

## HOOFDSTUK 5 DE NEDERLANDSE LOOPKEVERFAUNA

Een fauna zoals we die nu in ons land hebben is geen statisch gegeven: voortdurend treden kleine veranderingen op door migraties en lokaal uitsterven. Dit hoofdstuk gaat in op de huidige Nederlandse fauna en hoe die tot stand is gekomen en gaat achtereenvolgens in op de totale verspreidingsgebieden (arealen), de verspreiding binnen ons land en de verspreiding over de biotopen (oecologische groepen). Daarna komen de veranderingen aan bod, vooral die in de huidige tijd. Zelfs de toekomst wordt niet vergeten: lijstjes van te verwachten nieuwe soorten en van vindplaatsen van verdwenen soorten in de buurt van Nederland geven aan dat er nog van alles kan gebeuren met de Nederlandse fauna.

### DE HUIDIGE FAUNA

De samenstelling van de recente Nederlandse loopkeverfauna wordt in belangrijke mate bepaald doordat ons land eigenlijk een rivierdelta is, al is die dan tegenwoordig grotendeels bedwongen en gecultiveerd. Vochtminnende soorten maken daarom een groot deel van de fauna uit. Door de rijke schakering aan bodemtypen, kenmerkend voor een rivierdelta, komen er relatief veel *Agonum*-, *Bembidion*-, en *Dyschirius*-soorten voor. Ook de zoutminnende soorten van de kwelders, schorren en slikken, met de kenmerkende genera *Dicheirotichus* en *Pogonus*, dragen voor een belangrijk deel bij aan het 'vochtige' karakter van onze fauna. Maar Nederland heeft ook nog een tamelijk groot deel dat bestaat uit de zogenaamde hogere gronden. Deze term voor onze zandgronden en het heuvelland van Zuid-Limburg mag enigszins lachwekkend zijn voor de bewoners van de ons omringende landen met echt bergland, maar naast onze zeer vlakke en lage rivier- en laagveengebieden hebben ze een grote invloed op de verspreiding van loopkevers. Met het duingebied, herbergen deze gebieden dan ook de meer droogteminnende en warmteminnende soorten van onder andere heiden, stuifzanden en kalkgraslanden. Typische bossoorten zijn in ons land relatief slecht vertegenwoordigd. Geschakeerd tussen de weinige natuurlijke en halfnatuurlijke restanten van het oorspronkelijke landschap ligt in laag en hoog Nederland een grote oppervlakte cultuurgronden. Helaas werden deze voor het grootste deel gedurende de laatste decennia zeer intensief geëxploiteerd, waardoor de vroegere kleinschalige variatie goeddeels teniet is gedaan. De verkleining en versnippering van de natuurlijke resten van heiden en bossen en de intensivering van het agrarisch bedrijf vormen dan ook de voornaamste verklaring voor de grote verschuivingen in de samenstelling van de loopkeverfauna in deze eeuw (zie blz. 104).

Al met al kunnen we onze loopkeverfauna karakteriseren als een zeer interessante, typische laaglandfauna, relatief rijk aan soorten die op oevers leven. Helaas vindt er de laatste tijd een verandering plaats, waardoor vooral de soorten van droge graslanden en heiden sterk achteruitgaan of mogelijk zelfs met uitsterven bedreigd worden. Daarnaast vinden we ook veranderingen in verspreidingspatronen, die niet aan de mens maar eerder aan klimaatsveranderingen moeten worden toegeschreven.

### Ontstaan van de recente fauna

Over de historie van de Nederlandse loopkeverfauna is niet zoveel bekend. Uit bestudering van fossiele loopkeverfragmenten in oude veenlagen of barnsteen kunnen we meer te

weten komen over de faunasamenstelling in vroeger tijden. Als we oude verspreidingsbeelden vergelijken met de hedendaagse verspreiding van verschillende (stenotope) soorten, kan gezien worden of er een systematische afwijking in het patroon is, die vanuit het klimaat verklaard zou kunnen worden, of dat de waargenomen verschillen normale areaalfluctuaties betreffen. Lindroth (1949) reconstrueerde aan de hand van subfossiele en fossiele waarnemingen in Fennoscandië de verspreiding van bepaalde biologische eigenschappen en na de geschiedenis van de loopkeverfauna gedurende en na de laatste ijstijd. Fossielen uit barnsteen kan men over het algemeen slechts tot op het genus determineren (HIEKE 1984). Daarentegen zijn de subfossiele fragmenten uit veen vaak relatief nauwkeurig te determineren, zoals bijvoorbeeld de vondsten in een afzetting van kort na het Weichselien (de laatste ijstijd) bij Voorthuizen. Hier werd ondermeer de thans arctisch en circumpolair verspreide loopkeversoort *Diacheila polita* aangetroffen (ANGUS 1975, VERGELIJK ASHWORTH 1996). Uit de soortensamenstelling kan geconcludeerd worden dat hier toen een toendrafauna leefde bij een gemiddelde julitemperatuur van ongeveer 10°C. Na de ijstijd werd ons gebied geleidelijk aan weer bevolkt met soorten, vooral vanuit zuidelijker streken. Andere soorten kwamen echter uit het noorden en van de Britse eilanden, waar in de kustgebieden onder de directe invloed van warme golfstromen, ook glaciële refugia bestonden, die als kolonisatiebronnen konden fungeren (LINDROTH 1949, 1979).

De fauna van die recentere tijd is ondermeer gereconstrueerd aan de hand van bodenvondsten in Vlaanderen, daterend van ca. 1200-1800. Hier werden ongeveer 35 soorten gevonden (DESENDER & ERVYNCK 1992, ERVYNCK ET AL. 1994).

### BIOGEOGRAFIE

De biogeografie is de wetenschap die zich bezighoudt met het analyseren en verklaren van verspreidingspatronen (ELLIS 1988, HENGVELD 1990). Een voorbeeld van dit vak: uit de analyse van de verspreiding van vormen met verschillende vleugellengte konden de (re)migratieroutes van dimorfe soorten na de laatste ijstijd gereconstrueerd worden en kon herleid worden waar zich de refugia bevonden (LINDROTH 1949, 1979) (zie hoofdstuk 4, fig. 48, 49). Darlington (1971) kon uit de recente verspreiding van de fylogenetisch jonge Agonini en de oudere Pterostichini conclusies trekken over de aard van de oorspronkelijk grootste soortengenerator voor loopkeversoorten in het Tertiair, namelijk de tropische wouden van de Oude Wereld. De biogeografen die dergelijke studies verrichten, opereren vaak op wereldschaal of tenminste op het niveau van werelddelen (O.A. ERWIN ET AL. 1979), maar voor evolutionaire studies betreffende isolatie en soortvorming ook veelal in berggebieden of op oceanische eilanden (O.A. NOONAN ET AL. 1992).

In de vorige eeuw gingen onderzoekers vaak nog uit van vrij statische soortarealen. Thans benadrukt men dat deze soortarealen soms veel dynamischer zijn dan we dachten. Lindroth gaf een aantal voorbeelden van recente immigranten in West- en Noord-Europa zoals *Amara majuscula* en *Calathus rotundicollis*. Ook *Leistus rufomarginatus*, *Miscoderma arctica* en *Harpalus laevipes* zijn in ons land vrij recente immigranten. Sommige soorten, zoals *Blemus discus*, zijn recent talrijk geworden, wellicht als gevolg van een grote

**Figuur 65**

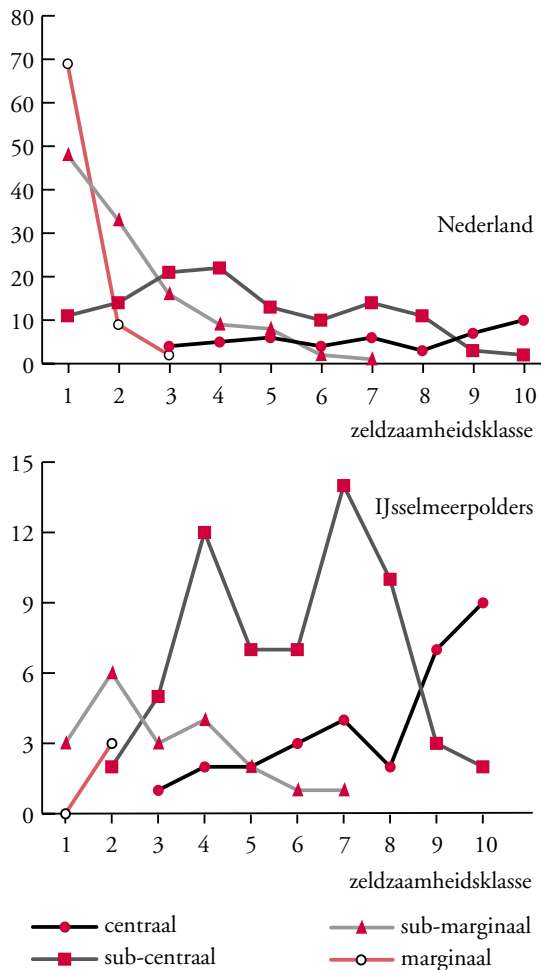
Het aantal soorten per zeldzaamheidsklasse voor de verschillende areaalposities van Nederland.

De zeldzaamheidsklassen lopen van zeldzaam (1) tot algemeen (10).

boven  
in heel Nederland

onder  
in de IJsselmeerpolders. Subcentrale soorten zijn hier opvallend talrijk

(HAECK ET AL. 1973).



ontwikkelingsmogelijkheid in de IJsselmeerpolders, terwijl andere, zoals *Calosoma sycophanta*, *Carabus glabratus*, *Carabus intricatus* en *Sphodrus leucophthalmus*, na 1930 nagenoeg uit Noordwest-Europa zijn verdwenen. Meer hierover volgt hieronder in de paragrafen over veranderingen in de samenstelling van de fauna.

Het areaal van een soort is in feite het resultaat van een proces van succes en falen (inclusief het wellicht herhaalde keren plaatselijk uitsterven, gevolgd door al dan niet succesvolle (her)kolonisaties) van tal van populaties in een groot gebied, over een zeer lange tijd. Op kortere tijdschaal hebben relatief kleine veranderingen in het klimaat, zoals warme en koude decennia, hieraan bijgedragen, terwijl op langere tijdschaal de IJstijden zeer bepalend zijn geweest voor de verspreiding. Het kan zijn dat een soort lange tijd in staat is geweest zich uit te breiden, maar dat dit tijdelijk niet gelukt is door barrières, zoals bergen of grote wateroppervlakten. Als een dergelijke hobbel door een soort genomen is, kan deze zich soms plotseling in zeer korte tijd over grote afstanden verder verbreiden (ZIE HENGEVELD 1989). Waarschijnlijk is iets dergelijks gebeurd met de hierboven genoemde recente immigranten.

Zeer illustratief zijn de voorbeelden van Europese soorten die zich door toedoen van de mens in Noord-Amerika heb-

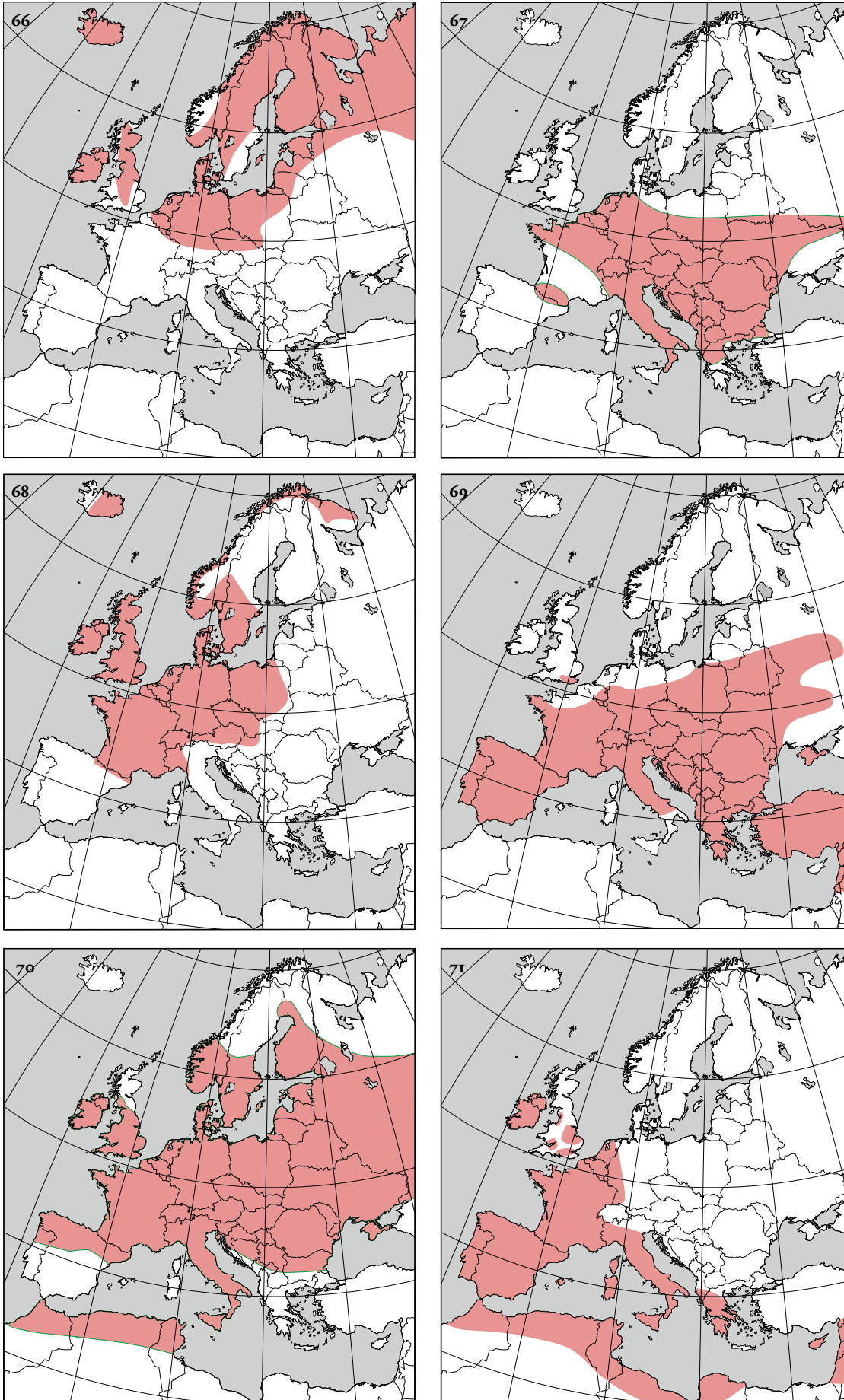
ben kunnen vestigen en verspreiden. Interessant is vooral het werk van Lindroth (1963) over de loopkeverfauna van New Foundland, waar onder andere de volgende Europese soorten voorkomen: *Agonum muelleri*, *Amara bifrons*, *Amara familiaris*, *Amara fulva*, *Bembidion bruxellense*, *Bembidion lampros*, *Bembidion tetracolum*, *Carabus granulatus*, *Carabus nemoralis*, *Clivina fossor*, *Harpalus affinis*, *Notiophilus biguttatus*, *Pterostichus melanarius* en *Pseudoophonus rufipes*. In een waar detectiewerk liet Lindroth zien hoe ongeveer 20 soorten met de ballast (bestaand uit zand, aarde en stenen) van zeilschepen, voornamelijk vanuit Zuid-Engeland, naar New Foundland zijn geëxporteerd. Aldaar hebben de meeste soorten zich via de spoorweg die de natuurgebieden op het eiland doorsnijdt, over grote delen van het gebied kunnen verspreiden. Vanuit New Foundland vestigden enkele soorten zich later op het vasteland van Noord-Amerika, maar andere werden eveneens met zeilschepen daar direct naar toe gebracht. Spence (1990) onderzocht het Engelse gebied waar de ballast vandaan kwam, en concludeerde dat in totaal ongeveer 90 soorten waarschijnlijk makkelijk meegenomen zijn met de ballast. Ruim de helft van deze soorten, bijna alle eurytope soorten, heeft zich blijvend kunnen vestigen in New Foundland of op het vasteland van Canada, merendeels in cultuurgebieden.

**Areaalkarakteristiek**

Ook voor Nederland is het interessant om na te gaan waar onze soorten oorspronkelijk vandaan kwamen en of er een verklaring kan worden gevonden voor het voorkomen in onze streken. De herkomst van de Nederlandse fauna kan grofweg worden afgeleid uit de Europese verspreidingskaartjes. Afhankelijk van het zwaartepunt van de verspreidingen kunnen we een aantal hoofdtypen onderscheiden. De groepsaanduiding die bij de soortbesprekingen is vermeld onder het hoofdje 'areaalkarakteristiek', en gebaseerd is op Hengeveld en Hogeweg (1979), wordt hier met voorbeelden uitgelegd (fig. 66-75). Deze auteurs toonden op grond van het materiaal van de eerste loopkeveratlas (TURIN ET AL 1977) en deze karakteristieken aan dat er een verband bestaat tussen het verspreidingsbeeld binnen Nederland en het Europese verspreidingsbeeld.

*Rand- en centrumsoorten*

Soorten zullen over het algemeen in het centrum van hun areaal vaker omstandigheden aantreffen die gunstig zijn om populaties in stand te houden dan aan de rand van het areaal, mits deze rand tenminste niet door een barrière begrensd wordt. Omdat de soorten in het centrum vaker hun oecologische wensen gerealiseerd zien, zullen ze daar beter en sneller op veranderingen kunnen reageren. Het is dan ook niet verwonderlijk dat een soort zich in het optimale deel van zijn areaal eurytooper gedraagt en een grotere oecologische amplitude heeft dan aan de rand, hoewel dit van soort tot soort sterk kan verschillen (HENGEVELD 1989, 1990). Sommige soorten zijn verspreid over een zeer groot gebied (bijv. de Palearctis) en in een groot deel van hun verspreidingsgebied zeer eurytoop. Het andere uiterste wordt gevormd door soorten die, zoals in Zuid-Europese bergen, slechts zeer kleine arealen hebben, van soms maar enkele tientallen vierkante kilometers en daarbinnen overal zeer stenotoop zijn. Net zoals er een positief verband is tussen de



Figuur 66-71

Areaalkarakteristieken van loopkevers met voorbeelden, vervolgd in fig. 72-75.

66, type 1

Soorten met een noordelijke verspreiding. Tot deze groep behoren slechts twee soorten: *Miscodera arctica* en *Trichocellus cognatus* (op kaart). Beide zijn randareaal-soorten en komen bij ons voor op heiden en in vegetaties met buntgras.

67, type 2

Soorten van Midden-Europa. In totaal zijn dit 50 soorten, waarvan 43 min of meer randareaal-soorten zijn. Kaart van *Carabus auronitens*.

68, type 3

Soorten van Midden- en Noord-Europa. Dit is de grootste groep, met 82 soorten. Maar liefst 61 soorten van deze groep zitten in Nederland in het centrum van hun Europese verspreiding. Kaart van *Carabus problematicus*.

69, type 4

Soorten van Midden- en Zuid-Europa. Tot deze groep behoren 43 soorten, waarvan 32 randareaal-soorten. Kaart van *Callistinus lunatus*.

70, type 5

Soorten die in heel Europa voorkomen, van het hoogste noorden tot het Middellandse-Zeegebied. 33 soorten, waarvan 26 centrumareaal-soorten. Kaart van *Pterostichus vernalis*.

71, type 6

Soorten met een Atlantisch-Mediterrane verspreiding. Tot deze groep behoren 22 soorten, waarvan 20 randareaal-soorten. Kaart van *Agonum nigrum*.

**Figuur 72-75**

Areaalkarakteristieken, vervolg.

**72, type 7**

Soorten met een Noordoost-Europese verspreiding. 19 soorten, waarvan 17 randareaalsoorten. Kaart van *Agonum dolens*.

**73, type 8**

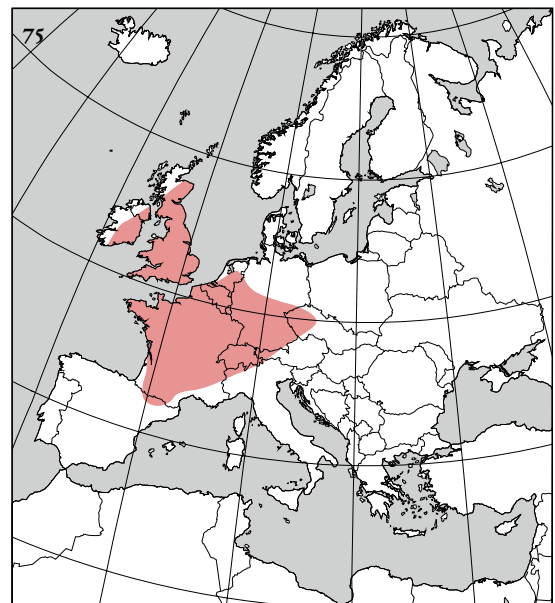
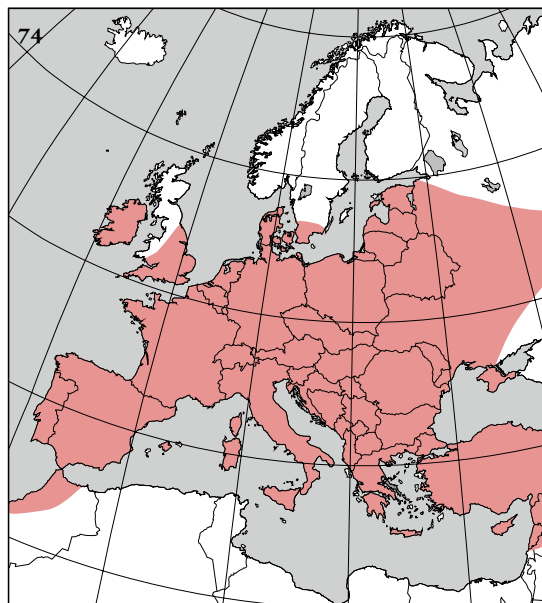
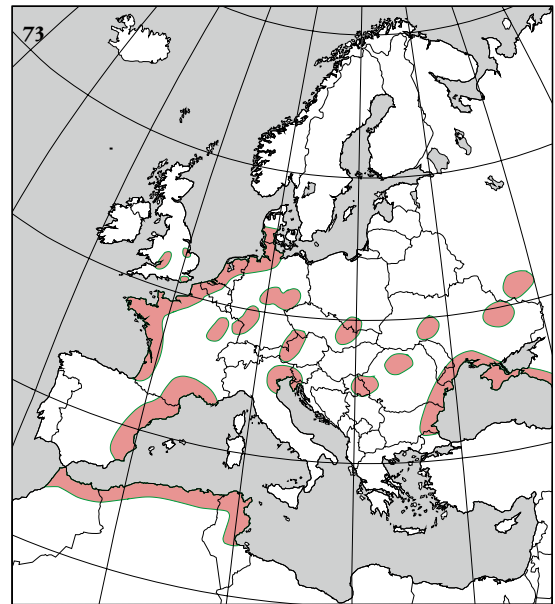
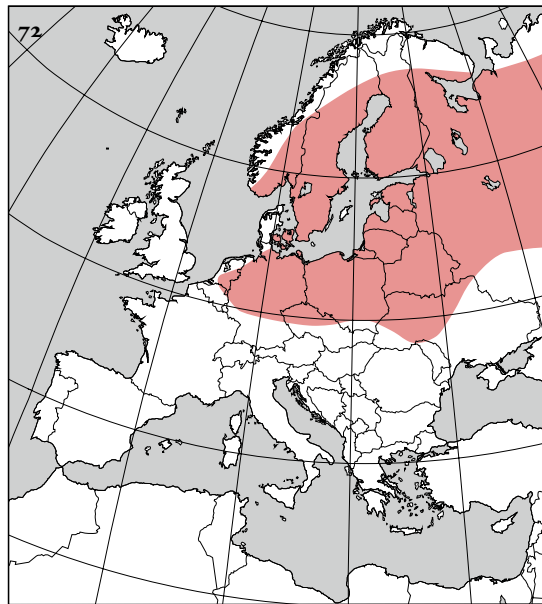
Soorten met in Europa overwegend een kustverspreiding. Hiertoe behoren 27 soorten, waarvan er 23 randareaalsoorten zijn. In verreweg de meeste gevallen betreft het hier zuidelijke en Mediterrane soorten, die in Nederland hun noordgrens bereiken. Kaart van *Dicheirotichus gustavii*.

**74, type 9**

In hoofdzaak Europese soorten, die niet in het Noorden voorkomen. Het zwaartepunt van deze soorten ligt over het algemeen in Midden-Europa. In deze groep zitten 73 soorten, waarvan 2 echte randareaalsoorten en 5 echte centrumsoorten. De meeste in deze groep, namelijk 51, zijn subcentrumsoorten. Kaart van *Chlaenius vestitus*.

**75, type o**

Tot deze groep behoren de echte Atlantische soorten. Deze zijn min of meer beperkt tot West-Europa. In totaal 14 soorten, waarvan 9 zogenaamde randareaalsoorten (verklaring zie de lijst met soorteigenschappen op cd-rom). Vaak zijn dit soorten met een relatief klein verspreidingsgebied. Kaart van *Carabus monilis*.



mate van eurytopie en het verbreidingsvermogen, is er een relatie tussen verbreidingsvermogen, eurytopie en areaal. De soorten die werden aangetroffen in de jonge IJsselmeerpolders – dus de goede verbreiders – bleken soorten te zijn met een zeer groot verspreidingsgebied. Over het algemeen bevindt juist bij deze soorten Nederland zich niet aan de rand van het areaal (fig. 65). Volgens Den Boer (1977) hoeft het uitsterven aan de rand van het areaal niet frequenter voor te komen dan in het centrum. Niettemin zijn 26 van de 30 soorten die in Nederland zijn uitgestorven of tenminste gedurende langere tijd niet zijn waargenomen (sub)rand-areaalsoorten en slechts één soort, *Sphodrus leucophthalmus* kan subcentraal genoemd worden (ZIE OOK DESENDER & TURIN 1989, TURIN 1990). Al deze soorten komen in het centrum van hun verspreidingsgebied nog steeds voor en niet zelden zeer talrijk, zoals bijvoorbeeld *Carabus convexus* en *Brachinus explodens*.

Soorten die zich hier aan de rand van hun areaal bevinden kunnen zich handhaven op die plaatsen waar het milieu nog enigszins aan hun noden tegemoetkomt. Soorten uit

arctische streken kunnen buiten hun gebied vaak lokaal op plaatsen met een koel microklimaat aangetroffen worden. Als de noordelijke verspreiding van deze soorten min of meer aansluit bij de verspreiding in de bergen van Midden- en Zuid-Europa, noemen we deze soorten boreomontaan. In ons land zijn dit: *Agonum ericeti*, *Amara cursitans*, *Amara montivaga*, *Bembidion bipunctatum*, *Bembidion prasinum*, *Calathus micropterus*, *Cymindis humeralis*, *Dromius fenestratus*, *Notiophilus aquaticus*, *Tachyta nana* en waarschijnlijk ook *Harpalus laevipes* en *Trechus obtusus*.

Een speciale plaats nemen de zogenaamde boreoalpiene soorten in, zoals *Amara quenseli*, *Cymindis vaporariorum* en *Miscodera arctica*. Deze soorten hebben zich als ijsstijdrelicten in de bergachtige streken van Europa kunnen handhaven (SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1930, HOLDHAUS & LINDROTH 1939). Vaak komen de Midden- en Zuid-Europese populaties op grote hoogte voor en zijn geografisch sterk gescheiden van de noordelijke laaglandpopulaties. Deze noordelijke populaties komen dan vaak aaneengesloten over een zeer groot gebied, van Noord-Europa via Siberië tot Alaska en Canada voor

(een zgn. circumpolaire verspreiding). De noordelijke en alpiene deelpopulaties van boreoalpiene soorten zoals *Miscodera arctica* worden vaak als verschillende ondersoorten onderscheiden.

Soorten die bij ons bekend staan als warmteminnend, zoals *Amara nitida*, *Brachinus crepitans*, *Harpalus dimidiatus* en diverse *Ophonus*-soorten, zijn voor een groot deel van zuidelijke oorsprong. We moeten ons voorstellen dat ongeveer 6.000 jaar geleden, na de laatste ijstijd, deze soorten langs de rivierdalen via het cultuurland van de vroege boeren naar het noorden zijn gekomen (TURIN 1983A). Deze warmteminnende (thermofiele) soorten vinden we ook het meest op de weinig bemeste akkers en graslanden op kalkrijke bodem. Het meest karakteristiek voor onze streken zijn enkele Atlantische soorten, zoals de soorten van heidegebieden en een aantal waarvan de verspreiding min of meer tot Europa beperkt is.

In de onderstaande beschrijvingen van de voornaamste biotopen in Nederland, wordt gerefereerd aan het verspreidingsgebied van de soorten en aan de oecologische amplitude. De areaaltypen, die ook onder de soortbesprekingen vermeld zijn, zijn geïllustreerd en verklaard in figuur 66-75 en 145 (blz. 119). Bij de beschrijvingen van oecologische hoofdgroepen hierna, rekenen we de areaaltypen 1 en 7 tot de noordelijke en noordoostelijke; 3 en 0 tot de boreaal-atlantische; 5 en 9 tot de (Midden-)Europese-Palearctische; 2 en 4 tot de Midden-Europese en Mediterrane en 6 en 8 tot de zuidelijke en zuidwestelijke areaaltypen (vergelijk tabel 7).

#### Geografische variatie

Naast de mate waarin eurytopie, stenotopie of het verspreidingsvermogen (zie bijv. fig. 48, 49) over het areaal van een soort kunnen verschillen, blijken er in bepaalde delen van een soortareaal soms bepaalde, bijvoorbeeld afwijkend gekleurde, vormen te kunnen optreden. Bij *Carabus nitens* schijnt de zwarte vorm in noordelijke streken frequenter op te treden dan in onze streken (LINDROTH 1985). De meestal zwartpotige *Pterostichus madidus* heeft in bepaalde delen van zijn areaal een vorm met rode poten (ab. *concinus*). Uit de verdeling van de verhouding rode/zwarte poten op de Britse Eilanden, kon geconcludeerd worden dat de rode vorm voorkomt bij een klimaat met grotere invloed van de zee (TERRELL-NIELD 1990). Verondersteld werd dat veranderingen in de frequentie waarin deze vorm voorkomt mogelijk gerelateerd kunnen worden aan het broeikaseffect ('global warming'). Andere soorten die ook in bepaalde delen van het verspreidingsgebied roodpotige vormen kennen zijn *Carabus auronitens*, *C. cancellatus*, *C. granulatus* (var. *rufofemoratus*) (ZIE BANGSHOLT 1983), *C. monilis* en *Anisodactylus binotatus* (var. *spurcaticornis*). Het is echter nog niet onderzocht of deze vormen op dezelfde wijze kunnen worden verklaard als bij *Pterostichus madidus*.

#### Verspreidingspatronen

Wanneer we de verspreidingskaarten bekijken kunnen we de meeste soorten grofweg indelen in enkele verspreidingspatronen binnen Nederland. Hieronder worden die patronen kort beschreven en de soorten genoemd die duidelijk tot een bepaald type behoren. Deze groepen zijn alleen on-

derscheiden op grond van de Nederlandse verspreidingsbeelden. De soorten die nog niet aan één van deze groepen zijn toegedeeld, zijn vaak soorten van natte of vochtige plaatsen, zoals oevers van poelen of moerassen. Ze zijn vaak zeer diffuus over Nederland verspreid, zonder een duidelijke voorkeur voor de hoge of lage delen van het land of een bepaalde bodemsoort. Verderop in dit hoofdstuk zullen we de soorten trachten te rubriceren naar herkomst en binding aan bepaalde terreintypen.

Voorbeelden van de invloed van een geografisch component op de verdeling van biologische of oecologische eigenschappen van soorten binnen Nederland worden gegeven onder de bespreking van de loopkevers van bosgebieden (blz. 91).

#### Groep 1 Verspreiding hoofdzakelijk langs de kust (fig. 76)

Dit verspreidingstype komt zowel voor bij de op zandgrond levende duinsoorten als de soorten van kwelders en schorren op zeeklei. Een gedetailleerdere oecologische indeling wordt hierna gegeven op blz. 80.

*Cicindela maritima*, *Cicindela trisignata*, *Dyschirius chalcus*, *Dyschirius impunctipennis*, *Dyschirius nitidus*, *Dyschirius obscurus*, *Dyschirius salinus*, *Tachys scutellaris*, *Bembidion ephippium*, *Bembidion iricolor*, *Bembidion laterale*, *Bembidion maritimum*, *Bembidion normannum*, *Bembidion pallidipenne*, *Bembidion tenellum*, *Pogonus chalcus*, *Pogonus littoralis*, *Pogonus luridipennis*, *Pterostichus longicollis*, *Calathus mollis*, *Amara convexiuscula*, *Anisodactylus poeciloides*, *Bradycellus distinctus*, *Dicheirotichus gustavii*, *Dicheirotichus obsoletus*, *Acupalpus elegans*, *Ophonus cordatus*, *Harpalus melancholicus*, *Harpalus pumilus*, *Harpalus xanthopus*, *Philorhizus notatus*.

#### Groep 2 Verspreiding in laagveen- en zeekleigebieden (fig. 77)

Soorten met dit verspreidingspatroon komen vooral in het westen van Nederland voor. Een aantal soorten komt echter ook voor in de uiterwaarden langs de grote rivieren. Enkele soorten, zoals *Bembidion aeneum*, *B. fumigatum* en *B. minimum*, zijn ook zeer goed in het kustgebied vertegenwoordigd.

*Leistus fulvibarbis*, *Bembidion aeneum*, *Bembidion assimile*, *Bembidion bipunctatum*, *Bembidion fumigatum*, *Bembidion guttula*, *Bembidion lunatum*, *Bembidion lunulatum*, *Bembidion minimum*, *Bembidion varium*, *Blemus discus*, *Pterostichus anthracinus*, *Pterostichus macer*, *Paranchus albus*, *Agonum thoreyi*, *Acupalpus exiguus*, *Acupalpus meridianus*, *Badister bullatus*, *Badister lacertosus*, *Chlaenius vestitus*, *Odacantha melanura*, *Demetrias imperialis*, *Paradromius longiceps*.

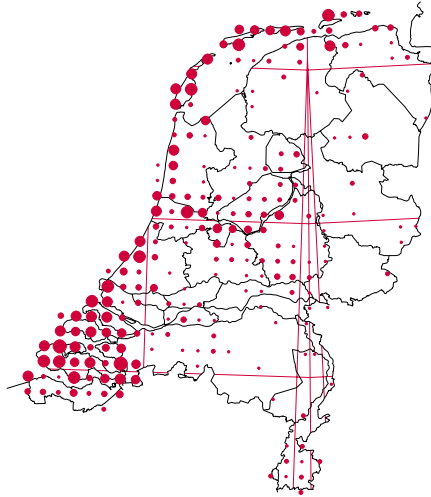
#### Groep 3 Verspreiding in het rivierengebied (fig. 78)

Een verspreiding langs de grote rivieren wordt ook wel fluviatile verspreiding genoemd. Een aanzienlijk deel van deze soorten komt ook in Zuid-Limburg voor, hetzij als bewoners van de oevers van snelstromende kleine rivieren, hetzij als bewoners van warme en droge plekken op kalkgraslanden. De warmteminnende soorten zijn in het rivierengebied voornamelijk te vinden op de zuidhellingen van dijken (ZIE HEIJERMAN 1988).

*Carabus coriaceus*, *Carabus auratus*, *Carabus monilis*, *Dyschirius angustus*, *Dyschirius luedersi*, *Tachys bistriatus*, *Tachys bisulcatus*, *Tachys micros*, *Tachys parvulus*, *Bembidion argenteolum*,

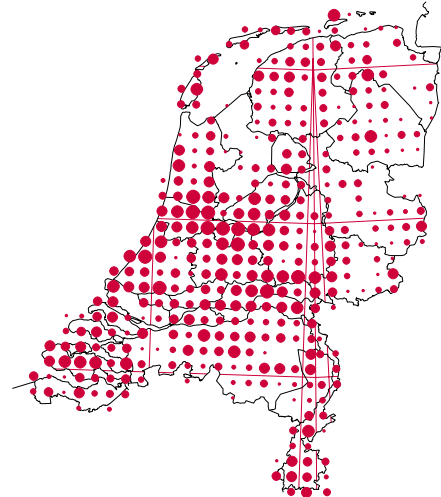
**Figuur 76-85**  
Nederlandse verspreidingspatronen. De kaarten geven de gezamenlijke verspreiding van de soorten die in de tekst per groep genoemd worden. De stippen geven het aantal soorten per hok: hoe groter de stip, hoe meer soorten.

76



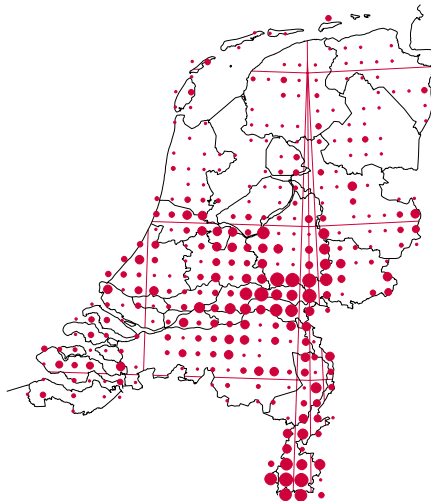
**Figuur 76**  
Groep 1: verspreiding langs de kust.

77



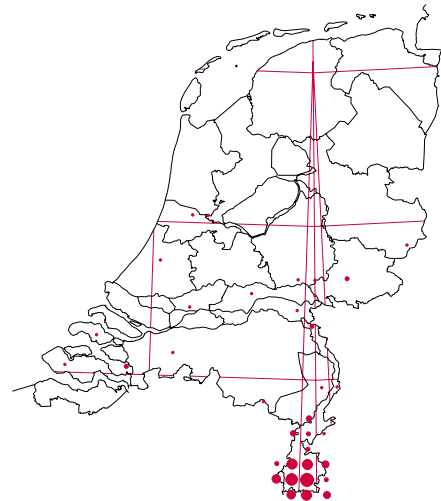
**Figuur 77**  
Groep 2: verspreiding in laagveen- en zeekleigebieden.

78



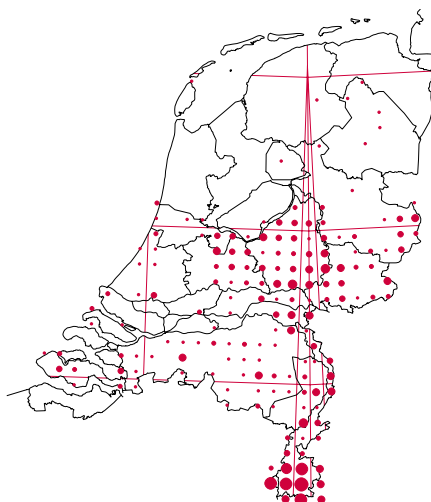
**Figuur 78**  
Groep 3: verspreiding in het rivierengebied.

79



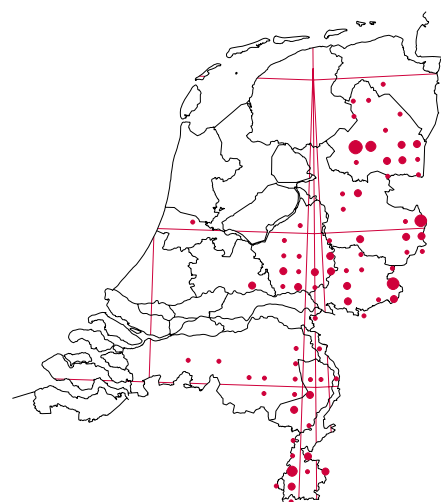
**Figuur 79**  
Groep 4: verspreiding in Zuid-Limburg.

80



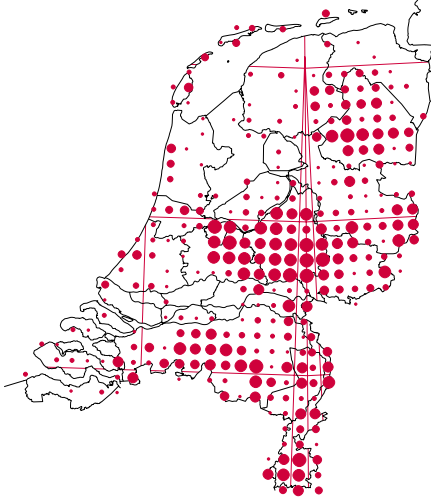
**Figuur 80**  
Groep 5: verspreiding in Zuid- of Zuidoost-Nederland.

81



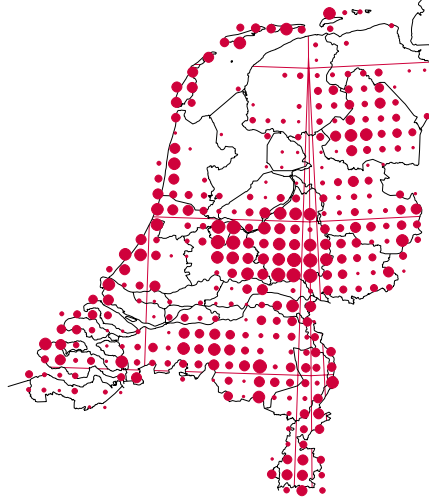
**Figuur 81**  
Groep 6: verspreiding in Oost-Nederland.

82



Figuur 82  
Groep 7: verspreiding op de hogere gronden.

83



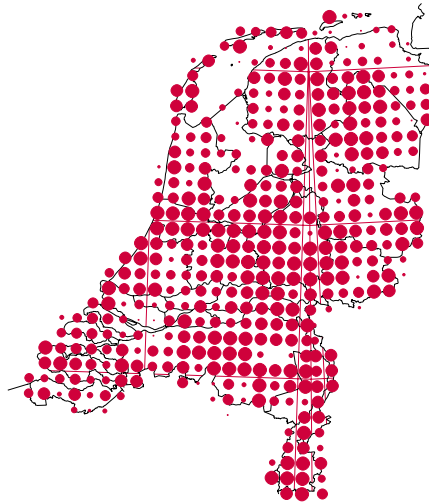
Figuur 83  
Groep 8: verspreiding op de zandgronden.

84



Figuur 84  
Groep 9: verspreiding in bosgebieden.

85



Figuur 85  
Groep 10: verspreiding in heel Nederland.

*Bembidion atrocoeruleum*, *Bembidion biguttatum*, *Bembidion decorum*, *Bembidion dentellum*, *Bembidion fasciolatum*, *Bembidion fluviatile*, *Bembidion gilvipes*, *Bembidion harpaloides*, *Bembidion modestum*, *Bembidion octomaculatum*, *Bembidion punctulatum*, *Bembidion quadripustulatum*, *Bembidion semipunctatum*, *Bembidion striatum*, *Bembidion testaceum*, *Bembidion tibiale*, *Bembidion velox*, *Patrobus atrorufus*, *Pterostichus gracilis*, *Platynus livens*, *Agonum dolens*, *Agonum micans*, *Amara montivaga*, *Amara nitida*, *Amara strenua*, *Ophonus puncticeps*, *Badister collaris*, *Badister unipustulatus*, *Philorhizus sigma*.

Groep 4 Verspreiding alleen in Zuid-Limburg (fig. 79)  
De soorten die alleen in Zuid-Limburg voorkomen, komen voornamelijk voor op de kalkgraslanden (blz. 95) en in de hellingbossen (blz. 91). Sommige van deze soorten zijn al geruime tijd niet meer in ons land waargenomen. *Carabus convexus*, *Dyschirius laeviusculus*, *Tachys quadrisignatus*, *Bembidion monticola*, *Bembidion prasinum*, *Bembidion stomoides*, *Perileptus areolatus*, *Pterostichus cristatus*,

*Pterostichus ovoideus*, *Poecilus punctulatus*, *Abax ovalis*, *Molops piceus*, *Harpalus atratus*, *Ophonus melletii*, *Ophonus signaticornis*, *Trichotichnus laevicollis*, *T. nitens*, *Callistus lunatus*, *Lionychus quadrillum*, *Brachinus crepitans*, *B. explosus*.

Groep 5 Verspreiding in Zuid- of Zuidoost-Nederland (fig. 80)  
Soorten met deze verspreiding komen vooral ten zuiden en oosten van de grote rivieren voor. Vaak is het voorkomen in Zuid-Limburg gecombineerd met vondsten in Zeeland, Brabant en/of Twente of de Achterhoek.

*Notiophilus quadripunctatus*, *Bembidion elongatum*, *Bembidion litorale*, *Bembidion milleri*, *Bembidion deletum*, *Bembidion stephensii*, *Abax carinatus*, *Abax parallelus*, *Agonum nigrum*, *Agonum viridicupreum*, *Zabrus tenebrioides*, *Harpalus autumnalis*, *Harpalus dimidiatus*, *Harpalus froelichii*, *Pseudoophonus griseus*, *Ophonus azureus*, *Ophonus ardosiacus*, *Ophonus puncticollis*, *Ophonus rupicola*, *Parophonus maculicornis*, *Licinus depressus*, *Cymindis axillaris*, *Cymindis humeralis*, *Lebia cruxminor*, *Dromius fenestratus*.

**Groep 6 Verspreiding in Oost-Nederland (fig. 81)**

Soorten met deze verspreiding hebben hun zwaartepunt voornamelijk in Drenthe, Twente en/of de Achterhoek. Enkele soorten worden ook in Zuid-Limburg aangetroffen. In feite is dit een subgroep van de soorten van de hogere gronden (zie groep 7).

*Carabus auronitens*, *Elaphrus aureus*, *Elaphrus ullrichi*, *Miscodera arctica*, *Dyschirius neresheimeri*, *Agonum ericeti*, *Limodromus krynickii*, *Amara ingenua*, *Amara kulti*, *Anisodactylus nemorivagus*, *Dromius schneideri*.

**Groep 7 Verspreiding op de hogere gronden (fig. 82)**

Hier toe behoren de soorten die een grote verspreiding in de hogere delen van Nederland hebben. Veel van deze soorten komen voor in de heidegebieden van Brabant, de Veluwe, Het Gooi, Twente, de Achterhoek en Drenthe. Daarnaast kunnen ze ook voorkomen in Limburg, maar slechts sporadisch in het duingebied. De meer soorten van zandgronden die ook verspreid zijn in de duinen, zijn ondergebracht in groep 8, de soorten van de hogere gronden die voornamelijk in de bosgebieden worden aangetroffen in groep 9.

*Cicindela campestris*, *Carabus cancellatus*, *Carabus nitens*, *Carabus arvensis*, *Cychrus caraboides*, *Leistus spinibarbis*, *Bembidion doris*, *Bembidion humerale*, *Bembidion nigricorne*, *Pterostichus quadrifoveolatus*, *Poecilus lepidus*, *Pterostichus madidus*, *Calathus micropterus*, *Olisthopus rotundatus*, *Agonum sexpunctatum*, *Agonum versutum*, *Amara consularis*, *Amara equestris*, *Amara praetermissa*, *Amara quenseli*, *Bradycellus ruficollis*, *Trichocellus cognatus*, *Harpalus distinguendus*, *Harpalus solitarius*, *Ophonus nitidulus*.

**Groep 8 Verspreiding op de zandgronden (fig. 83)**

In deze groep vinden we soorten die zowel op de hogere gronden voorkomen als in de duinen in het kustgebied.

*Cicindela hybrida*, *Cicindela sylvatica*, *Carabus problematicus*, *Nebria salina*, *Notiophilus germinyi*, *Broscus cephalotes*, *Calathus ambiguus*, *Calathus erratus*, *Amara fulva*, *Amara infima*, *Amara tibialis*, *Harpalus anxius*, *Harpalus flavescens*, *Harpalus latus*, *Harpalus neglectus*, *Harpalus picipennis*, *Har-*

*palus rufipalpis*, *Harpalus serripes*, *Harpalus servus*, *Harpalus smaragdinus*, *Masoreus wetterhallii*, *Cymindis macularis*, *Cymindis vaporariorum*, *Demetrias monostigma*, *Dromius angustus*, *Paradromius linearis*, *Dromius spilotus*, *Syntomus foveatus*, *Syntomus truncatellus*.

**Groep 9 Verspreiding in bosgebieden (fig. 84)**

De soorten die hiertoe behoren vormen eigenlijk een subgroep binnen groep 7. In deze groep kunnen de meer eurytope bossoorten gevonden worden die niet tot de groepen 4, 5 of 6 beperkt zijn. Voor een gedetailleerd overzicht van de fauna van bossen, zie blz. 91.

*Calosoma inquisitor*, *Carabus violaceus*, *Carabus intricatus*, *Carabus glabratus*, *Leistus rufomarginatus*, *Notiophilus rufipes*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *Abax parallelepipedus*, *Calathus rotundicollis*, *Limodromus assimilis*, *Amara brunnea*, *Bradycellus sharpii*, *Harpalus laevipes*, *Dromius agilis*.

**Groep 10 Verspreiding in heel Nederland (fig. 85)**

De soorten met dit verspreidingspatroon hebben binnen Nederland geen herkenbaar patroon. Het zijn veelal eurytope soorten die vaak een belangrijk aandeel hebben in de fauna van ruderales en agrarische terreinen (vergelijk blz. 103). Maar ook vinden we in deze groep enkele eurytope bos- en oeversoorten.

*Carabus granulatus*, *Carabus nemoralis*, *Leistus terminatus*, *Nebria brevicollis*, *Notiophilus biguttatus*, *Notiophilus palustris*, *Elaphrus cupreus*, *Elaphrus riparius*, *Loricera pilicornis*, *Clivina fossor*, *Dyschirius thoracicus*, *Dyschirius globosus*, *Bembidion bruxellense*, *Bembidion femoratum*, *Bembidion tetragrammum*, *Bembidion lampros*, *Bembidion properans*, *Bembidion quadrimaculatum*, *Bembidion tetracolum*, *Asaphidion flavipes*, *Trechus obtusus*, *Trechus quadristriatus*, *Stomis pumicatus*, *Pterostichus diligens*, *Pterostichus melanarius*, *Pterostichus minor*, *Pterostichus niger*, *Pterostichus nigrital/rhaeticus*, *Pterostichus strenuus*, *Pterostichus vernalis*, *Poecilus versicolor*, *Calathus fuscipes*, *Calathus melanocephalus/cinctus*, *Anchomenus dorsalis*, *Agonum fuliginosum*, *Agonum marginatum*, *Agonum afrum*, *Agonum muelleri*, *Oxypselaphus obscurus*, *Agon-*

Tabel 7

Aantal soorten van de oecologische soortgroepen (zie blz. 122) per areaaltype (Z1-Z8) en per eurytopieklasse (E0-3 enz.), met totalen. Soorten die niet konden worden ingedeeld, zijn niet meegeteld.

Biotoopvoorkeur	Oecologische groep	Areaaltype										Eurytopie				
		Z1	Z7	Z3	Z0	Z9	Z5	Z2	Z4	Z6	Z8	tot Z	E0-3	E4-7	E8-10	tot E
Heidesoorten	A1, AZ	2	3	14	1	6	1	1	1	0	1	30	11	11	2	24
Duinsoorten	B1, BZ, CZ	0	3	4	1	3	2	7	5	1	3	29	13	10	1	24
Zandsoorten	B2, C1	0	5	3	1	3	3	5	3	2	1	26	4	12	0	16
Thermofiele soorten	D1, DZ	0	0	7	2	7	2	6	7	4	0	35	32	2	0	34
Bossoorten	D2, D3	0	1	7	1	2	1	7	3	2	0	24	7	11	0	18
Vochtsoorten	E, F, G, EZ, FZ, GZ	0	0	11	3	10	4	2	2	1	1	34	8	18	3	29
Pioniersoorten	H1, H2, HZ	0	3	10	1	14	0	1	3	2	4	38	20	14	0	34
Oeverssoorten	H3, H4	0	1	3	0	2	4	0	0	0	11	21	6	10	0	16
Eurytope soorten	EU	0	0	16	1	16	16	1	1	1	0	52	0	4	48	52
niet in vangpot	Ro	0	4	6	3	10	2	23	20	10	7	85	89	0	0	89
<b>Totaal</b>		<b>2</b>	<b>15</b>	<b>76</b>	<b>11</b>	<b>63</b>	<b>31</b>	<b>27</b>	<b>24</b>	<b>14</b>	<b>20</b>	<b>283</b>	<b>190</b>	<b>92</b>	<b>54</b>	<b>336</b>



*num viduum*, *Amara aenea*, *Amara communis*, *Amara familiaris*, *Amara lunicollis*, *Amara plebeja*, *Amara similata*, *Amara spreta*, *Anisodactylus binotatus*, *Stenolophus mixtus*, *Stenolophus teutonius*, *Bradycellus harpalinus*, *Trichocellus placidus*, *Acupalpus parvulus*, *Acupalpus flavicollis*, *Harpalus affinis*, *Pseudoophonus rufipes*, *Harpalus tardus*, *Philorhizus melanocephalus*, *Dromius quadrimaculatus*.

Uit het bovenstaande overzicht kan geconcludeerd worden dat de gemiddelde ruimtelijke verzamelintensiteit klaarblijkelijk slechts in geringe mate de waargenomen verspreidingspatronen bepaalt (vergelijk het overzicht van het aantal soorten per UTM 10x10 km-hok, fig. 22).

#### TWINSpan en DECORANA

In dit hoofdstuk wordt veel gesproken over de bewerking van de vangpotgegevens van soorten en terreintypen, waarbij de termen TWINSpan en DECORANA soms gebruikt worden. Dit betreft statistische methoden, die met de computer worden toegepast (HILL 1979A, 1979B). Na de nodige correcties en transformaties (VOOR DETAILS ZIE TURIN ET AL. 1991), werd TWINSpan toegepast voor een eerste indeling. Deze methode scheidt de gegevens in eerste instantie in twee groepen van soorten (en monsters) die zoveel mogelijk van elkaar verschillen, maar die binnen de groep een zekere overeenkomst vertonen. Zo zal een gegevensset die bestaat uit een aantal monsters uit verschillende bostypen (naald-, gemengde en loofbossen enz.), en monsters uit uiteenlopende veldbiotopen (heiden, droge graslanden, akkers enz.), bij deze eerste splitsing zeer waarschijnlijk ook in twee overeenkomstige hoofdgroepen uiteen vallen, omdat de verschillen in soortensamenstelling tussen bossen en veldbiotopen groter zijn dan binnen deze groepen. Vervolgens draait TWINSpan een tweede ronde (herhaling) en 'kijkt' daarbij naar de verschillen binnen deze hoofdgroepen. Nu wordt het spannender omdat het heel goed kan zijn dat gemengde en loofbossen samen in een groep terecht komen, en de naaldbossen in de tweede. Vervolgens is het mogelijk dat bij de derde herhaling loof- en gemengde bossen worden gesplitst, maar de naaldbossen niet meer. Op deze wijze ontstaat een soort boomstructuur (dendrogram) waarin op elk herhalingsniveau de 'verwantschap' van de gegevens zichtbaar wordt gemaakt. TWINSpan gebruikt alleen gegevens over aan- of afwezigheid en telt de dichtheid van een soort niet mee. Dit kan gedeeltelijk worden ondervangen door het instellen van zogenoemde cutlevels, waarbij voor een bepaalde soort, de hogere dichtheden als een (of meer) kunstmatige extra soort(en) (pseudospecies) gaan meetellen. TWINSpan is geen echte clustermethode en de resultaten van de splitsingen worden dan ook liever 'eindgroepen' dan 'clusters'

genoemd. Bij het gebruik van een methode als TWINSpan moet men een beetje spelen met instellingen van de cutlevels en het aantal herhalingen om te zien of de verschillen in de dataset robuust genoeg zijn en of een verdere opsplitsing nog zinvol is. Bij sterk wisselende resultaten kan aan de eindgroepen geen grote waarde worden gehecht. Bij robuuste verschillen in de gegevens, zullen de resultaten bij het variëren van de cut-levels dan ook vrij stabiel blijven. Het blijft echter een heel karwei om de resultaten te interpreteren, ook al zijn bijvoorbeeld de terreinen voorzien van een beschrijving van vegetatiesamenstelling, bodemsoort en vochthuishouding.


Een bruikbare hulp bij interpretatie is daarom de ordi-natiemethode DECORANA, waarbij terreinen, of soorten, dan wel TWINSpan-eindgroepen op grond van hun overeenkomst gesitueerd worden op een aantal assen, waarvan de eerste het grootste deel van de variantie in de dataset verklaart en de tweede as het op een na grootste deel, enzovoort. Over het algemeen kan de lading op zo'n as met enige kennis herleid worden tot een (hypothetische) oecologische gradiënt; bijvoorbeeld op as 1: de gradiënt droog- nat, en op as 2: open-dicht (vegetatiestructuur). Hier is DECORANA zowel uitgevoerd met (a) alle ca 280 soorten, op basis van hun verdeling over de jaarseries, en (b) de ruim 1600 jaarseries, op grond van hun soortensamenstelling, als (c) met de 33 TWINSpan-eindgroepen (ZIE TURIN ET AL. 1991). De ordinaties die voortkwamen uit (a) zijn in dit boek per genus gepresenteerd om een indruk te geven van de oecologische geaardheid van, en variatie binnen het genus. De methoden (b) en (c) zijn gebruikt voor onderbouwing en interpretatie van de TWINSpan tweeweg tabel waarin zowel de soorten als de jaarseries waren gegroepeerd in eindgroepen; de resultaten van de TWINSpan-methode zijn vervolgens als afzonderlijke grafieken weergegeven bij de soortbesprekingen.

**Figuur 86**

Indeling van de zeven oecologische hoofdgroepen voor loopkeverbiotopen (Turin et al. 1991).



#### DE OECOLOGISCHE HOOFDGROEPEN

Aan de hand van een bewerking van het vangpotmateriaal konden de soorten ingedeeld worden naar hun oecologische voorkeuren (TURIN ET AL. 1991). Bij deze bewerking konden tevens 33 Nederlandse terreintypen gerangschikt worden naar overeenkomsten en verschillen in de soortensamenstelling. Deze zijn volgens het bijgaande schema (tabel 8) geïnclassificeerd in zeven oecologische hoofdgroepen. Deze indeling is afgeleid van de belangrijkste afsplitsingen die verkregen werden bij de gebruikte clustermethode (nl. TWINSPAN, zie tekstkader) (fig. 86). Vervolgens werden de soorten in oecologische groepen ingedeeld naar hun voorkomen in deze hoofdgroepen (een soort kan in meer dan één oecologische groep voorkomen), waarbij de zeer eurytope soorten (d.w.z. de soorten die in deze classificatie in praktisch alle hoofdgroepen voorkomen) uit de indeling gelicht werden en in een afzonderlijke groep werden ondergebracht (zie paragraaf: Agrarisch bewerkte gronden en eurytope soorten, blz. 103). De oecologische karakteristieken van de soorten worden niet hier behandeld, maar bij de soortbesprekingen (zie de toelichting op blz. 120 en onder). De overgebleven stenotopie soorten van elk van de zeven hoofdgroepen worden hieronder 'kenmerkende' soorten genoemd en de eurytope soorten die we in een bepaalde oecologische groep telkens weer (vaak in grote aantallen) tegenkomen, noemen we 'begeleidende soorten'. Deze begeleidende soorten zijn de soorten die in het vangpotmateriaal het vaakst samen zijn gevonden met de typische soorten uit een oecologische groep. Alleen soorten die in meer dan 50% van de jaarseries samen voorkomen met een kenmerkende soort van deze oecologische groep zijn begeleidende soorten genoemd. Een overzicht van de belangrijkste begeleiders voor elke groep wordt gegeven in tabel 9 (zie ook tabel 10, cd-rom ). De samenstelling van de loopkeverfauna per hoofdgroep wordt hieronder besproken, maar de bijbehorende tabellen met kenmerkende soorten en begeleidende soorten, zijn opgenomen op de cd-rom, waar dezelfde indeling wordt gevolgd als in onderstaande besprekingen.

De indeling in zeven oecologische hoofdgroepen en de rangschikking van de 33 terreintypen komen terug in de oecologische informatie en grafieken bij de soortbesprekingen. De hier besproken indeling van biotopen is gebaseerd op de overeenkomst van de soortensamenstelling in de 33 onderscheiden

terreintypen. Bij de soortbesprekingen is echter ook een karakteristiek opgenomen die iets zegt over de oecologische verwantschap van de soorten, gezien vanuit hun verdeling over de oecologische groepen (zie de toelichting op blz. 120). Dit mag enigszins verwarrend lijken, maar we moeten toch de biotoopenbenadering en de soortbenadering los van elkaar zien. Al wordt een biotoop of oecologische hoofdgroep gekenmerkt door een aantal typische soorten die vaak in een min of meer vaste combinatie voorkomen, dan wil dat nog niet zeggen dat deze soorten tot deze biotopen beperkt zijn. Zo komen in de meest extreme gevallen enkele zeer eurytope soorten in alle biotopen voor. De soortkarakteristieken zullen echter alleen onder de soortbesprekingen worden vermeld.

#### Indelingen in andere landen

Classificaties als de bovengenoemde zijn voor Engeland gemaakt door Luff et al. (1989, 1992) en McCracken (1994), ook gebaseerd op zeer uitgebreide datasets. Zij concentreerden zich respectievelijk op graslanden (inclusief heiden) en op veengebieden (ZIE OOK EYRE & LUFF 1990B). Hiervoor werd evenals voor de Nederlandse classificatie (TURIN ET AL. 1991) een reeks van multivariate statistische methoden gebruikt. Een belangrijk doel hierbij was ook een methode te ontwikkelen om nieuwe series te kunnen invoegen in het systeem en vervolgens een oecologische waardering voor de onderzochte plek te verkrijgen. Hoewel de benadering enigszins afweek van de hier gevolgde methode, vertoonden de resultaten grote overeenkomst met onze classificatie, ondanks het ontbreken van gegevens uit bossen in de Engelse dataset. Twee andere classificaties zijn uitgevoerd door Bonavita & Chemini (1996) en Dufrêne & Legendre (1997). De eerste betrof een gebied aan gene zijde van de Alpen, in Trento (Noord-Italië), waar 48 van de 57 in de vangpotten aangetroffen soorten ook tot onze fauna behoren. Voor deze soorten zijn de resultaten van de classificatie bij vergelijking, ondanks de grote afstand, nog zeer herkenbaar. De classificatie van Dufrêne & Legendre, betrof een Belgische dataset. Zij ontwikkelden een relatief eenvoudige en flexibele methode die, in tegenstelling tot de TWINSPAN-methode, het grote voordeel heeft, ongevoelig te zijn voor de relatieve abundanties van de andere soorten in de dataset. Deze methode staat toe om zeer gedetailleerd te classificeren, en evenals bij de methode van Luff et al. (1989, 1992), om nieuwe soorten en vangseries

**Tabel 8**  
**Indeling van de 33 terreintypen in 7 oecologische hoofdgroepen.**

<b>I</b>	<b>1</b>	Hoogvenen	16 series	9 plekken
	<b>2</b>	Heiden met pijpenstrootje ( <i>Molinia caerulea</i> )	28 series	9 plekken
	<b>3</b>	Vochtige heiden met dopheide ( <i>Erica tetralix</i> )	14 series	7 plekken
	<b>4</b>	Droge heiden met struikheide ( <i>Calluna vulgaris</i> )	101 series	27 plekken
	<b>5</b>	Droge heiden met grassen ( <i>Deschampsia flexuosa</i> )	119 series	26 plekken
<b>II</b>	<b>6</b>	Vegetaties met buntgras ( <i>Corynephorus canescens</i> )	65 series	24 plekken
	<b>7</b>	Zeeduinen, droog en open	53 series	20 plekken
	<b>8</b>	Duingraslanden	69 series	29 plekken
	<b>9</b>	Duinbossen	68 series	13 plekken
	<b>10</b>	Duinstruwelen, met duindoorn ( <i>Hippophae rhamnoides</i> ), kruipwilg ( <i>Salix repens</i> ) of liguster ( <i>Ligustrum vulgare</i> )	100 series	51 plekken
	<b>11</b>	Schrale graslanden op zand	23 series	14 plekken
<b>III</b>	<b>12</b>	Bemeste graslanden op zand	33 series	22 plekken
	<b>13</b>	Akkers op zand	17 series	17 plekken
	<b>14</b>	Braaklanden op zand	26 series	11 plekken
	<b>15</b>	Naaldbossen, jong, open (plantages)	15 series	12 plekken
<b>IV</b>	<b>16</b>	Naaldbossen, droog	65 series	64 plekken
	<b>17</b>	Naaldbossen, oud, vochtig	11 series	11 plekken
	<b>18</b>	Loofbos, eiken-berkenbossen	126 series	73 plekken
	<b>19</b>	Loofbos, eiken-beukenbossen	41 series	34 plekken
	<b>20</b>	Loofbos, eiken-haagbeukenbossen	17 series	17 plekken
<b>V</b>	<b>21</b>	Loofbos, vochtig, populier	19 series	13 plekken
	<b>22</b>	Loofbos, vochtig-nat, wilgen en/of elzen	42 series	40 plekken
	<b>23</b>	Struikvegetaties, vochtig, binnenland	44 series	22 plekken
	<b>24</b>	Tuinen, parken, ruderaal-vochtig	40 series	40 plekken
	<b>25</b>	Kalkgraslanden en dijkhellingen	54 series	54 plekken
<b>VI</b>	<b>26</b>	Kruidenrijke graslanden, onbemest	98 series	70 plekken
	<b>27</b>	Rietlanden, Lauwersmeerpolder	18 series	4 plekken
	<b>28</b>	Rietlanden, IJsselmeerpolders	52 series	22 plekken
	<b>29</b>	Akkers, IJsselmeerpolders	52 series	26 plekken
	<b>30</b>	Jonge, drooggevalen gronden, opgespoten land	35 series	15 plekken
<b>VII</b>	<b>31</b>	Zandbanken bij zout water, groene stranden	93 series	40 plekken
	<b>32</b>	Oevers, binnenland	22 series	6 plekken
	<b>33</b>	Kwelders, schorren	40 series	20 plekken

aan de classificatie toe te voegen. Ook hier komen de resultaten in sterke mate overeen met de in dit boek gepresenteerde indeling.

Bij een classificatie van graslanden over een groter gebied van Noordwest-Europa (EYRE & LUFF 1990A) bleek een geografische component in de gegevens (de arealen van de soorten dekken niet altijd het gehele onderzoeksgebied) een groot effect op de classificatie te hebben. Sommige clusters werden namelijk min of meer bepaald door de aan- of afwezigheid van één bepaalde soort in een deel van het gebied. Ook Eyre en Luff meldden in de discussie dat, naarmate het bestreken gebied groter is, de hoeveelheid informatie over habitat die uit een classificatie naar voren komt evenredig afneemt. De invloed van de geografische verspreiding van de soorten neemt in dit geval sterk toe, en het is daarom de

vraag bij welke afmeting van het onderzoeksgebied een classificatie nog zinvol is.

Wanneer we ons in Nederland zouden beperken tot een gebied waarin de data optimaal vergelijkbaar zijn, zoals Drenthe (met de grote gegevensset van het Biologisch Station te Wijster), zou dat onvermijdelijk leiden tot het ontbreken van belangrijke biotopen zoals duinen, schorren en kalkgraslanden. Bij een vergroting van het gebied tot heel Nederland gaat de geografische component onverbiddelijk een rol spelen. Illustratief zijn de soorten *Abax parallelus* en *Pterostichus madidus*, die binnen Nederland een beperkte verspreiding hebben, maar die in de cluster die de bossen groepeerde, even zwaar wegen als de soorten die in het gehele gebied voorkomen (zie ook blz. 74 en de bespreking van de bossen hieronder). Het mag duidelijk zijn dat hier is gekozen om een landsdekkende dataset te gebruiken.

**Tabel 9**  
**De talrijkste begeleidende soorten per oecologische hoofdgroep.**

NR	I Hoogvenen en heiden	II Duinen en stuifzanden	III Cultuurlanden op zand	IV Bossen
01	<i>Pterostichus diligens</i>	<i>Calathus melanoceph./cinc.</i>	<i>Calathus melanoceph./cinc.</i>	<i>Carabus nemoralis</i>
02	<i>Amara lunicollis</i>	<i>Syntomus foveatus</i>	<i>Calathus erratus</i>	<i>Nebria brevicollis</i>
03	<i>Poecilus versicolor</i>	<i>Calathus erratus</i>	<i>Calathus fuscipes</i>	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>
04	<i>Dyschirius globosus</i>	<i>Calathus fuscipes</i>	<i>Nebria brevicollis</i>	<i>Notiophilus biguttatus</i>
05	<i>Poecilus lepidus</i>	<i>Notiophilus germinyi</i>	<i>Notiophilus aquaticus</i>	<i>Carabus problematicus</i>
06	<i>Oxypselaphus obscurus</i>	<i>Amara curta</i>	<i>Amara aenea</i>	<i>Loricera pilicornis</i>
07	<i>Calathus melanoceph./cinc.</i>	<i>Calathus ambiguus</i>	<i>Pseudoophonus rufipes</i>	<i>Pterostichus niger</i>
08	<i>Pterostichus niger</i>	<i>Harpalus servus</i>	<i>Syntomus foveatus</i>	<i>Abax parallelepipedus</i>
09	<i>Bradycellus harpalinus</i>	<i>Syntomus truncatellus</i>	<i>Amara lunicollis</i>	<i>Calathus rotundicollis</i>
10	<i>Bradycellus ruficollis</i>	<i>Amara communis</i>	<i>Notiophilus biguttatus</i>	<i>Pterostichus niger</i>
11	<i>Calathus erratus</i>	<i>Amara convexior</i>	<i>Carabus problematicus</i>	<i>Notiophilus rufipes</i>
12	<i>Notiophilus aquaticus</i>	<i>Notiophilus aquaticus</i>	<i>Bradycellus harpalinus</i>	<i>Leistus rufomarginatus</i>
13	<i>Pterostichus nigrital/rhaetic</i>	<i>Amara lunicollis</i>	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	<i>Pterostichus melanarius</i>
14	<i>Harpalus latus</i>	<i>Poecilus lepidus</i>		<i>Pterostichus madidus</i>
15	<i>Loricera pilicornis</i>	<i>Brosicus cephalotes</i>		
NR	V Kalkgraslanden e.a.	VI Rietlanden e.a.	VII Oevers, kwelders	Eurytoop
01	<i>Pterostichus strenuus</i>	<i>Loricera pilicornis</i>	<i>Loricera pilicornis</i>	<i>Calathus melanoceph./cinc.</i>
02	<i>Pterostichus vernalis</i>	<i>Pterostichus niger</i>	<i>Bembidion minimum</i>	<i>Loricera pilicornis</i>
03	<i>Loricera pilicornis</i>	<i>Pterostichus strenuus</i>	<i>Dicheirotichus gustavii</i>	<i>Nebria brevicollis</i>
04	<i>Nebria brevicollis</i>	<i>Pterostichus vernalis</i>	<i>Pterostichus strenuus</i>	<i>Amara communis</i>
05	<i>Pterostichus melanarius</i>	<i>Amara communis</i>	<i>Amara convexiuscula</i>	<i>Pterostichus niger</i>
06	<i>Pterostichus nigrital/rhaetic.</i>	<i>Bembidion tetracolum</i>	<i>Calathus melanoceph./cinc.</i>	<i>Pterostichus strenuus</i>
07	<i>Amara communis</i>	<i>Pterostichus melanarius</i>	<i>Clivina fossor</i>	<i>Calathus erratus</i>
08	<i>Pterostichus niger</i>	<i>Anisodactylus binotatus</i>	<i>Dyschirius salinus</i>	<i>Pseudoophonus rufipes</i>
09	<i>Dyschirius globosus</i>	<i>Amara plebeja</i>	<i>Dyschirius thoracicus</i>	<i>Pterostichus melanarius</i>
10	<i>Calathus melanoceph./cinc.</i>	<i>Clivina fossor</i>	<i>Trechus quadristriatus</i>	<i>Poecilus versicolor</i>
11	<i>Clivina fossor</i>	<i>Pterostichus nigrital/rhaetic.</i>	<i>Bembidion properans</i>	<i>Amara lunicollis</i>
12	<i>Trechus quadristriatus</i>	<i>Trechus quadristriatus</i>	<i>Bembidion tetracolum</i>	<i>Calathus fuscus</i>
13	<i>Bembidion tetracolum</i>	<i>Blemus discus</i>	<i>Pogonus chalceus</i>	<i>Clivina fossor</i>
14	<i>Amara plebeja</i>	<i>Nebria brevicollis</i>	<i>Bembidion aeneum</i>	<i>Pterostichus vernalis</i>
15		<i>Anchomenus dorsalis</i>	<i>Pterostichus vernalis</i>	<i>Pterostichus diligens</i>
16		<i>Bembidion assimile</i>		<i>Pterostichus nigrital/rhaetic.</i>
17		<i>Dyschirius globosus</i>		

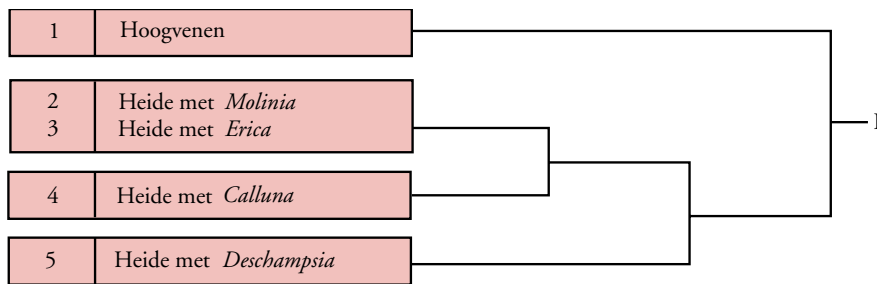
### Bespreking van de groepen

De oecologische hoofdgroepen worden hierna besproken. Telkens wordt de onderverdeling naar oecologische verwantschap binnen de groep gegeven in een vertakkings-schema (dendrogram) dat met TWINSPAN gemaakt werd (zie tekstkader TWINSPAN). Daarnaast wordt een kaart gegeven van de verspreiding van de kenmerkende soorten van de groep en een of meer foto's van kenmerkende biotopen. Bij de foto's worden de karakteristieke soorten van de be-

treffende biotoop gegeven, zo mogelijk van de lokatie van de foto. Indien van de plaats van de foto geen gegevens beschikbaar zijn, wordt ook de naam van de lokatie gegeven waarop de lijst betrekking heeft. Zowel kenmerkende soorten als de meer eurytope begeleiders zijn genoemd. Achter de naam van het terrein en het jaar van bemonstering, staat tussen haakjes het nummer van de vangserie in de loopkever-database (of handvangst), de naam van de betreffende onderzoeker en de aanduiding van het betreffende UTM-hok).

EC	Naam	heide	duin	zand	bos	vocht	riet	oever	N-gr
A1	<i>Pterostichus diligens</i>	1							1
EU	<i>Poecilus versicolor</i>	3							1
EU	<i>Oxypselaphus obscurus</i>	6							1
A1	<i>Bradycellus ruficollis</i>	10							1
A1	<i>Harpalus latus</i>	14							1
B1	<i>Notiophilus germinyi</i>		5						1
B1	<i>Amara curta</i>		6						1
B1	<i>Calathus ambiguus</i>		7						1
B1	<i>Harpalus servus</i>		8						1
EU	<i>Syntomus truncatellus</i>		9						1
EU	<i>Amara convexior</i>		11						1
A1	<i>Poecilus lepidus</i>	5	14						2
B2	<i>Broscus cephalotes</i>		15						1
EU	<i>Calathus erratus</i>	11	3	2					3
EU	<i>Calathus fuscipes</i>		4	3					2
EU	<i>Notiophilus aquaticus</i>	12	12	5					3
EU	<i>Amara aenea</i>			6					1
EU	<i>Pseudoophonus rufipes</i>			7					1
EU	<i>Syntomus foveatus</i>		2	8					2
EU	<i>Amara lunicollis</i>	2	13	9					3
EU	<i>Bradycellus harpalinus</i>	9		12					2
EU	<i>Carabus nemoralis</i>				1				1
D3	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>			13	3				2
EU	<i>Notiophilus biguttatus</i>			10	4				2
D3	<i>Carabus problematicus</i>			11	5				2
D3	<i>Abax parallelepipedus</i>				8				1
EU	<i>Calathus rotundicollis</i>				9				1
D3	<i>Notiophilus rufipes</i>				11				1
D3	<i>Leistus rufomarginatus</i>				12				1
D2	<i>Pterostichus madidus</i>				14				1
EU	<i>Pterostichus niger</i>	8			7	8	2		4
EU	<i>Amara communis</i>		10			7	5		3
EU	<i>Pterostichus melanarius</i>				13	5	7		3
H2	<i>Anisodactylus binotatus</i>						8		1
EU	<i>Amara plebeja</i>					14	9		2
EU	<i>Pterostichus nigrita</i>	13			10	6	11		4
H2	<i>Blemus discus</i>						13		1
EU	<i>Nebria brevicollis</i>			4	2	4	14		4
EU	<i>Anchomenus dorsalis</i>						15		1
H2	<i>Bembidion assimile</i>						16		1
EU	<i>Dyschirius globosus</i>	4				9	17		3
EU	<i>Loricera pilicornis</i>	15			6	3	1	1	5
H4	<i>Bembidion minimum</i>							2	1
H4	<i>Dicheirotichus gustavi</i>							3	1
EU	<i>Pterostichus strenuus</i>					1	3	4	3
H3	<i>Amara convexiuscula</i>							5	1
EU	<i>Calathus melanocephalus</i>	7	1	1		10		6	5
EU	<i>Clivina fossor</i>					11	10	7	3
H4	<i>Dyschirius salinus</i>							8	1
H4	<i>Dyschirius thoracicus</i>							9	1
EU	<i>Trechus quadristriatus</i>					12	12	10	3
EU	<i>Bembidion properans</i>							11	1
EU	<i>Bembidion tetracolum</i>					13	6	12	3
H4	<i>Pogonus chalceus</i>							13	1
H4	<i>Bembidion aeneum</i>							14	1
EU	<i>Pterostichus vernalis</i>					2	4	15	3

**Tabel 10**  
 Begeleidende soorten per oecologische hoofdgroep. Deze tabel geeft in grote lijnen hetzelfde weer als tabel 9. Nu zijn de soorten ingedeeld naar hun oecologische karakteristiek (kolom EC) volgens Turin et al. (1991); zie blz. 122. In de kolommen heide, duin enz., staat het rangnummer van de soort als begeleider binnen de betreffende hoofdgroep (zie tabel 9). In de kolom N-gr. staat het aantal hoofdgroepen waarin de soort als dominante begeleider wordt aangetroffen.

**Figuur 87**

Indeling van groep I: hoogvenen en heide.

**Figuur 88**

Verspreiding van de karakteristieke soorten voor heiden en hoogvenen. De stippen bij deze kaart en de volgende kaarten in dit hoofdstuk geven het aantal soorten per hok: hoe groter de stip, hoe meer soorten.

. Plaat 2:1,2

### Oecologische hoofdgroep I. Hoogvenen en heiden

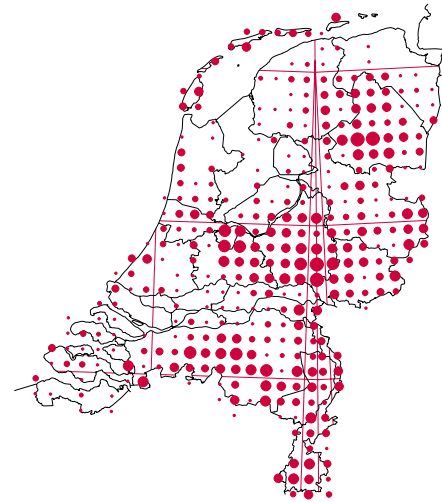
Waarschijnlijk is geen terreintype in Nederland zo versnipperd geraakt als de heide. Minder dan een eeuw geleden bestond een groot deel van ons land uit woeste gronden. Uit de kaarten in de historische atlas van Nederland (WOLTERS-NOORDHOFF ATLASPRODUKTIES 1990) kan men opmaken wat er in het Oost-Nederland aan heidegebied verloren is gegaan. Gelukkig zijn er nog enkele grote heidegebieden in Drenthe, de Veluwe en Noord-Brabant veiliggesteld. Dit betreft echter maar een fractie van het areaal in de vorige eeuw: van de toenmalige 600.000 ha is thans slechts ca. 40.000 ha over (minder dan 7%) (VERMEULEN 1993). Bovendien ontbreekt binnen een gebied vaak de nodige variatie aan heidetypen, zoals we die nu nog wel kunnen aantreffen binnen de laatste grote heidecomplexen van het Dwingelderveld en de Hoge Veluwe.

Met de hoogvenen is het door de intensieve exploitatie nog veel droeviger gesteld. Ze liggen vaak zeer geïsoleerd en zijn dan ook nog meestal zeer klein en weinig gevarieerd (fig. 89). Omdat heiden oorspronkelijk tot de meest kenmerkende halfnatuurlijke, atlantische landschappen behoorden, vormen ze één van de belangrijkste natuurtypen in ons land. We hebben mét de omringende landen waar dit landschapstype voorkomt, een grote verantwoordelijkheid voor de heide- en veengebieden en alles wat daar leeft.

Momenteel zijn heiden en hoogvenen meestal nogal geïsoleerde terreinen. Op blz. 53 is al op het belang van verbanden tussen dergelijke gebieden ingegaan. Uit het onderzoek van Vermeulen (1993) bleek het belang van het grote oppervlak aan schrale heidevegetaties in bermen van auto-snelwegen op de zandgronden. Op bladzijde 107 wordt ingegaan op de fluctuaties in het voorkomen van stenotope heidesoorten in Drenthe.

Vroeger waren de heiden in te delen in drie typen: de zeer natte hoogvenen met veenmos (*Sphagnum*) (fig. 89), vochtige heiden met dopheide (*Erica tetralix*) (fig. 90) en droge heiden met struikheide (*Calluna vulgaris*) (fig. 91). Tegenwoordig moeten we daar door de omvangrijke vergrassing twee typen aan toevoegen, die qua oppervlakte waarschijnlijk domineren, namelijk vochtige heide met pijpenstrootje (*Molinia caerulea*) en droge heide met bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) (fig. 92). Deze terreintypen, waarbij de grassen de oorspronkelijke vegetatie zijn gaan domineren, zijn in belangrijke mate het gevolg van luchtvervuiling en nutriëntrijke neerslag ('zure regen'). Het gevolg van deze vergrassing is dat het open mozaïekpatroon van de vegetatie, dat voor veel insectensoorten zo belangrijk is, verdwijnt en dat veelal dichte en ondoordringbare vegetaties ontstaan. Niettemin worden deze terreintypen op grond

88



van hun loopkeversamenstelling nog steeds bij de heiden ingedeeld.

Oecologische hoofdgroep I onderscheidt zich zeer duidelijk van de overige groepen door een vrij groot aantal kenmerkende soorten, met een vaste groep van eurytope begeleiders. De loopkeverfauna van heiden is het meest verwant aan die van de duinen en stuifzanden. Vegetaties met buntgras (*Corynephorus canescens*) zijn min of meer intermediair, maar worden toch bij de duinen ingedeeld.

Als gevolg van de sterke teruggang van heide door vergrassing en eutrofiëring, is de laatste jaren veel onderzoek gedaan naar het beheer van de heidefauna (O.A. GARDNER ET AL. 1997, MCFERRAN ET AL. 1994). Hieruit bleek dat plaggen, mits gefaseerd uitgevoerd, voor de entomofauna gunstiger is dan branden en ook een gunstige invloed heeft op de insecten van droge en schrale gronden (REINHOLD & VERMAAT 1989).

#### Hoogvenen

De loopkeverfauna van hoogvenen omvat naast een groep meer eurytope heidesoorten, een klein aantal typische hoogveenbewoners: *Agonum ericeti*, *A. gracile*, *A. munsteri*, *Anisodactylus nemorivagus*, *Blethisa multipunctata* en *Bembidion humerale*. *Carabus cancellatus* en *Carabus nitens* kunnen ook op vochtige heide en langs vennen voorkomen, terwijl *Pterostichus aterrimus* zowel langs eutrofe vennen en poelen in heidegebieden als in laagveenmoerassen kan worden aangetroffen. Op enkele hoogvenen in Drenthe en Noord-Brabant is *Agonum ericeti* nog vrij talrijk aan te treffen, maar de overige soorten zijn uitgesproken zeldzaam en *A. munsteri* is waarschijnlijk zelfs geheel verdwenen, al schijnt hij recent nog in Duitse hoogvenen te zijn waargenomen. De hoogveenfauna is overigens zeer verwant aan de heidefauna omdat in dit zeer natte terreintype de echte oeversoorten ontbreken, die zo kenmerkend zijn voor bijvoorbeeld rietland en moerassen (HOLMES ET AL. 1993, TURIN ET AL. 1991).

#### Heidegebieden

De loopkeverfauna van heidegebieden is in Nederland vrij goed onderzocht. Met name het onlangs opgeheven Biologisch Station te Wijster heeft gedurende tientallen jaren een groot aantal Drentse heiden met vangpotten bemonsterd. Een overzicht van de resultaten werd gepubliceerd door Den

**Figuur 89**

Het laatste Nederlandse levende hoogveen: het Meerstalblok (Zwartemeer, Drenthe) in 1959 (serie 0028, Den Boer, LD25). Karakteristieke soorten:

*Agonum ericeti*, *A. gracile*, *Anisodactylus nemorivagus*, *Bembidion doris*, *B. humerale*, *Blethisa multipunctata*, *Bradycellus caucasicus*, *Carabus arvensis*, *C. cancellatus*, *C. clatratus*, *C. nitens*, *C. violaceus purpurascens*, *Cychrus caraboides*, *Pterostichus rhaeticus*.

**Figuur 90**

Een heide met dopheide (*Erica tetralix*), Hoge Veluwe,

1980 (serie 4342, Alders, FT97). Karakteristieke soorten:

*Acupalpus dubius*, *Agonum ericeti*, *A. sexpunctatum*, *Amara lunicollis*, *Anisodactylus nemorivagus*, *Bembidion nigricorne*, *Bradycellus verbasci*, *Calathus micropterus*, *Carabus arvensis*, *C. cancellatus*, *C. nitens*, *Leistus ferrugineus*, *Notiophilus aquaticus*, *Olisthopus rotundatus*, *Oxypselaphus obscurus*, *Poecilus cupreus*, *P. lepidus*, *Pterostichus diligens*, *P. minor*, *P. rhaeticus*.

**Figuur 91**

Open hei met struikheide (*Calluna vulgaris*) en korstmossen in het Deelerwoud (Gelderland), 1977 (serie 4106, Alders, FT97). Karakteristieke soorten:

*Amara*, *A. consularis*, *A. curta*, *A. equestris*, *A. infima*, *B. nigricorne*, *Bradycellus caucasicus*, *B. ruficollis*, *Calathus ambiguus*, *C. erratus*, *Carabus arvensis*, *C. problematicus*, *Cicindela campestris*, *C. sylvatica*, *Cymindis humeralis*, *C. macularis*, *C. vaporariorum*, *Harpalus anxius*, *H. distinguendus*, *H. neglectus*, *H. servus*, *H. smaragdinus*, *H. solitarius*, *Leistus spinibarbis*, *Limodromus krynickii*, *Masoreus wetterhallii*, *Microlestes minutulus*, *Nebria salina*, *Notiophilus germinyi*, *Olisthopus rotundatus*, *Poecilus lepidus*, *Syntomus foveatus*, *Trichocellus cognatus*.

**Figuur 92**

Vergraste droge heide met bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) bij Wolfheze (Gelderland). Karakteristieke soorten mede gebaseerd op Kralose hei, 1974, serie 0070, Den Boer, LD25):

*Abax parallelepipedus*, *Amara aenea*, *A. communis*, *A. famelica*, *A. lunicollis*, *Bradycellus harpalinus*, *Calathus erratus*, *C. melanocephalus*, *C. micropterus*, *Carabus nemoralis*, *Harpalus latus*, *Oxypselaphus obscurus*, *Poecilus lepidus*, *Pterostichus vernalis*.

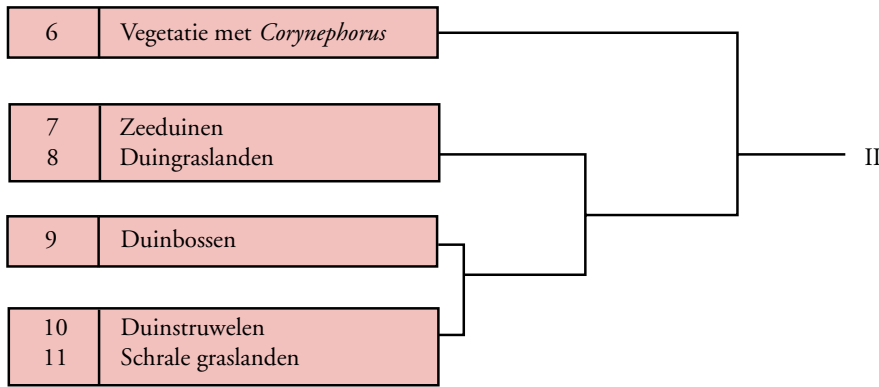
Boer (1977). Ook in het kader van milieueffectrapportages en beheersstudies zijn veel inventarisaties van heiden uitgevoerd, onder andere: Dwingelderveld (VAN ESSEN 1993), Havelterveld, Cranendonk, Kampinase heide (FELIX 1990, 1991), Oirschotse Heide, Strabrechtsche Heide, de Hoge Veluwe, de Ginkelse Heide en heiden in het Gooi. Verder zijn er gegevens van vele kleine bemonsteringen die, met de voorgaande, alle voor de oecologische classificatie als basismateriaal werden gebruikt. Vooral de nationale parken Het Dwingelderveld en De Hoge Veluwe blijken als zeer gevarieerde terreinen van zeer groot belang te zijn voor de Nederlandse heidefauna. Bij deze gebieden vinden we plaatselijk een grote afwisseling van droge en natte gedeelten, in combinatie met een open mozaiekachtige vegetatie. Felix (1991) en Van Essen (1993) vonden de meest karakteristieke soorten in de opener vegetaties en niet in de vergraste delen van het terrein. Sommige heidesoorten zijn vrij eurytoop; ze hebben weliswaar hun zwaartepunt op heiden maar kunnen ook daarbuiten soms talrijk worden aangetroffen, zoals *Agonum sexpunctatum* en *Harpalus latus*. Eén van de zeer kenmerkende soorten van vochtige heide is *Pterostichus diligens*, die op bijna alle bemonsterde plaatsen als de vaste begeleider van de andere soorten optreedt, maar bovendien ook talrijk is op de drogere heiden. Rond voedselarme vennen vinden we een bijzondere, vochtminnende fauna met tyrfobionte (hoogveenbewonende) soorten (KROGERUS 1960), waarbij soorten van voedselrijke oevers ontbreken (JARMER 1971, ASSMANN 1981). Deze fauna van uitermate vochtminnende soorten, is daardoor evenals de hoogveenfauna weinig verwant aan die van rietland, moerassen en rivieroevers (TURIN ET AL. 1991).

Kenmerkend voor de droge heiden zijn droogte- en warmteminnende soorten (THIELE 1977), zoals *Amara equestris*, *Bembidion nigricorne*, *Bradycellus ruficollis*, *Carabus arvensis*, *Cicindela campestris*, *Cymindis vaporariorum*, *Harpalus neglectus*, *H. solitarius*, *Notiophilus aesthuans*, *Olisthopus rotundatus*, *Poecilus lepidus* en *Trichocellus cognatus*. Ook in aangrenzende landen zijn de loopkevers van heiden en veengronden goed onderzocht door onder anderen Assmann (1981), Mossakowski (1970B), Rabeler (1947) en Telfer & Eversham (1996). De resultaten hiervan zijn grotendeels in overeenstemming met de Nederlandse gegevens. Enkele soorten die onvoldoende in de vangpotten vertegenwoordigd waren, maar die blijkens de literatuur tot de karakteristieke heidesoorten moeten worden gerekend, zijn *Agonum gracilipes*, *Cymindis axillaris*, *Harpalus autumnalis*, *H. modestus* en *Notiophilus quadripunctatus*.

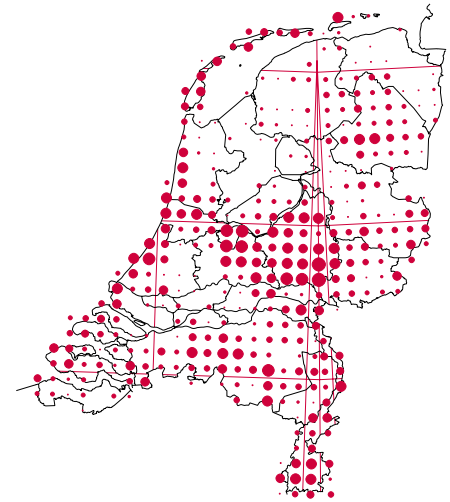
Het is opvallend dat onder de kenmerkende begeleiders van heidegebieden ook enkele typische soorten uit de groep zelf hoog vertegenwoordigd zijn: *Pterostichus diligens*, *Poecilus lepidus*, *Bradycellus ruficollis*, en *Harpalus latus* (vergelijk tabel 9). Voor het overige vinden we hier soorten uit de eurytope groep die over het algemeen in de wat drogere terreinen voorkomen.

De soorten in deze groep hebben voor het merendeel een noordelijke, boreale of atlantische verspreiding (zie tabel 7): 66,7%. Het aandeel zeer stenotope soorten (eurytopie = 0-3) binnen de kenmerkende heidesoorten is ca. 45%.





94



### Oecologische hoofdgroep II.

#### Duinen en stuifzanden \*

De loopkevers van de duinen zijn evenals die van de heiden in Nederland goed onderzocht. Uitgebreide inventarisaties zijn verricht op verschillende plaatsen langs de kust (fig. 94): het duingebied van Voorne (O.A. SCHILTHUIZEN 1982), Meijendel bij Wassenaar, de Luchterduinen of Amsterdamse Waterleidingduinen bij Haarlem en het Noord-Hollands Duinreservaat tussen Wijk aan Zee en Bergen. Ook op de Waddeneilanden zijn diverse inventarisaties van duinterreinen uitgevoerd (O.A. BAARS ET AL. 1987). De samenstelling van de fauna van deze zandige terreinen is zeer verwant aan die van de heiden, maar in nog sterkere mate aan die van de volgende groep, die van de weinig bemeste cultuurgronden. Deze verwantschap wordt geïllustreerd in fig. 86. Het beeld van deze groep wordt, evenals bij de andere zandige terreintypen, in belangrijke mate bepaald door droogteminnende soorten van de genera *Amara*, *Cymindis* en vooral *Harpalus*. Zeer karakteristiek zijn de zandloopkevers (*Cicindela*) en de glaciële relictten *Cymindis vaporariorum* en *Miscodera arctica* (ZIE OOK TELFER & EVERS HAM 1996). Enkele soorten uit de duingroep zijn min of meer beperkt tot de kust: *Amara curta*, *A. lucida*, *Calathus mollis*, *Cicindela maritima*, *Demetrias monostigma*, *Harpalus melancholicus*, *H. servus*, *H. xanthopus* en *Ophonus cordatus*. Vooral *Harpalus*-soorten worden in de literatuur genoemd als typische bewoners van droge terreinen zoals duinen en stuifzanden, bijvoorbeeld *H. anxius*, *H. neglectus* en *H. smaragdinus* (SCHJØTZ-CHRISTENSEN 1957, 1966A,B EN THIELE 1977). Enkele soorten komen ook frequent voor op

(droge) heiden: *Bembidion nigricornes*, *Cicindela sylvatica*, *Cymindis macularis* en *Notiophilus germinyi*.

Soorten die weinig of niet in de vangpotten werden aangetroffen, maar blijkens de literatuur tot de typische bewoners van dit soort terreinen moeten worden gerekend zijn *Cymindis axillaris* en *Poecilus punctulatus*.

In deze groep spelen heel andere soorten een belangrijke rol als begeleidende soorten dan bij groep I (tabel 9). De rol van de dominante soorten van groep I, *Amara lunicollis* en *Poecilus lepidus*, wordt hier ingenomen door enkele *Calathus*-soorten. Verder zijn er duidelijke overeenkomsten met de begeleidende soorten van de heideterreinen en met die van cultuurland op zandgrond. Het karakter wordt ook sterk bepaald door vier droogteresistente soorten uit hoofdgroep II (B1): *Notiophilus germinyi*, *Amara curta*, *Calathus ambiguus* en *Harpalus servus*.

De duinsoorten in deze groep hebben geen duidelijke overeenkomst in areaaltype (zie tabel 7). Als noordelijke en boreale elementen treffen we in deze groep acht soorten aan (27,6%). Relatief weinig soorten zijn Europees, of hebben een Palearctische oorsprong: 17,2%. Met 41,4% scoren de soorten met een Midden-Europese of Midden-/Zuid-Europese verspreiding het hoogst in deze groep. 54,2% van de soorten is stenotoop (eurytopie = 0-3). In tegenstelling tot de halobionte en halofiele soorten hebben de duinsoorten in Europa meestal geen duidelijke kustverspreiding, al is dit in Nederland soms wel het geval.

**Figuur 93**

Indeling van groep II: duinen en stuifzanden.

**Figuur 94**

Verspreiding van de karakteristieke soorten voor duinen en stuifzanden.

\* Plaat 2:3,4

Plaat 3:1

**Figuur 95**

Een stuifzand met spaarzame begroeiing van buntgras (*Corynephorus canescens*). Cranendonk (Noord-Brabant), 1974 (serie 3317, Teunissen, FS78). Karakteristieke soorten: *Amara aenea*, *A. equestris*, *A. infima*, *A. quenseli*, *A. tibialis*, *Bembidion nigricorne*, *Bradycellus ruficollis*, *Brosicus cephalotes*, *Calathus ambiguus*, *C. mollis*, *Cicindela hybrida*, *C. maritima*, *C. sylvatica*, *Cymindis humeralis*, *C. macularis*, *Harpalus anxius*, *H. flavescens*, *H. neglectus*, *H. serripes*, *H. servus*, *H. smaragdinus*, *H. solitarius*, *Laemostenus terricola*, *Leistus s pinibarbis*, *Masoreus wetterhallii*, *Miscodera arctica*, *Nebria salina*, *Notiophilus germinyi*, *Olisthopus rotundatus*, *Poecilus lepidus*, *Trichocellus cognatus*.

**Figuur 97**

Een duingrasland met verspreid meidoornstruweel te Meijendel, Wassenaar (Zuid-Holland), 1973 (serie 2327, De Bruyn, ET97). Karakteristieke soorten (aangevuld met serie 2021, Meijendel 1953, Den Boer):

*Amara convexior*, *A. curta*, *A. eurynota*, *A. fulva*, *A. lucida*, *Bradycellus caucasicus*, *Calathus ambiguus*, *C. erratus*, *C. fuscipes*, *C. mollis*, *Dromius spilotus*, *Dyschirius thoracicus*, *Harpalus picipennis*, *H. pumilus*, *H. servus*, *H. tardus*, *Notiophilus aquaticus*, *Ophonus cordatus*, *Paradromius linearis*, *Philorhizus melanocephalus*, *Syntomus foveatus*, *S. truncatellus*.

**Figuur 96**

Zeeduinen: duinen in de zeereep met helm (*Ammophila arenaria*) te Oostvoorne (Zuid-Holland), 1963, 1964 (series 3232, 3244, Van Tiggele, ET75). Karakteristieke soorten: *Acupalpus meridianus*, *Amara aulica*, *A. bifrons*, *A. curta*, *A. lucida*, *A. spreta*, *Brosicus cephalotes*, *Calathus ambiguus*, *C. cinctus*, *C. erratus*, *C. mollis*, *Cicindela maritima*, *Demetrius atricapillus*, *D. monostigma*, *Harpalus servus*, *Masoreus wetterhallii*, *Notiophilus germinyi*, *Ophonus cordatus*, *Panagaeus bipustulatus*, *Pseudoophonus rufipes*, *Syntomus foveatus*.

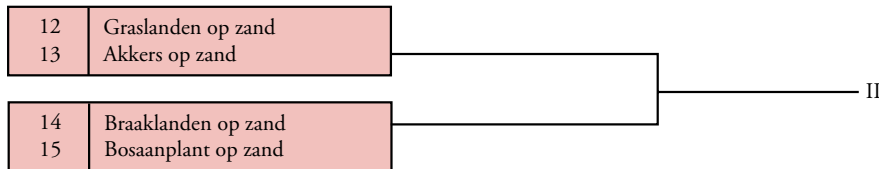
**Figuur 98**

Een dicht duinbos met vooral veel berk te Meijendel, Wassenaar (Zuid-Holland), 1953. Op de voorgrond een vangblik met deksel, zoals gebruikt bij het Meijendel-onderzoek, 1975 (serie 2252, Den Boer, ET97). Karakteristieke soorten (aangevuld met andere series uit Meijendel): *Amara lucida*, *Badister bullatus*, *B. lacertosus*, *Bembidion tetragrammum*, *Bradycellus harpalinus*, *Dromius angustus*, *D. quadrimaculatus*, *D. spilotus*, *Harpalus xanthopus*, *Leistus fulvibarbis*, *L. rufomarginatus*, *Notiophilus biguttatus*, *N. rufipes*, *Paradromius linearis*, *Philorhizus melanocephalus*, *Pseudoophonus calceatus*, *Pterostichus minor*, *Trichocellus placidus*.

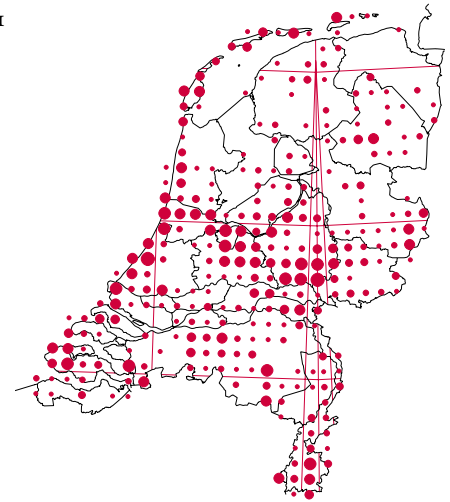
**Figuur 99**

Duinen met een duindoornstruweel (*Hippophae rhamnoides*). Luchterduinen of Amsterdamse Waterleidingduinen bij Haarlem, 1973. (serie 4002, Alders, F000). Karakteristieke soorten:

*Amara bifrons*, *A. curta*, *A. fulva*, *A. lucida*, *Harpalus servus*, *H. pumilus*, *H. xanthopus*, *Masoreus wetterhallii*, *Notiophilus aquaticus*, *Paradromius linearis*, *Philorhizus melanocephalus*, *Syntomus foveatus*, *S. truncatellus*, *Trechus quadristriatus*.



101



### Oecologische hoofdgroep III.

#### Weinig bemeste cultuurlanden op zand \*

Het gaat hierbij om de extensief gebruikte cultuurterreinen op zandgrond. Vaak zijn dit akkers en weilanden die in natuurgebieden op de hogere gronden liggen en om deze reden niet zwaar bemest worden. De terreinen liggen sterk verspreid over Nederland, zoals ook blijkt uit het kaartje (fig. 101). De verwantschap van deze groep met de duinen is groot. Verschillende soorten die in deze groep thuishoren zijn ook aanwezig in de droge heiden en buntgrasvegetaties, zij het in lage aantallen. Het karakter van deze groep wordt wederom sterk bepaald door *Amara*-, *Calathus*-, en *Harpalus*-soorten. De soorten in deze groep zijn iets toleranter ten aanzien van dynamiek en bemesting dan de soorten uit de twee voorgaande groepen. Hét kenmerkende terreintype voor deze groep zijn de braaklanden. Dit zijn meestal akkers die enige jaren buiten bedrijf zijn. Het is klaarblijkelijk zeer bepalend voor het karakter van de loopkeverfauna van braakland evenals van naaldbosaanplant, dat de grond hier is geploegd of omgewoeld, en daarna met rust gelaten. In deze periode zien we (tijdelijk) een zeer hoge loopkeverdiversiteit, met vaak zeer interessante soorten (ZIE BV. DEN BOER & VAN DIJK 1994, DESENDER & BOSMANS 1998).

Een terreintype dat in de oecologische classificatie niet kon worden opgenomen wegens een te klein aantal jaarseries,

maar dat zeker in deze groep thuishoort, betreft de kapvlakten in bossen en plaatsen op zandgrond waar bosbrand heeft plaatsgevonden. Kapvlakten met oppervlakten van 0,1 - 0,2 ha hebben de hoogste diversiteit aan loopkevers (BASTIAENS ET AL. 1980); bij een grootte vanaf een halve hectare begint de kapvlakte al als barrière voor bossoorten te werken. Met name *Calathus micropterus*, *Laemostenus terricola*, en *Pterostichus quadrifoveolatus* zijn gerelateerd aan droge bossen, speciaal aan de open plekken die ontstaan zijn na kappen en branden.

Soorten die niet in de tabellen op de cd-rom voorkomen, maar die blijkens de literatuur aan soortgelijke terreinen zijn gebonden, zijn: *Calosoma maderae*, *C. reticulatum*, *Dolichus halensis*, *Harpalus atratus*, *Poecilus kugelanni* en *Zabrus tenebrioides*. Deze soorten zijn zeer zeldzaam of in ons land al lange tijd niet meer waargenomen.

Tabel 9 laat zien dat de lijst van begeleidende soorten slechts weinig verschilt ten opzichte van de voorgaande groep. Met *Nebria brevicollis* komt er echter een sterker vochtminnend element in de fauna van dit type terreinen voor.

De geografische herkomst van deze soorten is zeer gelijkmatig over de verschillende regio's verdeeld (zie tabel 7). Slechts 25% van de kenmerkende soorten van de cultuurlanden op zand is stenotoop (eurytopie <4).

#### Figuur 100

Indeling van groep III: weinig bemeste cultuurlanden op zandgronden.

#### Figuur 101

Verspreiding van karakteristieke soorten voor open en droge terreinen.

\* Plaat 3:2

**Figuur 102**

Een extensief beheerd grasland op zandgrond, Planken Wambuis, Mossel (Gelderland). Karakteristieke soorten van schraal grasland op zand (Bemelerberg 1981, serie 3472 Turin, FS93):

*Amara anthobia*, *A. convexior*, *A. equestris*, *A. fulva*, *A. spreta*, *Bembidion properans*, *Calathus cinctus*, *C. fuscipes*, *Harpalus rufipalpis*, *H. rubripes*, *Nebria salina*, *Panagaeus bipustulatus*, *Philorhizus melanocephalus*, *Syntomus foveatus*, *S. truncatellus*.

**Figuur 103**

Een extensief beheerde en licht bemeste weide op zand, Arnhem (Gelderland), 1978. (series 4201, 4207, Alders, FT96). Karakteristieke soorten:

*Agonum muelleri*, *Amara aenea*, *A. apricaria*, *A. communis*, *A. familiaris*, *A. plebeja*, *Anchomenus dorsalis*, *Asaphidion flavipes*, *Bembidion lampros*, *B. properans*, *B. tetracolum*, *Carabus nemoralis*, *Clivina fossor*, *Dyschirius globulus*, *Harpalus affinis*, *Loricera pilicornis*, *Nebria brevicollis*, *Notiophilus biguttatus*, *Poecilus versicolor*, *Pseudoophonus rufipes*, *Pterostichus melanarius*, *P. strenuus*, *P. vernalis*, *Trechus quadristriatus*.

**Figuur 104**

Een braakliggend akkerland op zand met o.a. veel krulzuring (*Rumex crispus*), Planken Wambuis (Gelderland). Karakteristieke soorten (gebaseerd op Cranendonk 1974, serie 3305, Teunissen, FS78):

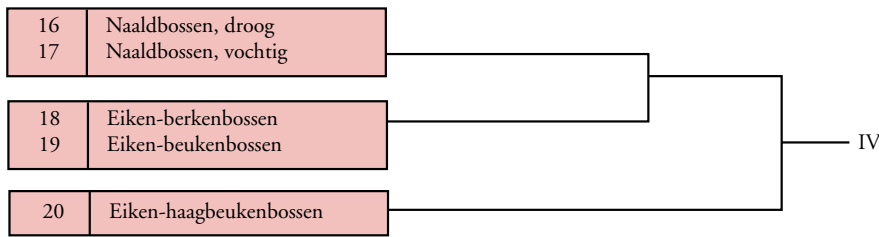
*Amara aenea*, *A. anthobia*, *A. apricaria*, *A. aulica*, *A. consularis*, *A. fulva*, *A. fusca*, *A. spreta*, *Bembidion bruxellense*, *B. quadrimaculatum*, *B. tetragrammum*, *Calathus ambiguus*, *C. cinctus*, *Clivina collaris*, *Harpalus distinguendus*, *Poecilus cupreus*, *P. lepidus*, *P. versicolor*, *Pterostichus melanarius*, *P. vernalis*, *Stomis pumicatus*, *Synuchus vivalis*, *Trechus obtusus*, *T. quadristriatus*.

**Figuur 105**

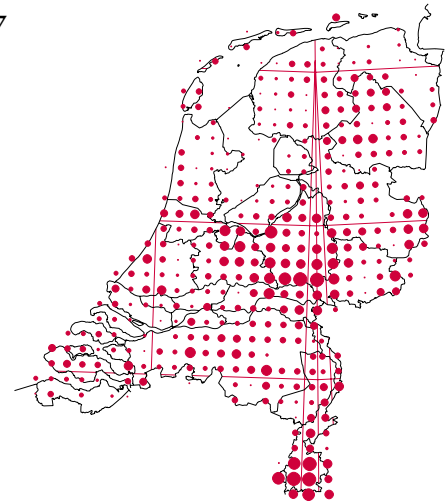
Een twee jaar oude kapvlakte met opslag van bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*), Planken Wambuis (Gelderland), 1998 (handvangsten, Turin, FT97).

Karakteristieke soorten:

*Amara apricaria*, *A. brunnea*, *A. infima*, *A. lunicollis*, *Carabus problematicus*, *Cicindela campestris*, *C. sylvatica*, *Laemostenus terricola*, *Leistus ferrugineus*, *L. spinibarbis*, *L. terminatus*, *Masoreus wetterballii*, *Nebria salina*, *Notiophilus aquaticus*, *N. germinyi*, *N. palustris*, *Olisthopus rotundatus*, *Poecilus lepidus*, *P. versicolor*, *Pterostichus quadrifoveolatus*, *Trichocellus cognatus*.



107



### Oecologische hoofdgroep IV.

#### Bossen \*

Volgens de criteria van Thiele (1977) komen in Nederland geen echte bossen voor. In ieder geval kunnen we stellen dat in Nederland geen bossen meer voorkomen in de zin van uitgestrekte, oorspronkelijke wouden. Als loopkeverspecialisten uit Midden- of Oost-Europa het over bosloopkevers hebben, doelen ze vooral op de soorten die leven in uitgestrekte gebieden met koele en donkere bossen op de noordhellingen van bergen. Dit betreft bijvoorbeeld sterk gespecialiseerde *Abax*-, *Carabus*-, *Molops*- en *Prerostichus*-soorten. Vooral in het Middellandse-Zeegebied en op de Balkan komen grote aantallen echte bossoorten voor van onder andere het genus *Molops*. Ook in de rest van Europa zijn natuurlijke, primaire bossen zeer zeldzaam geworden. Niettemin hebben tal van soorten zich in cultuurbossen kunnen handhaven. België bezat een aanmerkelijk rijkere bosfauna dan Nederland, maar ook daar bleek de oorspronkelijke bosfauna als gevolg van de verregerende versnippering van het vroegere bosareaal sterk verarmd te zijn. Dit werd vastgesteld bij een onderzoek in 14 Vlaamse bossen, waarbij archeologische keverfragmenten als referentie werden gebruikt (DESENDER ET AL. 1999).

Een echte bosloopkeverfauna, met merendeels ongevleugelde soorten, is in onze streken, in tegenstelling tot de bossen ten zuiden van de Alpen, relatief arm aan soorten. In de hedendaagse overgebleven fragmenten bleken de (ongevleugelde) bosspecialisten deels 'vervangen' te zijn door eurytope veldbewonende soorten, hetgeen in absolute zin resulteerde in een meer diverse, maar minder typische soortensamenstelling. Overigens blijken de bossen in Groot-Brittannië en Ierland een nog sterker verarmde fauna te hebben ten opzichte van het continentale Noordwest-Europa. Dit kan deels verklaard worden vanuit de eilandsituatie, maar eveneens door de grootschalige ontbossingen in het verleden (BUTTERFIELD ET AL. 1995, COLL ET AL. 1995).

In de bosbouw wordt in grote delen van Europa al langere tijd een kleinschaliger en natuurlijker beheer toegepast. Dit houdt in dat beheer zoals kappen en aanplanten telkens in kleine deelgebieden gebeurt, waardoor de relatief slechte verbreiders vanuit het omliggende gebied telkens in staat zijn op het geschikte moment het gebied te herkoloniseren. De bosfauna van de zware loofbossen (zoals het eiken-haagbeukenbos in Zuid-Limburg) kenmerkt zich behalve door de vrij

eurytope Midden-Europese soort *Trichotichmus nitens*, door relatief koude- en vochtminnende soorten met een slecht verbroedingsvermogen die zich in het najaar voortplanten, zoals *Abax ovalis*, *A. parallelus*, *Molops piceus* en *Prerostichus cristatus*. In zeer lichte bossen (berken, lariks en dennen) is het aantal echte bossoorten laag (BOEKEN 1982, TURIN & HEIJERMAN 1988). Bosloopkevers oriënteren zich in sterkere mate op licht dan soorten van het open veld (THIELE & LEHMANN 1967); ze worden aangetrokken door donkere figuren die zich tegen de horizon aftekenen (BATHON 1974). Hierdoor zijn ze in staat om in het veld op vrij grote afstand bossen te herkennen en zich daar naar toe te bewegen. Bosloopkevers lopen niet graag over de kale bodem (THIELE 1977). Van groot belang voor deze soorten is het relatief milde microklimaat, waarbij minder uitstraling plaatsvindt met daardoor minder kans op nachtvorst (GEIGER 1961). De najaarsvoortplanters zijn dan ook een dominante groep met meer dan 65% van de soorten (LARSSON 1939). De gezamenlijke activiteit in bossen met een hoge kruinlaag is meestal eentoppig, vanaf de zomer en daarna langzaam tot het najaar aflopend (BECKER 1975). In struikvegetaties blijkt de activiteit tweetoppig te zijn, met pieken in mei en augustus. Voorjaarsvoortplanters zijn alleen talrijker in relatief natte bossen (THIELE 1977). Voor het belang van dood hout in bossen voor de overwintering van kevers en andere insecten, zie o.a. Bücking et al. (1998).

#### Nederlandse bossen

Door Turin & Heijerman (1988) is, aan de hand van Nederlands materiaal, een classificatie van bosbewonende soorten opgesteld. De resultaten zijn in grote lijnen dezelfde als bij de oecologische classificatie die hier wordt besproken (TURIN ET AL. 1991). Het meest kenmerkend voor de Nederlandse lichtere bossen zijn de tamelijk eurytope soorten *Abax parallelepipedus*, *Carabus problematicus*, *C. violaceus*, *Cychrus caraboides*, *Harpalus laevipes*, *Notiophilus rufipes* en, als meest algemene, *Prerostichus oblongopunctatus*. Behalve de bovengenoemde bewoners van de Zuid-Limburgse eiken-haagbeukenbossen is ook *Prerostichus madidus* een tamelijk stenotope bossoort.

In een onderzoek naar de loopkeverfauna van enkele lichtere bossen in Zuidoost-Nederland (HEIJERMAN & TURIN 1989), bleek de grote invloed van de geografische ligging op de soortensamenstelling (zie fig. 112, 113). Op verschillende lokaties werden telkens drie bostypen onderzocht, namelijk:

#### Figuur 106

Indeling van groep IV: de bossen.

#### Figuur 107

Verspreiding van de soorten die karakteristiek zijn voor bossen en kalkgraslanden.

\* Plaat 3:3,4  
Plaat 4:3

**Figuur 108**

Een oud naaldbos van fijnspar (*Picea abies*). Bovenste Bos, Epen (Limburg), 1983 (serie 4409, Alders & Heijerman, GSO2). Karakteristieke soorten:

*Abax parallelepipedus*, *Calathus micropterus*, *C. rotundicollis*, *Carabus nemoralis*, *C. problematicus*, *C. violaceus purpurascens*, *Cychnus caraboides*, *Leistus rufomarginatus*, *Limodromus assimilis*, *Nebria brevicollis*, *Notiophilus biguttatus*, *N. rufipes*, *Oxypselaphus obscurus*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *P. quadrifoveolatus*.

**Figuur 109**

Een eiken-berkenbos op de Veluwe, Planken Wambuis. Ondergroei voornamelijk uit grassen bestaand, 1998 (handvangsten, Turin, FT97). Karakteristieke soorten:

*Abax parallelepipedus*, *Agonum afrum*, *A. fuliginosum*, *A. marginatum*, *A. muelleri*, *Calathus rotundicollis*, *Carabus nemoralis*, *Harpalus laevipes*, *Leistus ferrugineus*, *L. rufomarginatus*, *Nebria brevicollis*, *Notiophilus biguttatus*, *N. rufipes*, *N. substriatus*, *Oxypselaphus obscurus*, *Pterostichus gracilis*, *P. nigrita*, *P. oblongopunctatus*, *P. vernalis*, *Stomis pumicatus*.

**Figuur 110**

Een beukenbos bij Otterlo, zonder ondergroei (Gelderland), 1998 (handvangsten, Turin, FT97).

Karakteristieke soorten:

*Abax parallelepipedus*, *A. parallelus*, *Agonum afrum*, *A. muelleri*, *Asaphidion curtum*, *Calathus rotundicollis*, *C. monilis*, *C. nemoralis*, *C. problematicus*, *C. violaceus purpurascens*, *Cychnus caraboides*, *Harpalus laevipes*, *Leistus rufomarginatus*, *Notiophilus biguttatus*, *Oxypselaphus obscurus*, *Pterostichus melanarius*, *P. niger*, *P. oblongopunctatus*.

**Figuur 111**

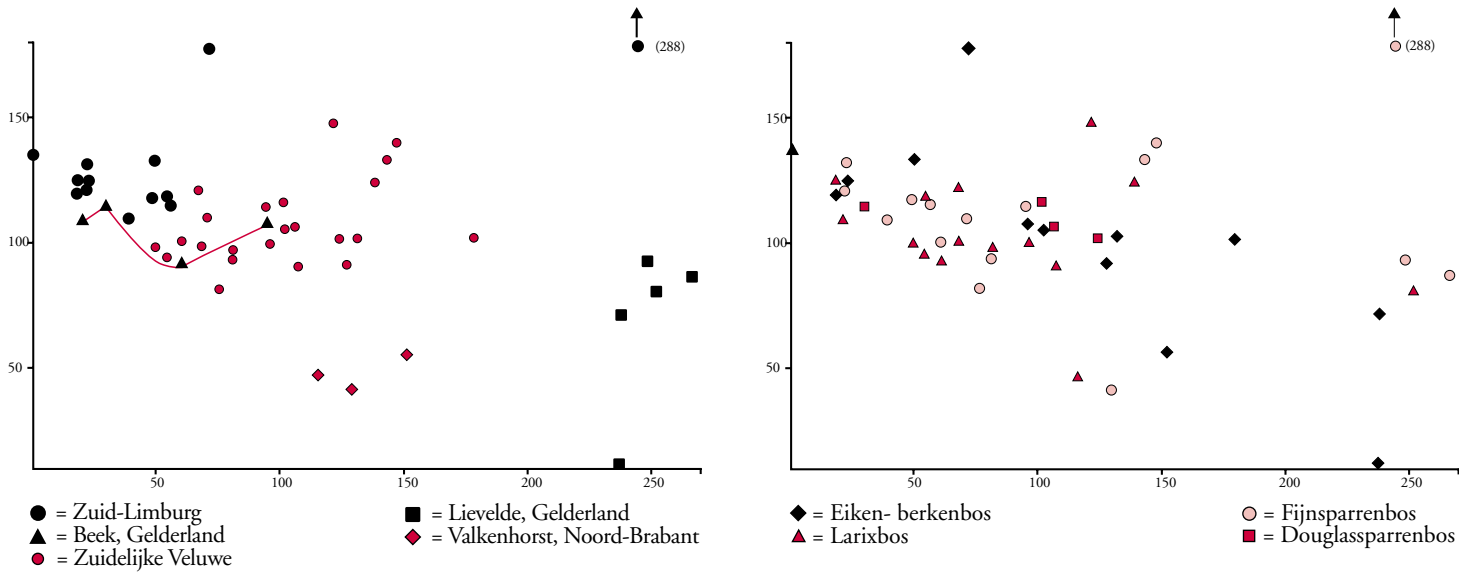
Eiken-haagbeukenbos met rijke ondergroei. Bovenste Bos, Epen (Limburg), 1983 (serie 4407, Alders & Heijerman, GSO2). Kenmerkende soorten (mede gebaseerd op Savelsbos, Smoddebos, Stokhem):

*Abax ovalis*, *Abax parallelepipedus*, *A. parallelus*, *Bembidion mannerheimii*, *Bradycellus sharpii*, *Carabus auronitens*, *C. coriaceus*, *C. monilis*, *C. nemoralis*, *C. violaceus purpurascens*, *Leistus rufomarginatus*, *Molops piceus*, *Pterostichus cristatus*, *P. madidus*, *P. melanarius*, *P. oblongopunctatus*, *P. vernalis*, *Trichotichnus nitens*.

een lariksbos, een fijnspar- of douglassparrenbos en een eiken-berkenbos. Het bleek dat de fauna van de bossen die geografisch dicht bij elkaar lagen onderling meer met elkaar verwant was dan die van de bossen van hetzelfde type op verschillende plaatsen. Deze uitkomst was verrassend, omdat verwacht werd dat de twee naaldbostypen een verarmde fauna zouden blijken te hebben ten opzichte van de loofbossen. Dit verschil werd wel gevonden, maar in de analyse overschaduwde door de geografische component die,

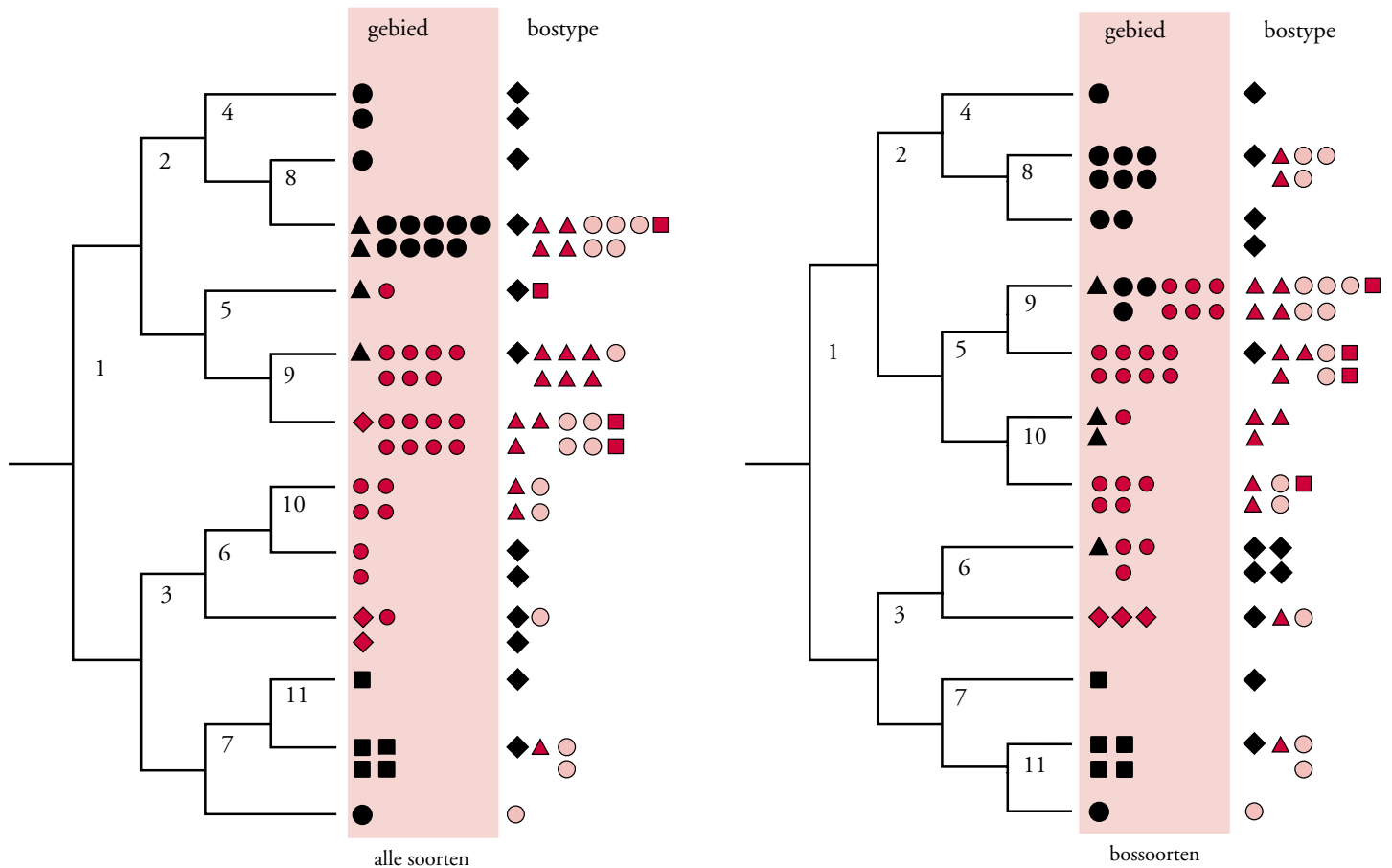
zelfs bij deze relatief kleine schaal, slechts verklaard kan worden vanuit de verschillende historie van de bosgebieden met betrekking tot bereikbaarheid en isolatie.

Een geografische component speelt het sterkst bij stabiele biotopen. De instabiele terreinen hebben, ondanks de relatief grote turnover van soorten, een door de bank genomen eenvormiger loopkeversamenstelling omdat de grote verbreidingskracht van deze soorten, de historische lange-termijncomponent ondergeschikt maakt.



**Figuur 112**

Verwantschap van monsterplaatsen van loopkevers in Nederlandse bossen in een zgn. DCA-ordinatie, gebaseerd op het samen voorkomen van loopkeversoorten. Links is aangegeven in welk geografisch gebied de onderzochte bossen liggen en in de rechter grafiek is aangegeven tot welk bostype deze punten horen.



**Figuur 113**

Dezelfde monsterplaatsen als in fig. 112, maar nu weergegeven in een vertakkingschema dat gebaseerd is op een TWINSpan-clustering. Van de monsterpunten wordt met dezelfde symbolen als in fig. 112 zowel de geografische positie als daarnaast het bostype aangegeven. De linker grafiek betreft alle gevangen soorten, de rechter alleen de bossoorten. Uit de grafieken in fig. 112 en 113 blijkt dat bossen in het zelfde gebied meer op elkaar lijken dan bossen van hetzelfde type in verschillende gebieden (HEIJERMAN & TURIN 1989).

**Figuur 114, 115**

Het verband tussen de afmetingen van soorten en de vleugellengte

(TURIN & HENGEVELD 1977).

114

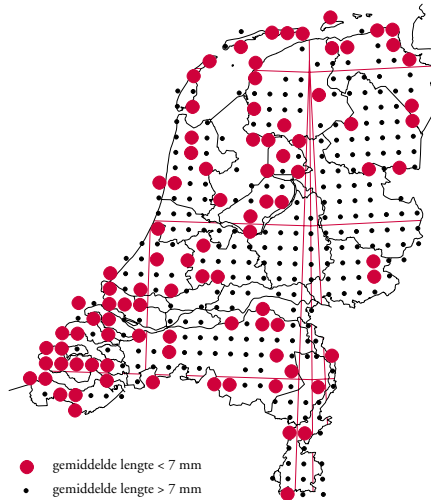
Het geometrisch gemiddelde van de lengte van alle soorten per 10x10 km-hok, verdeeld in de klassen groter en kleiner dan 7 mm.

115

Het percentage brachyptere soorten per hok: ingedeeld in de klassen minder of meer dan 10% kortvleugelige soorten.

We zien dat de kleine soorten en brachyptere soorten elkaar praktisch uitsluiten.

114



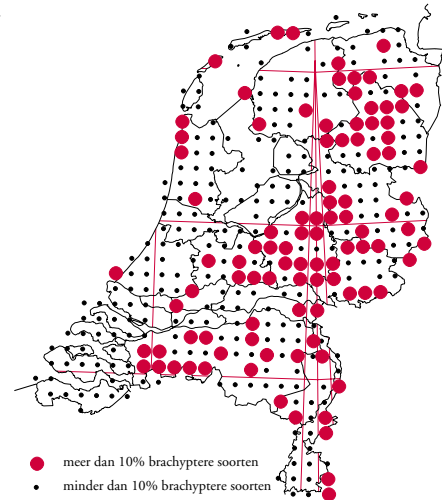
● gemiddelde lengte < 7 mm  
● gemiddelde lengte > 7 mm

Het bostype in Nederland dat de Midden-Europese bostypen nog het best benadert is het eiken-haagbeukenbos, waarvan hier en daar resten voorkomen in Twente, de Achterhoek en Zuid-Limburg (fig. 111). In dit bos vinden we vooral in Zuid-Limburg inderdaad enkele Midden-Europese soorten die in de rest van Nederland zeer zeldzaam zijn: *Abax ovalis*, *Molops piceus*, *Pterostichus cristatus* en *Trichotichnus nitens*. In Zuid-Limburg vinden we verder nog enkele soorten die we kunnen aantreffen in de zomen van de eiken-haagbeukenbossen en op kalkgraslanden met een noordelijke expositie (TURIN 1983A) waar een relatief koel microklimaat heerst: onder andere *Carabus coriaceus* en *C. violaceus purpurascens*. Veel soorten uit het Midden-Europese bosland komen in het Mediterrane gebied alleen hoog in het middelgebergte voor, zoals in de Apennijnen op een hoogte van ca. 1400-1700 m (VIGNA & DE FELICI 1994). In de landen rondom Nederland is vrij veel onderzoek naar de loopkeverfauna van bossen verricht: Desender & Vandenbusche (1998), Heckendorf et al (1986), Kolbe (1968, 1970), de klassieke studie van Lauterbach (1964), Loreau (1986), Rabeler (1957, 1962, 1963, 1967, 1969) en Thiele (1956) (zie ook hierboven). Thiele (1977) geeft een overzicht van de loopkevers die in een aantal Midden-Europese bostypen zijn aangetroffen. Soorten die hier nog niet genoemd zijn, maar die blijken de literatuur voornamelijk in bossen voorkomen, zijn de in Nederland zeer zeldzame en deels niet meer bij ons voorkomende soorten: *Calosoma sycophanta*, *Carabus glabratus*, *C. intricatus*, *Dromius fenestratus*, *D. meridionalis* en *D. schneideri*. Enkele van deze soorten blijken zich in het westen en noorden van Duitsland slechts te hebben kunnen handhaven in uitgestrekte aaneengesloten oude boscomplexen (ASSMANN 1994, 1995).

#### Heggen en houtwallen

Een hoofdstuk apart vormen de heggen en houtwallen. De fauna hiervan is vooral in Duitsland onderzocht (THIELE 1964B), maar ook in Nederland (AUKEMA & BRUSSAARD 1976, BEENEN 1981, NELEMANS 1979, PLAT ET AL. 1995). Hieruit bleek dat houtwallen met een zekere minimumbreedte (15-20 m), van grote betekenis kunnen zijn voor de dispersie van stenotope, niet-vliegende bossoorten (ZIE OOK KUIJVENHOVEN & PLAT 1994, POLLARD 1968A, SUSTEK 1994B). De heggen en houtwallen bezitten ten opzichte van de grotere bossen wel een verarmde fauna van bossoorten (BEENEN 1981, NELEMANS 1979, THIELE 1977). Daarentegen zijn ze, behalve als corridor voor de bossoorten, be-

115



● meer dan 10% brachyptere soorten  
● minder dan 10% brachyptere soorten

langrijk als vluchtgebied voor veldsoorten tijdens langdurige droogte en/of hitte en als overwinteringsgebied. Aan de noordranden van heggen en bossen ontstaat een zone met een relatief gunstig microklimaat voor bossoorten, waardoor sommige zich tot op 10 à 20 m van de bosrand kunnen bewegen (THIELE 1964B).

#### Begeleiders

We zien bij de bossen als begeleiders een groep van meer vochtminnende soorten, met als talrijkste de eurytope *Carabus nemoralis* en *Nebria brevicollis*. Op de volgende plaatsen komen de eurytope boskevers *Pterostichus oblongopunctatus*, die tevens als kenmerkende soort in de bossen thuishoort, en *Notiophilus biguttatus*. Ook de meeste overige soorten uit de groep van begeleiders zijn eurytoop, met een sterke binding aan bossen. *Nebria brevicollis*, *Loricera pilicornis*, *Pterostichus melanarius* en *P. madidus* worden het meest samen gevonden met soorten die ook buiten de bossen voorkomen.

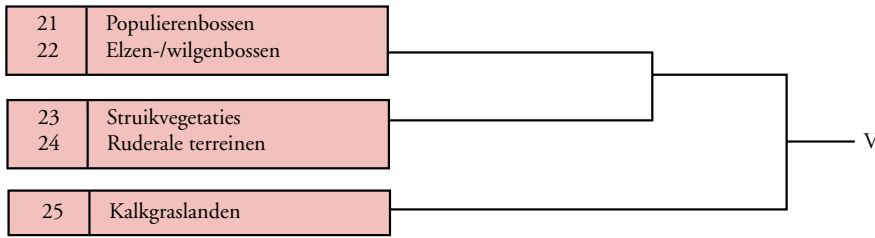
#### Kortvleugelige en grote kevers in bossen

Kortvleugelige soorten vinden we vooral in stabiele biotopen (zie blz. 55) en dus vooral ook in bossen. Uit fig. 115 blijkt dat de verspreiding van de hokken met meer dan 10% kortvleugelige soorten inderdaad aardig overeenkomt met de Nederlandse bosgebieden: de bossen zijn hier voornamelijk gesitueerd op de hogere gronden. De verspreiding van de loopkevers met een gemiddelde lengte kleiner dan 7 mm per hok (fig. 114) lijkt bijna complementair te zijn aan die van meer dan 10% kortvleugeligheid. Dit patroon kan verklaard worden uit de volgende feiten:

- 1 Veel bossoorten behoren tot de grotere en kortvleugelige soorten (zoals de genera *Abax*, *Carabus* en *Pterostichus*).
- 2 In de lage delen van Nederland vinden we agrarische en andere instabiele biotopen zoals rietlanden, oevers en schorren met veelal langvleugelige soorten.
- 3 Een belangrijke component in de fauna van deze biotopen zijn de relatief kleine, maar veelal gevleugelde soorten van genera als *Acupalpus*, *Agonum*, en *Bembidion*.

De soorten uit de bossen hebben voor 50% een Midden- en Zuid-Europese herkomst, terwijl nog eens 33% uit het boreaal-atlantische gebied komt (zie tabel 7). 38,9% van de soorten is stenotoop (eurytopie = 0-3).





**Oecologische hoofdgroep V.**  
**Kalkgraslanden, ruderales en beschaduwd-vochtige terreinen \***

De kalkgraslanden zijn weliswaar met de schaduwrijke en vochtige terreintypen in één groep ingedeeld - vooral op grond van de gezamenlijke aanwezigheid van onder andere *Stomis pumicatus*, *Bradycellus sharpii*, *Carabus coriaceus*, *C. monilis*, *C. violaceus purpurascens* en *Pterostichus madidus* -, maar ze onderscheiden zich toch duidelijk van de vier andere terreintypen (fig. 116). Deze groep is daarom bij deze bespreking onderverdeeld in tweeën. Eerst beschrijven we de loopkeverfauna van de kalkgraslanden, en andere droge en warme (xerotherme) plaatsen [terreintype 25]. Deze fauna is enigszins verwant aan de loopkeverfauna van de eiken-haagbeukenbossen (zie fig. 107). Als tweede beschrijven we de loopkeverfauna van natte bossen en ruderales terreinen [terreintypen 21-24].

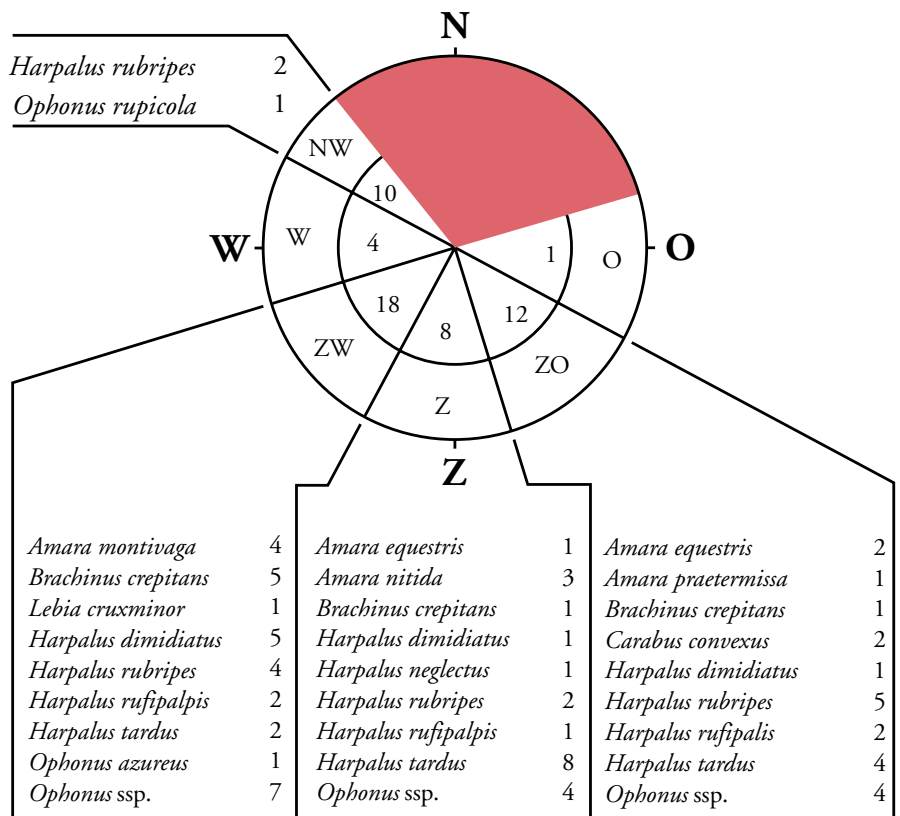
*De kalkrijke en xerotherme terreinen*

De fauna van deze terreinen vertoont weliswaar grote overeenkomsten met die van andere halfnatuurlijke graslanden, maar bij de kalkgraslanden ligt het accent op soorten die min of meer gebonden zijn aan zeer warme plekken, zoals *Amara montivaga*, *A. nitida*, *Brachinus crepitans*, *Harpalus dimidiatus*, *Lebia cruxminor*, *Parophonon maculicornis* en de zeer kenmerkende soorten van het genus *Ophonon*: *O. azureus*, *O. melletii*, *O. nitidulus*, *O. puncticeps*, *O. puncticollis* en *O. rupicola*. Door de bijzondere temperatuurhuishouding van kalkbodems (zie ook blz. 46) komen hier relatief hoge minima voor, vroeg in het voorjaar en laat in het najaar (LINDROTH 1949, BECKER 1969, 1970, 1975). Vooral enkele zuidelijke soorten kunnen alleen op dergelijke 'xerotherme' plekken in onze streken overleven. De loopkeverfauna van de op het zuiden geëxponeerde dijkhellingen in het rivierengebied vertoont overeenkomsten met die van de kalkgraslanden in Zuid-Limburg (HEIJERMAN 1988), zij het dat het aantal warmte- en droogteminnende (xero-thermofiele) soorten in Zuid-Limburg hoger is (TURIN 1983). Het gaat hierbij onder andere om enkele op de kalkgraslanden zeer talrijke *Carabus*-soorten, zoals: *C. auratus*, *C. coriaceus* en *C. monilis*. Ook *Amara montivaga*, *Harpalus rubripes* en *Ophonon puncticeps* worden in het rivierengebied op xerotherme plaatsen gevonden. Volgens Barkman en Stoutjesdijk (1987) 'kijken' randareaal-soorten vanaf de helling waarop ze voorkomen als het ware naar het centrum van hun areaal. Dus zuidelijke soorten vinden we op zuid- en noordelijke op noordhellingen. Deze auteurs geven een uitgebreid overzicht van de microklimatologische eigenschappen van hellingen met verschillende exposities. De xero-thermofiele soorten blijken op de kalkgraslanden in Zuid-Limburg dan ook een grote voorkeur

voor de zuidhellingen te hebben (fig. 117) (TURIN 1983). Een zuidhelling van ca. 20° blijkt ca. 37% meer zonnestraling te ontvangen dan vlak terrein (ZIE OOK: GEIGER 1961). Door de nivellerende werking van wind en regen is dit verschil in het veld kleiner, maar volgens Fuchs (1969) zijn dieren op zuidhellingen toch aanmerkelijk vroeger in het jaar actief dan op vlak terrein. Hij vond bovendien dat op zuidhellingen vochtminnende dieren naar de dichtstbijzijnde beschutting vluchtten. Dit werd bevestigd door onderzoek op de Wraakelberg in Zuid-Limburg, waar zelfs de zonneminnende en overdag actieve *Carabus auratus* gedurende het heetst van de zomer van de zuidhellingen verdween en uitsluitend in het

**Figuur 116**  
 Indeling van groep V: kalkgraslanden, ruderales en beschaduwd-vochtige biotopen.

\* Plaat 4:1



**Figuur 117**  
 Verspreiding van warmteminnende loopkevers over de verschillende exposities op kalkgraslanden in Zuid-Limburg. De cijfers geven het aantal vangseries waarin de soorten werden aangetroffen (TURIN 1983).

**Figuur 118**

Een goed ontwikkeld kalkgrasland op een zuidhelling: de Wrakelberg, 1981 (Wylre, Limburg). Wordt beheerd met maaien (serie 3434, 3435, Turin, GSO3). Karakteristieke soorten (inclusief fig. 119):

*Carabus auratus*, *C. cancellatus*, *C. convexus*, *C. coriaceus*, *C. monilis*, *C. violaceus purpurascens*, *Harpalus affinis*, *H. attenuatus*, *H. dimidiatus*, *H. distinguendus*, *H. rubripes*, *Lebia chlorocephala*, *L. cruxminor*, *Leistus spinibarbis*, *Ophonus azureus*, *O. melletii*, *O. puncticeps*, *O. puncticollis*, *O. rupicola*, *Panagaeus cruxmajor*, *Parophonus maculicornis*, *Pterostichus madidus*, *P. ovoideus*.

**Figuur 119**

Kalkgrasland met kale kalkkrotten en extensieve begrazing door schapen: de Bemelerberg (Limburg), 1981 (serie 3475, Turin, FS93). Zie fig. 118.

**Figuur 120**

Een vochtig bos: een oud riviervloedbos in de IJsselvallei: Het Faisantenbos bij De Steeg (Gelderland), 1973 (serie 5003, Heijerman, KC96). Karakteristieke soorten:

*Abax parallelepipedus*, *Agonum afrum*, *A. fuliginosum*, *A. viridicupreum*, *A. thoreyi*, *Anisodactylus binotatus*, *Badister unipustulatus*, *Bradycellus harpalinus*, *Calathus rotundicollis*, *Carabus coriaceus*, *C. granulatus*, *Elaphrus cupreus*, *Leistus fulvibarbis*, *Limodromus assimilis*, *L. livens*, *Ophonus rufibarbis*, *Oxytelus obscurus*, *Paranchus albipes*, *Patrobus atrorufus*, *Pterostichus anthracinus*, *P. minor*, *P. niger*, *P. nigrita*, *P. oblongopunctatus*, *Stomis pumicatus*, *Synuchus vivalis*, *Trechoblemus micros*, *Trichocellus placidus*.

**Figuur 121**

Een ruderaal terrein: sterk verstoord door graven en storten van grond bij Renkum (Gelderland), 1995 (handvangsten, Turin). Kenmerkende soorten:

*Agonum muelleri*, *Amara aenea*, *A. apricaria*, *A. communis*, *A. consularis*, *A. familiaris*, *A. plebeja*, *A. similata*, *A. spreta*, *Anchomenus dorsalis*, *Asaphidion curtum*, *Bembidion bruxellense*, *B. femoratum*, *B. obtusum*, *B. properans*, *B. quadrimaculatum*, *B. tetracolum*, *Harpalus affinis*, *H. latus*, *H. rufipalpis*, *H. rubripes*, *H. tardus*, *Synuchus vivalis*, *Trechus obtusus*, *T. quadristriatus*, *Trichocellus placidus*.

pen van de kalkbodem, zoals uit verdere experimenten van Lindroth bleek.

Enkele zeer zeldzame soorten, die niet in de vangpotten zijn aangetroffen, maar blijkens de literatuur aan warme en droge terreinen gebonden zijn, en vaak op kalkbodem voorkomen, zijn: *Brachinus explodens*, *Callistus lunatus*, *Lebia cyanocephala*, *Licinus depressus*, *Ophonus ardosiacus*, *O. signaticornis*, *O. stictus*, *Perigona nigriceps* en *Poecilus punctulatus*. Veel van deze soorten werden in de Duitse Eifel wel met vangpotten gevangen (BECKER 1969, 1970, 1975). Enkele van deze soorten zijn waarschijnlijk in Zuid-Limburg uitgestorven of beperkt tot slechts één of enkele terreintjes. Op kalkterreinen die bemest worden, blijken de typische soorten geheel te verdwijnen (ALDERS & TURIN 1981), waarschijnlijk doordat de hoge en dichte vegetatie die dan ontstaat de bijzondere temperatuurhuishouding van de kalkbodem teniet doet.

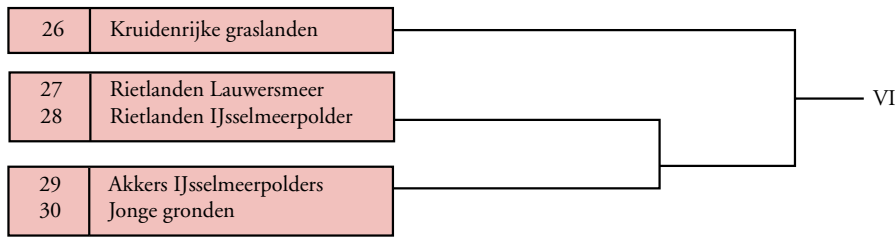
De begeleiders van de meest typische xero-thermofiele soorten zijn niet in tabel 9 opgenomen, omdat het hier bijna uitsluitend gaat om karakteristieke soorten uit de groep, nl.: *Amara montivaga*, *Brachinus crepitans*, *Harpalus dimidiatus*, *H. rubripes*, *Ophonus melletii*, *O. puncticeps* en *O. rufibarbis*.

De xero-thermofiele soorten zijn waarschijnlijk in de warme periode na de ijstijd van het Weichselien via de rivierdalen vanuit Zuid-Europa naar het noorden gekomen. Juist langs de rivieren vestigden zich ca. 6.000 jaar geleden ook de eerste boeren en ontstonden de extensief bewerkte open biotopen zoals akkers en kalkgraslanden op de hellingen langs de rivieren. Van de soorten uit deze groep is 48,6% van Midden- en Zuid-Europese oorsprong (tabel 7). Maar liefst 94% van de soorten uit deze groep is zeer stenotoop (eurytopie <4).

*Natte bossen, ruderales en beschaduwde-vochtige terreintypen*  
Deze terreinen vormen een enigszins heterogene subgroep. Er is een opmerkelijke overeenkomst tussen de soorten van ruderales plekken en die van beschaduwde, vochtige terreinen. Tot dit terreintype rekenen we ook de natte bossen en vochtige struwelen. Een deel van de soorten die we in deze terreinen vinden, heeft binding met jonge, drooggevalle gronden en in mindere mate met oevers. De soortensamenstelling van deze oecologische groep heeft een zeer duidelijk een vochtminnend karakter. We vinden hier meer vertegenwoordigers van de genera *Acupalpus*, *Agonum*, *Badister* en *Bembidion* dan bij de hiervoor besproken oecologische groepen. Slechts enkele soorten worden ook in de open, natte terreinen gevonden, zoals oevers en hoogvenen. De mate van eurytopie bij de soorten wisselt sterk, maar slechts 27,6% is zeer stenotoop (eurytopie <4). Er zijn geen studies die alleen betrekking hebben op deze terreintypen. Bij de studies van natte gebieden worden schaduwrijke en vochtige terreinen echter ook vaak behandeld, zoals door David & Marchal (1963), Dawson (1957), Jarmer (1971), K. Koch (1977), Obrtel (1972), Renkonen (1938, 1944) en Wasner (1977).

Enkele zeldzame soorten, die niet in de vangpotten werden aangetroffen maar blijkens de literatuur in deze groep thuishoren zijn: *Agonum lugens*, *A. nigrum* en *Amara tricuspadata*. De in tabel 9 genoemde groep van begeleiders komt geheel uit de groep van eurytope soorten. Vele van deze soorten zijn eveneens vochtminnend, zoals *Bembidion tetracolum*, *Dyschirius globosus*, *Loricera pilicornis*, *Pterostichus nigrita*, *P. vernalis* en *Clivina fossor*.

Het merendeel van de soorten (73,5%, tabel 7) behoort tot de areaaltypen 3, 5 en 9, dus soorten met een Europees-Palearctische verspreiding of met het zwaartepunt in de gematigde streken. Geen enkele soort in deze groep is van noordelijke origine, drie ervan (9%) zijn Atlantisch.

**Figuur 122**

Indeling van groep VI: rietlanden en jonge, drooggeval- len gronden.

**Figuur 123**

Verspreiding van karakteristieke soorten voor rietlanden en ande- re vochtige biotopen.

\*Plaat 4:2

### Oecologische hoofdgroep VI.

#### Rietlanden, jonge, drooggeval- len gronden \*

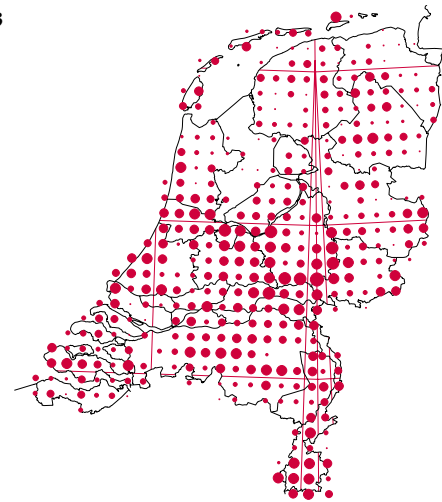
Rietlanden zijn zeer karakteristiek voor de Nederlandse rivierdelta. Door inpoldering is al honderden jaren gele- den veel laagveenmoeras verloren gegaan. Toch vinden we dit terreintype nog op veel plaatsen in de lage delen van Nederland. Recent is daar door nieuwe inpolderingen in het IJsselmeer juist een aanzienlijke oppervlakte bijgeko- men, met als blijvend rietmoeras de Oostvaardersplassen. In het hoofdstuk over kolonisatie (blz. 59) is al gesproken over het bijzondere karakter van deze nieuwe polders. Door hun geïsoleerde ligging hebben in eerste instantie al- leen vliegende dieren de IJsselmeerpolders kunnen berei- ken en koloniseren. Hierdoor hebben de jonge polders een soortensamenstelling die sterk afwijkt van die van oude rietlanden.

Bij deze hoofdgroep zijn ook de kruidenrijke graslanden ingedeeld. Dit is een zeer heterogene groep van terreinen die over heel Nederland op verschillende bodemsoorten verdeeld liggen, en die zich kenmerken door hoog opgaan- de kruidenrijke vegetaties. Deze graslanden hebben dus een geheel ander karakter dan de open en warme heide-, duin- en kalkgraslanden. Het microklimaat hier is enig- zins verwant aan dat van de beschaduwde-vochtige terrein- typen van de vorige hoofdgroep, maar de loopkeverfauna lijkt meer op die van oevers. Evenals bij de overige natte gebieden bestaat deze fauna bijna uitsluitend uit voorjaars- voortplanters (LARSSON 1939). Murdoch (1967) vond onder de soorten van natte gebieden dan ook een dominantie van soorten die als imago overwinteren.

In de eerste tien jaren na de drooglegging van Zuidelijk Flevoland maakten de goed vliegende soorten van rudera- le terreinen en oevers zo'n 80% van de soorten uit in de riet- landen en op de akkers (HAECK 1971, MOOK ET AL. 1995; REIMERINK 1972). Slechts 20% was afkomstig uit meer stabiele biotopen zoals heiden, maar het betrof soorten die ook relatief vaak zijn aangetroffen op andere jonge terreinen, zoals opge- spotten land. Al deze soorten zijn in staat om snel te reage- ren op nieuwe situaties, dankzij een zeer goed verbrei- dings- en aanpassingsvermogen (zie paragrafen over dis- persie en r- en K-strategen, blz. 65). In Nederland zijn de loopkevers van nieuwe poldergebieden zeer goed onder- zocht (HAECK 1971, HAECK ET AL. 1980, MEIJER 1973, 1974, 1980, 1989, MOOK ET AL. 1995). De kolonisatie van Zuidelijk Flevoland ging zeer snel in zijn werk. Toen het na enige tijd pas mogelijk was een reeks van vaste monsterpunten dwars door de polder van dijk tot dijk aan te leggen, werd desondanks nog een duidelijke afname van soorten vanaf de dijken naar het centrum van de polder toe gevonden.

In het begin van de kolonisatie van de Lauwersmeerpolder was er een weinig gevarieerde fauna van enkele zeer abun-

123



dante en dominante soorten, terwijl later het soortenaantal toenam en er een gelijkmatiger aantalsverdeling over de soorten ontstond (fig. 128). In de Lauwersmeerpolder bleven de typische zoutminnende soorten zeer lang aanwezig. Volgens Thiele (1977) geeft de hier geschetste verdeling van aantallen per soort een goed beeld van de mate van stabili- teit van een terrein. Het feit dat in de Lauwersmeerpolder de successie in een veel lager tempo verliep dan in de IJ- selmeerpolders, zou kunnen komen door het grote verschil in bodemsoort en de hieruit voortvloeiende beschikbaar- heid van voedsel (IJsselmeerpolders: zeeklei, Lauwersmeer: zand en silt). Doordat het voor veel soorten een marginale biotoop is, blijft een grote mate van instabiliteit in de popu- laties bestaan. Meijer (1980) concludeerde dat de verandering in de fauna op de eerste plaats werd bepaald door de vegeta- tie en op de tweede plaats door het verloop van de ontzil- ting; de loopkevers bleken sneller op de veranderingen te reageren dan de spinnen, waarschijnlijk omdat meer loop- keversoorten echte bodembewoners zijn.

In het gebied van het Markizaat bij Bergen op Zoom, dat in het kader van de Deltawerken vanaf 1983 veranderde van een zout schorregebied in een zoet en droger oevergebied, bleek het aantal soorten vooral aanvankelijk erg hoog te zijn, namelijk 83. Naarmate het gebied begroeid raakte en het zoutgehalte terugliep, nam het aantal soorten snel af (1984: 72; 1985: 66, 1986: 56 en in 1987: 53 soorten) (SISTER- MANS EN KREBS 1986B-1989, VERSCHOOR & KREBS 1995A, 1995B). Ook dit is karakteristiek voor een zeer instabiel biotoop, die in dit geval kenmerken heeft van een pionierstadium, maar prak- tisch een tegenovergesteld successiepatroon laat zien aan dat van de Lauwersmeerpolder. Bovendien verloopt het proces hier veel sneller. Een vergelijkbare studie uit Engeland wordt gegeven door Judd & Mason (1995).

Een koloniserende soort die niet op de cd-rom genoemd is, maar die blijkens de literatuur vaak op zeer jonge en dyna- mische, soms chemisch verontreinigde plekken voorkomt is *Amara ingenua* (DEN BOER 1977).

Tabel 9 laat zien dat de lijst begeleidende soorten van deze groep grote overeenkomst vertoont met die van de voor- gaande groep. Maar liefst 13 soorten, waaronder de eerste 7, kwamen ook al in de beschaduwde-vochtige terreinen talrijk voor. Het gaat hier zonder uitzondering om vochtminnende

**Figuur 124**

Een rijk grasland met kruiden langs de Nederrijn (Jufferwaard te Renkum), 1998 (handvangsten, Turin). Kenmerkende soorten:

*Agonum gracile*, *A. marginatum*, *Amara aenea*, *A. brunnea*, *A. convexior*, *A. ovata*, *Bembidion aeneum*, *Calathus fuscipes*, *Ophonus puncticeps*, *O. rufibarbis*, *Oxypselaphus obscurus*, *Paranchus albipes*, *Poecilus cupreus*, *Pterostichus anthracinus*, *P. vernalis*, *Stenolophus mixtus*, *Stomis pumicatus*, *Synuchus vivalis*, *Trechus obtusus*, *T. quadristriatus*, *Trichocellus cognatus*, *T. placidus*.

**Figuur 125**

Rietland in laagveenmoeras, Kleimeer (Noord-Holland), 1983 (series 5908, 5911, Brugge, FU13). Kenmerkende soorten: *Acupalpus brunnipes*, *A. flavicollis*, *A. parvulus*, *Agonum fuliginosum*, *A. marginatum*, *A. piceum*, *A. thoreyi*, *Amara famelica*, *Anisodactylus binotatus*, *Badister dilatatus*, *B. lacertosus*, *B. peltatus*, *Bembidion aeneum*, *B. assimile*, *B. bipunctatum*, *B. doris*, *B. femoratum*, *B. fumigatum*, *B. iricolor*, *B. lunulatum*, *B. minimum*, *B. varium*, *Blemus discus*, *Carabus granulatus*, *Chlaenius nigricornis*, *Demetrias atricapillus*, *D. imperialis*, *Dyschirius thoracicus*, *Elaphrus uliginosus*, *Notiophilus substriatus*, *Odacantha melanura*, *Oodes helopioides*, *Oxypselaphus obscurus*, *Paradromius longiceps*, *Paranchus albipes*, *Patrobus atrorufus*, *Pterostichus anthracinus*, *P. aterrimus*, *P. rhaeticus*, *Trechoblemus micros*, *Trechus rubens*.

**Figuur 126, 127**

Drooggevalen slikken in het pas drooggelegde Zuidelijk Flevoland, met veel moerasandijvie (*Tephroses palustris*): een pionierbiotoop, en dijkvoet slikken, riet en steenblokken, winterbeeld, 1970 (serie 1006, Haeck, FT69). Kenmerkende soorten (ook gebaseerd op andere series in Flevoland): *Acupalpus flavicollis*, *A. parvulus*, *Agonum marginatum*, *A. muelleri*, *A. sexpunctatum*, *A. thoreyi*, *Amara plebeja*, *A. spreta*, *Anchomenus dorsalis*, *Bembidion aeneum*, *B. assimile*,



*B. bruxellense*, *B. dentellum*, *B. iricolor*, *B. lunulatum*, *B. minimum*, *B. properans*, *B. quadrimaculatum*, *Blemus discus*, *Calathus melanocephalus*, *Clivina fossor*, *Dyschirius globosus*, *Nebria livida*, *Pseudoophonus rufipes*, *Pterostichus melanarius*, *P. niger*, *Stenolophus mixtus*, *T. obtusus*, *T. quadristriatus*, *Trichocellus placidus*.

eurytope soorten. De meest abundante begeleider hier is *Loricera pilicornis*, een soort die in de heiden als begeleider op de 15<sup>e</sup> plaats stond, in de bossen op de 6<sup>e</sup> en bij de beschaduwd-vochtige terreintypen op de 3<sup>e</sup> plaats.

Bij deze groep komt 61,1% van de soorten uit gematigde

streken (areaaltype 3), of heeft een Europese verspreiding (type 9, zie tabel 7). Er is slechts één Atlantische soort, terwijl 27,8% van de soorten een Midden-Europese of zuidelijke herkomst heeft. Het aantal stenotope soorten (eurytope <4) in deze groep is 58,8%, veel hoger dan in de voorgaande groep.

**Figuur 128**

Dominante soorten van jaarseries uit polders en oude biotopen.

De grafieken geven de

percentuele aantalsver-

houdingen van de 16

meest abundante soorten

van elke vangplek. In

deze zogenaamde domi-

nantiestructuren zien we

doorgaans een zeer steil

verloop bij typische pio-

niergezelschappen, met

slechts één tot drie zeer

dominante soorten, ter-

wijl bij minder dyna-

mische biotopen het ver-

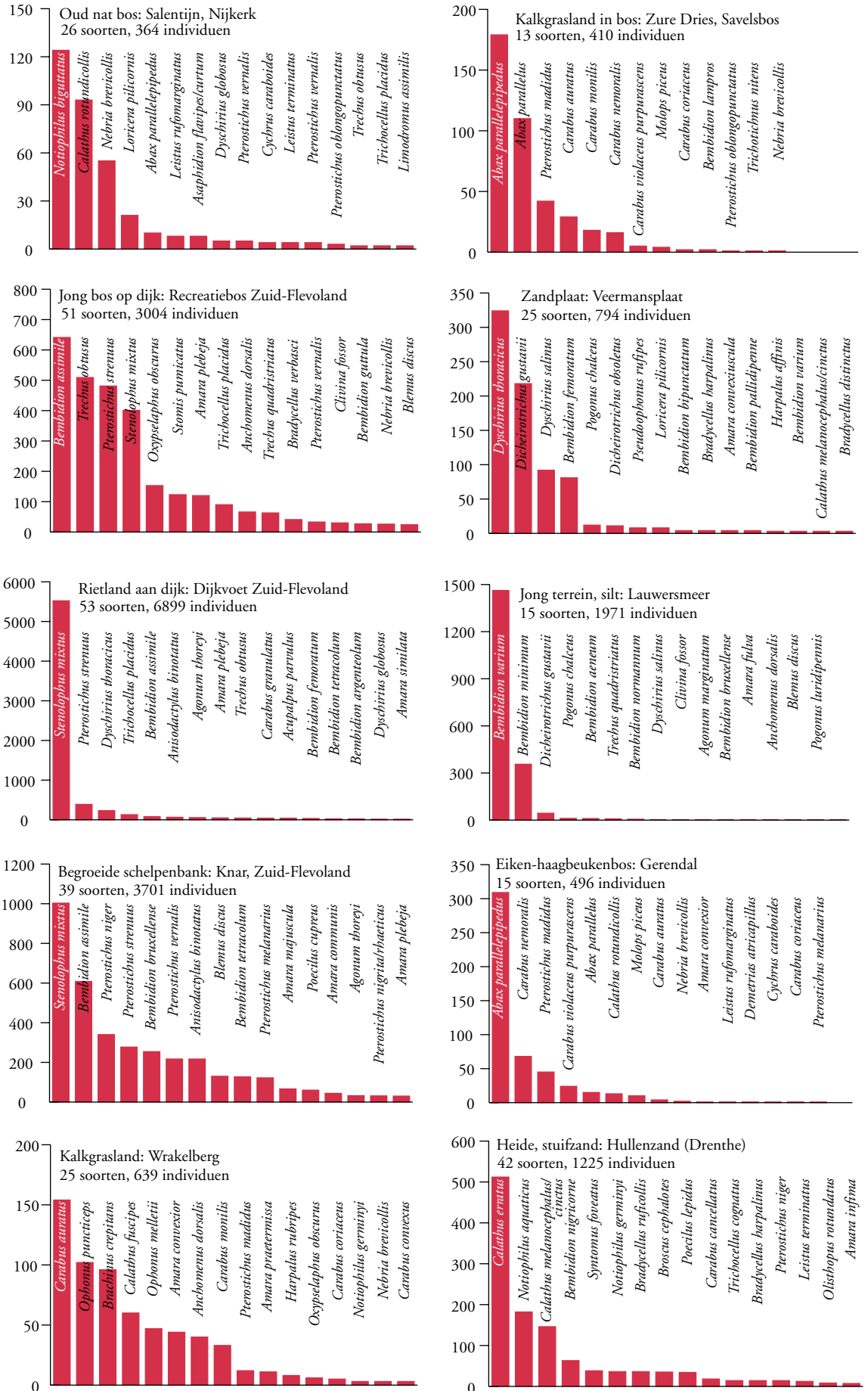
loop veel vlakker is. Per

grafiek wordt tevens het

totaal aantal soorten en

individuen van de betref-



fende vangplaats gegeven.

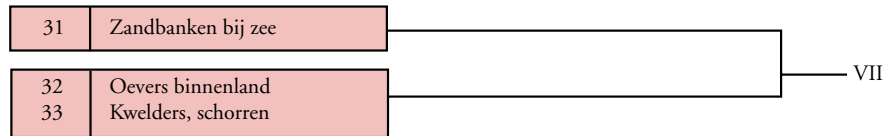


**Oecologische hoofdgroep VII.****Oevers en kwelders**

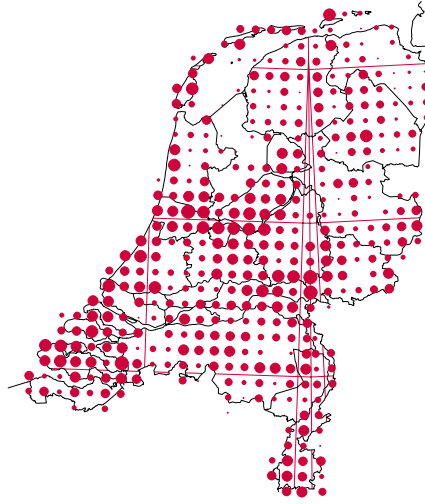
Oevers zijn er genoeg in ons waterrijke land, maar ze zijn tot nu toe weinig systematisch op loopkevers onderzocht omdat ze moeilijk met vangpotten te bemonsteren zijn. Ze zijn dan ook ondervertegenwoordigd in het materiaal dat gebruikt is voor de oecologische classificatie (TURIN ET AL. 1991). De meeste vangseries die langs oevers gefunctioneerd hebben stonden niet direct aan de waterlijn, terwijl veel echte oeversoorten zich alleen daar ophouden. Relatief goed bemonsterd zijn de kweldergraslanden en schorren. Allereerst bespreken we de soorten die in de vangpotten vertegenwoordigd waren en noemen daarbij eerst de soorten van oevers van zoet water. De meeste van deze soorten zijn tot op zekere hoogte zouttolerant en kunnen daarom ook deel uitmaken van de zilte-graslandfauna: *Agonum marginatum*, *Amara convexuscula*, *Bembidion aeneum*, *B. bipunctatum*, *B. femoratum*, *B. minimum*, *B. varium*, *Dyschirius politus*, en *D. thoracicus*. Maar ook enkele soorten uit de voorgaande groep kunnen frequent op open oevers voorkomen: *Acupalpus parvulus*, en *Elaphrus riparius*. Soorten die min of meer beperkt zijn tot de kwelder zijn *Bembidion normannum*, *B. pallidipenne*, *Bradycellus distinctus*, *Dicheirotichus gustavii*, *D. obsolitus*, *Dyschirius obscurus*, *D. salinus*, *Pogonus chalceus* en *P. luridipennis*.

Het aantal loopkeversoorten dat aan oevers leeft is veel groter dan hier geschetst. Soorten die weinig of niet in de vangpotten werden aangetroffen zijn: *Agonum impressum*, *A. scitulum*, *A. viridicupreum*, *Anisodactylus signatus*, *Bembidion atrocoeruleum*, *B. elongatum*, *B. fluviale*, *B. milleri*, *B. modestum*, *B. prasinum*, *B. puntulatum*, *B. stomoides*, *B. tibiale*, *Chlaenius sulcicollis*, *Dyschirius intermedius*, *D. laeviusculus*, *D. neresheimeri*, *D. semistriatus*, *Elaphrus ullrichii*, *Lionychus quadrillum*, *Perileptus areolatus*, *Tachys bistriatus*, *T. quadrisignatus* en *Thalassophilus longicornis*. Niet alle soorten uit deze groep zijn zeldzaam. Met name direct langs de waterlijn opererende soorten zijn, zoals boven reeds genoemd, slecht in het vangpotmateriaal vertegenwoordigd. Het beeld wordt hier in sterke mate bepaald door de echte oevergenera zoals *Acupalpus*, *Badister*, *Bembidion*, *Dyschirius*, *Elaphrus* en *Tachys*. Voor de zoute milieus komen daar *Dicheirotichus* en *Pogonus* als zeer karakteristieke genera bij (TURIN 1991). De groep van zoutminnende (halobionte en halofiele) soorten is in deze oecologische groep goed vertegenwoordigd. Waarschijnlijk komt dit doordat veel van deze soorten ook verder van het zoute water op de zilte graslanden voorkomen.

Op de cd-rom  wordt nadere aandacht besteed aan de soorten die in meer of mindere mate een (zout) kustbinding hebben. Deze voorkeur is afgeleid uit de kaartbeelden in de loopkeveratlassen van Denemarken (BANGSHOLT 1983), Nederland (TURIN ET AL. 1977) en diverse publicaties over halofiele loopkevers van onder anderen Gersdorf (1966), Horion (1935, 1959), Von Lengerken (1929) en Heydemann (1962B). De Nederlandse verspreidingsbeelden werden geanalyseerd door Noppert (1985), maar hierbij werden de meer zeldzame soorten om statistische redenen niet meegenomen. Het overzicht van zout/kust-soorten op de cd-rom  komt uit een publicatie over de loopkevers van het Nederlandse Waddengebied (TURIN 1991). Niet alle soorten die in de tabel voorkomen zijn oeversoorten.



130

**Figuur 129**

Indeling van groep VII: oevers- en kwelderbiotopen.

**Figuur 130**

Verspreiding van karakteristieke soorten voor oevers en schorren.

. Plaat 4:3,4

Plaat 5

De soorten die tot de oeversfauna behoren, zijn over het algemeen uitstekend aan hun habitat aangepast. In de uiterwaarden blijkt het merendeel der soorten voorjaars-voortplanters te zijn en dus de volledige ontwikkeling te kunnen doormaken buiten de overstromingen in de winter (LEHMANN 1965). Globaal gezien bestaat er een aanzienlijke overeenkomst met de loopkevers van cultuurland. In de naburige landen zijn diverse studies uitgevoerd aan loopkevers van oevers. Over de fauna van oevers langs stromend water zie: Andersen (1970, 1982, 1983A, B), Krogerus (1948), Lehmann (1965) en Plachter (1986). Palmén (1944) onderzocht speciaal de aanpassingen van soorten aan het onderlopen van oevers. Ook Zulka (1994) onderzocht in het oosten van Oostenrijk (rivier Morava) in het veld en het laboratorium de loopkeverfauna van terreinen die regelmatig overstromen. Het betrof hier zowel grasland als rivierfloedbossen. Vlak na een overstroming vond hij in enkele gevallen een kortstondig optreden van enkele zeldzame soorten zoals *Agonum dolens*, *Blethisa multipunctata*, *Chlaenius tristis*, *Limodromus krynickii*, *L. longiventris* en *Platynus livens*, die voortplantingsactiviteit vertoonden en daarna onmiddellijk weer spoorloos verdwenen. Ook vond Zulka in het laboratorium dat dieren die overwinterden in dood hout, tot 40 dagen onder water in leven bleven. Over het geheel betrof het hier, evenals in de Nederlandse uiterwaarden, een soortenrijke, gevarieerde loopkeverfauna. (zie blz. 51). Šustek (1994A) classificeerde 43 vangplaatsen van 26 vloedbossen in Moravië en Slowakije, hetgeen resulteerde in twee duidelijk onderscheiden groepen: 1. regelmatig geïnundeerde terreinen, met *Limodromus assimilis*, *Patrobus atrofusus*, *Bembidion mannerheimii* en *Pterostichus anthracinus* als kenmerkende soorten, en 2. incidenteel overstromde terreinen, met *Carabus coriaceus* en *C. ullrichi* als dominante soorten. Vooral gericht op de studie van de loopkeverfauna van oevers langs stilstaand water waren de onderzoeken van David & Marchal (1963), Dawson (1957), Koch (1977) en Wasner (1977). Met betrekking tot de zoute oevers noemen we: Heydemann (1962A, B, 1967A, B), Mos-



**Figuur 131**

Een begroeide jonge zandplaat bij zee: de Hompelvoet in de Grevelingen, 1974 (series 352I, 3529, Zijlstra, ET63).

Kenmerkende soorten:

*Acupalpus parvulus*, *Agonum marginatum*, *A. sexpunctatum*, *Amara aenea*, *A. apricaria*, *A. convexiuscula*, *A. fulva*, *A. spreta*, *Asaphidion pallipes*, *Bembidion argenteolum*, *B. assimile*, *B. bipunctatum*, *B. fumigatum*, *B. laterale*, *B. minimum*, *B. pallidipenne*, *B. quadripustulatum*, *B. varium*, *B. velox*, *Bradycellus distinctus*, *Brosicus cephalotes*, *Calathus ambiguus*, *C. erratus*, *Cicindela maritima*, *Dyschirius globosus*, *D. luedersi*, *Elaphrus riparius*, *Omophron limbatum*, *Panagaeus cruxmajor*, *Pogonus chalceus*.



**Figuur 132**

Oevers van de Nederrijn bij Renkum (Jufferwaard en Noordberg), met kribben en grind- en zandstrandjes, 1985, 1987 (handvangsten Heijerman, Turin, FT86).

Kenmerkende soorten:

*Acupalpus consputus*, *Agonum dolens*, *marginatum*, *A. micans*, *A. viridicupreum*, *Badister dilatatus*, *B. lacertosus*, *B. peltatus*, *Bembidion aeneum*, *B. articulatum*, *B. atrocoeruleum*, *B. biguttatum*, *B. dentellum*, *B. fasciolatum*, *B. fluviatile*, *B. gilvipes*, *B. guttula*, *B. harpaloides*, *B. modestum*, *B. punctulatum*, *B. quadrimaculatum*, *B. semipunctatum*, *B. striatum*, *B. testaceum*, *B. velox*, *Chlaenius tibialis*, *C. vestitus*, *Clivina fossor*, *Dyschirius angustatus*, *Elaphrus riparius*, *Epaphius secalis*, *Platynus livens*, *Nebria livida*, *Omophron limbatum*, *Ophonus rufibarbis*, *Paranchus albipes*, *Philorhizus sigma*, *Pterostichus anthracinus*, *P. gracilis*, *Tachys parvulus*, *Trechoblemus micros*.



**Figuur 133**

Een dichtbegroeid schor langs de Oosterschelde: Dortsman (Zeeland), 1975 (serie 3579, Zijlstra, ET71). Kenmerkende soorten (ook gebaseerd op Vianen, fig. 134):

*Amara convexiuscula*, *Anisodactylus poeciloides*, *Bembidion aeneum*, *B. bipunctatum*, *B. iricolor*, *B. laterale*, *B. minimum*, *B. normannum*, *B. pallidipenne*, *Calathus fuscipes*, *C. melanocephalus*, *C. mollis*, *Clivina fossor*, *Dyschirius luedersi*, *D. nitidus*, *D. obscurus*, *D. salinus*, *D. thoracicus*, *Dicheirotrichus gustavii*, *D. obsoletus*, *Notiophilus aquaticus*, *Ophonus rufibarbis*, *Pogonus chalceus*, *P. luridipennis*, *Pterostichus macer*, *P. melanarius*, *P. vernalis*.



**Figuur 134**

Een schor langs de Oosterschelde bij vloed: Vianen (Zeeland), 1975 (series 3554, 3555, Zijlstra, ET72).

Zie fig. 133.



sakowski (1971), Niemela (1988B), Rueda & Montes (1987), Desender (1989B) en Desender et al. (1998). Veel oever- en uiterwaardsoorten overwinteren op hoger gelegen terreindelen, bij voorkeur in bosranden. Ook tijdens grote overstromingen in het voorjaar kunnen veel soorten voor lange tijd onder water blijven. Heydemann (1967A) vond dat bij lage temperaturen (5-8 °C) overstromingen langer overleefd werden dan bij hogere temperaturen (21-23 °C). Ook larven kunnen overstromingen zeer lang overleven (PALMÉN 1949). Op schorren en slikken in zout water was de overleving lager (HEYDEMANN 1967A) omdat waarschijnlijk vrij veel energie nodig is voor de osmoregulatie.

Zilte graslanden (kwelders, schorren) zijn relatief jonge biotopen die, naarmate ze jonger zijn, bevolkt worden door relatief betere verspreiders. Zo bleek de soort *Pogonus chalcus* in zilte terreinen in het mediterrane gebied naast een beduidend beter verbredingsvermogen, een lagere genetische diversiteit te hebben dan in de atlantische populaties (DESENDER ET AL. 1998). Dit kan verklaard worden doordat de mediterrane biotopen minder persistent zijn, met als gevolg een hogere turnover door plaatselijk uitsterven en herkolonisatie (DESENDER & SERRANO 1999). Desender & Maelfait (1999) beschreven de verschuivingen in soortensamenstelling van een aantal schorregebieden in een zout-zoetgradiënt in het Schelde-estuarium. De studies over ontzilting in de terreinen van het Markizaat bij Bergen op Zoom en in de Lauwersmeerpolder, zijn onder hoofdgroep VI besproken (blz. 98).

De begeleidende soorten die in het gezelschap van de oeversoorten voorkomen, kunnen we ten dele vinden in dezelfde oecologische groep (zie tabel 9). Dit wijst erop dat vooral de zilte terreinen nogal vaste soortencombinaties hebben. De overige begeleidende soorten zijn op zijn minst vochtminnend en vaak zouttolerant.

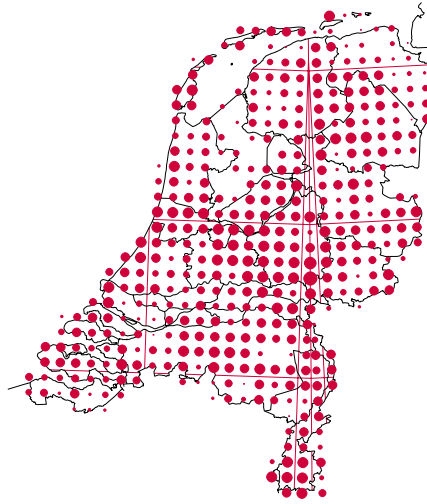
De soorten in deze groep komen voor 42,9% uit de gematigde streken, of zijn Europees/Palaarctische soorten. Elf (52,4%) zijn kustsoorten met een Atlantisch/Mediterrane verspreiding (zie tabel 7). Tot de echte stenotope soorten in deze groep behoort 37,5%. De halobionte en halofiele soorten hebben ook in Europa altijd een echte kustverspreiding. Oeversorten van eutrofe poelen langs de Nederrijn in Duitsland, maken ook deel uit van de fauna van moerasgebieden in Bohemen (OBRTTEL 1972).

#### De agrarisch intensief bewerkte gronden, eurytope soorten

De soorten die niet duidelijk tot één of enkele van de boven besproken zeven oecologische hoofdgroepen beperkt zijn, zijn op grond van een uit de basistabel berekende eurytopiemaat (maat betreffende de oecologische amplitude) uit deze classificatie gelicht en in een aparte (eurytope) groep ondergebracht (zie: cd-rom ●) (TURIN ET AL. 1991). Over het algemeen gaat een grote mate van eurytopie samen met een grote tolerantie ten opzichte van zware bemesting. Zoals sommige soorten vis juist in vervuild water een zeer hoge dichtheid kunnen bereiken, kunnen sommige soorten loopkevers dat op agrarisch intensief gebruikte gronden.

Een groot deel van het Nederlandse landschap is intensief bewerkt cultuurland. Wat we ons daarbij moeten voorstel-

135



**Figuur 135**  
Verspreiding van de eurytope soorten.

len, wordt duidelijk als we de nieuwste milieukaarten van Europa bekijken (O.A. BARTHOLOMEW 1991, WOLTERS-NOORDHOFF ATLASPRODUKTIES 1988, MINISTERIE VAN LNV 1997). Nederland staat erop de kaarten letterlijk gekleurd op als het land met verreweg de hoogste intensiteit aan bemesting en bestrijdingsmiddelen. Uit vegetatiekundige studies is al lang bekend dat veel plantensoorten niet bestand zijn tegen een zware bemestingsdruk. De soortenrijkdom neemt drastisch af en de weinige overgebleven soorten komen vaak in grote aantallen voor. Met de insecten is het al niet veel anders gesteld. In landbouwsystemen is in alle delen van Europa veel onderzoek aan loopkevers gedaan (DESENDER & ALDERWEIRELDT 1988, LUFF 1987, KISS ET AL. 1994, VAN DIJK 1987, WALLIN 1985 E. A.). Men kan stellen dat zware bemesting met organische mest een sterk nivellerende invloed heeft op de loopkeverfauna, hoewel de diversiteit plaatselijk nog vrij hoog kan zijn (ALDERS & TURIN 1981). Maar weinig soorten tolereren een hoge mestgift en de loopkeverfauna's van akkers en weilanden gaan daardoor sterk op elkaar lijken. Evenals op andere vervuilde gronden, kan de talrijkheid van deze tolerante soorten hier soms erg hoog zijn. Overzichten van de loopkeverfauna van deze terreintypen zijn gegeven door Basedow et al. (1976A, 1991), Hance et al. (1987), Lövei & Sarospataki (1990) en Thiele (1977); deze studies geven sterk op elkaar lijkende resultaten. De soorten die in staat zijn de extreme omstandigheden in zwaar bemeste terreinen te overleven zijn zonder uitzondering eurytope vochtminnende soorten. Over het algemeen wordt het beeld op weilanden en akkers bepaald door een twintigtal soorten: *Agonum muelleri*, *Anchomenus dorsalis*, *Bembidion lampros*, *B. quadrimaculatum*, *B. tetracolum*, *Calathus fuscipes*, *C. melanocephalus*, *Carabus granulatus*, *Clivina fossor*, *Dyschirius globosus*, *Harpalus affinis*, *Loricera pilicornis*, *Nebria brevicollis*, *Poecilus cupreus*, *P. versicolor*, *Pterostichus melanarius*, *Pseudoophonus rufipes*, *Synuchus vivalis* en *Trechus quadristriatus*. De hier genoemde soorten treffen we in de intensief bewerkte cultuurlanden in nagenoeg geheel Noordwest-Europa aan. Afhankelijk van de bodem kunnen hier soorten als *Amara aenea*, *A. familiaris*, *Asaphidion curtum*, *Bembidion obtusum*, *Broscus cephalotes*, *Calathus cinctus*, *Pterostichus niger*, *P. strenuus*, *P. vernalis* en *Stomis pumicatus* bijkomen. Luff (1990) liet zien dat bij een aantal cultuurlanden in Engeland de meer algemene soorten in min of meer vaste verhoudingen voorkwamen, maar

dat er een groot aantal soorten was dat als het ware kwam en ging. Deze laatste groep soorten karakteriseerde, in de ordinatie die Luff uitvoerde, min of meer de tijdas, dat wil zeggen de ouderdom van de terreinen. Waarschijnlijk doet dit beeld zich ook voor bij andere instabiele biotopen. Over de betekenis van grazige akkerranden voor de biologie van akkerbewonende soorten zie: Asteraki et al. (1995), Desender et al. (1989), Hance et al. (1990), Kiss et al. (1994) en Wallin (1985). Eversham et al (1996) toonden aan dat een aantal typen niet-agrarische antropogene biotopen, zoals stukjes grond in de stad en industriële terreinen, vaak interessante vervangers kunnen zijn van natuurlijke en halfnatuurlijke biotopen. Op de onderzochte terreinen in Engeland huisvestten ze, naast de meeste eurytope soorten, ruim 35% van de biotoopspecifieke stenotope soorten, waaronder zelfs typische zout- en kalksoorten.

#### *Economische betekenis loopkevers*

In het cultuurland is *Zabrus tenebrioides* een van de weinige soorten met economische betekenis, omdat die schade aan landbouwgewassen kan veroorzaken. Dit is in hoofdzaak het werk van de larve. De schade die door enkele fytofage loopkevers wordt toegebracht aan fruit, zoals aan aardbeien door *Pseudoophonus rufipes* (BURMEISTER 1939), is waarschijnlijk van weinig betekenis. Anderzijds wijzen diverse studies erop dat loopkevers een belangrijke regulerende invloed op de bodemfauna kunnen hebben (SCHERNEY 1959, 1962). De invloed van loopkevers is daarbij groter dan die van spinnen en kort-schildkevers (FRANK 1967A, B). Omdat sommige *Carabus*-soorten gemiddeld 6-6,5 larven of poppen per dag zouden eten, is het bij een lage aantasting van gewassen door insecten waarschijnlijk beter om *Carabus*-soorten hun werk te laten doen dan spuitmiddelen te gebruiken. De soorten *Carabus cancellatus* en *C. granulatus* blijken ook een grote invloed op het aantal eieren van de coloradokever (*Leptinotarsa decemlineata*) te hebben, en daardoor tevens een positieve invloed op de aardappelooft (SCHERNEY 1959). Dubrovskaya (1970) liet zien dat door het reduceren van de loopkeverfauna, de rijkdom van de overige bodemfauna sterk toenam.

Op akkers worden echter vaak bestrijdingsmiddelen gebruikt, hetgeen volgens Thiele (1977) die daar relatief veel aandacht aan besteedde, na verloop van enige tijd, nauwelijks van invloed zou zijn op de loopkeverfauna. Scherney (1958) was echter van mening dat het effect vrij groot kan zijn op soorten die zeer eenzijdig op larven van één bepaalde insectensoort foerageren. Volgens Thiele heeft de verandering van de vegetatiestructuur, door gebruik van een herbicide, een grotere invloed op de samenstelling van de loopkeverfauna dan het spuitmiddel zelf. Basedow (1990) meldde echter dat met langduriger gebruik van middelen als parathion, de loopkeverfauna met meer dan 70% was afgenomen. In de tijd dat het middel gebruikt werd (1971-1984) verdwenen diverse soorten geheel, waaronder *Carabus auratus*. Geconstateerd werd dat vrouwtjes beduidend slechter reproduceerden en dat na het stoppen van de behandeling met insecticiden de loopkeverfauna zich slechts langzaam herstelde. Jaworska (1989) geeft bovendien aan dat een groot aantal loopkeversoorten direct of indirect aan bepaalde plantensoorten (grassen, akkeronkruiden) gebonden is en dat ook daardoor het gebruik van herbiciden ook de loopkeverfauna sterk kan beïnvloeden.

Maar liefst dertig van de eurytope cultuursoorten zijn begeleiders van kenmerkende soorten in de andere oecologische hoofdgroepen (vergelijk tabel 10). Enkele komen zelfs in alle 33 in de classificatie onderscheiden terreintypen voor, namelijk *Amara familiaris*, *Calathus melanocephalus*, *Loricera pili-cornis* en *Pseudoophonus rufipes*. Maar ook binnen deze zeer eurytope soorten is meestal nog een uitgesproken voorkeur te zien voor drogere of nattere gebieden, wat duidelijk tot uitdrukking komt in de verschuivingen in dominantie die we zien bij de begeleidende soorten (zie tabel 9).

De stadsfauna is verwant aan de fauna van het intensief gebruikte cultuurland. Vooral in grote steden ziet men vanaf de periferie naar het centrum toe een afnemende diversiteit, zoals werd aangetoond in Wenen (SCHWEIGER 1962). Zo namen de aantallen *Carabus*- en *Prerostichus*-soorten sterk af. Müller et al. (1975) vonden al een verarming van de loopkeverfauna in de directe omgeving van Saarbrücken, vergeleken met het omringende gebied op grotere afstand van de stad. Wat overblijft in stadsparken en tuinen betreft dan ook vaak slechts de eurytope soorten.

Enkele zeldzame soorten zijn blijkens de literatuur in hoge mate afhankelijk van menselijke activiteit, maar hebben weinig met de moderne landbouwmethode te maken. Het zijn geïmporteerde of synantropische soorten: *Plochionus pallens*, *Sphodrus leucophthalmus* en *Syntomus pallipes*. Met name *Sphodrus* is door de sterk veranderde levenswijze van de mens uit bijna geheel Noordwest-Europa verdwenen (zie onder *Sphodrus*).

Als begeleidende soorten zien we in deze groep alleen vertegenwoordigers uit de groep zelf. Over het algemeen zijn dit de meest abundanten soorten (cd-rom: 5.8).

De soorten van deze groep hebben over het algemeen grote verspreidingsgebieden. 32 van de 52 soorten in deze groep (61,5%) hebben een Europese of Palearctische verspreiding. Nog eens 16 soorten (30,8%) hebben een Midden-/Noord-Europese verspreiding. Uiteraard komen in deze groep geen stenotope soorten voor, omdat de eurytopiemaat (>7,5) het criterium was om deze soorten uit de overige groepen te lichten. De oorspronkelijke biotoop van de soorten die tegenwoordig de intensief bewerkte cultuurlanden bewonen, bestond waarschijnlijk voor veel soorten uit oeveren, maar voor sommige ook uit de steppen van Oost-Europa (TISCHLER 1958).

#### VERANDERINGEN IN DE LOOPKEVERFAUNA

Dat flora en fauna de laatste decennia in een onnatuurlijk hoog tempo aan veranderingen blootstaan, hoeft langzamerhand geen betoog meer. Maar ook al kunnen we deze veranderingen ogenschijnlijk gemakkelijk waarnemen, toch is het nog erg moeilijk om over harde kwantitatieve gegevens te beschikken vanwege onvoldoende statistisch toetsbaar basismateriaal (HEIJERMAN & TURIN 1994B). We zullen hier niettemin trachten om iets van deze veranderingen te beschrijven, beginnende met enkele voorbeelden uit het buitenland.

#### Veranderingen elders in Europa

Al voor de oorlog schreef Horion (1938) over de invloed van langere warme perioden op het voorkomen van warmteminnende keversoorten. Volgens hem waren er in de periode van 1785 tot 1885 drie warme en droge perioden geweest

zijn en drie relatief koude, elk van ca. 15-20 jaar. Hij bracht de periodieke, zeer frequente vangsten van warmteminnende keversoorten in verband met de warme perioden en benadrukte dat ook op het moment van het schrijven van zijn artikel sprake was van een warme en relatief soortenrijke periode. In de voorbeelden noemde hij de verschijning van soorten als *Amara anthobia*, *Bembidion elongatum*, *Calathus rotundicollis* en *Leistus rufomarginatus* in Duitsland.

In de jaren voor de oorlog begon Lindroth omvangrijk materiaal bijeen te brengen over het voorkomen van loopkevers in geheel Scandinavië, Finland en Denemarken. Het doel was een uitgebreide zoögeografische studie over de geschiedenis van de loopkeverfauna in deze noordelijke streken na de ijstijd (LINDROTH 1945, 1949). Kennelijk was dit materiaal voldoende voor enkele speciale studies over recente veranderingen in de samenstelling van de fauna (LINDROTH 1943, 1972). Hij constateerde dat er verschillende soorten waren, waarvan het verspreidingsgebied inkromp. Van twee soorten die in Fennoscandië sterk zijn achteruitgegaan, *Sphodrus leucophthalmus* en *Laemostenus terricola*, zocht Lindroth de verklaring in het feit dat deze soorten samen met *Blaps mucronata* (de kelderkever, Tenebrionidae) van oorsprong grotbewoners en in onze streken kelderbewoners zijn. *Sphodrus*, die vooral in Denemarken in de vorige eeuw wijd verbreid was, is thans geheel verdwenen, volgens Bangsholt (1983) door sanitaire maatregelen. Verder ging Lindroth in op de zich uitbreidende soorten, die hij onderverdeelde in nieuwkomers en reeds aanwezige soorten. Tot de nieuwkomers behoorde de snel expanderende *Amara majuscula* en de in dit opzicht wellicht nog dynamischer *Perigona nigriceps*. Ook *Amara fusca*, *Bradycellus verbasci*, *Demetrias atricapillus*, *Ophonus puncticeps*, *O. nitidulus* en *Stenolophus mixtus* zijn recente immigranten in Fennoscandië. Andere soorten die hun verspreidingsgebied veranderden vanuit reeds bestaande vestigingen, zijn *Acupalpus exiguus*, *Amara montivaga*, *Dicheirotrichus rufithorax* en *Dromius angustus*. Lindroth noemde een aantal mogelijke verklaringen, waarvan er geen op alle soorten van toepassing is. Op sommige soorten kunnen menselijke activiteiten hun invloed hebben, hij zag de landbouw nog hoofdzakelijk als een verrijkende factor, hetgeen bij de toen gebruikte landbouwmethoden heel goed kan kloppen. Ook noemde Lindroth (1972) de invloed van het klimaat.

Volgens Hammond (1974) waren veel van de recente veranderingen op de Britse Eilanden het gevolg van een nog steeds voortdurende periode van instabiliteit na de laatste ijstijd.

Bangsholt (1983) gaf een analyse van de veranderingen in de loopkeverfauna van Denemarken over een periode van meer dan honderd jaar. Aangaande de loopkeverfauna van cultuurland komt hij tot een veel negatiever oordeel dan Lindroth (1972). *Carabus cancellatus*, *Amara similata* en *A. ingenua* kwamen vroeger in Denemarken wijd verbreid voor op cultuurgronden, met name op graslanden, recent echter niet meer. Hij beschouwde de achteruitgang van *Carabus clatratus* en *C. nitens* als veroorzaakt door het verdwijnen van veel natte gebieden, terwijl anderzijds ook verschillende soorten van droge en warme plaatsen sterk achteruit zijn gegaan. *Harpalus neglectus*, *H. anxius* en *Masoreus wetterhallii* zijn soorten die in Denemarken in de jaren zeventig nog slechts in de kustgebieden voorkwamen, daar de

gebieden met de hoogste temperaturen. Verder meldde Bangsholt een achteruitgang van brachyptere soorten, waarschijnlijk ten gevolge van het versnipperen van biotopen. Hij veronderstelde dat de achteruitgang van veel soorten die in Denemarken de noordwestgrens van hun areaal bereiken, en van origine uit onaangetaste gebieden in Oost-Duitsland en Polen stammen, door fragmentatie en het verloren gaan van deze gebieden, onomkeerbaar zal zijn.

In België zijn volgens Desender et al. (1994) veel zeldzame soorten zeldzamer geworden, grotendeels door het verlies aan natuurlijke en halfnatuurlijke terreintypen, en zijn enkele algemene soorten toegenomen.

### Veranderingen in Nederland

Hengeveld (1985) trachtte de verspreidingsbeelden van een groot aantal soorten te analyseren. Helaas beschikte hij slechts over het materiaal van de oude loopkeveratlas waarvan blijkens de studie ca. 40.000 records bruikbaar waren voor analyse. Niettemin slaagde Hengeveld erin een samenhangend beeld te geven van de veranderingen in de Nederlandse fauna, waarbij hij zowel frappante overeenkomsten als verschillen met de bevindingen van Hammond (1974) constateerde. Volgens hem kan het merendeel van de fluctuaties veroorzaakt zijn door veranderingen in het klimaat, met als enige uitzondering *Cicindela sylvatica* die het slachtoffer zou kunnen zijn van menselijke activiteiten, namelijk het vastleggen van stuifzanden. In de overtuiging dat de invloed van de mens groter is dan in de analyse van Hengeveld tot uitdrukking kwam, werd ook op een andere manier naar de gegevens gekeken. Immers, Lindroth (1972) kwam tot de conclusie dat de mens met de oude extensieve landbouwmethoden een verrijkende invloed heeft gehad. Deze conclusie wordt gedeeld door vele vegetatiekundigen (bv. SUKOPP 1972), ook in Nederland (WESTHOFF ET AL. 1973). De verrijkende invloed wordt toegeschreven aan het scheppen van variatie, naast een grote stabiliteit. Maar in deze eeuw is de verrijkende invloed omgeslagen in een verarmende, en dat in steeds sterker mate. Westhoff vat dit als volgt samen:

*‘Door even scherpzinnig als geduldig gebruik te maken van de geologische, geomorfologische en hydrologische terreingesteldheid - in plaats van, zoals thans, te trachten die te verstoren en teniet te doen - en door eeuwenlang dus op iedere plaats wat anders te doen, maar dan wel steeds hetzelfde, vergrootte de mens de diversiteit van het milieu, in schrijnend contrast met de hedendaagse cultuurtechniek, wier devies het is zoveel mogelijk op iedere plaats hetzelfde te doen, maar dan wel telkens wat anders’.*

Het ligt dan ook voor de hand te veronderstellen, dat de enorme invloed van de veranderingen in de landbouw op de samenstelling van de fauna moet kunnen worden gemeten. Op basis van de theorie van Den Boer (1977) werd de hypothese opgesteld, dat bij vergaande versnippering van voedselarme terreinen en bossen (oecologische eilanden van stabiele biotopen), soorten met een slecht verspreidingsvermogen (meetbaar) sterker achteruit moeten zijn gegaan dan soorten met een goed verspreidingsvermogen. Voorbeelden van de voor- respectievelijk achteruitgang van enkele soorten in stappen van twintig jaar, zien we geïllustreerd in figuur 136-139. Met het uitgebreide nieuwe basismateriaal werden de fluctuaties in het voorkomen van vier groepen (met elk 20 soorten) met verschillend verspreidingsvermo-

voor 1910

1910-1929

1930-1949

1950-1969

1970-1995



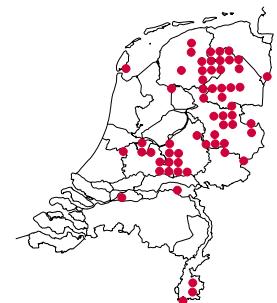
136 *Carabus clatratus*, voorbeeld van een achteruitgaande soort



137 *Carabus nitens*, voorbeeld van een achteruitgaande soort



138 *Carabus monilis*, voorbeeld van een gelijkblijvende soort




139 *Harpalus laevipes*, voorbeeld van een recente immigrant en zich uitbreidende soort

**Figuur 136-139**

Veranderingen in de verspreiding van enkele soorten, in perioden van 20 jaar (tot 1910, 1910-1929, 1930-1949, 1950-1969 en 1970-1995).

gen getest (TURIN & DEN BOER 1988). Uit de resultaten bleek dat inderdaad de slechte verbreiders sterker zijn achteruitgegaan. Het is evenwel goed mogelijk dat de vernietiging juist van stabiele biotopen, waar de relatief slechte verbreiders veel voorkomen, groter is geweest dan bij de instabiele biotopen, waardoor de effecten van verkleining van deze gebieden en dispersiemogelijkheden van de soorten, moeilijk te scheiden zijn. Het is erg moeilijk hier bruikbare gegevens over te verkrijgen.

#### Vergelijking met andere landen

Inmiddels zijn ook in Groot-Brittannië (LUFF 1998), Denemarken (BANGSHOLT 1983) en België (DESENDER 1986A-D) loopkeverlassen verschenen. Voor België, Nederland en Denemarken werden de resultaten gecombineerd om overeenkomsten in de veranderingen te kunnen beschrijven. Het bleek mogelijk voor het gehele gebied een scheiding te hanteren van materiaal vóór en ná 1950. De studie was gebaseerd op het aantal bezette 10x10 km-hokken per soort. De resultaten gaven een somber beeld (DESENDER & TURIN 1986, 1989). Een samenvatting is gegeven op de cd-rom . In het gehele gebied komen 419 soorten voor. Hiervan bleken 142 minder te zijn waargenomen na 1950 dan ervoor (33,9%). De grootste achteruitgang werd gevonden bij de droogteminnende (xerofiele) en warmteminnende (thermofiele) soorten. Bij de vochtminnende (hygrofiele) soorten, zoals van de genera *Agonum* en *Bembidion*, was de geconstateerde achteruitgang relatief minder sterk. Grote afname werd geconstateerd bij de genera *Carabus* (9 van de 17 soorten), *Harpalus* en *Ophonus* (gezamenlijk 30 van de 46 soorten). Omdat alleen overeenkomstige trends in alle drie landen waren meegeteld, moeten we aannemen dat de werkelijke verschuivingen in de afzonderlijke landen nog groter zijn. Desender en Turin (1989) concludeerden dat de veranderingen wel degelijk in verband konden worden gebracht met het bodemgebruik en dat het door Hengeveld (1985) geconstateerde verband met het klimaat wellicht meer in het veranderde microklimaat dan in het macroklimaat moet worden gezocht. Vooral het verdwijnen van schrale graslanden en de grootschalige vergrassing van de heidegebieden zouden de grote teruggang bij de *Harpalus*- en *Ophonus*-soorten kunnen verklaren. Op de door Desender & Turin gehanteerde methode is kritiek te geven, omdat de aanname dat alle soorten in verschillende perioden op vergelijkbare wijze en met gelijke intensiteit zijn bemonsterd niet aanneemelijk is (ZIE HEIJERMAN & TURIN 1994B, 1998). Overeenkomstige trends van voor- of achteruitgang in de drie genoemde landen, moeten we dus vooralsnog niet beschouwen als meer dan een sterke aanwijzing dat er iets aan de hand is met de betreffende soort.

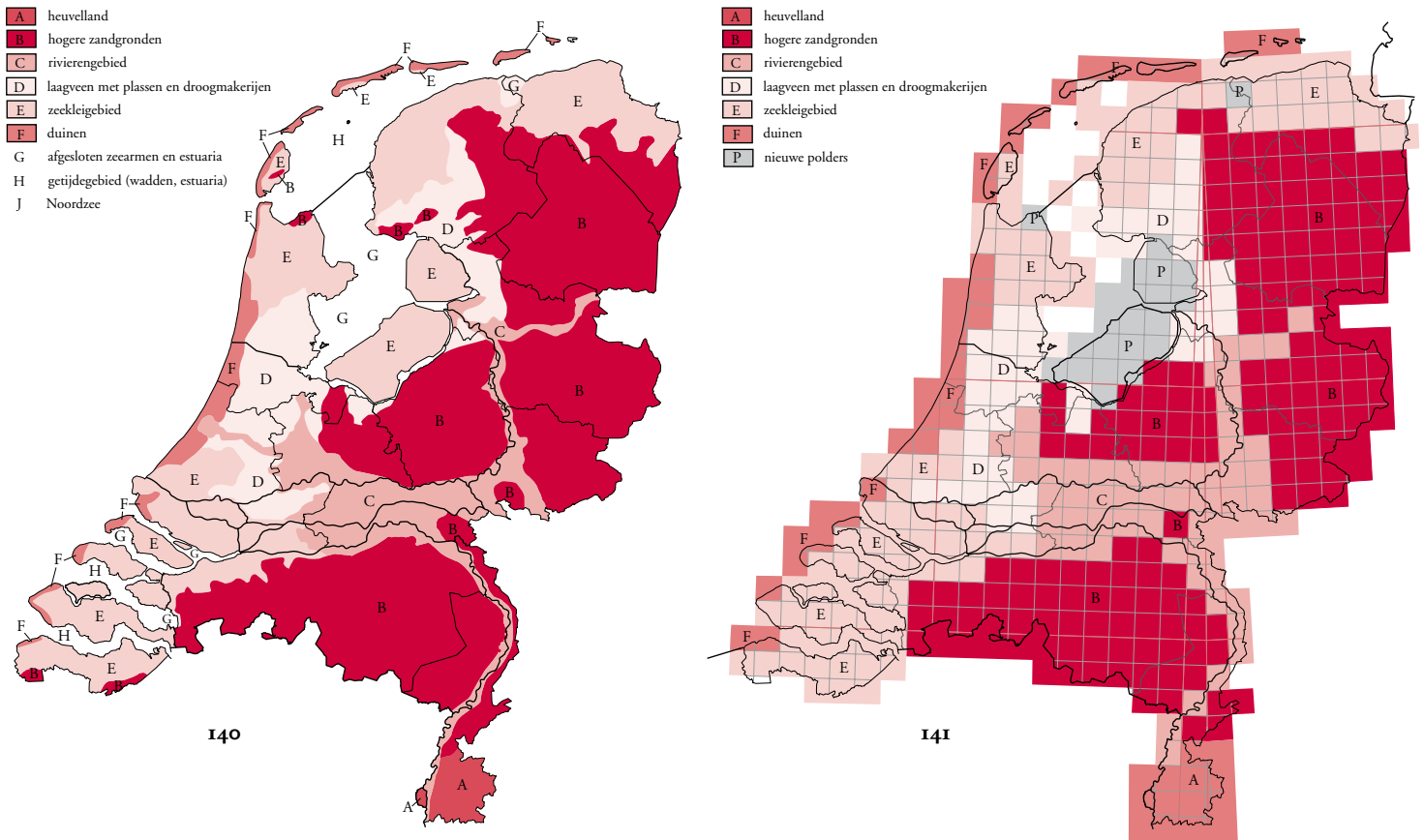
#### Veranderingen in Nederlandse regio's

Een andere benadering betrof het onderzoeken van de voor- en achteruitgang van loopkeversoorten in een zestal regio's binnen Nederland (fig. 140, 141): a) heuvelland, b) zandgronden, c) rivierengebied, d) laagveengebied, e) zeekelegebied en f) duingebied. Dit onderzoek werd uitgevoerd in het kader van het Natuurbeleidsplan (TURIN 1989). Per regio werd de samenstelling van de loopkeverfauna geanalyseerd en gekeken welke groepen voor- of achteruitgingen. Over het geheel genomen zijn de resultaten hetzelfde als die van

de analyse over de drie landen. In de meeste regio's namen de vochtminnende soorten toe en de droogteminnende soorten af (fig. 142). Alleen in het laagveengebied was dit omgekeerd. We kunnen hier voorzichtig de conclusie uit trekken dat de Nederlandse loopkeverfauna nivelleert. In de droge streken nemen de 'droge soorten' af en in het relatief natte laagveengebied de 'natte soorten'. Dit zou verklaard kunnen worden door het verdwijnen van de meest typische warme, droge milieus in de drogere regio's en ondermeer door grondwaterstandverlagingen en het verdwijnen of bemesten van natte graslanden in het laagveengebied. Ten aanzien van de toegepaste correctiemethode voor de verschillen in de verzamelintensiteit in de tijd, is ook bovengenoemd voorbehoud als geformuleerd in Heijerman en Turin (1994B, 1998) in acht te nemen (ZIE OOK: TURIN & HEIJERMAN 1997).

#### Veranderingen lokaal: in Drenthe en Gooi

Den Boer & Van Dijk (1994) gaven een analyse van de veranderingen in de loopkeverfauna van de Kraloërheide (deel van het Dwingelderveld) aan de hand van tientallen jaren ononderbroken bemonsteringen met vangpotten. In de jaren zestig trad een verdroging van het terrein op door verlaging van de grondwaterstand. Er werd een gestage achteruitgang van een groot aantal stenotope soorten van heide-terreinen waargenomen, met een dieptepunt tussen 1970 en 1980, waarschijnlijk mede als gevolg van de toenemende vergrassing en verzuring. *Carabus cancellatus* en *Limodromus krynickii* en waarschijnlijk ook *Cicindela sylvatica* zijn geheel verdwenen. In geïsoleerde delen van het gebied, zoals het Hullenzand, verdwenen ook *Amara infima*, *A. praetermissa*, *A. quenseli* en *Harpalus solitaris*. Enkele stenotope heidesoorten, zoals *Bembidion nigricorne*, *Cymindis macularis*, *Nebria salina* en *Olisthopus rotundatus*, werden in delen van het gebied nauwelijks meer waargenomen. Voor een aantal soorten begon in de loop van de jaren tachtig een herstel. In 1991 bleek dat veel stenotope heidesoorten nog in het gebied van het Dwingelderveld aanwezig waren (VAN ESSEN 1993). Van Essen verkreeg over het algemeen hetzelfde beeld als Den Boer & Van Dijk, die veronderstelden dat een samengaan van verslechterde omstandigheden in Drenthe en klimatologisch minder gunstige omstandigheden voor de grote achteruitgang van deze soorten kunnen hebben gezorgd. Vanaf het midden van de jaren tachtig werkten deze factoren kennelijk weer in de goede richting, met als hoogtepunt het massale optreden van de ook elders in Europa zeer sterk achteruitgegane *Carabus nitens* in het Dwingelderveld in 1991 (VAN ESSEN 1993). Veranderingen in het beheer werden in deze jaren krachtig ondersteund door een reeks van warme jaren met zachte winters, die blijkens vele waarnemingen ook elders in het land een gunstige uitwerking hadden op het voorkomen van xerotherme soorten. Tenslotte vermelden we hier nog het onderzoek over de veranderingen in de samenstelling van de loopkeverfauna van Het Gooi (FARJON & LAM 1988, LAM 1992, 1994). Oudere gegevens uit het bestand van de Loopkeverwerkgroep EIS, werden vergeleken met de resultaten van een inventarisatie van 1980-1992 in 162 hokken van 1x1 km. Ondanks dat in de periode na 1980 ruim drie keer zoveel gegevens werden verzameld als in de tijd daarvoor, werden met name stenotope soorten van vochtige heiden minder waargenomen. In tegenspraak met de landelijke gegevens, bleken de soorten van droge heiden



**Figuur 140-142**

Fysisch-geografische regio's van Nederland volgens het Natuurbeleidsplan (MINISTERIE VAN LANDBOUW, NATUURBEHEER & VISSERIJ 1990).

140 kaartje met de indeling volgens het Natuurbeleidsplan

141 dezelfde indeling van de terrestrische gebieden, omgezet naar 10x10 UTM-hokken

142 de voor- en achteruitgang van loopkevers in de NBP-regio's, gegeven per oecologische groep: resp. bossoorten, soorten van vocht- en oeverbiotopen, soorten van ruderaal terreinen en soorten van droge terreinen.

De regio's A-F hebben in alle figuren dezelfde kleur. De polders in fig. 141 zijn anders gekleurd omdat ze bij de analyse niet meededen (TURIN 1988).

**142**



Turin et al. 2000. In: Nederlandse Fauna 3: 71-110

nauwelijks achteruit te zijn gegaan, ondanks een aanzienlijke reductie van de oppervlakte van droge heidegebieden. Enkele bossoorten, zoals *Abax parallelepipedus* en *Carabus problematicus*, werden ondanks uitbreiding van het bosgebied alleen in de oude boskernen aangetroffen (vergelijk hoofdgroep IV, blz. 91).

### Enkele overzichten

#### *De verspreiding nabij de Nederlandse grens van enkele (bijna) verdwenen soorten*

We bespreken hier kort enkele soorten om te illustreren dat ze soms tot op korte afstand van de Nederlandse grens nog voorkomen. Bij herstel van landschappelijke infrastructuur is voor deze soorten op den duur wellicht enig herstel te verwachten. Dit zal voor de meeste soorten echter zeer lange tijd vergen.

- 1 *Abax ovalis*: ten zuiden van Limburg heeft deze soort een nog vrij behoorlijke verspreiding in de Ardennen in het oosten van België (DESENDER 1986C), echter zeldzaam in Vlaanderen (DESENDER ET AL. 1995).
- 2 *Brachinus explodens*: hoewel zeer zeldzaam in Vlaanderen (laatste vangst 1953: DESENDER ET AL. 1995) is hij recent nog wel waargenomen in Wallonië.
- 3 *Carabus convexus*: mogelijk verdwenen; laatste vondst in 1981 (TURIN 1983). In België eveneens ernstig achteruitgegaan en thans beperkt tot het zuidoosten; ook in Luxemburg (DESENDER 1986A). In Vlaanderen waarschijnlijk ook uitgestorven (DESENDER ET AL. 1995). In Duitsland is hij nog aan te treffen nabij Wesel in het oude Diersforter Forst (T. ASSMANN PERS. MED.). Zie ook volgende soort.
- 4 *Carabus glabratus*: uitgestorven in Nederland en België (DESENDER 1986A). In Duitsland is hij evenals de vorige soort nog aan te treffen nabij Wesel in het oude Diersforter Forst, en in de omgeving van Meppen en Haselünne (ASSMANN 1998, T. ASSMANN PERS. MED.). Over het algemeen betreft het in Noord-Duitsland restanten van oude, vroeger uitgestrekte, boscomplexen (ASSMANN 1995, 1999).
- 5 *Carabus intricatus*: uitgestorven in Nederland (TURIN 1992A). In België nog waargenomen na 1950 in het gebied 10-20 km ten zuiden van Zuid-Limburg (DESENDER 1986A), maar thans ook in Wallonië zeldzaam. In Vlaanderen nagenoeg geheel verdwenen, laatste vondst bij Kalmthout (in 1980), direct aan onze zuidgrens (DESENDER ET AL. 1995). Ook in het Duitse laagland van Niedersachsen en Westfalen geheel verdwenen; thans beperkt tot enkele warme bossen op zuidhellingen langs de Weser en de Rijn (T. ASSMANN PERS. MED., GERSDORF & KUNTZE 1957).
- 6 *Pterostichus cristatus*: deze soort komt nog voor in het uiterste zuiden van Zuid-Limburg, en heeft waarschijnlijk nog aansluiting bij de Belgische populatie. Hij staat in Vlaanderen als zeldzaam te boek (DESENDER ET AL. 1995).
- 7 *Trichotichnus laevicollis*: Bij ons mogelijk verdwenen, maar in het aangrenzende gebied in het oosten van België nog verbreid; zeldzaam in Vlaanderen (DESENDER 1986D, DESENDER ET AL. 1995).

#### *Met grote waarschijnlijkheid uitgestorven soorten*

Hieronder volgt de lijst met de in Nederland waarschijnlijk uitgestorven soorten, met hun soortnummer en areaalpositie (vergelijk: blz. 73 en fig. 145):

	naam	soortnr	areaal
1	<i>Agonum impressum</i>	200	1
2	<i>Amara tricuspidata</i>	220	2
3	<i>Anisodactylus signatus</i>	302	2
4	<i>Bembidion prasinum</i>	119	1
5	<i>Brachinus explodens</i>	378	1
6	<i>Calosoma maderae</i>	10	1
7	<i>Calosoma reticulatum</i>	11	1
8	<i>Calosoma sycophanta</i>	9	2
9	<i>Callistus lunatus</i>	341	1
10	<i>Carabus intricatus</i>	14	1
11	<i>Carabus convexus</i>	21	2
12	<i>Carabus glabratus</i>	26	2
13	<i>Chlaenius sulcicollis</i>	340	1
14	<i>Cicindela trisignata</i>	6	1
15	<i>Diachromus germanus</i>	298	1
16	<i>Dolichus halensis</i>	188	1
17	<i>Dromius schneideri</i>	360	?
18	<i>Elaphrus ullrichii</i>	49	1
19	<i>Harpalus atratus</i>	272	1
20	<i>Harpalus luteicornis</i>	279	2
21	<i>Lebia cyanocephala</i>	347	2
22	<i>Licinus depressus</i>	335	1
23	<i>Limodromus munsteri</i>	213	?
24	<i>Ophonus stictus</i>	255	2
25	<i>Perileptus areolatus</i>	71	1
26	<i>Philorhizus quadrisignatus</i>	364	1
27	<i>Plochionus pallens</i>	376	?
28	<i>Sphodrus leucophthalmus</i>	186	3
29	<i>Syntomus pallipes</i>	367	1
30	<i>Thalassophilus longicornis</i>	78	1

18 soorten (60%) behoren tot areaalklasse 1 (marginale soorten), 8 soorten (26,7%) tot klasse 2 (sub-marginaal) en 1 soort tot klasse 3 (subcentraal) en 3 soorten onbekend. Het accent ligt hier dus duidelijk op de soorten die zich in Nederland aan de rand van hun areaal bevinden.

#### *Toegenomen soorten*

Vooraf in de periode vanaf 1950 is een aantal soorten sterk toegenomen (DESENDER & TURIN 1986, 1989; TURIN & HEIJERMAN 1997). Tussen haakjes is per soort de areaalpositie vermeld:

*Anchomenus dorsalis* (3), *Agonum fuliginosum* (4), *Agonum thoreyi* (3), *Amara brunnea* (2), *Amara convexiuscula* (4), *Amara majuscula* (1), *Asaphidion flavipes* (incl. *A. curtum*) (4), *Badister lacertosus* (?), *Badister unipustulatus* (3) *Bembidion aeneum* (2), *Bembidion bipunctatum* (3), *Bembidion bruxellense* (3), *Bembidion fumigatum* (3), *Bembidion genei* (3), *Bembidion guttula* (3), *Bembidion obtusum* (3), *Bembidion properans* (3), *Bembidion quadrimaculatum* (3), *Bembidion tetracolum* (3), *Blemus discus* (3), *Bradycellus harpalinus* (3), *Clivina fossor* (3), *Cymindis vaporariorum* (1), *Demetrias imperialis* (2), *Dyschirius luedersi* (2), *Harpalus laevipes* (2), *Leistus fulvibarbis* (2), *Leistus rufomarginatus* (2), *Loricera pilicornis* (3) *Nebria brevicollis* (4), *Ophonus rufibarbis* (2), *Paradromius linearis* (3), *Pterostichus diligens* (3), *Pterostichus minor* (3), *Pterostichus strenuus* (4), *Pterostichus vernalis* (4), *Stenolophus teutonius* (2), *Trichocellus placidus* (3).

Van de 37 soorten behoren er 2 (5,4%) tot groep 1 (margi-

naal), 8 soorten (21,6%) behoren tot groep 2 (sub-marginaal), 20 soorten (54,1%) vallen in groep 3 (sub-centraal) en 6 soorten (16,2%) in groep 4 (centrum-areaal). Het accent ligt bij de toenemende soorten dus duidelijk op de soorten die zich in Nederland in of nabij het centrum van hun areaal bevinden.

*Mogelijke nieuwkomers voor de Nederlandse fauna*

Niets is zo veranderlijk als een nationale naamlijst. Zoals al eerder opgemerkt, zijn soortarealen bij veel soorten allesbehalve stabiel. Sedert het verschijnen van de laatste naamlijst voor de loopkevers van Nederland (TURIN 1990), hebben we (niet voortkomend uit taxonomische revisie) al weer twee soorten kunnen toevoegen: *Bembidion rivulare* (leg. Veldkamp), die zich mogelijk pas recentelijk tot in het Nederlandse gebied heeft uitgebreid, en *Dromius bifasciatus* (leg. P. van Wielink), die enige jaren geleden voor het eerst in België werd waargenomen (DESENDER & MAES 1995, FELIX & VAN WIELINK IN PREP.). Op grond van de verspreidingsgegevens in België en Duitsland, komen ook de volgende soorten wellicht in de toekomst in aanmerking om toe te treden tot de Nederlandse fauna:

- 1 *Bembidion clarki*: deze soort komt voor in het zuidoosten van Groot-Brittannië (LUFF 1998) en het westen van België (DESENDER 1986B) waar de soort zeldzaam en bedreigd is. Kortste afstand tot te Nederlandse zuidgrens is ongeveer 40-50 km.
- 2 *Bembidion schueppeli*: in België wordt deze soort op flinke afstand van de Nederlandse grens gevonden, en is hij tamelijk zeldzaam (DESENDER 1986B). In Duitsland is de dichtst-

bijzijnde vindplaats bij het Teutoburgerwald, ca. 60 km ten oosten van Denekamp (T. ASSMANN PERS. MED.). Een snelle uitbreiding naar ons gebied is niet aannemelijk.

- 3 *Cybebrus attenuatus*: de Belgische waarneming in een UTM-hok grenzend aan Zuid-Limburg, direct onder Maastricht (DESENDER 1986A) doet vermoeden dat deze soort ook bij ons gevonden zou kunnen worden. In Vlaanderen staat de soort als zeldzaam te boek, maar in Wallonië is hij blijkbaar redelijk verbreid (DESENDER ET AL. 1995). In West-Duitsland wordt hij in Nedersachsen alleen in het Weser Bergland gevonden (T. ASSMANN PERS. MED., GERSDORF & KUNTZE 1957). De meest westelijke Duitse waarnemingen komen uit Westfalen, in het Süderbergland; verdere Duitse vondsten uit de Eifel (BLUMENTHAL ET AL. 1977).
- 4 *Dyschirius lucidus*: deze aan *D. nitidus* en *D. politus* verwante soort werd in Duitsland (München, Frankfurt) pas in deze eeuw ontdekt (HORION 1941, ASSMANN 1992). Balkenohl (1984), die de soort nabij Münster ontdekte, veronderstelde dat het een recente immigrant was en verwachtte een uitbreiding naar Noordwest-Duitsland. Dit werd bevestigd door enkele vondsten in Thüringen, Nedersachsen en Westfalen (ASSMANN 1992). De meest nabije vondst is gedaan bij Lingen, amper 25 km ten noordoosten van Denekamp (T. ASSMANN PERS. MED.). Een uitbreiding naar ons gebied en in de richting van Denemarken is dus heel goed mogelijk.
- 5 *Leistus piceus*: ook deze soort komt evenals *Cybebrus attenuatus* in het oosten van België (Ardennen) voor tot dicht bij de Nederlandse grens (DESENDER 1986A) maar voor Vlaanderen staat hij als bedreigd genoteerd, met slechts één vondst na 1950 (DESENDER ET AL. 1995).