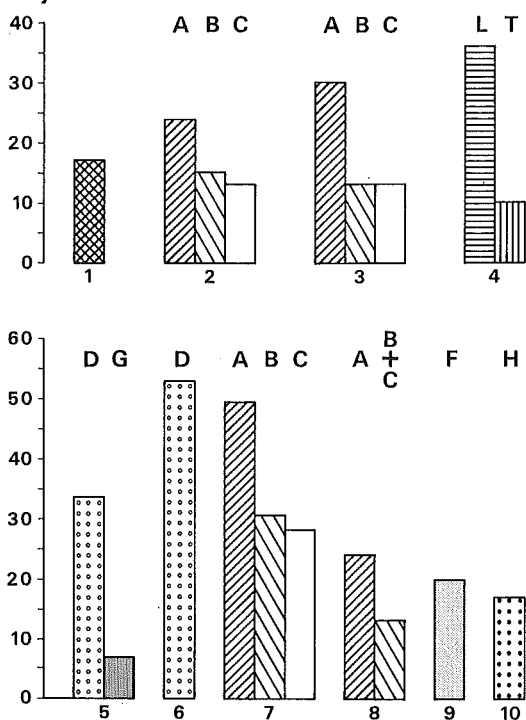
Uit figuur 3 blijkt nu, dat de gemiddelde levensduur van (sub)populaties van A-soorten inderdaad groter is (24 jaar) dan die van B-soorten (15 jaar), en dit blijkt nog duidelijker als we een paar afwijkende soorten weglaten: A-soorten, 30 jaar; B-soorten, 13 jaar. Ook blijkt, dat dit veel te maken heeft met de stabiliteit van het habitat. Lokale populaties van bossoorten (34 jaar) leven langer dan die van heidesoorten (20 jaar) en die weer langer dan (sub)populaties van soorten uit instabiele habitats (7 jaar). Dit is echter niet alléén het gevolg van de stabiliteit van het habitat, zoals Southwood (1962) nog veronderstelde. Voor zover A- en B-soorten in dezelfde habitats leven (vooral in bossen en heiden) vinden we, dat (sub)populaties van de aldaar levende A-soorten langer bestaan (49 respectievelijk 24 jaar), dan die van de aldaar levende B- (en eventueel C-)soorten (31 respectievelijk 13 jaar). Doordat individuen van B-soorten ook in stabiele habitats nog heel lang de neiging behouden om weg te vliegen (dit werd vastgesteld met vlieg-schermen in een zeer oud heideveld: Kralose heide), verlagen ze daarmee de levensduur van die populaties, precies zoals het uit ons eilandmodel rolde. Zolang zij echter daardoor nog nieuwe populaties kunnen vestigen, zal niet of nauwelijks tegen deze eigenschap worden geselecteerd. Die selectie komt pas goed op gang, wanneer die habitats zo sterk geïsoleerd raken, dat zelfs het relatief goede verbreidingsvermogen van deze soorten niet meer toereikend is om voldoende populaties te vestigen ter compensatie van verdwenen populaties, zoals het geval zal zijn op oceanische eilanden ver van de kust (zie hiervoor: Carlquist, 1974). De meeste van onze B-soorten (maar niet alle!) verkeren blijkbaar (nog) niet in deze situatie. De A-soorten bevinden zich echter in een minder gunstige positie. Voor meer details, zie: Den Boer, 1981c).

Dit alles is dus geheel in overeenstemming met de verwachtingen op basis van de vestigingshypothese. Een hoge turnover van populaties gaat gepaard (kan alleen maar bestaan) met een groot verbreidingsvermogen. Zodra de turnover afneemt en er ook weinig nieuwe vestigingen meer mogelijk zijn, wordt de sterke dispersie, door de grote aantallen individuen die erbij verloren gaan, een nadeel. Dan zal door natuurlijke selectie het verbreidingsvermogen zodanig worden 'bijgesteld' (voor zover mogelijk, natuurlijk), dat het verlies aan individuen door dispersie gemiddeld weer wordt gecompenseerd door de produktie van individuen in (her)vestigingen.

#### HET EFFECT VAN ISOLATIE

Hoewel (sub)populaties van A-soorten gemiddeld langer leven dan die van B-soorten, komt die levensduur slechts bij enkele soorten in de

Gem. levensduur in jaren



Figuur 3

Verwachtingswaarden voor de levensduur van lokale populaties (of subpopulaties) in bepaalde groepen loopkeversoorten (zie tekst). A = A-soorten (slecht verspreidingsvermogen), B = B-soorten (goed verspreidingsvermogen), C = C-soorten (verspreidingsvermogen onzeker), D = soorten van loofbos, G = soorten van instabiele habitats (oevers, akkers e.d.), F = soorten van oude heide en oud hoogveen, H = eurytope soorten (soorten met een brede habitatrang welke zowel stabiele als instabiele habitats omvat), L = soorten met een geknikte cumulatielijn (figuur 4): lage DPS\*, T = soorten met een rechte cumulatielijn (figuur 4): hoge DPS\*. 1 = alle (62) soorten, 2 = als 1, maar verdeeld over A (22), B (22) en C (18), 3 = als 2, maar A-spp. na aftrek van 3 'goede lopers' (grote ind.) en B-spp. na aftrek van 3 bossoorten, 4 = soorten verdeeld over twee uiterste vormen van de cumulatielijn (DPS-waarden): 21 respectievelijk 22 spp., de tussengroep (19 spp.) is weggelaten, 5 = vergelijking van soorten uit de meest stabiele (14) met die uit de meest instabiele (6) habitats, 6 = bossoorten na aftrek van twee soorten met een dubbele habitatbinding (ook in weilanden, en dergelijke), 7 = bossoorten verdeeld over A (5), B (4) en C (5), 8 = heide/hogveensoorten verdeeld over A (14) en B + C (11), 9 = alle F-soorten (25), 10 = alle H-soorten (14).

\* DPS (Distribution of Population Sizes) is een verdelingsvrije maat voor de verdeling van jaarvangsten per soort (nultvangsten uitgezonderd, zulks in tegenstelling tot de cumulatielijnen) volgens:

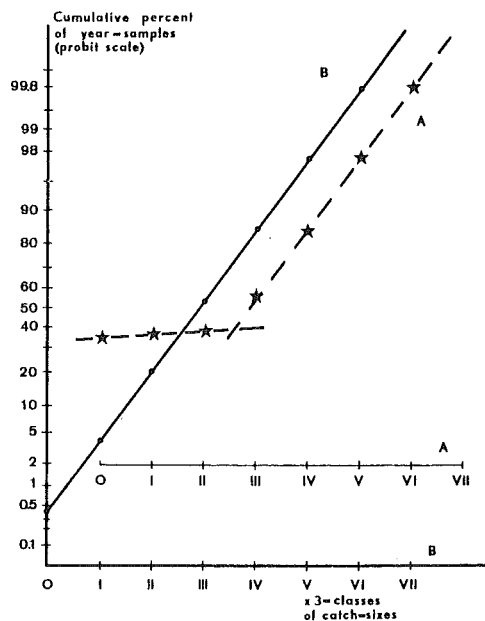
$$1 - \frac{\sum_{i=1}^9 \ln(n_i + 1)}{j \cdot \ln(N + j)}, \text{ waarin } n_i = \text{grootte van jaarvangst, } j = \text{het aantal jaarvangsten in 9}$$

jaren, en N = totaal aantal gevangen exx. van die soort (dus  $N = j \cdot n_i$ );  $\ln$  = natuurlijke logaritme. DPS ligt tussen 0 en 1 en is kleiner naarmate het tekort aan lage jaarvangsten ten opzichte van de hoge vangsten groter is. In Appendix II (p. 180-188) in Den Boer (1977) behandelt Reddingius de mathematische eigenschappen van DPS.

grootte-orde van honderden jaren; enkele 10-tallen jaren lijkt het normale beeld. Dit betekent weer, dat de sterke versnippering van de restanten natuurlijk milieu, zoals die de laatste 100 - 200 jaren in onze streken plaats vond, vele lokale populaties van A-soorten sterk zal hebben geïsoleerd, waarvan er alweer een flink aantal zal zijn uitgestorven (vooral die met lage dichtheden) zonder dat - als gevolg van het slechte verspreidingsvermogen van deze soorten - compenserende vestigingen mogelijk waren. Kunnen we ook dit aantonen?

Dit bleek mogelijk, toen we ontdekten, dat de frequentieverdeling van de 175 beschikbare jaarmonsters (9 jaren) voor algemene B-soorten - dat wil zeggen soorten die het verdwijnen van (sub)populaties in voldoende mate kunnen compenseren door (her)vestigingen - ongeveer log-normaal is, zodat deze verdeling cumulatief uitgezet op waarschijnlijkheidspapier een rechte lijn vormt. Wanneer nu veel lokale populaties met lage dichtheden zijn verdwenen zonder compensatie, dan zijn de betreffende jaarvangsten vanuit de lage frequentieklassen als het ware 'verhuisd' naar de nulklasse. Dit geeft een duidelijke knik in de cumulatielijn (figuur 4), en dergelijke geknikte cumulatielijnen vinden we bij de meeste A-soorten, terwijl de meeste B-soorten juist rechte cumulatielijnen vertonen (figuur 5). Voor verdere bijzonderheden, zie: Den Boer (1977, 1979, 1981a en 1981c). Dit is precies het beeld, dat we op grond van de vestigingshypothese konden verwachten, en dat nog eens wordt bevestigd door figuur 4.

Betekent dit nu tevens dat we moeten verwachten, dat ongeveer de helft van de nu nog aanwezige loopkeversoorten (de soorten met duidelijk geknikte cumulatielijnen) langzaam maar zeker uit Drenthe zullen verdwijnen? Ik vrees dat dit sombere beeld een vrij nauwkeurige beschrijving van de toekomst zal vormen - en dan niet alleen voor loopkevers en niet alleen voor Drenthe - als we niet al het mogelijke in het werk stellen om de sterke isolatie van vooral de kleinere resten natuurterrein (waarin kleine lokale populaties leven) op te heffen. De beste remedie zou natuurlijk zijn: het dusdanig vergroten van onze natuurreservaten dat de betreffende soorten daar niet langer slechts enkele tientallen en zelfs niet enkele honderden jaren kunnen overleven, maar duizenden jaren, zodat er voldoende tijd is voor significante evolutieprocessen en daarmee voor aanpassing aan het door ons geschapen landschap (voor zover mogelijk). Daarnaast kunnen we waarschijnlijk ook al veel bereiken door geïsoleerde resten natuurterrein onderling te verbinden (Den Boer, 1970).

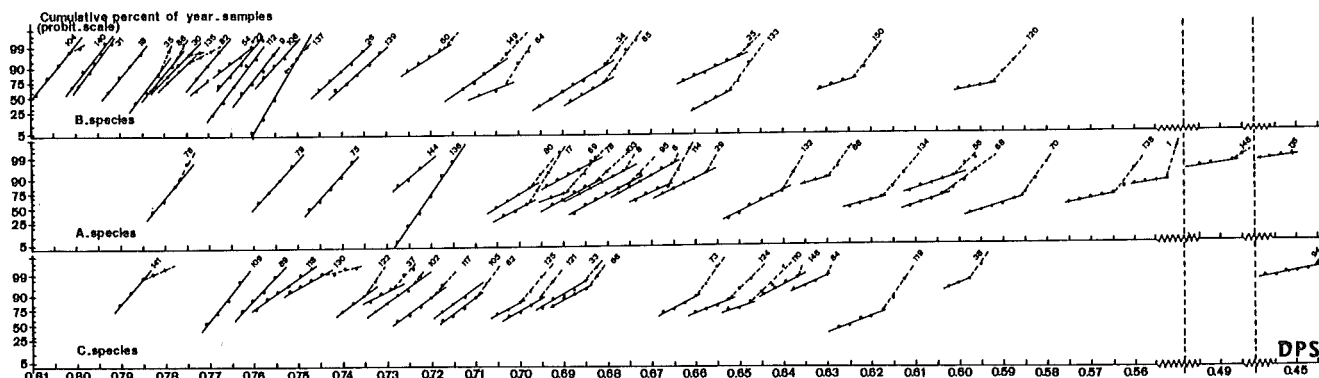


Figuur 4  
 Cumulatieve verdeling van jaarvangsten van x 3-klassen (0 = ½ ex., I = ½-1½, II = 1½-4½, enzovoort) (x3) uitgezet % op een waarschijnlijkheidsschaal voor de twee extreme typen soorten: B-soort met een volledige vervanging van verdwenen (sub)populaties, en A-soort zonder vervanging van verdwenen (sub)populaties en een (gerealiseerde) uitsterfkans per populaties van  $p = \lambda^n$ , waarin n = aantal exx. in een jaarvangst en  $\lambda = 0,92$  (willekeurig). N.B.: de verdeling van zo'n A-soort kan nu rechtstreeks worden berekend uit de ideale log-normale verdeling voor een B-soort. Voor de duidelijkheid is de X-as voor de (model) A-soort wat verschoven ten opzichte van die voor de (model) B-soort. Naar Den Boer (1977, 1979); zie ook: Den Boer (1981a).

Om enig beeld te geven van de oppervlakten waar het hier om gaat, vertel ik iets over twee A-soorten, die we intensief bestuderen op de Kralose heide: *Calathus melanocephalus* (C.m.) en *Pterostichus versicolor* (P.v.). C.m. ervaart dit heideveld als homogeen: parallelle aantalsfluctuaties in de verschillende subpopulaties, terwijl P.v. het als sterk heterogeen ervaart: aantalsfluctuaties in verschillende subpopulaties opvallend verschillend, hoewel niet geheel random ten opzichte van elkaar. Met behulp van computersimulaties konden we uitrekenen, dat een gemiddelde subpopulatie van C.m. 75-200 jaar op de heide zal kunnen overleven, en van P.v. 150-400 jaar (N.B. als gevolg van een voortdurende uitwisseling van individuen tussen groepen zijn deze overlevingen beter dan die van geïsoleerde lokale populaties: Kuno, 1981; Metz et al, 1983; Van der Eijk, in druk). De totale populaties die we van beide soorten bestuderen bestaan uit 8-14 van zulke subpopulaties. Door het ontbreken van risicospreiding tussen subpopulaties (Den Boer, 1968) zal de samengestelde populatie van C.m. niet veel langer overleven dan een gemiddelde subpopulatie (onze simulaties gaven hoogstens een verdubbeling van de overlevingsduur). De samengestelde populatie van P.v. daarentegen scoorde overlevingen van duizenden jaren. Zie verder: Den Boer (1981b). Zo'n samengestelde (8 - 14 subpopulaties) populatie van P.v. zou dus al kunnen overleven op een oppervlak van 100-200 ha. Het is interessant om vast te stellen, dat Ehrlich et al. (1980) voor dagvlinderpopulaties van het geslacht *Euphydryas* ook tot mogelijk 'veilige' oppervlakken van enkele honderden ha besluiten (zie ook: Ehrlich & Ehrlich, 1982).

#### EILAND-THEORIE OF VESTIGINGSHYPOTHESE?

Wanneer we dit alles overzien, kunnen we vaststellen, dat onze veldervaringen met loopkevers goed in overeenstemming zijn met de kerngedachten van de eiland-theorie, zoals die tot uitdrukking kwamen in onze eilandsimulatie (zie vorige artikel): immigratie (vestiging) zowel als extinctie zijn afhankelijk van het verspreidingsvermogen. De hoge turnover die men op eilanden vaststelt en die veel discussie



Figuur 5  
 Cumulatielijnen (vergelijk figuur 4) voor de 74 talrijkste loopkeverssoorten in Drenthe (op basis van bodemvalvangsten in 73 habitats gedurende 9 jaren: 175 jaarmonsters). De lijnen zijn van rechts naar links gerangschikt naar hun DPS-waarden (zie onder) en verdeeld over drie verspreidingscategorieën: B-soorten, A-soorten en C-soorten (zie tekst). Uit: Den Boer (1977: 59, figuur 3). De verklaring van de soortnummers is te vinden in Den Boer (1977: 36, Table 2).

oproep, laat zien, dat een belangrijk deel van de eilandbewoners soorten met een goed verspreidingsvermogen moeten zijn (vestigingshypothese). Allereerst deze soorten zijn verantwoordelijk voor het oppervlakte-effect, het afstandseffect, een deel van het isolatie-effect en vooral voor zoiets als het 'rescue-effect' (zie vorige artikel). Daarom kunnen we verwachten dergelijke effecten alleen enigszins overtuigend te kunnen aantonen voor habitateilanden, wanneer deze óf recent ontstaan zijn ('oceanische eilanden'), óf reeds zó oud (als eiland) dat ze hun oorspronkelijke soorten met een slecht verspreidingsvermogen (A-soorten) reeds geheel of grotendeels hebben verloren en in dat opzicht dus vergelijkbaar zijn met continentale eilanden. Alleen het oppervlakte-effect zal voor alle habitateilanden - mits niet te sterk verschillend in ouderdom (als eiland) - kunnen worden aangetoond, daar ook de snelheid van uitsterven van de nog aanwezige A-soorten oppervlakte-afhankelijk zal zijn. In feite behelst de eilandtheorie dus bijzondere gevallen van de meer algemene vestigingshypothese: de effecten van ondubbelzinnige isolatie, hetzij primair (oceanische eilanden), hetzij secundair (continentale eilanden).

Resumerend: Versnippering van natuurlijke habitats zal langzaam maar zeker alle A-soorten (de soorten van oude, stabiele natuurgebieden) doen verdwijnen, zoals dit ook op continentale eilanden gebeurt. Onze habitateilanden zullen dan - evenals echte eilanden - een verarmde fauna (en flora) bevatten van meer opportunistische B-soorten (pioniers en nomaden, vooral cultuurvolgers). De grotere habitateilanden, die echter al te klein zijn om de oorspronkelijke A-soorten nog een normaal voortbestaan te kunnen verzekeren, zullen - evenals echte eilanden - als een evolutionaire val gaan functioneren: meer opportunistische soorten die zich aanpassen aan het leven in dergelijke stabiele - maar sterk geïsoleerde - habitats zullen hun verspreidingsvermogen grotendeels verliezen en daarmee het lot deelachtig worden van de langzaam verdwijnende A-soorten (denk aan het lot van de vele secundair ongevleugelde vormen op oceanische eilanden: Carlquist, 1974). We staan dus voor de keus: zijn we tevreden met een samenleven met soorten, die net zo opportunistisch zijn als wijzelf, of willen we óók nog wat redden van de ontelbare evolutieproducten, die zich in oude, stabiele natuurgebieden ontwikkelden?

#### LITERATUUR

- Baars, M.A. (1979a):  
Catches in pitfall traps in relation to mean densities of carabid beetles. *Oecologia* (Berl.) 41: 25-46.
- Baars, M.A. (1979b):  
Patterns of movement of radio-active carabid beetles. *Oecologia* (Berl.) 44: 125-140.
- Baars, M.A. & Th.S. van Dijk (in druk):  
Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland. I. Subpopulation fluctuations in relation to weather and dispersal. Aangeboden aan: *J. Anim. Ecol.*
- Carlquist, S. (1974):  
*Island Biology*, Columbia Univ. Press, New York.
- Darlington, P.J. (1943):  
Carabidae of mountains and islands. *Ecol. Monogr.* 13: 37-61.
- Den Boer, P.J. (1968):  
Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheor.* (Leiden) 18: 165-194.
- Den Boer, P.J. (1970):  
On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia* (Berl.) 4: 1-28.
- Den Boer, P.J. (1971):  
On the dispersal power of carabid beetles and its possible significance. *Miscell. Papers, Landbouwhogeschool Wageningen* 8: 119-137.
- Den Boer, P.J. (1977):  
Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. *Miscell. Papers, Landbouwhogeschool Wageningen* 14: 1-190.
- Den Boer, P.J. (1979):  
The significance of dispersal power for the survival of species, with special reference to the carabid beetles in a cultivated countryside. *Fortschr. Zool.* 25(2/3): 79-94.
- Den Boer, P.J. (1981a):  
Evolutie van het vliegvermogen bij carabiden en de gevolgen voor het overleven van soorten. *Vakblad Biologen* 61: 122-129.
- Den Boer, P.J. (1981b):  
On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. *Oecologia* (Berl.) 50: 39-53.
- Den Boer, P.J. (1981c):  
*Oecologische Diergeografie: Dispersie, kolonisatie en extinctie*. Syllabus 06030401. Centraal Magazijn, Wageningen.

- Den Boer, P.J., T.H.P. van Huizen, W. den Boer-Daanje, B. Aukema & C.F.M. den Bieman (1980):  
Wing polymorphism and dimorphism in ground beetles as stages in an evolutionary process. *Ent. Generalis* 6(2/4): 107-134.
- Ehrlich, P.R., D.D. Murphy, M.C. Singer, C.B. Sherwood, R.R. White & I.L. Brown (1980):  
Extinction, reduction, stability and increase: The response of Checkerspot butterfly (*Euphydryas*) populations to the California drought. *Oecologia (Berl.)* 46: 101-105.
- Ehrlich, Paul & Anne (1982):  
Extinction, Causes and consequences of the disappearance of species. Victor Gollancz, London.
- Kuno, E. (1981):  
Dispersal and persistence of populations in unstable habitats: a theoretical note. *Oecologia (Berl.)* 49: 123-126.
- Lindroth, C.H. (1949):  
Die Fennoskandischen Carabidae. III. Göteborgs Kungl. Vetensk. Handligar B4 (3): 1-911.
- Lindroth, C.H. (1957):  
The faunal connections between Europe and North America. Almquist & Wiksell, Stockholm.
- Lindroth, C.H. (1969):  
The theory of glacial refugia in Scandinavia. Comment on present opinions. *Notulae Entom.* 49: 178-192.
- Metz, J.A.J., T.J. de Jong en P.G.L. Klinkhamer (1983):  
What are the advantages of dispersing; a paper of Kuno explained and extended. *Oecologia (Berl.)* 57: 166-169.
- Southwood, T.R.E. (1962):  
Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biol. reviews* 37: 171-214.
- Van der Eijk, R.H. (in druk):  
Population dynamics of gyridid beetles. II. Simulations about dispersal by flight. Wordt aangeboden aan *Oecologia*.
- Van Huizen, T.H.P. (1977):  
The significance of flight activity in the life cycle of *Amara plebeja* Gyll. (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia (Berl.)* 29: 27-41.
- Van Huizen, T.H.P. (1979):  
Individual and environmental factors determining flight in carabid beetles. *Miscell. Papers Landbouwhogeschool Wageningen* 18: 199-211.