



Foto 1. De Kraloërheide in 1964, gezien vanaf de zandrug aan de Oude Postweg (waarop vangserie AY) in Noordwestelijke richting.

De noodzaak van Plan Goudplevier geïllustreerd aan Piet den Boer de Loopkevers van het Dwingelderveld

Het Dwingelderveld is thans het grootste aaneengesloten heideveld van Noord-Nederland (1600 ha). Als nat heideveld met veel plassen en veentjes, zijn uitgestrekte dopheide-vegetaties en aanzetten tot hoogveen-
vorming (Holtveen) is het waarschijnlijk het laatste veld van dit type in NW-Europa. Wij kunnen dan ook Willem Beijerinck niet dankbaar genoeg zijn, dat hij reeds in de jaren 1920 aandrong op aankoop van dit unieke gebied als Natuurmonument. Daarom heeft het bij de onderzoekers van het door hem opgerichte Biologische Station Wijster altijd in het centrum van de belangstelling gestaan en vormden hun onderzoeksresultaten het kernargument tot de oprichting van het huidige Nationale Park.

Het Zoölogisch Laboratorium van de Rijksuniversiteit Leiden begon in 1953 een onderzoek naar de Habitatbinding (beperking van leefgebied door binding aan bepaalde milieuomstandigheden) in de duinen bij Wassenaar (Meijendel). Ik was speciaal geïnteresseerd in de binding van loopkevers aan hun leefgebied en de daaruit voortvloeiende dynamica van aantallen (den Boer, 1956a,b, 1958). Toen ik in 1958 dit vergelijkend onderzoek verplaatste naar het Biologisch Station in Wijster, was mij al snel duidelijk, dat het Dwingelderveld mijn belangrijkste onderzoeksterrein zou worden. Ik kon namelijk verwachten, dat loopkeverpopulaties in dit uitgestrekte gebied zich ongestoord

zouden hebben kunnen ontwikkelen op alle voor elke soort meest geschikte plaatsen, zodat ik ze daar onder de meest natuurlijke omstandigheden zou aantreffen.

Mijn vraagstelling was dus: hoe kunnen populaties zich ontwikkelen en handhaven in een gebied waar de omstandigheden van plaats tot plaats verschillen en in de tijd veranderen? Om praktische redenen bleef het onderzoek vooral beperkt tot het best bereikbare deel: de Kraloërheide (foto 1). We hebben natuurlijk ook op andere delen van het Dwingelderveld gemonsterd en van Essen (1991) heeft één jaar de overige delen van het Dwingelderveld op 38

plaatsen bemonsterd. De Kraloërheide bleek representatief voor het gehele Dwingelderveld.

Opbouw van populaties

Door radioactief gemerkte kevers dagelijks op te sporen, kon Baars (1978) het looppatroon van deze kevers door het hele seizoen reconstrueren en aantonen, dat de jaarvangst in een continue bemonsterde vangserie een goede (relatieve) maat is voor de gemiddelde dichtheid van die soort rondom die vangserie. Daar wij vangseries op verschillende plaatsen hadden, bleek al snel dat gemiddeld 90% van de in een jaar gevangen kevers van een soort (tussen 0.1% en 1% van de lokale groep in het veld, de interactiegroep, kader 1) uit een beperkt gebied rondom die vangserie afkomstig zijn; de overige 10% leggen grotere afstanden af en vormen dus verbinding met naburige groepen.

Als voorbeeld geef ik in figuur 1a de interactiegroepen weer van *Pterostichus (=Poecilus) versicolor* (10 mm), elk levend op een oppervlak van ongeveer 12 ha. De grootte van dat oppervlak waarop de

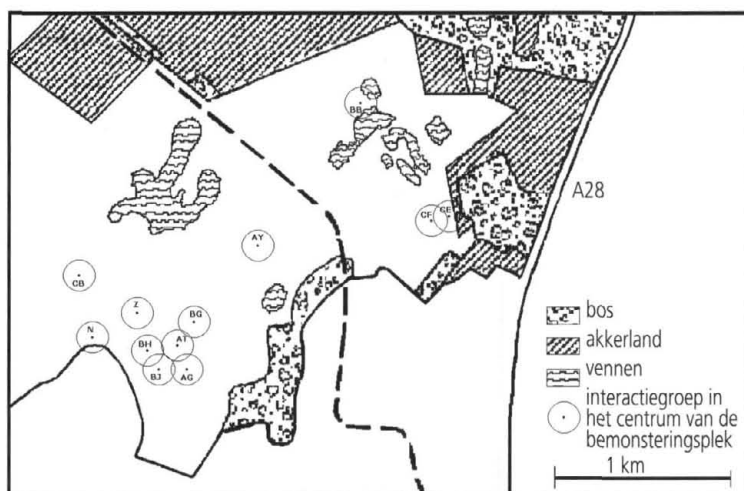


Fig. 1. Interactiegroepen (een soort subpopulaties) van *Pterostichus (=Poecilus) versicolor* op de Kraloërheide rondom vangseries (elk 12 ha groot); de vangseries zijn aangegeven met hoofdletters.

Kader 1

Risicospreiding

Wanneer een groep dieren op een plaats in een leefgebied (habitat) geregeld met elkaar in contact komt voor voedselzoeken, paren, eieren afzetten of jongen grootbrengen, vormen zij een soort gemeenschap, interactiegroep genoemd, binnen de populatie. Niet alle individuen, zoals loopkevers, van zo'n interactiegroep blijven binnen hun groep. Enkele kevers zullen grotere dan gemiddelde afstanden afleggen en daarmee in een andere 'gemeenschap' (interactiegroep) terechtkomen. Door individueel merken en terugvangen hebben we vastgesteld dat dit voor gemiddeld 10% van de kevers uit een interactiegroep, die rondom een vangserie leeft, opgaat. Deze 'zwerfers' zorgen niet alleen voor een betere uitwisseling van genen binnen de populatie als geheel, zij veranderen ook de aantallen binnen interactiegroepen. Daar vanuit dicht bevolkte groepen gemiddeld meer individuen zullen 'wegzwerfen' dan uit dun bevolkte groepen en ook omgekeerd in dun bevolkte groepen gemiddeld meer individuen zullen binnenkomen dan in dichtbevolkte groepen, zal dit een nivellerend effect hebben op de verschillen in aantallen tussen naburige interactiegroepen binnen een populatie. Daarmee vlakken zij de grootte van de aantalsveranderingen van jaar op jaar af, niet alleen binnen elke lokale groep maar ook binnen de populatie als geheel, vooral wanneer het soorten betreft, waarvan de individuen meer dan één jaar leven – zoals bij de meeste door ons bestudeerde loopkeversoorten. Dit verschijnsel van het afvlakken van aantalsfluctuaties tussen lokale groepen door uitwisseling van ongelijke aantallen individuen, heb ik Risicospreiding genoemd, omdat hierdoor het risico van uitsterven van een geïsoleerde lokale groep door sterke fluctuaties van aantallen o.i.v. van tijdelijk ongunstige omstandigheden in de grotere populatie is verminderd. Dat risico is nu gespreid over verschillende groepen, die niet onder precies dezelfde omstandigheden leven en daardoor niet precies hetzelfde in aantallen fluctueren. Het effect kan worden berekend (den Boer & Reddingius, 1996) en is geïllustreerd in figuur 2, maar gaat evenzeer voor andere soorten op.

kevers van zo'n groep interacties vertonen, hangt sterk af van de grootte van de kevers: voor kleine loopkevers (2-3 mm) is dit slechts enkele 10tallen tot 100tallen m², voor middelgrote loopkevers (bijv. *Calathus melanocephalus*: 6-8 mm) is dat zo'n 2 ha, voor grote loopkevers – zoals voor *Carabus cancellatus* (24 mm) is dat een aantal km². Bij vergelijking van de jaarvangsten uit die verschillende lokale groepen (fig. 2) blijkt, dat hoewel de Kraloërheide erg homogeen lijkt (foto 1), er toch voldoende milieuverschillen zijn, waardoor de vangsten van jaar op jaar niet overall precies hetzelfde veranderen. Dit

betekent, dat de veranderingen in één interactiegroep, die in naburige groepen min of meer compenseert, waardoor de populatie als geheel (de veeldelige populatie) veel kleinere aantalveranderingen van jaar op jaar vertoont (bovenste grafiek in fig. 2) dan een gemiddelde interactiegroep. Dit verschijnsel, dat bij vrijwel alle soorten optrad (en zeker niet beperkt is tot loopkevers op het Dwingelderveld), heb ik daarom risicospreiding genoemd (kader 1; o.a. den Boer 1968, 1970).

Dit toont het belang aan van het 'Plan Goudplevier' van Natuurmonu-

menten: door verschillende geïsoleerd geraakte kleinere heideterreinen weer te verbinden en de tussengelegen gebieden ook tot heide te laten ontwikkelen, kunnen de in de resten nog aanwezige interactiegroepen daar nieuwe groepen vestigen en dusdanig de risicospreiding in de populatie als geheel (de veeldelige populatie) vergroten en de overleving van de soort in het hele Goudpleviergebied bevorderen. Figuur 2 (vooral in bovenste grafiek) laat ook duidelijk zien, dat de overlevingskans van de soort ter plaatse niet – zoals dikwijls wordt gedacht – in de eerste plaats afhangt van de aantallen waarin de soort op een bepaald moment wordt aangetroffen, maar veelmeer van het patroon van aantalsfluctuaties (kader 1). Overigens blijft risicospreiding niet beperkt tot verschillende aantalsfluctuaties van lokale groepen in een habitat van enige omvang, maar treedt ook op in de vorm van individuen van verschillende leeftijd en/of met een verschillende genetische samenstelling.

Bemonsteringen van loopkevers

Daar de bemonstering van loopkeverpopulaties in een wisselend aantal standaardvangseries op de Kraloërheide vanaf 1959 tot op heden is voortgezet, slechts onderbroken in 1998 door het opheffen van Het Biologisch Station – waarna de Stichting WBBS dit vanaf 1999 zo goed mogelijk voortzette – en in 2001 door de MKZ-crisis, kennen we in feite de populatie-geschiedenis van 30-50 loopkeversoorten vanaf 1959 in dit heidegebied. De verdeling van loopkeversoorten over diverse habitattypen werd op basis van miljoenen vangsten in alle te onderscheiden terreintypen door het hele land gepubliceerd door Turin (2000). Op grond daarvan kunnen we 15 echte heidesoorten (populaties van enige betekenis vrijwel tot heideterreinen beperkt: stenotoop) onderscheiden op de Kraloërheide, naast drie soorten van met heide begroeide zandverstuivingen en vijf soorten van open, lage vegetaties met een zekere voorkeur voor heide (eurytope heidesoorten).



Invloed van grootschalige milieuveranderingen

In de eerste 10 jaren van onze bemonsteringen (t/m 1969) veranderde er weinig voor deze 23 soorten. Vanaf 1970 begint echter in toenemende mate luchtvervuiling (vooral als gevolg van toenemende intensieve veehouderij) van neerslag met zowel verzurende als bemestende stikstofverbindingen een rol te spelen. Dit leidde tot het steeds verder opdringen van grassen in het Dwingelderveld ten koste van de heide. Het eerste slachtoffer van deze milieuverandering was de grootste loopkever van het Dwingelderveld, *Carabus cancellatus*, waarvan na 1970 nog slechts één exemplaar (in 1980) werd gezien. Het zag er naar uit, dat de kleinere en zeer fraaie *Carabus nitens* (15 mm) het lot van zijn grotere verwant zou delen: tussen 1971 en 1981 werd geen enkel exemplaar meer gevangen, daarna gedurende 4 jaar één exemplaar per jaar en sinds 1988 is er een spectaculair herstel tot aantallen van honderden en zelfs meer dan duizend (in 1992 en '93). Deze opbloei is zonder enige twijfel het gevolg van het in gebruik nemen van de plagmachine, die de sterkst vergraste delen afplagde, waarna op de meeste plaatsen de heide zich goed tot zeer goed herstelde.

De zeldzame *Harpalus solitarius* werd vanaf 1977 nog slechts incidenteel gevangen (één ex. in 1986 en 1990 en 4 ex. in 1993 en '94). Ook *Amara infima* verdween vanaf 1983 (met nog één keer 3 ex. in 1985). Zelfs *Cymindis vaporariorum* kan zich blijkbaar moeilijk handhaven: kleine aantallen vanaf 1980 en niets meer

(op 2 ex. na in 1997) vanaf 1992. Deze soorten zijn nog wel in 1991 door van Essen op andere delen van het Dwingelderveld in redelijke aantallen aangetroffen. Mogelijk zijn deze stenotope heidesoorten extra gevoelig voor de veranderde milieuomstandigheden (vermesting en verzuring) (den Boer & van Dijk, 1994).

In één opzicht is sinds 2000 iets ten gunste veranderd: toen werd door aankopen in het Noorderveld de mogelijkheid geboden om een groot deel van de afwatering van het gebied af te remmen, waardoor het Dwingelderveld er nu weer – oppervlakkig gezien – uit zou moeten zien als in de jaren 1920 toen Willem Beijerinck en Gerrit Brouwer Natuurmonumenten stimuleerden om dit heidegebied met zijn grote plassen en uitgestrekte dopheidevegetaties aan te kopen en voor het nageslacht te bewaren. Mogelijk is het mede daaraan te danken, dat de overige 10 stenotope heidesoorten weinig of niet achteruit zijn gegaan sinds 1959. Het is van belang, dat zich hieronder de trots van het Dwingelderveld bevindt, *Agonum ericeti*, een soort, die strikt gebonden is aan hoogveen en natte dopheidevegetaties en in ons land daarvoor nauwelijks buiten Drenthe wordt aangetroffen (foto 2). Van de drie stenotope soorten van droge zandvegetaties is vooral *Notiophilus germinyi* er slecht aan toe en is na 1980 nog maar zelden gevangen.

Alleen de eurytope heidesoorten (waaronder *Poecilus versicolor* uit fig. 1 & 2) hebben blijkbaar niet geleden onder de veranderde omstandigheden (vermes-

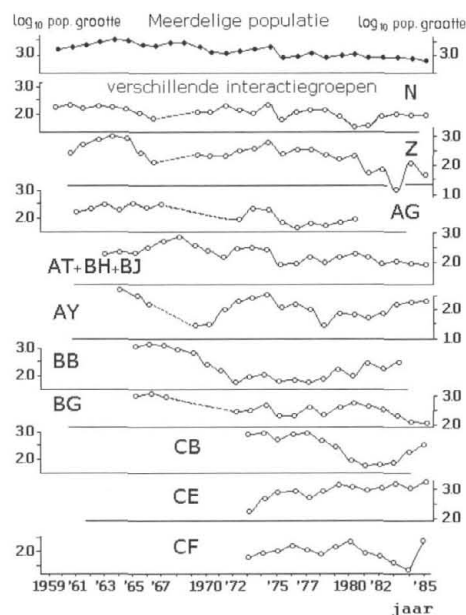


Fig. 2. Jaarvangsten in de vangseries per interactiegroep; bovenaan de totaaljaarvangsten in de veeldelige populatie, bestaande uit deze interactiegroepen. De codes van de vangseries zijn terug te vinden in fig. 1. Gegevens uit den Boer & Reddingius (1996, tabel 4.5). Het verloop van aantallen is – zoals gebruikelijk in de populatiedynamica – in logaritmen weergegeven, omdat aantallen zich van jaar tot jaar vermenigvuldigen; $10\log 1 = 10$ ex., $10\log 2 = 100$ ex., $10\log 3 = 1000$ ex., enz.

ting en verzuring) en hadden op het Dwingelderveld uiteraard geen last van de alom optredende versnippering van natuurlijk habitat. Hierdoor konden de veeldelige populaties van deze soorten met de hiermede verbonden risicospreiding (fig. 2) hun aantallen op een veilig niveau handhaven.

Conclusies

Wat zijn nu de algemene conclusies uit dit vergelijkende onderzoek over meer dan 40 jaar naar de dynamica van loopkeverpopulaties? Allereerst de ontdekking van het grote belang van risicospreiding in de ruimte, d.w.z. het aanwezig zijn van populaties in een gebied van voldoende omvang om een opbouw uit interactiegroepen in een voor de soort voldoende heterogeen milieu mogelijk te maken, waardoor de aantallen niet overal in dat gebied parallel fluctueren.

Daarnaast moeten we vaststellen, dat stenotope soorten zich op den duur moeilijker kunnen handhaven dan eury-



Foto 2. *Agonum ericeti* is een loopkeversoort van hoogvenen en is voornamelijk nog in Drenthe te vinden (foto: H. de Vries).



Piet den Boer bezig met het ingraven van vangblikken op de Kraloërheide (foto 2001).

tope soorten onder de invloed van door menselijke activiteiten veranderende milieuomstandigheden (vooral verzuring en vermessing van bodem en grondwater als gevolg van intensieve veehouderij en intensieve landbouw). Helaas blijft het geleidelijk vervangen van stenotope soorten door meer eurytope niet beperkt tot loopkevers en tot heidegebieden, maar is dit een algemeen verschijnsel, dat al veel eerder is vermeld door vegetatiekundigen. Het verdwijnen van bepaalde loopkeversoorten is niet alleen een verlies van biodiversiteit. Doordat de larven van de meeste loopkevers de algemene predatoren zijn van bodemdieren en de volwassen kevers die van de fauna op het bodemoppervlak, betekent verarming van de loopkeverfauna in een bepaald terrein, dat het bodemleven ter plaatse achteruit is gegaan en daarmee dat er iets mis is met de zo noodzakelijke bodemprocessen. Het lijkt dus van belang om de diversiteit van deze goed te bestuderen indicatoren te blijven monitoren, zodat

we tijdig gewaarschuwd worden wanneer moet worden ingegrepen in het meest gewenste verloop van bodemprocessen. Want uiteindelijk zijn alle dieren en planten direct of indirect afhankelijk van de gezondheid van de bodem.

Literatuur

- Baars, M.A., 1978.** Patronen en betekenis van lokomotorische activiteit van twee loopkeversoorten op de Kraloërheide. *Vakblad v. Biologen* 58: 344 - 347.
- Boer, P.J. den, 1956a.** De vangblikken in het Meijendel-onderzoek. *DLN* 59: 51 - 59.
- Boer, P.J. den, 1956b.** De loopkevers van Meijendel. I. Algemeen. *DLN* 59: 159 - 168.
- Boer, P.J. den, 1958.** De loopkevers van Meijendel. II. Activiteitsperioden in 1953. *DLN* 61: 88 - 95.
- Boer, P.J. den, 1968.** Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheoretica* 18:165 - 194.
- Boer, P.J. den, 1970.** Risicospreiding en stabilisatie van aantallen. *Vakblad v. Biologen* 50: 250 - 258.
- Boer, P.J. den & Th.S. van Dijk, 1994.** Carabid beetles in a changing environment. *Wageningen Agric. University Papers* 94 (6): 1 - 30.

Boer, P.J. den & J. Reddingius, 1996. Regulation and stabilization. *Paradigms in population ecology*. Chapman & Hall, London (nu nog bij Wolters & Kluwer).

Essen, S. van, 1991. Loopkeverinventarisatie Dwingelderveld 1991. Uitgave: Staatsbosbeheer, Biologisch Station Wijster, Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten.

Turin, H., 2000. De Nederlandse loopkevers. Verspreiding en oecologie. Uitgave: Naturalis, KNNV, EIS-Nederland.

Summary

The importance of connecting isolated habitats illustrated at carabid populations

To help solving persistent controversies and hot discussions around the regulation of animal numbers, survival of small populations and competition between species among ecologists in 1959 the author started from the Biological Station Wijster comparative, long-term investigations into the dynamics of carabid populations. He mainly concentrated his work at the large (1600 ha) heath area Dwingelderveld (Kraloërheath), where he discovered the principle of stabilization of numbers by 'spreading the risk of local extinction' over interaction groups (subpopulations) as an alternative for the more generally accepted idea of 'regulation of animal numbers'. In this paper the author mentioned what happened with some of the carabid species he studied in the course of more than 40 years in this heath area under gradually changing environmental conditions (details in Den Boer & van Dijk, 1994) to show the importance of the 'Plan Goudplevier' of Natuurmonumenten for connecting isolated habitats.

Dankwoord

Dank aan assistenten, studenten, promovendi, vrijwilligers, collega's, en vooral ook mijn vrouw, Wil Daanje. Voortzetting van dit onderzoek ook na mijn pensionering in 1991 werd mogelijk gemaakt door onder meer Dr. Theo van Dijk, Arnold Spee, Dr. Henk de Vries en Dr. Rikjan Vermeulen. Bovendien richtte ik met laatstgenoemde tot dit doel de Stichting WBBS (Willem Beijerinck Biological Station) op na opheffing van het Biologisch Station Wijster. Ook wil ik Staatsbosbeheer bedanken, die altijd toestond vallen te plaatsen en – soms nogal ingrijpende – experimenten uit te voeren op de Kraloërheide.

Dr. P.J. den Boer
Stichting Willem Beijerinck Biologisch Station (WBBS)
p/a Kampsweg 52
9418 PG Wijster
e-mail: wilenpietdenboer@zonnet.nl