

Isolatie en uitsterfkans

DE GEVOLGEN VAN ISOLATIE VOOR DE OVERLEVING VAN
POPULATIES VAN ARTHROPODEN GEÏLLUSTREERD AAN
LOOPKEVERS

Piet den Boer

Sinds het formuleren van de eiland-theorie door MacArthur & Wilson (1967) wordt het van nature uitsterven van populaties en soorten op eilanden – en in andere geïsoleerde gebieden – algemeen aanvaard. Daar uit meer dan honderd onderzoeken (zie Connor & MacCoy, 1979) een duidelijke correlatie blijkt tussen het aantal soorten en de oppervlakte van een eiland (zie Diamond, 1972), stelt de eiland-theorie dat het vestigen en uitsterven, de “turnover”, van soorten oppervlakte-afhankelijk is. Die uitsterfkans zou groter zijn naarmate de populatie op een kleinere oppervlakte leeft. De vestigingskans van een soort op een eiland zou echter veel meer door de afstand tot de “bron” worden bepaald, dat wil zeggen door de mate van isolatie. Inderdaad blijkt dat verder van de “bron” het aantal soorten op eilanden met dezelfde oppervlakte evenredig kleiner is (Diamond, 1972). In dit artikel wordt aan de hand van onderzoek aan loopkevers nagegaan in hoeverre geïsoleerd geraakte natuurresten moeten worden opgevat als zogenaamde “habitat eilanden” in het cultuurlandschap.

Dierecologie

Versnippering

Hogere zandgronden

Drenthe

Arthropoden

Dr. P.J. den Boer is werkzaam als populatie-ecoloog aan het Biologisch Station van de L.U.W. te Wijster. Het onderzoek is ondergebracht bij de BION-WGM “Populatiebiologie”, bij de Vakgroep “Natuurbeheer” van de L.U.W., en bij het VF-project “Ecologische processen in het landschap l.b.v. Natuurontwikkeling en -beheer” als “Turnover van populaties o.i.v. isolatie en verbinding”. In dit kader is het levens ondergebracht in het samenwerkingsverband ISOVER (samen met o.a. onderzoek van het R.I.N. (Mededeling No. 412 van het Biologisch Station Wijster).

Inleiding

Zowel het oppervlakte- als het afstandseffect zijn zo dikwijls aangetoond, dat deze wel als vaststaand mogen worden beschouwd. Dat deze effecten zouden berusten op "turnover" (uitsterven/vestiging) van soorten is echter minder onderbouwd. Alleen het onderzoek van Diamond (1969) op de Channel Islands (Californië) geeft directe evidentie voor turnover van (vogel)populaties, maar de resultaten daarvan zijn sterk omstreden. Willis (1974) stelde vast dat op het door de aanleg van het Panama Kanaal (in 1914) ontstane Barro Colorado Island (BCI) in de loop van minder dan 60 jaar 45 van de 208 geïsoleerd geraakte vogelsoorten waren uitgestorven en geen enkele vestiging had plaatsgevonden. Gegevens over turnover van lokale populaties van evertibraten zijn vermeld door Boycott (1936). In 1915 vond hij in 69 van 89 drinkpoelen voor vee in totaal 173 geïsoleerde slakkenpopulaties van 18 soorten. Na 10 jaar, in 1925, vond hij slechts in 65 van deze poelen slakken: 64 geïsoleerde populaties waren verdwenen en 93 nieuwe waren gevestigd (in totaal dus 202 populaties). De turnover bedraagt nu 4,2% van de aanwezige populaties per jaar*. De gemiddelde levensduur van deze slakkenpopulaties zou dan $(1/0,042) = 24$ jaar zijn geweest.

Heel belangrijk is het verschil tussen continentale en oceanische eilanden. Een continentaal eiland bevat aanvankelijk een aantal soorten dat past bij de vastelandsituatie, waarvan het eens onderdeel was. Daarom zal gedurende een lange periode na isolatie de uitsterffrequentie van soorten hoger zijn dan de frequentie van vestigen. Het aantal soorten neemt dus af totdat dit ongeveer gelijk is aan het veel lagere aantal op een vergelijkbaar oceanisch (= rechtstreeks in zee ontstaan) eiland van die oppervlakte. Het ziet er naar uit, dat we geïsoleerd geraakte natuurgebieden, wat betreft het aantal soorten dat ze uiteinde-

lijk zullen bevatten, moeten beschouwen als continentale eilanden die zijn losgeraakt van het vasteland. Bovengenoemd eiland BCI, dat bestaat uit 17 km² tropisch regenbos, dat geïsoleerd raakte van een veel groter gebied van meer dan 200 km² regenbos, is hiervan een goed voorbeeld. Wanneer de soorten-oppervlakte relaties, die voor honderden eilanden zijn gevonden, ook gelden voor BCI, zou het er somber uitzien: op de lange duur zouden slechts 20 vogelsoorten zich op BCI kunnen handhaven (zie Diamond, 1972).

Voor het natuurbeheer is het van het allergrootste belang om te weten in hoeverre deze vergelijking van geïsoleerd geraakte natuurterreinen met continentale eilanden opgaat. Voor vogels lijkt het oppervlakte-effect uit de eilandtheorie een goed uitgangspunt voor het beheer van natuurresten in een versnipperd cultuurlandschap (Forman *et al.*, 1976; Opdam, 1983; Van Dorp & Opdam, 1987). Wat betreft het afstandseffect is dit minder duidelijk, waarschijnlijk doordat eilanden veel verder van het vasteland zijn verwijderd dan geschikte biotopen in een versnipperd cultuurlandschap van elkaar. Mogelijk ook vliegen vogels gemakkelijker over (ongeschikt) cultuurland dan over een watervlakte. Dit leidt er toe dat de verspreiding van vogels in een cultuurlandschap meer aanleiding geeft tot beschouwingen over het overleven van metapopulaties (= groepen van, onderling via dispersie samenhangende, maar ruimtelijk gescheiden subpopulaties) dan over het overleven van werkelijk geïsoleerde populaties (Opdam, 1987).

Als versnipperde natuurresten in een cultuurlandschap inderdaad als habitateilanden moeten worden beschouwd, dienen voor een verantwoord natuurbeheer de volgende vragen te worden beantwoord:

(1) Hoe groot zouden natuurterreinen moeten zijn om populaties van de doelsoorten grotendeels onafhankelijk van het omge-

* $(\text{aantal verdwenen populaties} + \text{aantal gevestigde populaties}) / \text{getaldeeld door (aantal populaties in 1915} + \text{aantal populaties in 1925)}$, dus $(64 + 93) / (173 / 202) = 0,42$ in 10 jaar.

vende cultuurland zo lang mogelijk te laten voortbestaan?

(2) Als aan (1) niet of slechts bij hoge uitzondering kan worden voldaan, hoe groot mogen dan de afstanden tussen de kleinere resten natuurterrein zijn, opdat de onderling via dispersie samenhangende subpopulaties van de doelsoorten in die resten een levensvatbare metapopulatie vormen?

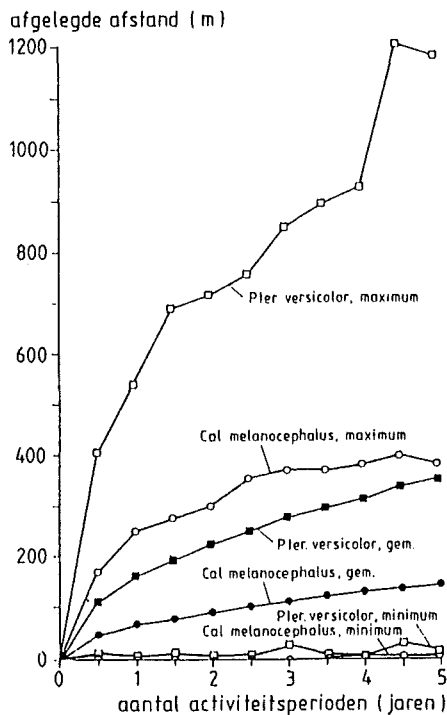
(3) Hoe dienen – als voor (2) moet worden gekozen – de tussen de resten natuurterrein gelegen gebieden te worden gestructureerd en beheerd, opdat de noodzakelijke dispersie tussen de subpopulaties van de doelsoorten in voldoende mate kan plaatsvinden?

Loopkevers

De antwoorden op onze vragen hangen in hoge mate af van de doelsoorten. Daarom beperken wij ons tot landarthropoden, daar vooral voor de overleving van arthropodensoorten die zich niet door de lucht (of als "lifters" op vertebraten) kunnen verplaatsen de landschappelijke structuur van doorslaggevend betekenis is voor hun voortbestaan. Wij beperken ons nog verder, en wel tot loopkevers, daar slechts aan deze groep, vooral aan het Biologisch Station te Wijster, voldoende onderzoek is gedaan om een begin te kunnen maken met beantwoording van deze vragen. Gelukkig wijst alles er op dat loopkevers model kunnen staan voor grote groepen arthropoden, zodat voorzichtige, hoewel voorlopige, generalisaties mogelijk lijken.

Loopafstanden van loopkevers

Om vraag (2) te kunnen beantwoorden moeten we de afstanden kennen, die loopkevers in het veld afleggen. Ongevleugelde (brachyptere) loopkevers van natuurterreinen kunnen het cultuurland tussen habitatplekken slechts lopend overbruggen. Wanneer we de afstanden zouden kennen, die ze in een seizoen kunnen afleggen, zou-



• **Figuur 1**
Afstanden die op het Dwingelder Veld kunnen worden afgelegd door individuen van *Pterostichus versicolor* en van *Calathus melanocephalus* gedurende een aantal reproductie seizoenen (= jaren). Naar simulaties door Baars (1979a).

• **Figure 1**
Distances that can be covered by individuals of *Pterostichus versicolor* and *Calathus melanocephalus* at Dwingelder Veld during some reproductive seasons (= years). From simulations by Baars (1979a).

den we ook weten wanneer een habitatplek als geïsoleerd moet worden beschouwd. Uit het volgen van radioactief gemerkte loopkevers kon Baars (1979a) afleiden, dat een kever van 7 mm gemiddeld per seizoen niet veel verder dan 60 m, en een kever van 10–12 mm niet verder dan 150 m zal komen. De maxima liggen bij 250 resp. 540 m (figuur 1). Alleen de grootste Drentse loopkever, *Carabus problematicus* (> 20 mm) kan afstanden groter dan 1000 m overbruggen: Den Boer (1970), Rijnsdorp (1980). Lokale populaties van brachyptere loopkeversoorten – behalve die van *Carabus*-soorten en van *Pterostichus niger* (20 mm) – kunnen dus al geïsoleerd raken als de afstanden tussen habitatplekken groter zijn dan enkele honderden meters. Voor kleintjes (2–4 mm), zoals *Trechus secalis* en *Bembidion mannerheimi* zijn afstanden van enkele tientallen meters al moeilijk te overbruggen. Dit geldt alleen in afwezigheid van barrières (kanalen, wegen, sloten, e.d.), die er helaas volop zijn in ons cultuurlandschap. We concluderen hieruit, dat

zelfs in een kleinschalig cultuurlandschap de afstanden tussen habitatplekken – die meestal groter dan 300–500 m zijn – voor de meeste ongevleugelde loopkeversoorten te groot zijn om lopend te worden overbrugd, tenzij ze zich onderweg, dus in het cultuurland, kunnen voortplanten, wat voor de meeste van deze soorten niet mogelijk is.

Isolatie van lokale populaties

Populaties van brachyptere soorten in kleinere habitatplekken moeten als effectief geïsoleerd worden beschouwd. Dit betekent, dat na uitsterven van zo'n lokale populatie hervestiging erg onwaarschijnlijk is, daar het vestigen van (arthropoden)populaties meestal vele malen mislukt voordat het "aanslaat". De aantallen moeten namelijk het stadium van "underpopulation" (Andrewartha & Birch, 1954: Ch. 9.1) overschrijden, voordat alle vrouwtjes een voldoende grote kans op bevruchting hebben. Als dit niet zo is, nemen de populatie-aantallen volgens een positieve terugkoppeling af, en sterft de populatie meestal snel uit. Voor het vestigen van (arthropoden)populaties is daarom frequente en herhaalde immigratie nodig.

Gevaar van isolatie van lokale populaties bestaat ook – misschien wat minder – voor dimorfe soorten met een laag percentage gevleugelde (macroptere) exemplaren, zoals *Calathus erratus* (tabel 1). Uit onderzoek in Wijster bleek dat dit ook geldt voor soorten met vleugels, die slechts zelden groot genoeg zijn om te vliegen, zoals bij *Pterostichus versicolor*, *P. oblongopunctatus*, en zelfs voor enkele macroptere soorten, die slechts zelden vlieggedrag vertonen, zoals *Leistus rufomarginatus*, *Amara brunnea*, *Calathus rotundicollis*, of die zo stenotoop (beperkt tot één of enkele habitattypen) zijn, dat ondanks regelmatig vliegen niet voldoende (her)vestigingen tot stand komen (voorbeeld *Trichocellus placidus*); zie tabel 1. Alles tezamen, populaties in kleinere habitatplekken van ongeveer

de helft van de 64 meer talrijke loopkeversoorten uit Drenthe zullen zodanig geïsoleerd zijn, dat uitsterven niet of slechts bij uitzondering zal worden gecompenseerd door (her)vestigen. Daarom zal in de habitatresten binnen ons cultuurlandschap het aantal populaties van deze soorten, die we L-soorten zullen noemen (tabel 1), geleidelijk afnemen.

Tegenover deze L-soorten staan soorten die zowel eurytoop (voorkomend in een breed scala van habitattypen) zijn als regelmatig vliegactiviteiten vertonen, wat we met raamvallen kunnen vaststellen (zie Den Boer, 1971). We weten echter niet zeker of al deze soorten zich voldoende verbreiden om op den duur het verdwijnen van lokale populaties uit kleine habitatplekken volledig te compenseren door (her)vestigen. Daar het vliegvermogen echter voldoende lijkt om de versnipperde habitatresten te kunnen bereiken, gaan we er voorlopig van uit dat ze deze bewonen in de vorm van metapopulaties (zie Inleiding). We noemen dit T-soorten (tabel 1).

De levensduur van lokale loopkeverpopulaties

Het bovenstaande leidt tot het herformuleren van vraag (2) als twee subvragen: (2a) Is de levensduur van lokale populaties van deze kevers inderdaad zo kort, dat we al "eilandeffecten" mogen verwachten, dat wil zeggen dat door het grootschalig veranderen van ons cultuurlandschap (200–50 jaar geleden) de turnover van de slechte verbreiders (L-soorten) door de sterk toegenomen versnippering van hun habitats onvolledig is geworden, dus meer uitsterven dan vestigen vertoont?

(2b) Als (2a) juist is, kunnen we dan ook aantonen, dat het uitsterven van lokale populaties van L-soorten frequenter plaats vindt dan vestigen?

Werkwijze

Ten aanzien van vraag (2a): Hoe bepalen we de verwachte levensduur van lokale po-

L-soorten L species	voorkeurs habitat preferred habitat	DPS ¹⁾	vliegvermogen flight ability	in raamvallen ²⁾ in window traps	levensduur (gem.) survival time	(gem.)
<i>Abax parallelepipedus</i> P.&M.	loofbos	.6204	ongevleugeld	0	41-> 109	(100)
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> F.	alle soorten bos	.6308	kleine vleugels	4	13-787	(20)
<i>Calathus erratus</i> Sahlb.	droge heide en zand	.6457	0.2% gevleugeld	0	15-1037	(90)
<i>Cymindis macularis</i> Dej.	droge heide	.6484	ongevleugeld	0	19-> 40	(30)
<i>Notiophilus rufipes</i> Curt.	loofbos	.6536	gevleugeld	1	19-> 123	(100)
<i>Pterostichus lepidus</i> Leske	droge heide en zand	.6642	ongevleugeld	0	16-1187	(90)
<i>Amara brunnea</i> Gyll.	licht berkenbos	.6841	gevleugeld	2	12-> 114	(100)
<i>Leistus rufomarginatus</i> Dfts.	licht loofbos	.6854	gevleugeld??	0	31-467	(40)
<i>Trichocellus placidus</i> Gyll.	licht loofbos	.7011	gevleugeld	88	6-517	(17)
<i>Amara inflata</i> Dfts.	droge heide en zand	.7111	1.3% gevleugeld	0	29-447	(40)
T-soorten (T species)						
<i>Amara aenea</i> de Geer	zand en bouwland	.7550	gevleugeld	1046	4-717	(10)
<i>Pterostichus strenuus</i> Panz.	welland, loofbos	.7630	23% gevleugeld	22	8-507	(18)
<i>Harpalus rufipes</i> de Geer	bouwland	.7772	gevleugeld	22	4-20	(6)
<i>Amara lamellica</i> Zimm.	oevers, natte plekken	.7787	gevleugeld	32	3-63	(5)
<i>Carabus arvensis</i> Hbst.	heide, bouwland	.7860	ongevleugeld	0	5-797	(9)
<i>Loricera pilicornis</i> F.	alle vochtige plekken	.7866	gevleugeld	127	6-1347	(31)
<i>Amara apricaria</i> Payk.	bouwland	.7879	gevleugeld	251	5-607	(8)
<i>Amara familiaris</i> Dfts	bouwland	.7932	gevleugeld	958	4-657	(16)
<i>Amara plebeja</i> Gyll.	bouwland	.7968	gevleugeld	4133	8-1207	(30)

¹⁾ DPS = Distribution of Population Sizes (year-catches), zie tekst verderop (see text in following parts). Den Boer (1977, 1987).

²⁾ Aantal individuen gevangen in raamvallen (tijdens vliegactiviteiten) tussen 1969 en 1988. Number of specimens caught in window traps (i.e. during the act of flying) between 1969 en 1988.

populaties? Dit is mogelijk door het patroon van aantalsfluctuaties te bestuderen, en daarmee "lokale populaties" op de computer te simuleren. Wanneer vervolgens is gebleken dat deze simulaties overeenstemmen met de veldpopulaties, dat wil zeggen dat de aantallen binnen dezelfde grenzen fluctueren, kunnen we de simulaties extrapoleren en vaststellen na hoeveel generaties (jaren) zulke "populaties" zijn uitgestorven. Door gedurende 30 jaar alle terreintypen in Drenthe, waaronder een flink aantal habitateilanden, met standaardseries bodemvallen te bemonsteren, is de basisinformatie hiervoor bijeengebracht. Uit onderzoek van Baars (1979b) en Den Boer (1979) bleek, dat de over een jaar gesommeerde weekvangsten van een bepaalde soort in zo'n standaardserie, de jaarvangst, een betrouwbare schatting geeft van de over het reproductiesizoen gemiddelde populatiegrootte van die soort in een ruim gebied rondom die bodemvallen. Dit berust op de grote mobiliteit van loopkevers, die zich, beschouwd op wat langere termijn (enkele weken), in willekeurige richtingen verplaatsen (Baars, 1979a). Hierdoor zijn lokale concentraties niet blij-

vend en middelen de dieren zelf gedurende de activiteisperiode van enkele maanden allerlei kleinschalige aantals- en milieuverschillen als het ware uit door hun loopgedrag (dit bleek uit intensieve merkerugvangproeven met milieumetingen: Den Boer, 1979).

De oppervlakte waarover de kevers door hun mobiliteit "uitmiddelen", is groter naarmate de kevers groter zijn. Uit het volgen van radioactief gemerkte kevers (Baars, 1979a) en uit grootschalige merkerugvangproeven konden we afleiden, dat voor kevers van 6-7 mm deze oppervlakte ongeveer 2 ha bedraagt, voor kevers van 12 mm ongeveer 12 ha, en voor kevers van 25 mm meer dan 100 ha. We noemen de groep kevers, die op deze wijze door de jaarvangst wordt vertegenwoordigd een interactiegroep. Daar op de zandgronden benoorden de Reest, het Drentse plateau, de grote meerderheid van de habitatplekken voor de niet-cultuur soorten kleiner zijn dan 8 ha, vallen voor de meeste soorten - 80% van de Drentse loopkeverssoorten heeft individuen groter dan 5 mm - interactiegroepen vrijwel steeds samen met lokale populaties. Een inventarisatie door De

• Tabel 1

Enkele eigenschappen van een aantal slecht (L) en een aantal goed (T) verbreidende loopkeverssoorten. De soorten zijn gerangschikt naar oplopende DPS-waarden.

• Table 1

Some properties of poorly (L) and well (T) dispersing carabid species. Species are ranked in order of increasing DPS values.

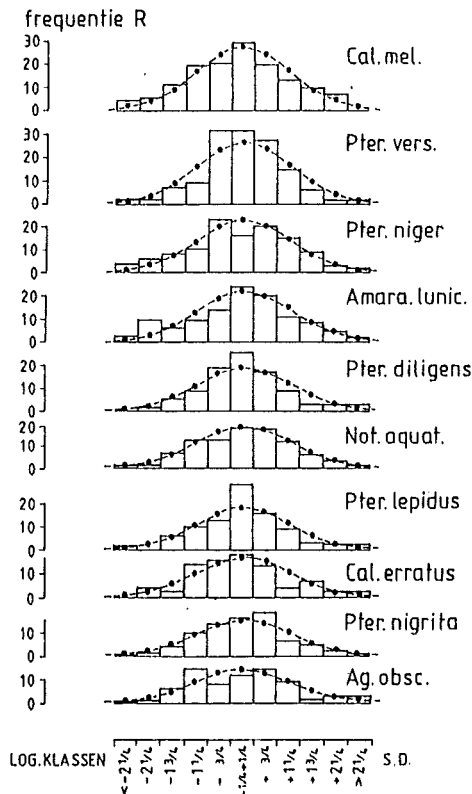
Vries (LUW) leerde ons bijvoorbeeld, dat 86% van de 6425 heide- en hoogveenresten in ons gebied kleiner is dan 1,56 ha, en 95% kleiner dan 6,25 ha. Het ziet er naar uit dat dit voor andere habitattypen, zoals loofbosresten, niet anders is. Wanneer we in het vervolg van lokale populaties spreken, kunnen we hiervoor dus "bemonsterde interactiegroepen" lezen. Zodra we echter interactiegroepen op het Dwingelder Veld (1607 ha) behandelen (zie verderop) hebben we te doen met subpopulaties uit een veel grotere populatie.

latie van het ene jaar naar het andere in aantallen verandert. Om enig idee te geven van de grootte-orde waar het hier om gaat: een interactiegroep van onze talrijkste soort *Calathus melanocephalus* (6–8 mm) omvat 1–2 ha en telt (op het Dwingelder Veld) meestal tussen 10.000 en 200.000 exx., waaruit een jaarvangst tussen 30 en 900 kevers mag worden verwacht. Een interactiegroep van de eveneens talrijke *Pterostichus versicolor* (10–12 mm) bewoont 7–13 ha en telt (eveneens op het Dwingelder Veld) tussen 30.000 en 130.000 kevers, hetgeen een jaarvangst tussen 250 en 1000 ex. zal opleveren. Zie Baars (1979b). Voor de andere soorten liggen deze aantallen lager, soms zelfs aanzienlijk lager.

Daar de meeste terreinen een aantal jaren werden bemonsterd, konden we voor de meer talrijke soorten frequentieverdelingen van vele 10-tallen R-waarden samenstellen, wat ons weer inzicht gaf in de grootte-orde waarin de aantallen van een bepaalde soort fluctueren. Gelukkig bleken voor alle 64 getoetste soorten die verdelingen van R-waarden log-normaal te zijn (figuur 2). Daardoor konden we met de soorteigen parameters voor elk van die soorten lokale populaties (interactiegroepen) simuleren. Door vergelijken van de gesimuleerde fluctuatiepatronen met die uit het veld (Den Boer, 1985, 1986a, 1989) konden we vaststellen dat de L-soorten random fluctueren, zodat onze simulaties de werkelijkheid dicht benaderen. De T-soorten echter bleken sterker dan random te fluctueren, zodat de simulaties een te optimistisch beeld geven van de levensduur.

Figuur 2 •
Frequentieverdelingen van de waarden van netto reproductie (R) van de 10 talrijkste loopkeversorten van Drenthe, vergeleken met de bijpassende log-normale verdeling (gebroken lijn tussen sterretjes) (zie Den Boer, 1985). De klassebreedte bedraagt $\frac{1}{2}$ s.d. (s.d. = standaarddeviatie). Bij geen van de soorten zijn de verschillen tussen de twee verdelingen significant.

Figure 2 •
Frequency distributions of the values of net reproduction (R) of the 10 most abundant carabid species of Drenthe as compared with the fitted log-normal distribution (dashed line between stars) (see Den Boer, 1985). The differences between the two distributions are not significant in any of the species.



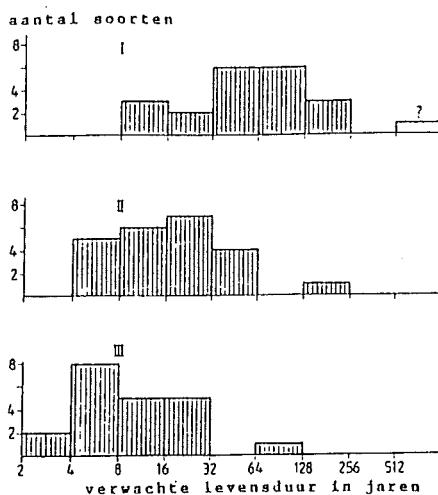
Hoewel de jaarvangsten slechts relatieve waarden voor de grootte van de interactiegroepen geven, zodat ze nog voor elke soort afzonderlijk door merk-terugvangproeven (Den Boer, 1979) zouden moeten worden "geschaald", zijn ze voor dezelfde soort onderling vergelijkbaar (zie ook Den Boer, 1986b). Daardoor kunnen we schatten met welke factor (netto reproductie R) de popu-

Resultaten
Voor elke soort werden voor verschillende, realistische aantalsniveaus telkens 500 simulaties uitgevoerd en daaruit zowel de range als de gemiddelde levensduur van lokale populaties geschat. De levensduur werd echter ook nog langs een geheel andere, hiervan onafhankelijke, weg bepaald (zie hiervoor Den Boer, 1985, 1986a), wat in

elk geval nodig was voor de T-soorten. Voor de L-soorten, waarvoor beide methoden konden worden vergeleken, was de overeenstemming goed (Wilcoxon's symmetrie-toets: $P=0.98$). Figuur 3 geeft de resultaten voor 64 loopkeverssoorten. Voor de slechte verbreiders (groep I) vonden we levensduren tussen 10 en 250 jaar (gemiddeld 40 jaar) en voor de goede verbreiders (groep III) tussen 2 en 30 jaar (gemiddeld 10 jaar). Groep II omvat soorten waarvoor het verspreidingsvermogen niet geheel duidelijk was en waarschijnlijk noch uitgesproken goed, noch uitgesproken slecht; ze zijn dan ook intermediair tussen groep I en groep III. Vrijwel alle "levensduren" zijn korter dan de periode sinds de grootste veranderingen in het landschap plaatsvonden (50–200 jaar geleden), zodat het antwoord op vraag (2a) luidt: We mogen inderdaad al "eilandeffecten" verwachten. Onze schattingen komen goed overeen met de gegevens van Boycott (1936) voor zoetwaterslakken.

Stabiele en Instabiele biotopen

Lokale populaties van T-soorten (groep III in figuur 3, tabel 1) leven slechts kort, doordat veel individuen uit het habitat wegvliegen, dikwijls al voordat de reproductie goed begint. Hierdoor kan het reproductie-potentieel sterk afnemen, wat in bepaalde jaren de overleving van de moederpopulatie in gevaar brengt. We treffen deze "strategie" dan ook vooral aan bij soorten die de voorkeur geven aan instabiele habitats, dat wil zeggen aan omstandigheden, die niet lang (enkele jaren) gunstig blijven voor reproductie en overleving, maar op een voor de dieren onvoorspelbaar moment veranderen (door hevige regenval, brand, menselijk ingrijpen, enz.). De hoge "investering" in dispersie, heeft echter belangrijke selectieve voordelen zolang het voorkeurshabitat overwegend instabiel blijft, daar het de kans op het vestigen van nieuwe populaties vergroot. Hierdoor raakt het risico van regionaal uitsterven in



• Figuur 3
Frequentieverdelingen van schattingen van gemiddelde levensduur voor lokale populaties (interactiegroepen). I: slechte verbreiders (L-soorten), III: goede verbreiders (T-soorten), II: intermediair verspreidingsvermogen (naar Den Boer, 1989).

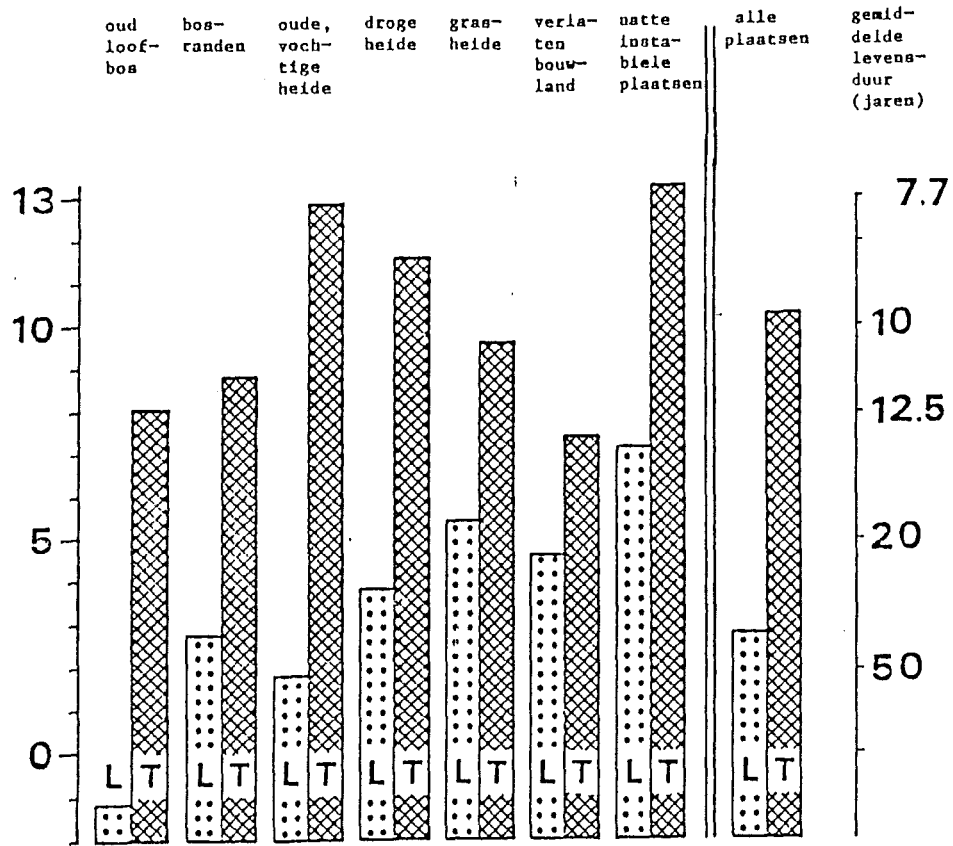
• Figure 3
Frequency distributions of estimates of mean survival times of local populations (interaction groups). I: poorly dispersing species (L species), III: well dispersing species (T species), II: intermediate powers of dispersal (Den Boer, 1989).

hoge mate gespreid en daarmee verlaagd (zie verder Den Boer, 1986a). T-soorten bewonen derhalve een aantal van zulke habitatplekken (oevers, brandplaatsen, akkers) tesamen, als een metapopulatie.

Daar de instabiliteit van een biotoop zelden direct waarneembaar is, vestigen de meeste van deze soorten, vooral de minder stenotopie zoals de cultuurlandssoorten, ook geregeld lokale populaties in habitats die veel stabielere blijken te zijn, zoals in oude heidevelden. Daar ook de L-soorten, vooral de wat meer eurytope, zich niet strikt tot stabiele biotopen beperken, vinden we in vrijwel alle biotopen zowel populaties van L-soorten, als populaties van T-soorten. Daardoor kunnen in elke biotoop de overlevingsmogelijkheden van T-soorten rechtstreeks met die van L-soorten worden vergeleken, daar ze met dezelfde standaardserie bodemvallen werden bemonsterd. Doordat we 89 habitatplekken gedurende een wisselend aantal, in totaal 290, "jaren" bemonsterden, konden we de R-waarden van de T- resp. van de L-soorten voor een voldoende aantal plekken van hetzelfde stabiliteitstype bijeenbrengen, waaruit weer gemiddelde levensduren van populaties (interactiegroepen) voor elk van de twee groepen konden worden geschat en vergeleken (Den Boer, 1987, 1989).

Figuur 4 laat zien dat overal, zonder onderscheid tussen stabiele en instabiele bio-

% Turnover



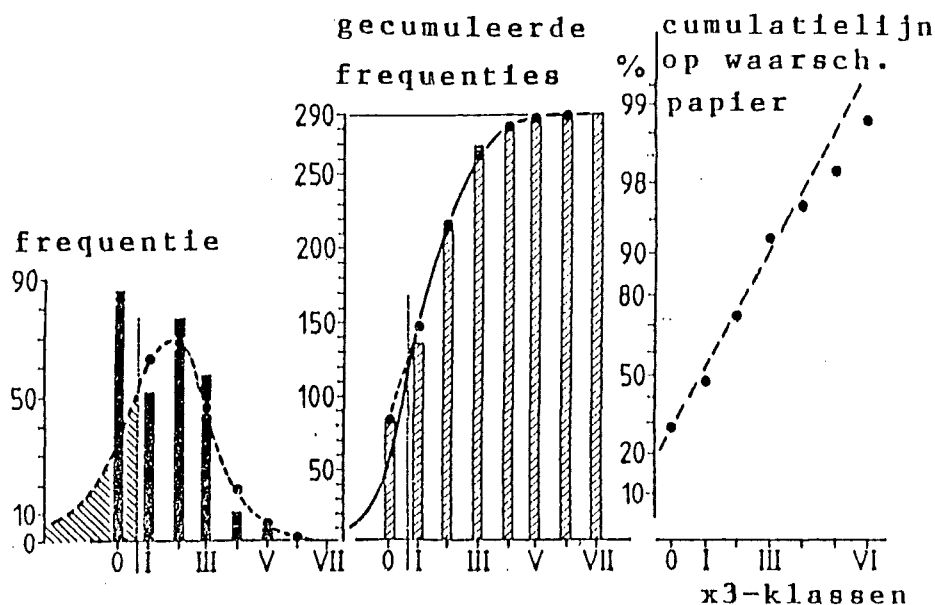
Figuur 4 •
Verschil in gemiddelde "turn-over" (%) en levensduur (rechts) tussen lokale populaties van L-soorten (slechte verbreiders) en T-soorten (goede verbreiders), in dezelfde biotopen.

Figure 4 •
Differences between the values of mean turnover (%) and of mean survival times (on right) between local populations of L species (poor dispersal) and of T species (well dispersing), living in the same biotopes.

topen ($r_s = +0.32$, $P=0.43$), populaties van T-soorten kort leven (tussen 8 en 14 jaar gemiddeld). De sterke dispersie van T-soorten is daarom geen vluchtreactie voor de instabiliteit van het terrein, zoals door veel entomologen wordt verondersteld, maar een door natuurlijke selectie verworven eigenschap (strategie), die onafhankelijk van de betreffende milieuomstandigheden het vlieggedrag bepaalt, maar wel door natuurlijke selectie wordt bijgesteld als die omstandigheden zich op langere termijn wijzigen (zoals stabiel worden door daling van de grondwaterspiegel). Voor de L-soorten ligt dit geheel anders: in stabiele biotopen leven ze aanmerkelijk langer dan in minder stabiele ($r_s = +0.93$, $P=0.02$), zodat de levensduur in belangrijke mate lijkt te worden bepaald door die stabiliteit zelf.

Uitsterven van lokale populaties

Nu vraag (2a) bevestigend is beantwoord, moeten we nog aantonen, dat de turnover van L-soorten werkelijk onvolledig is, dus dat uitsterven van lokale populaties onvoldoende wordt gecompenseerd door (her)vestigingen: vraag (2b). Marginale populaties, dus die in minder gunstige habitats, fluctueren dikwijls sterker in aantallen en bevatten vooral veel minder individuen dan populaties in betere habitats, waardoor ze een grotere uitsterfkans hebben. Wanneer bovendien het verspreidingsvermogen niet voldoende is aangepast aan de grote veranderingen, die in ons cultuurlandschap plaatsvonden, zal de daaraan verbonden onvolledige compensatie van uitsterven allereerst ten gevolge hebben, dat de soort nog maar zelden – of zelfs helemaal niet meer – in marginale habitats wordt gevan-



• Figuur 5
Frequentieverdeling van jaar-
vangsten van *Loricera pilicornis* (zie tekst en tabel 2 voor
toelichting).

• Figure 5
Frequency distribution of year-
catches of *Loricera pilicornis*
(see text and Table 2 for ex-
planation).

gen. Vertaald in termen van ons veldonderzoek: vergeleken met T-soorten, die ook in kleine aantallen in allerlei marginale habitats voorkomen, wat kleine jaarvangsten oplevert, verwachten we voor L-soorten slechts weinig – en relatief té weinig – kleine jaarvangsten, doordat een L-soort steeds sterker beperkt zal raken tot de allergunstigste habitats, waaruit hoge jaarvangsten worden verkregen. Om deze verwachting te toetsen moeten we de frequentieverdelingen van jaarvangsten van goede verbroeders (T-soorten) vergelijken met die van slechte verbroeders (L-soorten).

Werkwijze

De frequentieverdeling van jaarvangsten over de 290 monsterjaren (nulvangsten inbegrepen) van de goede vlieger *Loricera pilicornis* (127 exx. in raamvallen), die allerlei vochtige plaatsen bewoont (figuur 5, zie ook tabel 1), wijkt niet significant af van de log-normale verdeling (over x3-klassen), die we op theoretische gronden verwachten: $\chi^2 = 7.41$ (d.f. = 4, $P \approx 0.10$) (links in figuur 5). Wanneer we de gecumuleerde frequenties (midden figuur 5) als percentages van 290 jaarvangsten uitzetten op grafiekenpapier, dat is geschaald op de normale verdeling (waarschijnlijkheidspapier:

Southwood, 1976), liggen de punten vrijwel op een rechte cumulatielijn (rechts in figuur 5): de twee hoogste, wat afwijkende, punten komen slechts van 3 jaarvangsten. Ook als de goede verbroeder stenotoop is, zoals *Amara plebeja*, maar zich prima verbroeid (zie tabel 1), is de verdeling van jaarvangsten log-normaal en is het grotere aantal nulvangsten daarin opgenomen; zie Den Boer (1987), zodat de cumulatielijn recht is. Ook een extreem eurytope soort als *Pterostichus niger* (uit groep II: figuur 3), waarvan de grote individuen (20 mm) niet kunnen vliegen, maar zich overal – ook in cultuurland – kunnen voortplanten, vertoont een log-normale verdeling van jaarvangsten en een rechte cumulatielijn met weinig nulvangsten (Den Boer, 1987; zie tabel 2). Deze verdelingen voor goede verbroeders laten zien, dat wanneer alle beschikbare habitatplekken in voldoende mate en in een voldoende variatie van jaren zijn bemonsterd, de jaarvangsten een log-normale verdeling vormen doordat het uitsterven van lokale populaties geheel wordt gecompenseerd door (her)vestigingen. Daardoor zijn niet alleen de kleine jaarvangsten, maar ook de nulvangsten – als vertegenwoordigers van enerzijds geheel ongeschikte en anderzijds tijdelijk on-

Tabel 2 •
Cumulatie van jaarvangsten
over logaritmische ($\times 3$)-
klassen (zie tekst en figuur 3).

Table 2 •
Cumulative year-catches in
logarithmic ($\times 3$) classes (see
text and Fig. 3).

enkele L-soorten (groep I) klasse some L species (groep I) class	0	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> F.	(141)	157	180	202	208	235	273	290	-
<i>Pterostichus lepidus</i> Leske	(136)	147	172	198	239	274	290	-	-
<i>Notiphilus aquaticus</i> L.	(116)	163	163	190	225	258	284	290	-
<i>Trichocellus placidus</i> Gyll.	(188)	217	230	247	270	287	290	-	-
groep II (group II)									
<i>Pterostichus niger</i> Schall	(32)	65	130	210	266	287	290	-	-
enkele T-soorten (groep III) some T species (group III)									
<i>Loricera pilicornis</i> F.	(86)	137	213	270	280	286	289	290	-
<i>Pterostichus nigrifera</i> F.	(79)	123	201	270	283	288	290	-	-
<i>Amara plebeja</i> Gyll.	(104)	152	222	271	286	288	289	290	-

Klasse I bevat jaarvangsten van slechts 1 ex. (class I with year-catches of a single specimen only); tussen (between) $\frac{1}{2}$ en $1\frac{1}{2}$ ($= 3 \times \frac{1}{2}$), klasse II die van 2-4 (class II catches of 2-4); tussen (between) $1\frac{1}{2}$ en $4\frac{1}{2}$ ($= 3 \times 1\frac{1}{2}$), etc.: III: 5-13, IV: 14-40, V: 41-121, VI: 122-364, VII: 365-1093, VIII: 1094-3280.

bewoonde marginale habitatplekken — hierin opgenomen, en passen ze in de theoretisch verwachte log-normale verdeling. Zie tabel 2 voor enkele voorbeelden.

Voor soorten met een dusdanig slecht verspreidingsvermogen dat niet alleen sterk marginale, maar ook minder marginale habitats, nog maar zelden een lokale populatie bevatten, verwachten we een overeenkomstige afwijking van een log-normale verdeling van jaarvangsten: de klassen voor lagere jaarvangsten zullen te laag scoren en de nulklasse daardoor te hoog (enkele voorbeelden in tabel 2), zodat de cumulatief aanvangselijns slechts zwak cumuleert en pas voor hogere klassen een normaler verloop vertoont.

Resultaten

We verwachten derhalve een geknikte cumulatieflijns, en dat is precies wat de veldgegevens laten zien. We illustreren dit hier met de jaarvangsten van *Pterostichus lepidus* (figuur 6) (Den Boer, 1987). Deze brachyptere soort bewoont open, droge, heideachtige terreinen en zandplekken, een habitattypen dat in Drenthe gedurende de laatste eeuw sterk is gereduceerd en versnipperd door zowel ontginningen als beplanting met dennen door Staatsbosbeheer (zie ook Turin & Peters, 1986; Turin & Den Boer, 1988). Wanneer we proberen de oorspronkelijke verdeling te reconstrueren,

lijkt bijna de helft van de eens in het onderzoeksgebied aanwezige lokale populaties te zijn verdwenen. Dit komt goed overeen met een geschatte gemiddelde levensduur voor lokale populaties van 90 jaar (tabel 1). Hetzelfde geldt voor de gevleugelde *Trichocellus placidus* (tabel 2), ondanks regelmatige raamvalvangsten (tabel 1). Blijkbaar zijn voor deze stenotype soort de vliegactiviteiten niet toereikend om de vrij hoge frequentie van uitsterven van lokale populaties (gemiddeld eens in 17 jaar, tabel 1) te compenseren met eenzelfde frequentie van (her)vestigingen.

DPS (Distribution of Population Sizes)

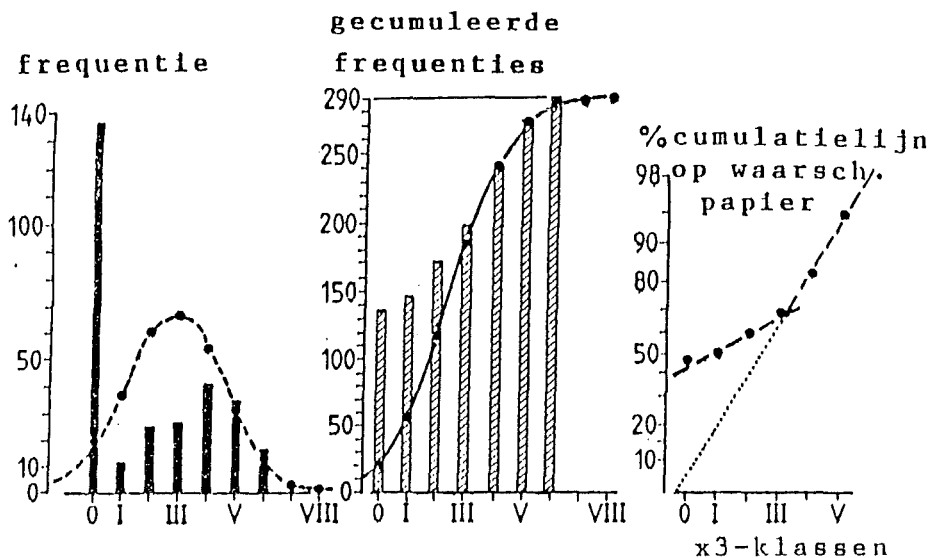
Evenals voor de levensduur van lokale populaties zochten we voor de verdeling van jaarvangsten naar een methode waarmee we de resultaten geheel onafhankelijk zouden kunnen toetsen.

Werkwijze

We vonden deze in de verdelingsvrije grootheid DPS die de nadruk legt op de aantallen lage jaarvangsten in vergelijking tot de hoge, echter zonder daarin de nulvangsten te betrekken:

$$DPS = 1 - \frac{E1n(n_1+1)}{j \cdot 1n(N+j)}$$

(Distribution of Population Sizes), waarin $1n$ = natuurlijke logaritme, n_1 = jaar-



• Figuur 6
Frequentieverdeling van jaar-
vangsten van *Pterostichus*
lepidus.

• Figure 6
Frequency distribution of year-
catches of *Pterostichus*
lepidus.

vangst i , $N = \sum n_i$, en j = aantal positieve (niet-nul) jaarvangsten (zie verder Den Boer, 1977, waarin Reddingius deze grootheid mathematisch verklaart en onderbouwt; zie ook Den Boer, 1987).

Resultaten

Wanneer we de cumulatielijnen voor de 64 talrijkste soorten in Drenthe rangschikken naar de bijbehorende DPS-waarden laat figuur 7 zien, dat de 20 soorten met $DPS < 0.715$ (L-soorten) een duidelijk geknikte cumulatieflijn vertonen; ze hebben een slecht verspreidingsvermogen, bewonen resten van oude, stabiele habitats (bos, heide, hoogveen, schraal grasland), en lokale populaties leven dikwijls vrij lang (gem. 40 jaar), maar waarschijnlijk niet langer dan 200 jaar (enkele voorbeelden in tabel 1). De 23 soorten met $DPS > 0.753$ (T-soorten) hebben een rechte cumulatieflijn; ze verspreiden zich meestal goed, bewonen vooral door de mens geschapen habitats (akkers, weilanden, wegbermen, ruderaal vegetatie) of andere instabiele habitats (oeveren en andere natte plaatsen), en lokale populaties leven slechts kort (gem. 10 jaar). Enkele voorbeelden in tabel 1, zie verder Den Boer (1986a, 1987).

De 21 intermediaire soorten omvatten meer slechte dan goede verspreiders, zodat

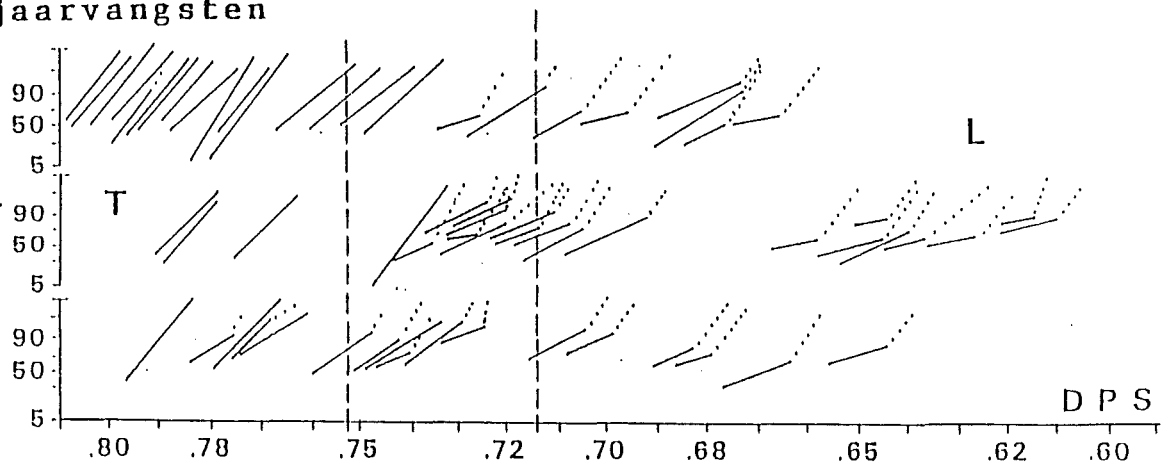
als geheel figuur 7 een nogal somber beeld geeft. Voor de 60–80 minder talrijke soorten, die hier niet worden behandeld, zie Den Boer (1977).

Discussie

De meerdelige populatie

Voor soorten met een voor het huidige cultuurlandschap onvoldoend verspreidingsvermogen mogen we dus inderdaad eilandeffecten verwachten. Anders gezegd: isolatie van lokale populaties van deze soorten leidt tot een geleidelijk, pleksgewijs uitsterven zonder voldoende compensatie. We moeten vrezen, dat op den duur – ik schat in de komende 200 jaar – een deel van deze soorten geheel uit ons cultuurlandschap zal verdwijnen, tenzij passende maatregelen worden getroffen. Meer dan de helft van de huidige Drentse loopkeversorten loopt dit gevaar, nog afgezien van de soorten, die in de laatste 100–200 jaar al langs die weg verdwenen. Dit sombere vooruitzicht blijft beslist niet beperkt tot Drenthe en evenmin tot loopkevers. Het is een algemeen verschijnsel voor soorten waarvoor het verspreidingsvermogen is aangepast aan een situatie die niet langer bestaat en daardoor in ons huidige sterk versnipperde cultuurlandschap te kort schiet, dat wil zeggen niet langer leidt tot het vestigen van

Cumulatie % van
jaarvangsten



Figuur 7 • Cumulatielijnen van de 64 talrijksle loopkeversoorten van Drenthe gerangschikt naar de bijbehorende waarden voor DPS (zie tekst).

Figure 7 • Cumulation lines of the 64 most abundant carabid species of Drenthe arranged according to the matched values of DPS (see text).

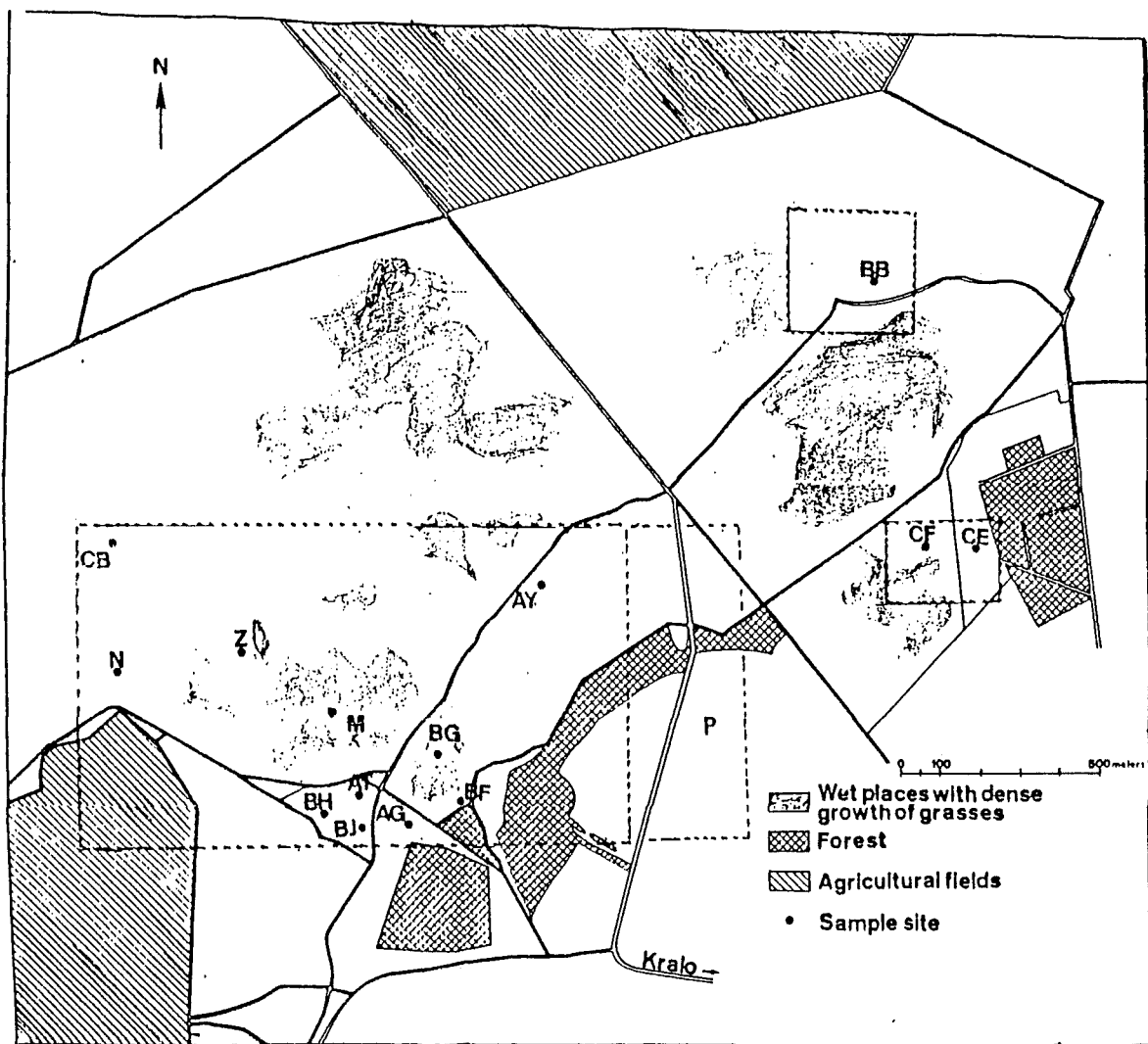
lokale populaties in een tempo dat ongeveer overeenkomt met het tempo van uitsterven van lokale populaties: vestigingshypothese (Den Boer, 1977). Dit betekent dat kleinere habitateilanden geleidelijk zullen "leeglopen", wat betreft de meer interessante (stenotope) arthropodensoorten, en op de lange duur nog slechts door cultuurvolgers zullen worden bewoond.

Echter, tot dusverre beantwoordden we alleen vraag (2). Alvorens er zeker van te kunnen zijn, dat dit sombere toekomstbeeld een belangrijk deel van onze flora en fauna betreft – alle lokale populaties vertonen immers fluctuaties in aantallen, waardoor ze eens uitsterven (vergelijk Boycott, 1936), en in alle groepen komen soorten met een slecht verspreidingsvermogen voor – moeten we ook vraag (1) hebben beantwoord, dat wil zeggen hoe groot moet een natuurterrein zijn om de doelsoort(en) grotendeels onafhankelijk van het omringende cultuurland zo lang mogelijk te laten voortbestaan?

Zodra een natuurterrein zo groot is, dat de individuen (in dit geval kevers) slechts een deel van de oppervlakte kunnen bereiken, zal dit niet alleen een aantal ineenvloeiende interactiegroepen (subpopulaties) van de desbetreffende soorten herbergen, maar bestaat ook de kans dat de aantalsfluctua-

ties tussen enkele van die subpopulaties zullen verschillen. Dit betekent, dat het risico van lokaal uitsterven is gespreid over een aantal onderling samenhangende subpopulaties, waardoor de levensduur van de "meerdelige" populatie (multipartite population: Andrewartha & Birch, 1984) aanzienlijk kan worden verlengd, daar de kans dat alle subpopulaties tegelijk uitsterven hierdoor erg klein is (zie Den Boer, 1968; Reddingius & Den Boer, 1970). Zo'n meerdelige populatie is dus een bijzonder soort metapopulatie, namelijk een metapopulatie, waarvan de subpopulaties ruimtelijk niet of nauwelijks gescheiden zijn, maar door de onderlinge afstanden – gemeten naar de grootte van het verspreidingsvermogen – wel onderhevig zijn aan verschillende processen.

Dit principe van risicospreiding wordt fraai geïllustreerd door *Pterostichus versicolor* op het Dwingelder Veld: in de verschillende standaardseries bodemvallen zullen de fluctuaties in aantallen grotendeels onafhankelijk van elkaar verlopen zodra die series verder dan 200 meter – ruim de gemiddelde afstand die individuen in 1–2 seizoenen kunnen afleggen (figuur 1) – uit elkaar liggen (figuur 8). Als tussen dergelijke plaatsen enkele milieufactoren effectief verschillen, zullen daardoor ook

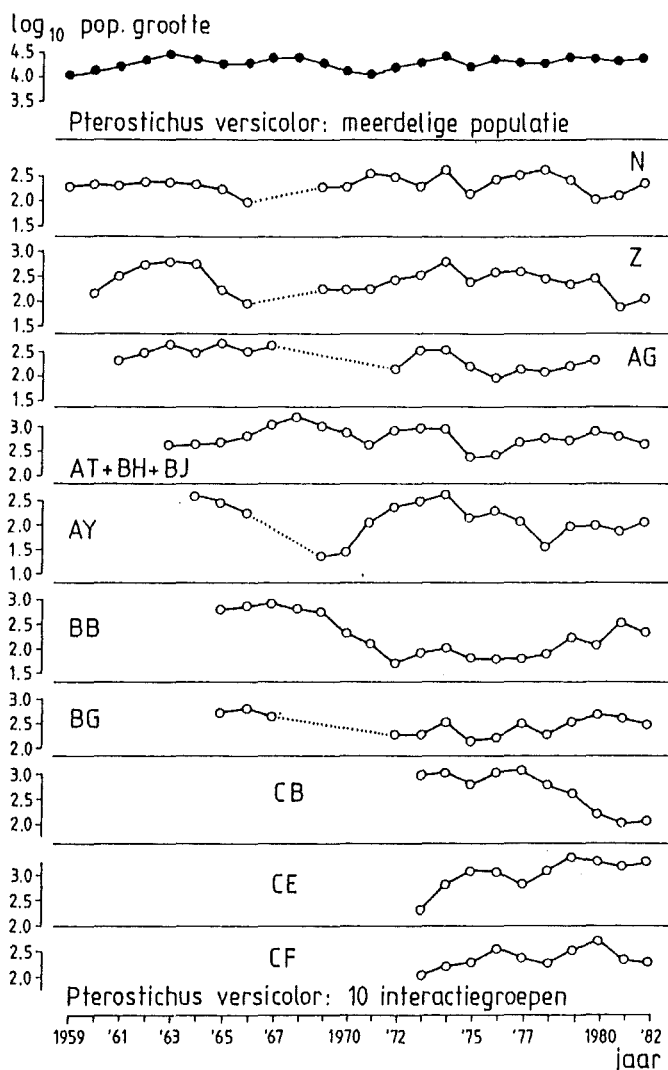


de patronen van aantalsfluctuaties tussen die plaatsen verschillen. Voor *P. versicolor* blijkt dit het geval te zijn (figuur 9). Hoe verder de interactiegroepen ruimtelijk zijn gescheiden hoe groter het verschil in fluctuatiepatroon. Wanneer de meerdelige populatie slechts zou bestaan uit deze 10 subpopulaties – en dat zou al kunnen op een oppervlak van 150 ha (wanneer we ons BB, CF en CE in figuur 9 verplaatst denken naar vak P), zou deze het fluctuatiepatroon vertonen dat boven in figuur 9 is afgebeeld. Dit patroon gaat samen met een geschatte levensduur van 3000 tot 6000 jaar, terwijl dit voor elk van de groepen afzonderlijk,

wanneer geïsoleerd, slechts 150–200 jaar zou bedragen (zie verder: Den Boer, 1981, 1986b). De populatie van *P. versicolor* op het Dwingelder Veld (1607 ha) als geheel loopt dus, zolang het veld niet essentieel verandert, geen enkel gevaar. Een vergelijkbare spreiding van het uitsterfrisico zal door vele andere loopkeversoorten op het Dwingelder Veld worden ondervonden, ook wanneer ze dit gebied niet ononderbroken – zoals *P. versicolor* – bewonen, maar als meer of minder ruimtelijk gescheiden subpopulaties, dus als een metapopulatie. Dit laatste geldt voor alle soorten, daar de gebieden tussen de interactiegroepen niet ge-

• **Figure 8**
Ruimtelijke situatie van de standaardseries bodemvallen op het Dwingelder Veld (bij Kralo).

• **Figure 8**
Distribution in space of standard sets of pitfalls at Dwingelder Veld (Drenthe).



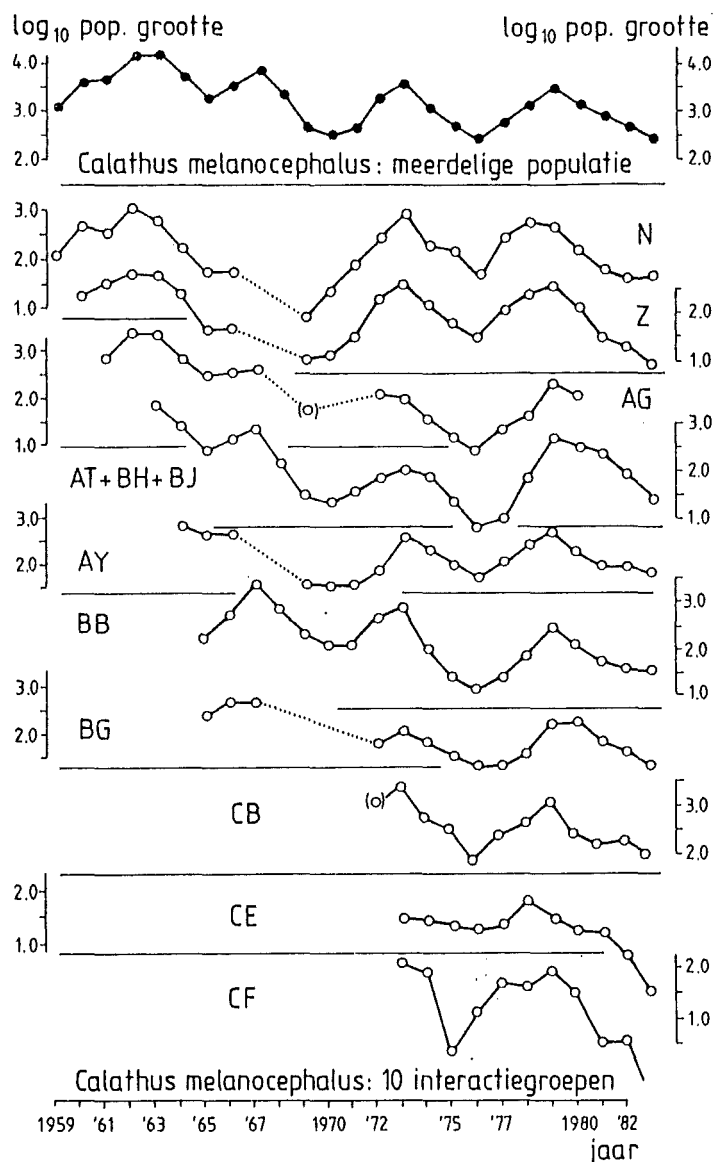
Figuur 9 •
 Fluctuaties in aantallen (jaar-
 vangsten) in een aantal inter-
 actiegroepen (subpopulaties)
 van *Pterostichus versicolor* op
 het Dwingelder Veld vergele-
 ken met de fluctuaties in de
 meerdelige populatie die uit
 deze 10 subpopulaties bestaat
 (boven).

Figure 9 •
 Fluctuations in numbers (year-
 catches) in some interaction
 groups (subpopulations) of
Pterostichus versicolor at
 Dwingelder Veld compared
 with the fluctuations of num-
 bers of the multiparite popu-
 lation composed of these 10
 subpopulations (above).

heel onbewoonbaar zullen zijn en ook lo-
 pend overbrugd kunnen worden zonder
 barrières te ontmoeten. Ze zullen dan ech-
 ter een grotere oppervlakte dan 200 ha tot
 hun beschikking moeten hebben. De 1607
 ha van het Dwingelder Veld lijkt ook voor
 deze soorten voldoende, al weten we dat
 niet zeker. In de volgende paragraaf zullen
 we dit voor één van die soorten, *Agonum er-
 iceti*, nader bekijken. Andrewartha en
 Birch (1984) werden door deze resultaten
 geïnspireerd om risicospreiding als het cen-
 trale thema voor hun nieuwe boek "The
 ecological web" te nemen. Zij laten zien,
 dat dit niet een verschijnsel is, dat tot loop-

kevers beperkt blijft.

Niet alle soorten in dit grote natuurgebied
 worden echter begunstigd door spreiding
 van het uitsterfrisico over subpopulaties;
Calathus melanocephalus bijvoorbeeld
 niet, daar bij deze soort alle subpopulaties
 – vrijwel onafhankelijk van de onderlinge
 afstanden – ongeveer synchroon in aantal-
 len fluctueren. Daardoor zal de meerdelige
 populatie die door de 10 subpopulaties (met
 dezelfde standaardseries in dezelfde jaren
 bemonsterd, dus geheel vergelijkbaar) in
 figuur 10 wordt gevormd (bovenaan), niet
 of nauwelijks langer overleven dan een af-
 zonderlijke interactiegroep. Uit simulaties



• **Figuur 10**
Fluctuaties in aantallen (jaar-
vangsten) in een aantal inter-
actiegroepen (subpopulaties)
van *Calathus melanocephalus*
op het Dwingelder Veld verge-
leken met de fluctuaties in de
meerdelige populatie die uit
deze 10 subpopulaties bestaat
(boven).

• **Figure 10**
Fluctuations in numbers (year-
catches) in some interaction
groups (subpopulations) of
Calathus melanocephalus at
Dwingelder Veld compared
with the fluctuations in num-
bers of the multiparite popula-
tion composed of these 10
subpopulations (above).

(Den Boer, 1981) blijkt, dat dit in beide gevallen ongeveer 100 jaar zal zijn. Op een grotere schaal dan het Dwingelder Veld echter, namelijk zodanig dat ook het Hullen Zand nog tot hetzelfde heide- en zandduinengebied zou behoren (8000 i.p.v. 1600 ha), zoals 150 jaar geleden het geval was, zou zelfs *C. melanocephalus* nog voldoende risicospreiding ondervinden om vele eeuwen, zo niet millennia, te overleven, daar uit bemonsteringen blijkt, dat de fluctuaties in aantallen op het Hullen Zand afwij-

ken van die op het Dwingelder Veld.

Het oppervlakte-effect

Ons onderzoek op het Dwingelder Veld suggereert, dat het oppervlakte-effect uit de eilandtheorie zou berusten op een toename van milieuheterogeniteit, of op een toename van heterogeniteit in de reacties van individuen op het milieu, of op beide, met vergroting van de oppervlakte. Hoewel hierover voor andere organismen dan loopkevers nog weinig onderzoek is gedaan –

Tabel 3 •
Oppervlakken van natuurgebieden in Drenthe (uit Handboek Natuurmonumenten 1985).

terreintype vegetation type	< 1 ha	2-4 ha	5-13 ha	14-40 ha	41-121 ha	122-364 ha	> 364 ha	Totaal total
bos (woodland)								
loofbos (deciduous)	2	9	9	12	2	0	0	34
naaldbos (coniferous)	0	2	8	13	6	2	1	32
heidevelden, hoogveen en veentjes (heath and peat moor)	5	5	7	19	16	6	5	63
schrale graslanden (poor, grassy areas)	2	20	10	14	6	3	2	57
overige (others)	0	2	8	6	1	2	0	19
mozaiek landschappen (mosaic landscapes)	0	1	1	1	0	1	0	4
Totaal (total)	0	0	3	8	15	10	7	43
	9	39	46	73	46	24	15	252

Tabel 3 •
Areas of nature reserves in Drenthe (from Guide to Nature Reserves, 1985).

Tabel 4 •
Minimum-areaal voor het overleven van lokale populaties van de ongevleugende loopkever *Agonum ericeti* Panz.

gebied locally (Drenthe)	grootte size (ha)	in 1959 tot (until) 1961	in 1988	aantal jaren geïsoleerd number of years isolated	
XI	1714	0	+	G	+ = aanwezig (present)
Kralo	1607	+	+	G	- = afwezig (absent)
TB	290	+	+	G	0 = niet bemonsterd (not sampled)
YA	73	0	+	G	G = geen isolatie (no isolation)
TD	72	+	+	G	
XJ	55	0	+	26	
XF/XH	14/56	0	-	54	
YD	22	0	+	55	aantal ha's naar boven afgerond (number of ha's rounded up)
AJ	4	+	-	59	
XB	4	0	-	66	
YC	4	0	-	52	
Q/R	4	+	-	24	
XE	3	0	-	54	
YE	2	0	+	54	
XG	1	0	-	62	
XC	1	0	-	64	
AB	1	-	-	71	
XA	1	0	-	46	
YB	1	0	-	53	
XD	1	0	-	59	

Vrij naar de Vries & den Boer (in druk). Adapted from de Vries & den Boer (in press).

maar zie Andrewartha & Birch (1954, 1984) en Den Boer & Gradwell (1971) – ziet het er naar uit dat dit een algemeen verschijnsel is – hoewel op sterk verschillende ruimtelijke schaal. In elk geval veranderen zowel de kwantitatieve effecten van dispersie als die van de genetische samenstelling van de individuen met de afstand, wat mogelijkwijs tot een gradiënt in de gemiddelde reacties van de individuen op het milieu zou kunnen leiden. Voor afzonderlijke soorten zal een groter beboubaar oppervlak de kans op voldoende ruimtelijke risicospreiding, en daarmee de kans op een zeer lange levensduur, doen

toenemen. Of omgekeerd: op een kleine oppervlakte zal zich slechts een enkele interactiegroep (subpopulatie) bevinden, waarbinnen lokale aantalsverschillen, genetische verschillen en kleinschalige milieuverschillen tot op zekere hoogte zullen worden "uitgemiddeld". Voor 2 interactiegroepen, bijv. op 24 ha voor *P. versicolor*, mogen we nog geen spectaculaire effecten verwachten (verg. in figuur 9 de fluctuatiepatronen voor de "buurgroepen" N en Z, of AG en AT+BH+BJ), maar voor 10 groepen (150 ha) is het effect al van grote betekenis voor het overleven van de soort ter plaatse (3000-6000 jaar). *Calathus melanocephala*

lus liet al zien, dat de ruimtelijke schaal waarop het oppervlakte-effect effectief wordt voor verschillende soorten – zelfs voor soorten uit dezelfde groep – sterk kan verschillen.

Voor zover wij thans kunnen nagaan, doet het er weinig toe of deze kritische oppervlakte door een meerdelige populatie ononderbroken wordt bewoond, of in de vorm van een aantal ruimtelijk gescheiden subpopulaties door een metapopulatie, zolang in het laatste geval voldoende habitatplekken van redelijke omvang een verschillend patroon van aantalsfluctuaties vertonen, en de onderlinge afstanden in voldoende mate door individuen, hetzij lopend, dus zonder barrières onderweg, hetzij vliegend, kunnen worden overbrugd. Een metapopulatie vereist echter een groter kritisch oppervlak dan een meerdelige populatie van dezelfde soort.

Tabel 3 geeft de verdeling van oppervlakken van beschermde natuurgebieden in Drenthe. De meeste beschermde heidevelden blijken kleiner te zijn dan 122 ha, en zelfs dan 40 ha, wat voor de meeste slechte verbreiders te klein is voor een voldoende heterogeen opgebouwde, meerdelige populatie. In het voorgaande zagen we al, dat dit beeld zelfs nog sterk is geflatteerd, daar vooral grotere gebieden – en terecht – beschermd worden (95% van alle heideterreinen bleek echter kleiner dan 6,25 ha). Voor één soort, *Agonum ericeti*, kon De Vries het effect van de factor oppervlakte voor de overleving direct aantonen: tabel 4. Het minimum-areaal voor deze stenotope hoogveensoort (6–7 mm) blijkt 20–50 ha te zijn, dat wil zeggen het leefgebied voor een meerdelige populatie van naar schatting 8–16 interactiegroepen. Tabel 3 laat zien, dat minder dan de helft van de hoogveenrestanten – nog afgezien van de vele kleine (meestal < 1 ha) veentjes in Drenthe aan deze eis voldoen. In tegenstelling tot de hoogveenresten, waar de soort meestal als meerdelige populatie wordt aangetroffen, leeft deze soort in het Dwingelder Veld als

een metapopulatie op de vochtigste plaatsen met een turfachtige bodem. De verschillende subpopulaties op het Dwingelder Veld vertonen verschillende patronen van aantalsfluctuaties, zodat het risico van uitsterven is gespreid over deze subpopulaties.

Om de meest schadelijke effecten van isolatie op te heffen, zullen we reservaten dus moeten vergroten tot een dusdanige oppervlakte, dat daarbinnen voor de meest kwetsbare soorten, dat wil zeggen de soorten met een slecht verbreidingsvermogen in ons cultuurlandschap, zoveel ruimtelijke heterogeniteit aanwezig is dat het risico van uitsterven voldoende is gespreid over – verschillend fluctuerende – subpopulaties. Voor niet-vliegende arthropoden denk ik aan minimaal enkele honderden hectaren (als we een soort als *C. melanocephalus* even buiten beschouwing laten).

Verbindingen tussen habitatplekken

Daar het vergroten van reservaten zelfs voor arthropoden, maar zeker voor vertebraten, in te weinig gevallen haalbaar zal zijn (tabel 3), zullen we ook vraag (3) uit de inleiding in overweging moeten nemen. Een duidelijk antwoord op die vraag is echter nog niet mogelijk, maar we kunnen wel een paar voorlopige richtlijnen geven. In ons cultuurlandschap hoeven gereserveerde gebieden – althans voor bepaalde soorten – niet overal bewoonbaar te zijn (er mag zelfs cultuurland tussen liggen), zolang het tussenliggende gebied geen onoverkomenlijke barrières opwerpt en voldoende geschikte habitatplekken op onderlinge afstanden van minder dan honderd meter (voor loopkevers) aanwezig blijven. Enkele van de grotere mozaïeklandschappen uit tabel 3 kunnen misschien zo worden ingericht, dat ze hieraan voldoen. Voor het geven van betrouwbare adviezen zal hiernaar echter nog heel wat onderzoek moeten worden gedaan. Voor amfibieën, reptielen en kleinere zoogdieren, en daarmee tegelijk voor lopende of kruipende

.....

evertibraten, zullen voor het opheffen van de overal aanwezige barrières bijzondere maatregelen moeten worden getroffen, zoals duikers onder of viaducten over wegen en dammen in sloten en kanalen. Ook dit aspect vereist nader onderzoek, met name voor arthropoden, waarvoor dit nauwelijks is gedaan. Het aanbrengen van een oecologische infrastructuur in de vorm van het bewoonbaar maken van wegbermen, het aanleggen van "stepping stones" en het anderszins verbinden van kleinere natuurgebieden, waarin bovengenoemde voorzieningen een plaats zouden moeten krijgen, zou belangrijk kunnen bijdragen tot intensiveren van het "verkeer" tussen habitatplekken, althans voor bepaalde soorten. Niet alleen doordat onderweg enige reproductie mogelijk is, die kan helpen om afstanden te overbruggen, maar ook omdat vooral langgerekte stroken voor hogere dieren als muizen, marterachtigen en vleermuizen als geleidingsbanen kunnen dienen. Door Vermeulen (RIN) wordt thans onderzocht in hoeverre wegbermen binnen een "oecologische infrastructuur" een functie kunnen vervullen voor loopkevers van heideachtige terreinen.

Summary

The effect of isolation on the survival of populations of arthropodes, illustrated by work on carabid beetles

The area-effect has been well established by studies of the biogeography of islands. It is less clear, however, to what extent this effect results from an area-dependent balance between the founding and extinction of populations. For habitat islands on the continent the effects of distance and isolation are particularly ambiguous, partly because the results of studies on birds cannot indiscriminately be applied to arthropods. I attempt to fill this gap by discussing relevant studies on carabid beetles, which can serve as a model for many arthropods. Most

flightless and otherwise poorly dispersing carabids cannot cover distances of more than a few hundred metres between habitat patches; consequently, most local populations in small remnants of natural habitat have become effectively isolated. I estimated the mean survival times of such isolated populations by simulating the fluctuation patterns of local populations (interaction groups). Usually these survival times appeared to be shorter than the period of most fundamental changes of the landscape (200–50 years ago). Local populations of well-dispersing species (T species) live 10 years on average, whereas those of poorly dispersing ones (L species) live 40 years on average. This is also true when T and L species coexist in the same habitat.

A comparison of the Distribution of Population Sizes (year-catches from pitfall sampling) of T species and L species shows that L species must have already disappeared from most small habitat patches and there have been no compensatory (re)foundings. When L species occupy a large natural area, such as Dwingelder Veld (1607 ha), different subpopulations may show different fluctuations in numbers. In such cases the multipartite population is favoured, because the risk of extinction is spread, and the fluctuation pattern is very levelled. In *Pterostichus versicolor* the multipartite population of 10 subpopulations (in 200 ha) will survive for 3000–6000 years (150–200 years for isolated local populations). In exactly the same situation *Calathus melanocephalus* is not favoured by risk spreading, and both the multipartite population and isolated local populations will not survive longer than about 100 years. For *Agonum ericeti* I show that small isolated populations have become extinct within the study period (started in 1959), whereas larger multipartite populations survived. Some measures for saving local populations in habitat islands are discussed.



- Andrewartha, H.G. en L.C. Birch, 1954. The distribution and abundance of animals. Chicago Univ. Press.
- Andrewartha, H.G. en L.C. Birch, 1984. The ecological web. More on the distribution and abundance of animals. Chicago Univ. Press.
- 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.
- Boer, P.J. den, 1968. Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheor.* 18: 165-194.
- Boer, P.J. den, 1970. On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia* 4: 1-28.
- Boer, P.J. den, 1971. On the dispersal power of carabid beetles and its possible significance. *Miscell. Papers L.H. Wageningen* 8: 119-137.
- Boer, P.J. den, 1977. Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. *Miscell. Papers L.H. Wageningen* 14: 1-190.
- Boer, P.J. den, 1979. The individual behaviour and population dynamics of some carabid beetles of forest. *Miscell. Papers L.H. Wageningen* 18: 151-166.
- Boer, P.J. den, 1981. On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. *Oecologia* 50: 39-53.
- Boer, P.J. den, 1985. Fluctuations of density and survival of carabid populations. *Oecologia* 67: 322-330.
- Boer, P.J. den, 1986a. What can carabid beetles tell us about dynamics of populations? In: P.J. den Boer, M.L. Luff, D. Mossakowski en F. Weber (eds.): Carabid beetles, their adaptations and dynamics. Gustav Fischer, Stuttgart, pp. 315-330.
- Boer, P.J. den, 1986b. Environmental heterogeneity and the survival of natural populations. *Proc. 3rd Eur. Congress Entom., Amsterdam*, pp. 345-356.
- Boer, P.J. den, 1987. On the turnover of (carabid) populations in changing environments. Report 6th meeting Eur. Carab., Balatonalmadi, *Acta Phytopath. et Entom. Hungarica* 22: 71-83.
- Boer, P.J. den, 1989. density limits and survival of local populations in 64 carabid species with different powers of dispersal. *J. Evol. Biol.* 2 (in druk).
- Boer, P.J. den en G.R. Gradwell, 1971. Dynamics of populations. *Proc. Advanced Study Inst., Oosterbeek (Sept. 1970)*. PUDOC, Wageningen.
- Boycott, A.E., 1936. The habitats of fresh-water Mollusca in Britain. *J. Anim. Ecol.* 5: 116-186.
- Connor, E.F. en E.D. McCoy, 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *Amer. Naturalist* 113: 791-833.
- Diamond, J.M., 1969. Avifaunal equilibria and species turnover rates on the Channel Islands of California. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 64: 57-63.
- Diamond, J.M., 1972. Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of Southwest Pacific islands. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 69: 3199-3203.
- Dorp, D. van en P.E.M. Opdam, 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landsch. Ecol.* 1: 69-73.
- Forman, R.T.T., Galli, A.F. en C.F. Leck, 1976. Forest size and avian diversity in New Jersey woodlots with some landuse implications. *Oecologia* 26: 1-8.
- MacArthur, R.H. en E.D. Willson, 1967. The theory of island biogeography. *Monogr. Pop. biol.* Princeton, New York.
- Opdam, P., 1983. Verspreiding van broedvogels in het cultuurlandschap: de betekenis van oppervlakte en isolatie van ecologen. *WLO-Med.* 10: 179-189.
- Opdam, P., 1987. De metapopulatie: model van een populatie in een versnipperd landschap. *Landschap* 4: 289-306.
- Reddingius, J. en P.J. den Boer, 1970. Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading of risk. *Oecologia* 5: 240-284.
- Rijnsdorp, A.D., 1980. Pattern of movement and dispersal from a Dutch forest of *Carabus problematicus* Hbst. (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia* 45: 274-281.
- Southwood, T.R.E., 1976. *Ecological methods*. Chapman & Hall, London, 3e druk (herdruk van 1971): 12-16.
- Turlin, H. en P.J. den Boer, 1988. Changes in the distribution of carabid beetles in The Netherlands since about 1880, II. Isolation of habitats and long term trends in the occurrence of carabid species with different powers of dispersal. *Biol. Conserv.* 44: 179-200.
- Turlin, H. en H. Peters, 1986. Changes in the distribution of carabid beetles in The Netherlands since about 1880, I: Introduction. In: P.J. den Boer, M.L. Luff, D. Mossakowski en F. Weber (eds.), Carabid beetles, their adaptations and dynamics. Fischer, Stuttgart: 489-495.
- Willis, E.D., 1974. Population and local extinction of birds on Barro Colorado Island, Panama. *Ecol. Monographs* 44: 153-169.

