

Het voortbestaan van insecten, met name loopkevers

P. J. den Boer

Steeds meer entomologisch geïnteresseerden maken zich zorgen over het voortbestaan van de meer kwetsbare en kieskeurige insectensoorten in ons huidige cultuurlandschap. De eerste bedreiging daarbij bestaat natuurlijk uit directe habitatvernietiging. Als we poeltjes dempen, dode bomen opruimen, rieten daken vervangen door dakpannen of golfplaten enz., verdwijnen de insecten die daaraan zijn gebonden. Maar zelfs in natuurreservaten kunnen de levensomstandigheden voor heel wat soorten in ongunstige zin veranderen door verlaging van het grondwaterpeil (zie de bijdragen van Decler, Van Huizen en Hulsebos aan dit symposium), inwaaien van kunstmest, gebruik van insecticiden, zure regen, te sterke recreatie enz. Maar stel dat we ook die indirecte invloeden buiten onze reservaten weten te houden, of op den duur leren te beheersen, kunnen we er dan gerust op zijn dat de populaties van kwetsbare soorten die daar leven dan verder veilig zijn? Dat hangt ervan af hoe lang insectenpopulaties onder "normale" omstandigheden kunnen voortbestaan en hoe gemakkelijk of moeilijk deze soorten een nieuwe populatie kunnen vestigen. Kortom, dat hangt af van de "turnover", dat wil zeggen het tempo van uitsterven van populaties en de vestiging van nieuwe. In het hieronder volgende zal juist dit aspect nader worden belicht.

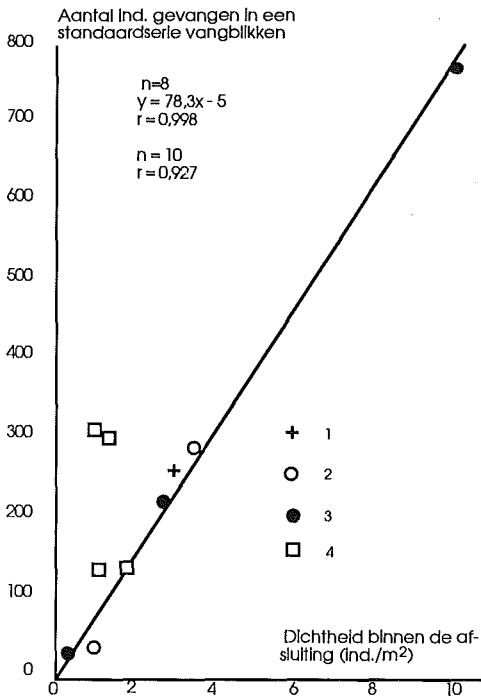
Vanuit het Biologisch Station in Wijster worden sinds 1959 allerlei min of meer natuurlijke terreinen en terreintjes in Drenthe met behulp van vangblikken en vangtrechters bemonsterd op loopkevers. Bemonsterd werden onder meer verschil-

lende delen van de Kralose Heide, met hei begroeiende binnenland-duinen, secundaire hoogveentjes, allerlei typen bosresten, resten hoogveen enz. De vangblikken werden elke week, het hele jaar door (ook 's winters) geleegd, zodat we uit alle rondom die vangblikken levende loopkeverpopulaties elke week als het ware een monster trokken.

Het blijkt nu dat de jaarvangst van een bepaalde soort, de optelsom dus van alle 52 weekvangsten, een betrouwbare, zij het relatieve, maat is voor de gemiddelde dichtheid van die soort rondom de vangblikken (fig. 1). Dit geeft weer de mogelijkheid om schattingen te maken van de veranderingen in populatiedichtheid van jaar tot jaar door jaren achtereen op dezelfde plaats en op dezelfde wijze te blijven bemonsteren.

We zien dan dat de jaarvangsten van de verschillende soorten onderling nogal verschillende fluctuatiepatronen kunnen vertonen. Anderzijds vertonen de fluctuaties in jaarvangsten voor dezelfde soort op verschillende plaatsen meestal vrij veel overeenkomst. Het ziet er dus naar uit dat er voor elke soort een min of meer karakteristiek fluctuatiepatroon bestaat. Figuur 2 geeft een willekeurig voorbeeld van zo'n fluctuatiepatroon. Dit patroon van fluctuaties kunnen we algemener nabederen door de waarden van de netto reproductie te berekenen (R_t), dat zijn de waarden N_t/N_{t-1} , ofwel de waarden waarmee elk jaartotaal moet worden vermenigvuldigd om het jaartotaal van het eropvolgend jaar te krijgen. Elk fluctuatiepatroon bestaat uit een startwaarde (N_0), vermenigvuldigd met een reeks R_t -waarden (voor elk jaar één), bijvoorbeeld de startwaarde, N_0 , vermenigvul-

Mededeling no. 374 Biologisch Station Wijster



Figuur 1. Dichtheid van de loopkever *Pterostichus versicolor* (aantal kevers per 10 m², X-as) binnen afgesloten ruimten op de Kralose Heide, die werden leeggevangen in relatie tot de jaarvangst in een standaardserie vangblikken in het open veld op een afstand die per proef varieerde tussen 0 en 285 m (y-as). De afgesloten ruimten bestonden uit plastic omheiningen die ten dele in de grond werden gegraven vóór dat de kevers actief werden om zich voort te planten, zodat alle kevers die daar in de grond zaten konden weggevangen met potjes langs de binnenrand.

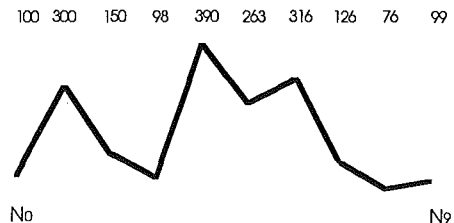
De correlatie is nagenoeg volmaakt ($r = 0,927$), alleen de vangseries op 178 resp. 285 m (nummers 9 en 10) wijken wat af. (Zonder 9 en 10 zou r 0,998 bedragen). Deze correlatie betekent dat de jaarvangsten recht evenredig veranderen met veranderingen in dichtheid en er dus een goede maat voor zijn. NB - deze kevers planten zich slechts éénmaal per jaar voort en de sterfte tijdens de reproductieperiode is gering.

- 1: vangblikken binnen de afsluiting
- 2: kleine afgesloten ruimten (80 m²)
- 3: grote afgesloten ruimten (700 m²)
- 4: zeer grote afgesloten ruimten

Afstand tussen omheining en vangblik:

jaar	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1975	0 m	33 m	52 m	71 m	95 m	113 m	131 m	165 m	178 m	285 m

digd met R_1 geeft N_1 , dat is het aantal in het eerste jaar. Dit, vermenigvuldigd met R_2 , geeft N_2 enz. Dus als bijvoorbeeld de waarden voor een fluctuatiepatroon $N_0, R_1, R_2, R_3, \dots, R_9$ zouden zijn: 100, 3,0, 0,5, 0,65, 4,0, 0,67, 1,2, 0,4, 0,6, 1,3 dan ontstaat

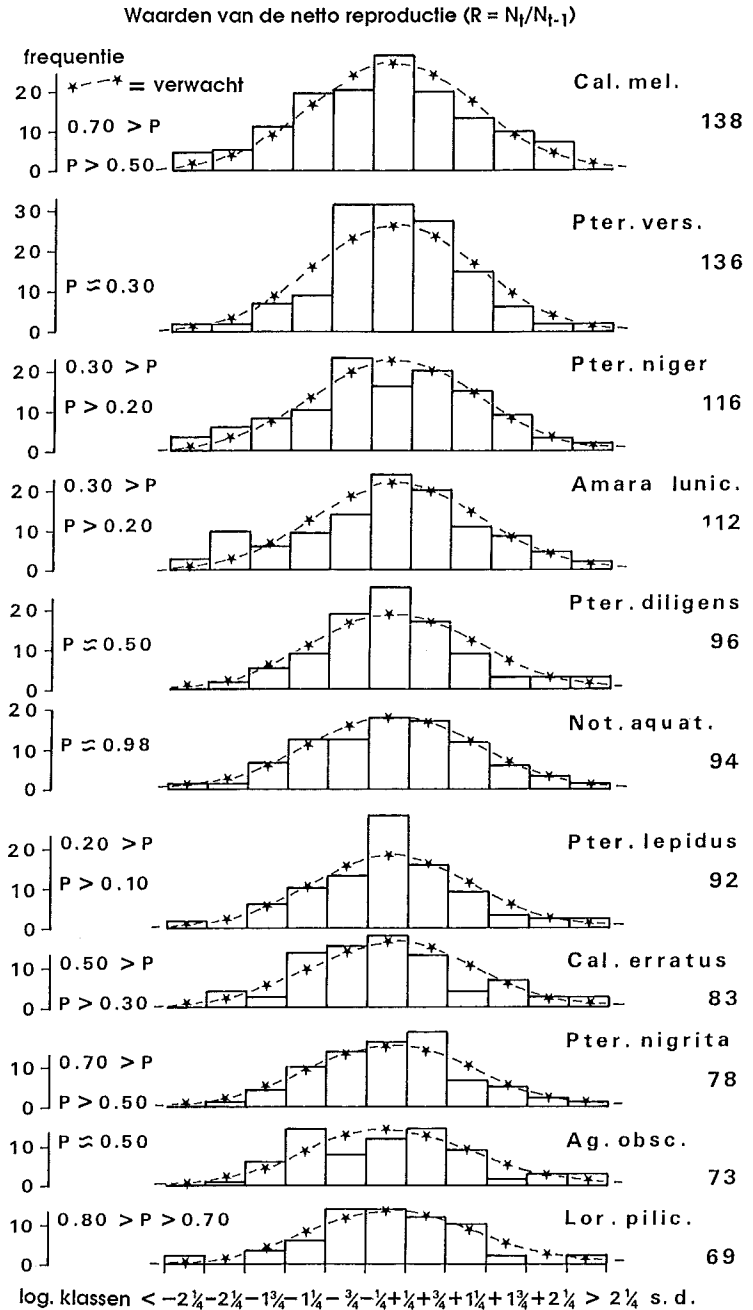


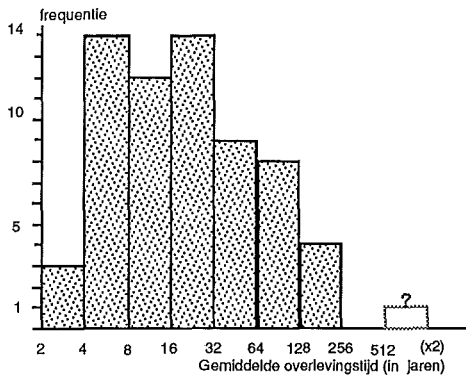
Figuur 2. Voorbeeld van de aantalsfluctuaties van een denkbeeldige populatie in tien opeenvolgende jaren.

de reeks 100, 300, 150, 98, 390, 263, 316, 126, 76, 99 voor opeenvolgende jaren. Bovendien heeft zo'n dichtheidsreeks een hoogste en een laagste waarde, in ons voorbeeld 390 resp. 76, en die hangen natuurlijk af van de volgorde, waarin de verschillende R_i -waarden worden gerealiseerd. Als we bijv. de volgorde $R_1, R_4, R_6, R_9, R_2, R_3, R_5, R_7, R_8$ hadden genomen, zouden we de reeks 100, 300, 1200, 1440, 1872, 936, 608, 408, 163, 99 hebben gekregen, met als hoogste resp. laagste waarden 1872 en 99.

Het quotiënt van die uiterste waarden geeft dus de breedte van het gebied aan waarbinnen de dichtheden hebben gefluctueerd. Beter nog is om het verschil van de natuurlijke logaritmen te nemen, en we komen dan tot de factor $LR = \log$

Figuur 3. Frequentieverdeling van de waarden van $R (=N_i/N_{i-1})$, over logaritmische klassen rondom het logaritmische gemiddelde. De klassebreedte is $1/2$ standaarddeviatie (s.d.). Bijv. in de centrale klasse ($-1/4$ tot $+1/4$) komen alle R -waarden waarvan de logaritme minder dan $1/4$ s.d. afwijkt van het (logaritmische) gemiddelde, in de klasse $+1/4$ tot $+3/4$ komen alle waarden die tussen $1/4$ en $3/4$ s.d. groter dan het gemiddelde zijn, in de klasse $-3/4$ tot $-1/4$ alle waarden die tussen $1/4$ en $3/4$ s.d. kleiner zijn enz. De theoretisch verwachte verdeling is met een onderbroken lijn en sterretjes aangegeven. Geen van de frequentieklassen voor 65 soorten wijkt significant af van de verwachte verdeling (links is de overschrijdingskans weergegeven). Rechts staat het aantal (log) R -waarden waaruit de frequentieverdeling is opgebouwd. De soorten zijn achtereenvolgens *Calathus melanocephalus*, *Pterostichus versicolor*, *Pt. niger*, *Amara lunicollis*, *Pt. diligens*, *Notiophilus aquaticus*, *Pt. lepidus*, *C. erratus*, *Pt. nigrita*, *Agonum obscurum* en *Loricera pilicornis*.





Figuur 4. Frequentieverdeling van de gemiddelde overlevingskansen (in jaren) voor lokale populaties van 65 loopkeversoorten in Drenthe, zoals deze werden berekend uit enkele honderden computersimulaties per soort.

(hoogste waarde) - log (laagste waarde). Voor de uiterste waarden 390 en 76 is het quotiënt 5,1316 (met $LR = 1,6354$) en voor 1872 en 99 zou dat 18,91 zijn ($LR = 2,94$).

We kunnen nu stellen dat we het karakteristieke fluctuatiepatroon van een bepaalde soort zouden kennen, indien we weten uit wat voor type frequentieverdeling die R-waarden "getrokken" zijn, en in welke volgorde. Het blijkt nu dat als we alle R_i -waarden van een soort uit verschillende terreinen samenvatten, de frequentieverdeling voor alle soorten lognormaal is, d.w.z. dat de waarden $\log(R_i)$ normaal zijn verdeeld, dus volgens een symmetrische klok- of hoedvormige verdeling (fig. 3). Zo'n lognormale verdeling is helemaal vastgelegd door zijn (logaritmisch) gemiddelde en de (logaritmische) standaard-deviatie; die kunnen beide uit de veldwaarden worden berekend. Dat is natuurlijk erg handig, want nu kunnen we uit zo'n verdeling voor een bepaalde soort R-waarden "trekken" en daarmee op de computer populatieschommelingen nabootsen. Het plezieri-

ge daarvan is weer dat we die fluctuaties nu net zolang kunnen laten doorgaan, ook al zou het 5000 "jaar" duren, totdat de computerpopulatie is "uitgestorven".

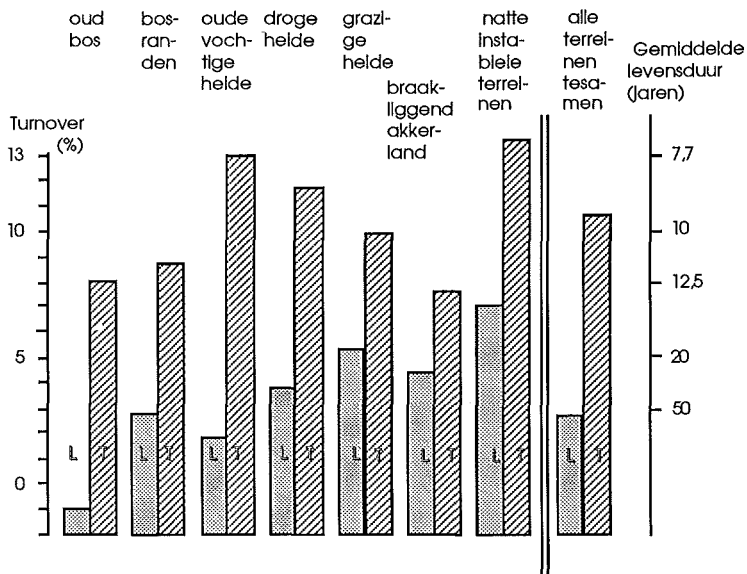
Dan blijven we echter nog met één probleem zitten: in welke volgorde moeten we die getrokken R-waarden realiseren? Laten we eerst eens kijken wat er gebeurt als we die R-waarden in een willekeurige volgorde uit de verdeling halen (dat gaat op de computer met een zogenaamde random-generator).

Dat leverde een verrassing op: voor de meeste soorten fluctueerden de gesimuleerde "populaties" tussen dezelfde dichtheidsgrenzen als de veldpopulaties (voor 38 van 64 soorten) en dat betekent dat voor die soorten onze computermodellen de werkelijkheid goed weergeven. Anders gezegd: voor ongewijzigd beleid, d.w.z. als de omstandigheden waaronder we onze bemonsteringen uitvoerden niet essentieel veranderen, kunnen we voor die 38 soorten met de computer uitrekenen hoelang populaties van elk van die soorten gemiddeld zullen overleven. Bij de andere soorten bleken veldpopulaties tussen significant wijdere grenzen te fluctueren dan de computersimulaties, vooral doordat dalingen in aantallen in het veld de neiging hebben zich over meer jaren uit te strekken dan men met willekeurige fluctuaties zou verwachten. En dat betekent weer dat voor populaties van die soorten de uitsterfkans groter is dan de computerberekeningen zouden doen verwachten.

Kortom, langs die weg (die wat ingewikkelder is dan hier uiteengezet) konden we voor de 65 talrijkste loopkeversoorten in Drenthe uitrekenen hoelang gemiddeld een populatie zal overleven onder relatief gunstige omstandigheden (fig. 4). Het rechterdeel van de grafiek (zo ongeveer vanaf 25 jaar) heeft betrekking op de soorten waarvoor computer- en veldfluctuaties overeenstemden, het linkerdeel op de soorten waarvoor de computersimulaties te optimistisch zijn. Blijkbaar vallen onze loopkevers uiteen in twee groepen, één groep waarvan lokale populaties enkele tientallen jaren tot 100 jaar

Figuur 5. "Turnover" (%), d.w.z. het percentage lokale populaties dat gemiddeld wordt verwacht jaarlijks uit te sterven of te worden gevestigd. De gemiddelde levensduur is $100 / \text{turnover}$. In de figuur wordt voor een aantal terreintypen de turnover van T-soorten vergeleken met die van L-soorten.

of zelfs nog wat meer kunnen overleven, en een groep waarvan lokale populaties slechts enkele jaren overleven. Om een lang en nogal ingewikkeld verhaal kort te maken: de laatste groep soorten bestaat vrijwel geheel uit loopkevers die goed kunnen vliegen en die dan ook elk jaar, soms zelfs in vrij grote aantallen, in zgn. raamvallen worden gevangen, d.w.z. tijdens hun vliegactiviteiten. Daardoor kunnen ze gemakkelijk allerlei plaatsen bereiken en nieuwe populaties vestigen. Tegenover de korte levensduur van lokale populaties van deze soorten staat dus een hoge vestigingskans: ze hebben een hoge "turnover" van populaties. We hebben ze T-soorten genoemd. Daartegenover staan de L-soorten, die vooral bestaan uit loopkevers die zelden of nooit vliegen, hetzij doordat ze geen vleugels hebben (brachypteer zijn) hetzij doordat individuen met vleugels maar zelden voorkomen (vleugeldimorf zijn) dan wel doordat ze slechts zelden vliegsieren bezitten. Lokale populaties van die L-soorten overleven weliswaar vrij goed, maar het vestigen van nieuwe populaties zal vrijwel steeds moeten plaatsvinden door lopende kevers en dat kan in ons moderne cultuurlandschap met zijn vele asfaltwegen, sloten en kanalen op onoverkomelijke problemen stuiten.



De L-soorten bewonen vooral stabiele terreinen, zoals oude bossen, stabiele heideterreinen, hoogveenresten e.d.; ze zijn dus sterk aangewezen op natuurreservaten, die vrijwel overal als, helaas meestal kleine, eilanden geïsoleerd liggen in een zee van cultuurland. Deze situatie maakt de kans op het vestigen van nieuwe populaties door lopende kevers zó onwaarschijnlijk dat we gerust mogen aannemen dat na het uitsterven van een lokale populatie van een L-soort in een geïsoleerd natuurreservaat de kans op spontane hervestiging vrijwel nul is. Hoewel de turnover van deze soorten laag is, is het aantal vestigingen onvoldoende om het aantal populaties dat uitsterft te compenseren: de MVP (Mate van Vervanging van - uitgestorven - Populaties) is bij deze soorten onvoldoende.

De T-soorten bewonen bij voorkeur instabiele terreinen, zoals rivieroeveren, andere terreinen met hoge maar wisselende grondwaterstand, brandplaatsen, akkers, ruderaal terreinen e.d.; met uitzondering van de vochtminnende soorten zijn ze goed aangepast aan ons cultuur-

landschap en hebben meestal geen gebrek aan goede vestigingsplaatsen. De korte overlevingsduur van lokale populaties zal over het algemeen geen probleem zijn; de vestigingskans is groot, zowel door het goede verspreidingsvermogen door de lucht als door de ruime beschikbaarheid van geschikte habitats. Ondanks de hoge turnover van populaties zal de MVP van deze soorten over het algemeen volledig, en dus voldoende, zijn.

Men is geneigd te veronderstellen dat de korte overlevingsduur van lokale populaties een direct gevolg is van de instabiliteit van de bewoonde plaatsen. Dat blijkt niet juist te zijn. Daar T-soorten zich soms ook wel naast L-soorten in meer stabiele terreinen vestigen (omgekeerd minder, maar ook dat komt voor) kunnen we per terrein de gemiddelde te verwachten overlevingsduur van de daar aanwezige T-populaties rechtstreeks vergelijken met die van de aanwezige L-populaties (fig. 5). Dan blijkt dat in elk terrein de gemiddelde overlevingsduur van populaties van T-soorten aanzienlijk korter is dan die van L-soorten (waarbij we moeten bedenken dat die voor de T-soorten ook nog te hoog zijn geschat; zie hierboven). Dit is ongetwijfeld het gevolg van het feit dat uit populaties van T-soorten nogal veel individuen wegvliegen, waardoor het reproductiepotentiël afneemt en de uitsterfkans toeneemt.

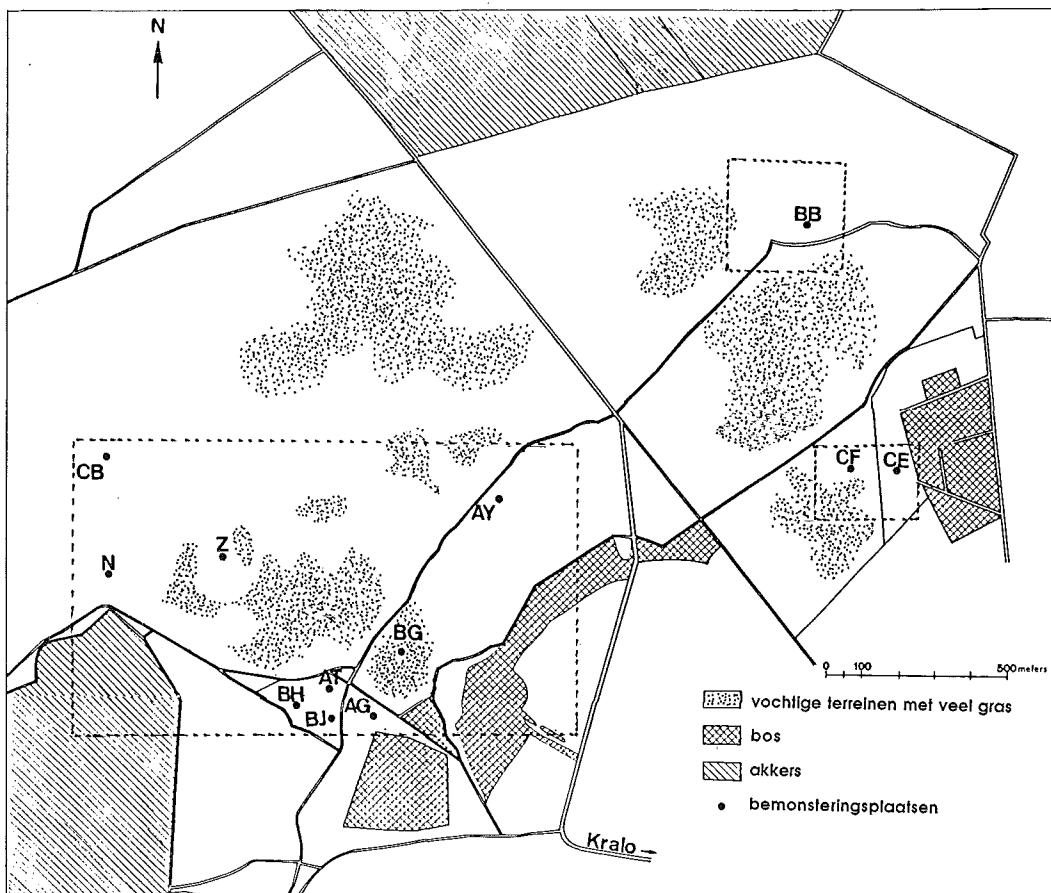
Wat loopkevers betreft moeten onze zorgen dus allereerst uitgaan naar slechte verbreiders die leven in kleine - en dan denk ik aan 1 tot 25 ha - en geïsoleerde natuurterreinen (vooral L-soorten), en dat is ongeveer de helft van onze loopkevers. De vochtminnende onder hen zijn er het slechtst aan toe, en zelfs de goede verbreiders onder de vochtminners worden al ernstig bedreigd door de algemene verlaging van de grondwaterstand (zie onder meer Van Huizen, dit symposium). Dit geldt natuurlijk niet alleen voor loopkevers, maar eveneens voor andere slechte verbreiders zoals veel andere kevers, bodemwantsen, sprinkha-

nen enz. die niet kunnen vliegen, verder voor slakken, pissebedden, duizend- en miljoenpoten en op een wat grotere geografische schaal zelfs voor amfibieën en reptielen.

Wat kunnen we echter doen? Allereerst de nog bestaande natuurterreinen zo groot mogelijk houden of zelfs maken, en de kleinere zoveel mogelijk met elkaar verbinden. We moeten namelijk goed bedenken dat het verspreidingsvermogen van de soorten waar het hier om gaat uitstekend was aangepast aan de stabiele en uitgestrekte natuurterreinen die zo'n tweeduizend jaar geleden, en in belangrijke mate zelfs nog tot enkele honderden jaren geleden, onze gebieden bedekten, maar ook aan de grote heidevelden die uit die natuurterreinen door rooibouw ontstaan zijn. De doem die thans op hen rust is uitsluitend een gevolg van de massale ontginningen uit de laatste 100 - 150 jaar van deze zgn. "woeste gronden", die leidden tot sterke versnippering en isolatie van de laatste resten "natuur".

Ik wil dit advies (vergroten van de natuurterreinen) onderbouwen met de overlevingskans van één van die (L-)soorten, *Pterostichus versicolor* in een natuurreservaat dat door zijn afmetingen nog de allure heeft van een natuurlijk gebied: de 1200 ha metende heide van Kralo en Dwingeloo (het Dwingelder Veld). Het oostelijk deel van dit reservaat, de Kralose Heide, werd - en wordt nog steeds - door ons op verschillende plaatsen gedurende een groot aantal jaren (vanaf 1959) op loopkevers bemonsterd (fig. 6). *P. versicolor* wordt in alle series gevangen, zodat de lokale populaties waaruit onze vangblikken jaarlijks monsters trekken feitelijk subpopulaties zijn (wij noemen het interactiegroepen) van de metapopulatie die het hele heideterrein bewoont (een metapopulatie is op te vatten als een populatie van subpopulaties). Elke interactiegroep leeft op een oppervlak van ongeveer 12 ha rondom de betreffende vangblikken.

Het viel ons al snel op dat de fluctuaties



in aantallen in de jaarvangsten van de verschillende series niet altijd parallel lopen en wel des te minder naarmate de afstand tussen de monsterplaatsen groter is (fig. 7; vergelijk met fig. 6). Dit betekent dat voor deze soort dit heidveld heterogene levensomstandigheden biedt, en dat die heterogeniteit toeneemt met de afstand. Daar de kevers zich echter ongericht verplaatsen (ze hebben geen "home range"), zullen plaatselijke verschillen in dichtheden gedeeltelijk worden genivelleerd. De verschillende interactiegroepen worden a.h.w. "aan elkaar

Figuur 6. Oostelijk deel van de Kralose Heide waarin de tien bemonsteringsplaatsen zijn aangegeven waarvoor in figuur 7 de fluctuatiepatronen voor *Pterostichus versicolor* zijn weergegeven.

gelopen" en vormen daardoor tesamen één grotere populatie, die veel minder fluctueert (fig. 7, bovenaan). De geschatte overlevingsduur van een gemiddelde interactiegroep (als die verder geïsoleerd zou leven) blijkt op zijn hoogst een paar honderd jaar te kunnen bedragen, maar voor de metapopulatie die uit deze tien interactiegroepen bestaat ligt de

geschatte overlevingsduur tussen 3000 en 6000 jaar! Door de verschillen in fluctuatiepatroon is het risico van uitsterven in deze metapopulatie gespreid over de tien interactiegroepen (de kans dat ze alle tegelijkertijd uitsterven is daardoor zeer klein) waarmee dit risico aanzienlijk is verlaagd. Een dergelijke risico-spreiding zou al gerealiseerd kunnen worden op een oppervlak van 150 - 200 ha (als we de omkaderde stukken in fig. 6 aan elkaar zouden kunnen schuiven).

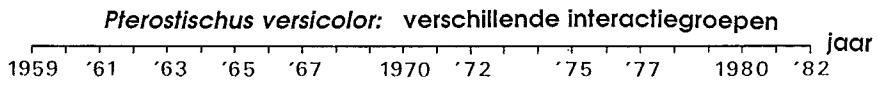
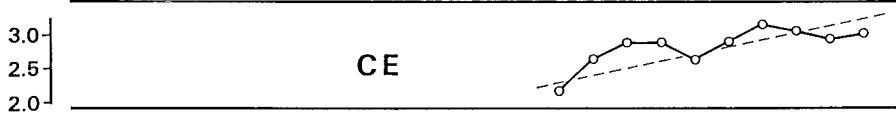
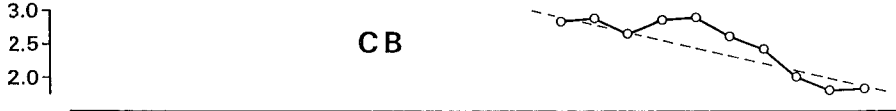
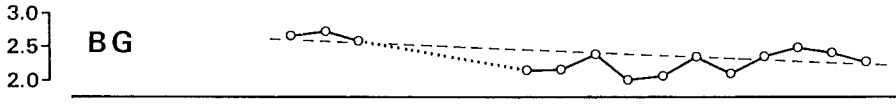
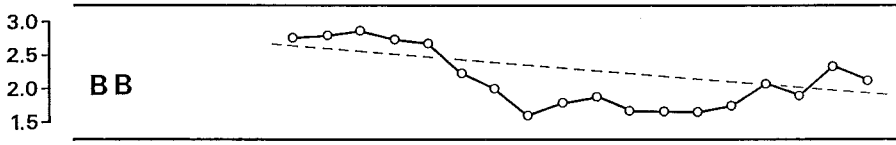
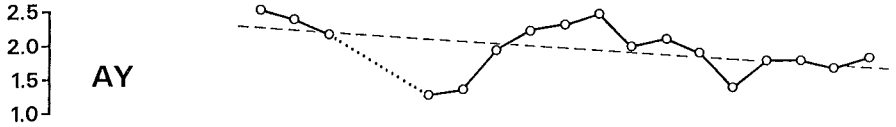
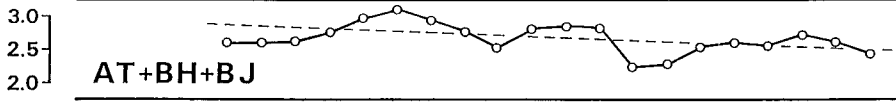
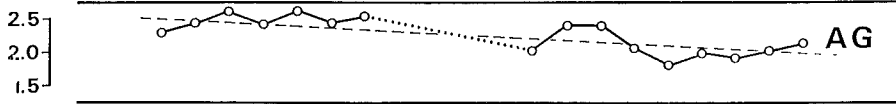
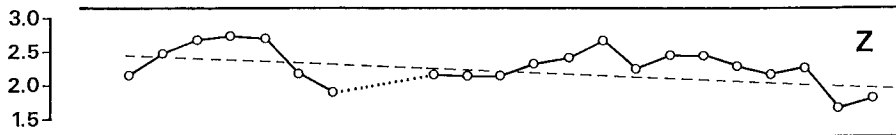
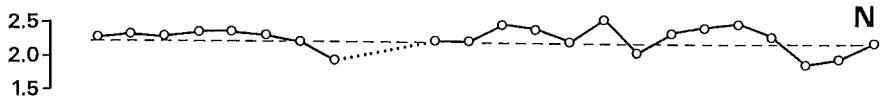
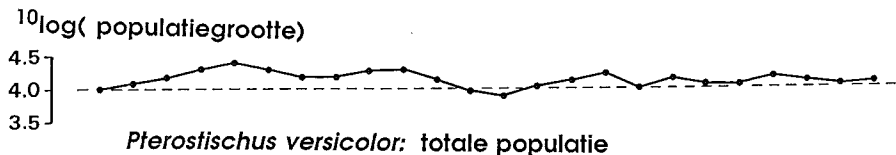
Het zal duidelijk zijn dat op het oppervlak van het gehele reservaat (1200 ha) *P. versicolor* vrijwel onbeperkt zal kunnen blijven voortbestaan, uiteraard zolang dit gebied een geschikte woonplaats blijft. Dit laatste is een belangrijke voorwaarde in het licht van de toenemende vergrassing van de heide. Voor *P. versicolor* levert dit geen groot gevaar op daar hij zich in grazige vegetaties evengoed (of misschien zelfs nog beter) thuis voelt dan in heide-vegetaties. Maar vergrassing is wel bedreigend voor soorten als *Carabus nitens*, *Agonum ericeti*, *Cymindis vaporariorum* en *Olisthopus rotundatus*, die in open heide-achtige vegetaties leven en waarvoor de Kralose en Dwingeloose Heide waarschijnlijk een van de laatste veilige toevluchtsoorten in ons land is.

Dit leert ons dat, hoewel grote natuurreservaten (meer dan 100 ha) door hun welhaast onvermijdelijke ruimtelijke heterogeniteit de veiligste toevluchtsoorten zijn voor kwetsbare en kieskeurige insectensoorten, in de eerste plaats voor de slechte verbreiders onder hen, deze veiligheid niet absoluut is. Weliswaar kan in grote natuurterreinen het grondwater beter op peil worden gehouden en watervervuiling beter tot een randzone worden beperkt dan in kleine, maar zowel grote als kleine natuurterreinen zijn ongeveer even sterk onderhevig aan luchtvervuiling. We wisten dit al door de catastrofes die plaatsvonden in slecht gebufferde Scandinavische meren, maar ondervinden dit nu ook dicht bij huis in de aftakking van onze loofbossen. En juist min of meer natuurlijke bosgebieden herbergen de meeste slecht verbreidende soorten,

die onze hulp het hardst nodig hebben. Maar ook wanneer we deze hemelse zegeningen op den duur door gemeenschappelijke inspanningen tot een ongevaarlijk niveau zouden kunnen terugdringen - en dat zou dan mondiaal moeten gebeuren - blijven we nog zitten met de gevolgen van de sterke vernippering van de eens uitgestrekte natuurgebieden zoals ik die in het voorgaande beschreef. En het zal lang niet overal mogelijk zijn om kleine natuurterreinen tot een oppervlak van 100 of meer ha uit te breiden.

De laatste tijd wordt onder het etiket "oecologische infrastructuur" het verbinden van kleine natuurterreinen door stroken van hetzelfde karakter als oplossing aangeboden. Dit zal voor een aantal soorten zeker een oplossing zijn - maar voor welke precies? - echter altijd een noodoplossing vergeleken met vergroten van het bewoonde natuurterrein, en wel om twee redenen: (1) dispersie door verbindingstroken kan niet anders dan minder zijn dan vrije dispersie naar alle kanten (zoals bijv. op de Kralose Heide); (2) omgevingsinvloeden, zoals grondwaterpeilverlaging, watervervuiling, recreatie e.d. dringen zeer diep door en zullen gemakkelijk het karakter van de natuurresten veranderen (er is geen randzone meer als een soort buffer). Ook zal het niet eenvoudig zijn om voor bewoners van stabiele en meestal oude resten natuurterrein, zoals oud loofbos, voldoende geschikte verbindingstroken te scheppen. Onze conclusie is daarom dat we het moeten proberen, maar alleen indien uitbreiding van de bestaande te kleine natuurreservaten volstrekt onmogelijk is.

Figuur 7. Fluctuatiepatronen voor de jaarvangsten van *Pterostichus versicolor* op tien bemonsteringsplaatsen (Interactiegroepen) op de Kralose Heide (verg. fig. 6). De aantallen zijn weergegeven als logaritmen voor grondtal 10 (dus 1,0 staat voor 10 exemplaren, 1,5 voor 32, 2,0 voor 100 enz.). Geheel bovenaan het fluctuatiepatroon van de metapopulatie die men zich opgebouwd kan denken uit deze tien subpopulaties.



Tot dusverre bespraken we eigenlijk alleen de problemen van slechte verbreiders onder de insecten. Met uitzondering van echte cultuurvolgers lopen echter ook vele goede verbreiders het gevaar uit onze streken te verdwijnen. Wanneer het aantal geschikte habitats sterk afneemt, en/of de grootte van de geschikte terreinen sterk terugloopt, en/of de afstanden tussen geschikte habitats sterk toenemen, neemt de kans op nieuwe vestigingen sterk af, zodat - als gevolg van de hoge turnover van de populaties - de kans dat het aantal vestigingen niet langer voldoende is om het aantal verdwijningen van populaties te compenseren in zicht komt. En zodra dit punt is bereikt, bevindt de soort zich op het hellend vlak: minder populaties geven minder dispersie, minder dispersie leidt tot minder vestigingen, nóg minder populaties geven nóg minder dispersie, enz.

Resumerend: voor slechte verbreiders wordt de kans op voortbestaan bepaald door de grootte van het aaneengesloten oppervlak, voor goede verbreiders door het totale oppervlak in een bepaald gebied. Voor de laatste groep soorten is versnippering dus geen bezwaar, zolang er niet op al te grote onderlinge afstanden voldoende geschikte plaatsen aanwezig blijven.

Literatuur

Enkele artikelen van de schrijver waarin deze materie meer diepgaand (1-5) of populair (6,7) wordt behandeld:

1. 1986. What can carabid beetles tell us about dynamics of populations? In: *Carabid beetles, their adaptations and dynamics* (P. J. den Boer, M. L. Luff, D. Mosskakowski & F. Weber eds): 315 - 330. G. Fischer, Stuttgart etc.
2. 1986. Environmental heterogeneity and the survival of natural populations. - *Proceedings of the European Congress of Entomology* 3: 345 - 356.
3. 1981. On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. - *Oecologia* 50: 39 - 53.
4. 1985. Fluctuations of density and survival of carabid populations. - *Oecologia* 67: 322 - 330.
5. 1989. On the survival value of dispersal. - In druk in een speciaal nummer van *Biological Conservation* over "Survival and dispersal in cultivated landscapes".
6. 1988. Hoeveel leven op een eiland? - *Natuur & Techniek* 56: 439 - 449.
7. In druk. De dynamica van loopkevers als model voor de overlevingsmogelijkheden van populaties en soorten in cultuurlandschappen. - verschijnt in een boek van IUCN-ledencontact / stuurgroep WCS over biologische diversiteit.

Biologisch Station Wijster
Kampsweg 27
9418 PD Wijster