

Nieuwsbrief European Invertebrate Survey - Nederland, 17: 23-32.

Overeenkomsten en verschillen bij recente veranderingen in de samenstelling van de loopkeverfauna in vier Westeuropese landen (Coleoptera: Carabidae)

Konjev Desender &
Hans Turin

Samenvatting

In dit artikel wordt een analyse gegeven van de veranderingen in het voorkomen van loopkeversoorten in Denemarken, Nederland, België en Luxemburg. Op basis van een drietal faunistisch-oecologische studies die onafhankelijk van elkaar werden verricht kan een reconstructie worden gemaakt van de loopkevergeschiedenis over een periode van meer dan een eeuw. Voor de onderstaande studie worden België en Luxemburg als één deelgebied beschouwd. De resultaten worden besproken voor alle soorten, maar spitsen zich toe op de soorten die in de drie deelgebieden gezamenlijk voorkomen. Er wordt getracht de veranderingen te verklaren op grond van een analyse van enkele biologische eigenschappen van voor- of achteruitgaande soorten, zoals de oecologische voorkeur en de mate waarin ze aan een bepaalde biotoop gebonden zijn. Tenslotte wordt een voorlopige lijst van bedreigde loopkeversoorten voor het Noordwesteuropese faunagebied vastgesteld.

Inleiding

In het Westeuropese gebied hebben zich vooral gedurende de laatste decennia ingrijpende veranderingen in het milieu voltrokken. Hoewel de mens al duizenden jaren zijn invloed op het landschap doet gelden, is vanaf het midden van de 19e eeuw deze invloed snel in sterkte en omvang toegenomen. Tot de eerste veranderingen horen het in cultuur brengen van natuurlijke gronden, ontginningen van hoogveengebieden, heidebebossingen en verstedelijking. Gedurende de laatste decennia spelen de schaalvergroting en intensivering in de landbouw een overheersende rol.

Met het voortschrijden van deze ontwikkelingen wordt ook al vanaf het begin van de 20e eeuw veel en in toenemende mate geschreven over veranderingen in flora en fauna. Een groot scala aan mogelijke oorzaken wordt ten tonele gevoerd. In het begin van de eeuw worden veel veranderingen nog toegeschreven aan klimatologische schommelingen over langere perioden. Hoewel veel onderzoekers overtuigd zijn van het belang van dergelijke klimatologische invloeden op snelle wijzigingen in het verspreidingsgebied van een aantal soor-

ten, menen zij toch de oorzaak voor de voortschrijdende verarming van flora en fauna, vooral na de tweede wereldoorlog, te moeten zoeken in menselijke activiteiten. Naar een groot aantal mogelijke oorzaken wordt thans onderzoek uitgevoerd. De stand van kennis is zeer uiteenlopend: over waterverontreiniging is vrij veel bekend, naar de invloed van overbesteding wordt nog volop onderzoek verricht en de onderzoeken naar de effecten van "zure regen" en de versnippering van natuurgebieden en de daardoor mogelijk ontstane isolatie van populaties, zijn nog maar zeer kort geleden van start gegaan. Over het algemeen gaat men er echter wel vanuit dat de effecten van grootschalige landbouw, waaronder overbesteding, ruilverkavelingen en daarmee samenhangende verlaging van de grondwaterstand, het in cultuur brengen, exploiteren of geheel ontginnen van natuurgebieden, de grote boosdoeners zijn bij het teweegbrengen van de grote verschuivingen in de samenstelling van flora en fauna.

De effecten zijn op landelijke schaal voor het eerst beschreven voor de flora en gewervelde dieren (meestal vogels). In het algemeen kan gesteld worden dat de genoemde menselijke activiteiten geleid hebben tot een verarming van het soortenbestand, tot het verdwijnen van zeldzame en gespecialiseerde soorten en vaak ook tot het toenemen van soorten met een grote tolerantie ten opzichte van bemesting of grove ingrepen in het landschap. Ook soorten die juist door toedoen van de vroegere kleinschalige cultuurmaatregelen de natuurlijke flora en fauna verrijkt hebben blijken mede het slachtoffer te worden, en vele zijn plaatselijk al uitgestorven. Uit de wereld van de hogere planten en de gewervelde dieren zijn tal van gevallen overtuigend beschreven. Vogelkarteringsprojecten zoals die thans hier en daar met een tussentijd van slechts vijf jaar herhaald worden, wijzen erop dat dit proces van verarming zich voortzet en in een schrikbarend tempo voltrekt.

Ongewervelde dieren

Reeds in het begin van de zeventiger jaren werd in diverse Europese landen het werkprogramma "European Invertebrate Survey" gestart. Doel was het leveren van een hoeveelheid beschrijvende basisinformatie betreffende verspreiding, biolo-

gie en oecologie van invertebraten op een gecoördineerde wijze. In een later stadium zou deze informatie moeten helpen effectstudies betreffende veranderingen in de fauna over een groot gebied als West-Europa mogelijk te maken. Ook werd al in een vroeg stadium gedacht over de mogelijkheid om in een bepaald gebied, bijvoorbeeld de Britse Eilanden, de status van een bepaalde diergroep eens per 10 jaar vast te stellen om de veranderingen zo "op de voet" te kunnen volgen. In Nederland is in dit geval een interessante koploper het Landelijk Dagvlinderproject L.H. van de "Stichting Vlinderonderzoek", gedetacheerd bij de Vakgroep Natuurbeheer van de Landbouw Hogeschool te Wageningen (Geraedts, 1986). Ook in een aantal andere Europese landen horen de dagvlinders tot de eerst en best bestudeerde groepen.

Tot op heden zijn al dan niet direkt in verband met de E.I.S. een aantal studies gepubliceerd over de verspreiding van invertebraten-groepen, doorgaans op landelijk niveau. Over het algemeen bleven de studies beperkt tot het publiceren van verspreidingskaarten, slechts in enkele gevallen zijn ze vergezeld van oecologische informatie of analyses betreffende de voor- of achteruitgang van soorten.

De loopkevers

Het is niet verwonderlijk dat een eerste vergelijkende studie naar de effecten van menselijk handelen op de invertebratenfauna over een groter gebied, loopkevers als onderzoeksgroep heeft. Van de invertebraten mogen ook wel de mollusken en de insektengroepen dagvlinders en libellen tot de beter bestudeerde groepen gerekend worden, maar de loopkevers zijn al sedert lang een van de belangrijkste diergroepen bij gedetailleerde oecologische studies van de bodembewonende invertebratenfauna. In feite is al in 1945 een belangrijke grondslag gelegd voor deze oecologische onderzoekingen door de publicatie van "Die Fennoskandischen Carabidae" (Lindroth, 1945, 1949), een bijna 2000 pagina's omvattend werk. Naast een omvangrijke zoogeografische analyse van de loopkever-fauna van het Fennoskandische gebied, wordt een enorme hoeveelheid informatie gepresenteerd betreffende de verspreiding, oecologie en biologie van alle soorten, o.a. in de vorm van een atlas met verspreidingskaarten. Hoewel Lindroth in de beschrijvingen van de soorten al regelmatig veranderingen in het voorkomen van soorten meldt, richt hij zich in de algemene analyses op de postglaciale (na IJstijd) geschiedenis van de loopkeverfauna en niet op recente veranderingen in de verspreiding van soorten.

Pogingen om recente veranderingen in de samenstelling van de keverfauna in het algemeen te verklaren zijn al in de dertiger jaren ondernomen door de vervaarde faunist Adolf Horion (1936, 1938, 1939). Deze zeer exemplarische artikelen richtten zich niet speciaal op loopkevers. In het eerste deel van zijn "Faunistik der deutschen Käfer" (1941) dat overeenkomstig de politieke situatie op dat moment "Deutschland" een wat ruimer gebied toemeet dan op dit moment realiteit is, worden alle loopkeversoorten behandeld. Ook in dit werk dat zich hoofdzakelijk bezighoudt met de geografische verspreiding, worden regelmatig veranderingen sedert ongeveer 1850 vermeld. Horion acht de tijd echter te vroeg om tot het vervaardigen van verspreidingskaarten en algemene analyse van de situatie over te gaan. Ook het door Horion vervaardigde "Verzeichnis der Käfer Mitteleuropas" (1951) beperkt zich tot algemene verspreidingsopgaven in overigens hetzelfde gebied als zijn "Faunistik". Pas in de zeventiger jaren krijgen in Westeuropa grotere en kleinere projecten gestalte die zich richten op het analyseren van veranderingen in de invertebratenfauna in gebieden die variëren van een grote provincie tot een heel land. We kunnen in dit verband ook nog de zogenoemde Rode lijsten noemen die hier en daar zijn uitgebracht (Koch et al., 1977; Barndt, 1981). In deze lijsten

worden vaak op grond van informatie uit kleinere gebieden (b.v. provincies), de namen gepubliceerd van een aantal bedreigd geachte soorten.

In het begin van de tachtiger jaren zijn we nu zo ver dat in een aantal Westeuropese landen overzichten van de geografische verspreiding van loopkeverssoorten in heden en verleden gepubliceerd zijn of waar althans het verzamelen van de verspreidingsgegevens in een dusdanige fase is gekomen dat betrouwbare cijfers beschikbaar zijn.

In Denemarken is het onderzoek afgerond en gepubliceerd (Bangsholt, 1979, 1983). Het werk omvat besprekingen en verspreidingskaarten van alle soorten. In een uitvoerig algemeen deel wordt een grondige analyse gemaakt van de status van de Deense soorten. Mogelijke oorzaken voor de teruggang van soorten worden besproken. Het werk omvat 314 soorten.

In Nederland is reeds in 1977 (Turin, Haeck & Hengeveld) een verspreidingsatlas van de loopkeverssoorten gepubliceerd. Deze was echter in belangrijke mate bijproduct van een onderzoek naar de kolonisatie van de nieuwe IJsselmeerpolders door dieren en planten en geeft als zodanig geen informatie over het voorkomen van soorten in verschillende perioden. De gegevens die voor deze atlas bijeen werden gebracht dienden echter wel als basis voor een driejarig onderzoeksproject naar de effecten van isolatie van bepaalde habitats (Turin, 1982, 1983 en Turin & Peters, 1986). Dit onderzoek werd uitgevoerd in de periode 1982-1985 en werd betaald door het Prins Bernhard Fonds. Een belangrijk onderdeel van de basisgegevens voor dit onderzoek vormen naast de gewone verspreidingsgegevens, de nagenoeg volledige gegevens uit systematische bemonsteringsmethoden (Turin & Penterman, 1985). Een verspreidingsatlas met uitvoerige analyses is thans in voorbereiding (Turin in prep.). Het Nederlandse aantal soorten bedraagt ca. 380.

In België is een even omvangrijk onderzoek van de Rijksuniversiteit Gent voorlopig afgesloten met een reeks van publikaties met verspreidingskaarten en analyses betreffende de voor en achteruitgang van soorten (Desender, 1986). Bij het Belgische onderzoek werd ook het gebied van het Groothertogdom Luxemburg betrokken. In 1973 werd door Mousset al een Luxemburgse loopkeveratlas gemaakt. Bij het Belgische onderzoek werden deze gegevens in belangrijke mate aangevuld. In dit onderzoeksgebied werden eveneens ca. 380 soorten geregistreerd.

In enkele andere Westeuropese landen, en met name in Skandinavië wordt thans de laatste hand gelegd aan de vervaardiging van verspreidingsatlassen voor loopkevers, o.a. in: Noorwegen, Zweden, Finland, de Britse Eilanden en enkele Duitse provincies.

Methoden

Voor de onderstaande analyse is gekozen voor een vergelijking van de gegevens van Denemarken, Nederland en België/Luxemburg omdat ze op veel punten goed vergelijkbaar kunnen worden geacht. Deze punten zijn:

- De landen liggen niet te ver van elkaar en hebben een voldoende aantal gemeenschappelijke soorten voor een dergelijke vergelijking.
- De gegevens omvatten ruwweg eenzelfde tijdsbestek, ca vanaf het midden van de vorige eeuw.
- De gegevens zijn bij de drie onafhankelijke onderzoeken gesplitst in gegevens van voor en na 1950. Dit jaartal is van belang omdat we kunnen stellen dat de grootschalige landbouwpolitiek en diverse ingrijpende landschapsveranderingen zich vanaf ongeveer deze tijd in een enorm tempo begonnen te voltrekken. De dichtheid van het aantal scores per hok ligt voor de periodes voor en na 1950 op een min of meer vergelijkbaar niveau. Gedurende de laatste decennia is in

Tabel 1		TR	GR		TR	GR		TR	GR		
Cicindela	germanica	*.D	18		millerianum	**.	14		transversalis	**>	18
	trisinigata	*.*	14		inustum	**.	14	Bradycellus	csikii	*+.	13
	silvicola	**N	13	Tachys	micros	*.D	18		distinctus	*..	14
Carabus	hortensis	I**	11		parvulus	*+D	14		sharpi	*.I.	13
	auratus	*.D	18		quadrisignatus	*.-	17	Dicheirotrich.	obsoletus	*+.	13
	auronitens	*.I	12		scutellaris	*..	14	Harpalus	xanthopus	-.*	17
	monilis	*..	14	Tachyta	nana	*>.	18		hirtipes	D**	19
	irregularis	**>	18	Anillus	caecus	**>	18		picipennis	>D*	19
Calosoma	reticulatum	>*>	18	Pogonus	littoralis	**.	14		attenuatus	*.+	13
	auropunctatum	D*>	19	Perileptus	areolatus	*N-	14		atratus	*.-	17
Cychrus	attenuatus	**+	13	Thalassophil.	longicornis	*N.	13		autumnalis	*DD	19
Leistus	fulvibarbis	*II	11	Epaphius	rivularis	*.	14		cordatus	*DD	19
	spinibarbis	*-D	19	Patrobus	australis	+..	13		diffinis	**?	14
	piceus	**I	11		assimilis	*..	14		dimidiatus	*.D	18
Notiophilus	substriatus	*++	12	Pterostichus	cristatus	*.+	13		honestus	*--	17
	quadristriatus	*N.	13		interstinctus	*.D	18		luteicornis	*.-	17
Elaphrus	aureus	*.>	18		madidus	*DI	14		modestus	*DD	19
	ullrichi	*D*	19		aethiops	**.	14		schaubergerianus	*->	18
Dyschirius	laeviusculus	*.>	18	Abax	carinatus	*.-	17		parallelus	**-	17
	neresheimeri	*.*	14		ovalis	*.+	13		subcylindricus	*..	14
	nitidus	*.>	18		parallelus	*D+	14		stictus	**D	19
	semistriatus	*..	14	Molops	piceus	*.-	17		obscurus	**>	18
	extensus	**>	18	Calathus	erythroderus	??D	14		tenebrosus	**.	14
Miscodera	arctica	+N*	12	Platyderus	ruficollis	*N*	13		sabulicola	**D	19
Bembidion	striatum	>D*	19	Dolichus	halensis	D.*	18	Trichotichnus	laevicollis	*.+	13
	argenteolum	*+.	13	Agonum	quadripunctatum	D**	19		nitens	*.I	12
	velox	*..	14		krynckii	*N*	13	Parophonus	maculicornis	*.D	18
	ruficolle	**.	14		impressum	*>*	18	Chlaenius	variegatus	**>	18
	obscurillum	*..	14		munsteri	*>*	18		quadrisulcatus	>**	18
	andreae	+**	13		nigrum	*.-	17	Callistus	lunatus	*.D	18
	saxatile	*..	14		scitulum	*..	14	Badister	meridionalis	NN*	13
	schueppeli	*..	14		viridicupreum	*D.	18		dorsiger	*..	14
	transparens	*..	14	Amara	littorea	N**	13	Licinus	hoffmannseggi	**.	14
	atrocoeruleum	*..	14		ingenua	D.*	18		silphoides	**>	19
	elongatum	*.D	18		fusca	I.*	12		punctulatus	**.	14
	fasciolatum	*.*	14		brunnea	+I*	11	Lebia	marginata	**D	19
	fluviatile	*..	14		majuscula	II?	11	Somotrichus	elevatus	**>	18
	harpaloides	*+.	13		crenata	N*>	14	Plochionus	pallens	*>*	18
	milleri	*+.	13		municipalis	+**	13	Dromius	schneideri	*N*	13
	modestum	*.>	18		kulti	*.-	17		quadrisignatus	>>*	18
	prasinum	*.-	17		montivaga	*.D	18	Syntomus	pallipes	*.*	14
	punctulatum	*.D	18		pseudocommunis	*.*	14	Lionychus	quadrillum	*.-	17
	quadripustulat.	*..	14		silvicola	*+D	14	Cymindis	angularis	*..	14
	stomoides	*..	14		fulvipes	**>	18		axillaris	*.D	18
	testaceum	*+>	14		concinna	**>	18	Brachinus	explodens	*.D	18
	tibiale	*..	14	Acupalpus	brunnipes	*.D	18				
	ascendens	**.	14		elegans	*.*	14				

Tabel 1

Soorten die in slechts één of twee van de onderzoeksgebieden zijn waargenomen.

TR = Trend. Van de drie tekens in deze kolom heeft het eerste betrekking op Denemarken, het tweede op Nederland en het derde op België/Luxemburg: * = in het betreffende gebied niet waargenomen; D = decreasing (gaat achteruit); I = increasing (gaat vooruit); N = nieuw (voor het eerst na 1950); + = neiging tot toename; - = neiging tot afname; . = geen duidelijke tendens; > = soort na 1950 niet meer gevonden.

GR = (sub)Groep. Indeling in subgroepen op grond van de gegevens in kolom TR:

Groep 11 - Uitbreidende soort (I**; II* of I+*)

Groep 12 - Waarschijnlijk uitbreidende soort (I.*; ++* of +N*)

Groep 13 - Mogelijk uitbreidende soort (N**; NN*; N.*; +** of +.*)

Groep 14 - Soorten die geen tendens vertonen (*..; ..*; +-*; ID* etc.)

Groep 17 - Mogelijk achteruitgaande soort (--*; -* of -**)

Groep 18 - Waarschijnlijk achteruitgaande soort (D.*; >.*; >*.*; >>* of >-*)

Groep 19 - Sterk achteruitgaande of reeds verdwenen soort (DD*; D)*; D**; of D-*)

De voorbeeld combinaties die hier tussen haakjes zijn aangegeven kunnen uiteraard in elke mogelijke volgorde voorkomen.

De nomenclatuur in deze en andere tabellen volgt Turin (1982), Bangsholt (1983), Lindroth (1985) en Silfverberg (1979).

Tabel 2

		DM	NE	BL	TR	GR	OE	A	AR		DM	NE	BL	TR	GR	OE	A	AR
Cicindela	sylvatica	43	32	62	23	33	13	-D-	27	x	1	(R)						
	hybrida	72	88	157	124	90	78	+D-	24	x	2	(R)						
	maritima	8	7	51	35	16	5	.DD	26	x	1	(R)						
	campestris	82	72	118	95	138	148	-D+	24	(x)	2	(C)						
Carabus	arvensis	41	37	52	32	55	37	.DD	28	(x)	2	(C)						
	granulatus	99	118	106	132	90	150	++	23	(h)	3	(C)						
	clathratus	34	16	35	10	16	7	.DD	29	h	1	(R)						
	cancellatus	65	13	57	17	89	43	.DD	29	n	2	(R)						
Calosoma	memorialis	100	138	102	121	111	119	++	23	n	3	(C)						
	glabratus	25	7	7	0	2	0	D++	26	(w)	1	(R)						
	problematicus	48	56	90	93	86	141	++	23	x	2	(C)						
	nitens	51	16	59	21	32	9	.DD	29	n	2	(R)						
Cychrus	convexus	50	31	6	2	35	14	D-D	26	(x)	1	(R)						
	intricatus	12	5	2	0	29	16	-D	26	w	2	(R)						
	violaceus	57	68	51	33	82	119	+D	24	(w)	2	(R)						
	coriaceus	56	70	34	18	91	59	+DD	24	w	2	(C)						
Cyclorhynchus	sycophanta	44	9	17	0	33	3	D-D	29	w	2	(C)						
	inquisitor	26	1	32	15	59	30	.DD	29	w	2	(C)						
	caraboides	80	74	40	48	34	82	-++	24	w	2	(C)						
	rufomarginatus	104	101	44	71	19	73	.+I	23	w	2	(R)						
Leistus	terminatus	90	118	70	102	38	96	++	23	(w)	2	(C)						
	ferrugineus	74	102	72	72	62	132	.+I	23	n	2	(C)						
	livida	21	16	17	24	1	0	-++	25	h	1	(R)						
	brevicollis	100	198	101	165	87	226	111	21	n	4	(C)						
Notiophilus	salina	41	30	37	45	74	71	-++	24	(x)	2	(C)						
	aethuans	38	23	16	19	5	3	D..	25	(x)	1	(R)						
	aquaticus	77	85	97	93	55	54	++	24	n	2	(C)						
	palustris	101	121	99	108	119	97	+DD	24	n	2	(C)						
Omophron	germyi	72	96	45	54	16	14	++	24	(x)	2	(C)						
	rufipes	16	25	65	75	45	45	++	24	w	2	(R)						
	biguttatus	92	128	134	166	112	188	++	23	(w)	3	(C)						
	limbatum	22	22	33	42	25	29	++	24	h	1	(C)						
Blethisa	multipunctata	42	26	18	8	27	6	.DD	29	h	1	(C)						
	uliginosa	33	5	22	19	31	15	D-D	28	h	1	(C)						
	cupreus	79	152	84	110	70	137	++	22	h	2	(C)						
	riparius	68	151	114	145	69	96	++	23	h	2	(C)						
Loricera	pilicornis	85	289	105	164	104	202	111	21	h	4	(C)						
	fossor	128	118	98	137	101	121	.+I	24	h	4	(C)						
	collaris	4	3	64	79	62	76	++	25	h	3	(C)						
	thoracicus	76	80	79	105	35	35	++	24	h	2	(C)						
Dyschirius	obscurus	30	28	27	28	5	2	...	25	h	1	(R)						
	politus	46	18	35	30	29	15	D-D	28	(h)	2	(C)						
	impunctipennis	11	11	14	8	2	0	->	25	(h)	1	(R)						
	chalcus	6	2	4	4	4	1	...	25	(h)	1	(R)						
Brosicus	salinus	28	32	27	35	8	7	++	25	(h)	1	(R)						
	aeneus	14	9	58	47	53	43	---	27	h	2	(C)						
	luedersi	60	66	29	57	17	51	111	21	h	2	(R)						
	angustatus	13	11	4	9	7	8	...	25	(h)	1	(R)						
Asaphidion	globoosus	102	99	96	136	99	127	++	24	(h)	4	(C)						
	intermedius	14	8	14	18	15	2	D-D	28	(h)	2	(C)						
	cephalotes	77	148	93	87	67	50	1--	24	x	2	(R)						
	pallipes	45	34	32	39	40	13	-D	24	(h)	2	(C)						
Bembidion	flavipes	48	48	59	106	103	119	.+I	23	(h)	4	(C)						
	litorale	6	10	46	34	23	1	.DD	28	(h)	2	(C)						
	nigricorne	4	12	26	20	16	6	-D	24	(X)	2	(R)						
	lampros	132	206	102	146	172	218	++	23	n	4	(C)						
Bembidion	prospers	25	59	49	130	80	132	111	21	n	3	(C)						
	pallidipenne	48	33	23	18	4	0	D+	26	(h)	2	(C)						
	bipunctatum	20	10	27	58	11	11	D1.	24	h	2	(C)						
	dentellum	2	3	42	55	70	102	++	25	(h)	3	(C)						
Bembidion	varium	54	66	72	109	45	45	++	24	(h)	3	(C)						
	obliquum	50	81	62	61	38	33	1--	24	h	2	(R)						
	semipunctatum	1	0	47	47	39	18	-D	25	h	2	(C)						
	ephippium	0	1	11	3	7	2	.DD	25	(h)	1	(R)						
Bembidion	monticola	2	0	3	4	24	10	-D	25	h	1	(C)						
	deletum	60	53	14	11	58	86	-I	24	h	1	(C)						
	stephensi	30	27	8	10	32	34	...	24	h	1	(C)						
	lunatum	8	4	12	13	6	3	...	25	h	1	(C)						
Bembidion	bruxellense	56	96	78	124	53	69	11+	22	h	3	(C)						
	tetracolum	111	197	113	172	148	193	11+	22	(h)	4	(C)						
	femoratum	46	105	88	132	73	96	11+	23	(h)	3	(C)						
	maritimum	0	4	10	15	13	4	N-D	25	(h)	1	(R)						
Bembidion	decorum	1	0	17	14	46	27	-D	25	h	2	(R)						
	laterale	5	5	9	14	5	2	...	25	(h)	1	(R)						
	gillvipes	20	30	32	29	18	31	++	24	(h)	2	(C)						
	fumigatum	27	40	14	37	9	18	11+	23	(h)	2	(C)						
Bembidion	assimile	73	96	54	80	45	73	++	23	h	3	(C)						
	clarki	27	28	0	1	2	6	N1.	25	(w)	1	(R)						
	normannum	5	9	11	25	9	3	++	25	(h)	1	(R)						
	minum	40	47	47	71	19	23	++	24	(h)	2	(C)						
Bembidion	tenuellum	7	4	3	2	4	0	...	25	(h)	1	(R)						
	humile	10	5	9	6	8	4	...	25	(h)	1	(R)						
	genet	66	80	55	113	55	83	++	22	n	3	(C)						
	quadrinotatum	64	58	67	117	87	128	++	24	n	4	(C)						
Bembidion	doris	68	75	47	42	39	30	++	24	h	2	(C)						
	articulatum	55	78	63	67	93	113	++	24	h	3	(C)						
	octonotatum	1	1	0	7	11	22	N1.	25	h	1	(R)						
	obtusum	72	54	35	58	69	70	D+	24	n	3	(C)						
Bembidion	quinquestriatum	12	6	24	10	27	19	-D	27	n	2	(C)						
	biguttatum	68	69	67	69	79	99	++	24	h	3	(C)						
	aeneum	40	43	28	56	7	4	.I.	25	(h)	2	(R)						
	mannerheimi	119	117	35	29	45	28	-D	27	(h)	2	(C)						
Bembidion	guttula	61	59	59	108	57	64	.+I	23	h	3	(C)						
	lunulatum	13	39	36	72	48	97	111	21	h	2	(R)						
	iricolor	3	5	17	26	12	12	++	25	(h)	1							

Tabel 2 (vervolg)

panageus	bipustulatus	11	4	37	34	97	55	D,D	28	(x)	2	(C)
	cruxmajor	57	28	29	24	43	43	D..	27	h	2	(C)
Chlaenius	tristis	25	3	0	2	10	1	DND	25	h	1	(R)
	nigricornis	41	20	87	39	61	21	DDD	29	h	2	(C)
	nitidulus	2	1	35	15	64	11	.DD	26	h	2	(C)
	vestitus	15	10	32	40	46	30	..D	24	h	2	(C)
	sulcicollis	10	1	1	0	4	0	D..	26	h	1	R
Oodes	helopioides	51	43	42	58	53	40	..	24	h	3	(C)
Radister	unipustulatus	14	3	7	22	20	18	D1..	24	h(w)	1	(C)
	bullatus	94	97	72	84	72	103	..+	24	n	3	(C)
	lacertosus	54	28	21	46	29	61	D11	24	x	2	?
	sodalis	96	56	42	48	35	48	D++	24	h	2	(C)
	peltatus	24	19	17	17	3	2	..	25	h	1	R
	dilatatus	25	29	15	9	16	19	..	24	h	1	(R)
	anomalous	4	9	2	7	7	11	..	24	h	1	R
Licinus	depressus	6	3	1	0	14	12	..	25	x	1	R
Masoreus	wetterhali	46	40	19	21	11	10	..	24	x	2	(R)
Lebia	cyanoccephala	1	0	3	0	9	1	>>D	26	(x)	1	(R)
	chlorocephala	46	23	24	32	81	56	D+D	24	n	2	(C)
	cruxminor	28	12	5	3	29	11	D,D	26	n	1	R
Demetrias	monostigma	31	46	41	64	8	16	+++	23	n	2	(C)
	atricapillus	26	49	73	67	82	80	I..	24	(H)	2	(C)
	imperialis	5	17	17	47	16	34	III	21	h	2	(R)
Dromius	longiceps	4	10	7	7	0	1	..N	25	H	1	(R)
	linearis	100	122	60	101	62	99	..+	22	x	2	(C)
	agilis	51	47	57	54	50	41	..	24	a	1	C
	angustatus	1	12	26	21	12	12	..	24	a	1	(R)
	meridionalis	19	0	7	3	3	5	D..	25	A	1	R
	fenestratus	9	13	1	4	17	9	..	25	a	1	R
	quadrimaculatus	73	61	64	77	55	62	..+	24	a	3	C
	spilotus	55	49	67	84	51	44	..	24	a	2	(C)
	melanocephalus	62	88	58	90	42	56	..+	23	(x)	3	(C)
	notatus	69	52	12	18	4	7	D..	25	(x)	2	(C)
	sigma	43	51	22	29	9	1	..+	25	(h)	2	(R)
Syntomus	truncatellus	63	66	58	79	30	42	..+	24	(x)	2	(R)
	foveatus	93	130	108	89	58	86	..+	24	x	2	(C)
Microlestes	maurus	30	25	7	16	31	9	..D	27	(x)	2	(C)
	minutulus	16	10	25	19	11	11	..	24	(x)	2	(C)
Odnacantha	melanura	50	45	37	58	34	36	..	24	h	2	(C)
Cymindis	humeralis	2	0	19	10	21	8	>>D	26	x	2	(R)
	macularis	21	3	19	8	6	6	DD.	26	x	1	(R)
	vaporariorum	20	10	8	4	20	4	D,D	26	(x)	1	R
Brachinus	crepitans	1	1	5	3	54	22	..D	26	(x)	1	(C)

Tabel 2

Soorten van groep 2: in alle drie onderzoeksgebieden voorkomend.

Achter de soortnaam is het aantal hokken weergegeven waarin de soort vóór en na 1950 in het betreffende gebied is waargenomen: DM = Denemarken; NE = Nederland; BL = België/Luxemburg.

Kolom TR (Trend) geeft de tendens weer met drie symbolen, voor elk gebied één (volgorde: Denemarken-Nederland-België/Luxemburg).

D = Decreasing, soort neemt significant af;
 - = neiging tot afname () 5 hokken);
 > = de soort is na 1950 niet meer waargenomen;
 . = de soort vertoont geen tendens;
 N = Nieuw, voor het eerst gemeld na 1950;
 + = neiging tot toename () 5 hokken);
 I = Increasing, soort neemt significant toe.

Kolom GR (Groep) geeft een indeling in (sub) groepen op grond van de totale informatie in kolom TR. Deze groepnummers vormen als het ware de conclusie van de tendens over het gehele onderzoeksgebied.

Groep 21 - Soorten die in alle gebieden significant vooruit gaan (III).

Groep 22 - Soorten die in twee landen significant vooruit gaan en in het derde met tenminste vijf hokken toeneemt (II+).

Groep 23 - In één land significant vooruit, de overige met meer dan vijf hokken, of in alle drie gebieden met meer dan vijf hokken (I+; I++ of +++). Geen D of - in één van de gebieden.

Groep 24 - Soorten die geen duidelijke trend over het gehele gebied vertonen, maar wel over toetsbare aantallen in alle gebieden beschikken (tenminste 10 hokken in één van de twee periodes).

Groep 25 - Soorten die geen tendens vertonen en in tenminste één van de gebieden niet toetsbaar zijn vanwege een te laag aantal hokken in beide periodes

(zie onder groep 24).

Groep 26 - Soorten die een duidelijke neerwaartse tendens laten zien (D>D; DD/ of D//, waar / staat voor te laag aantal hokken), maar in tenminste één van de gebieden niet over toetsbare aantallen beschikken (zie ook groep 24 en 25).

Groep 27 - Soorten die in één land significant achteruit gaan, zonder tegenspraak in de overige gebieden (D..; D.- of D--), d.w.z. geen + of I;

Groep 28 - Soorten die in twee landen significant achteruit gaan zonder tegenspraak in het derde land (DD. of DD-), dus geen + of I.

Groep 29 - Soorten die in alle gebieden significant achteruit gaan, of in twee landen en in het derde na 1950 niet meer waargenomen (DDD of DD)).

Kolom OE geeft de oecologische indeling aan volgens Lindroth (1949: 206-221). Als de aanduidingen in hoofdletters zijn komt de informatie uit aanvullende literatuur, met name Den Boer (1977), Lindroth (1974; 1985) en uit de grote hoeveelheid oecologische informatie die verzameld is voor het Nederlandse loopkeverproject:

x = uitgesproken xerophil (droogteminnend)

(x) = idem, in mindere mate

n = mesophil (hier ook de oecologische ubiquisten)

(h) = min of meer hygrophil (vochtminnend)

h = sterk hygrophil

(w) = soort van beschaduwde terreinen, struikvegetaties

w = idem, in sterkere mate gebonden aan bossen

a = arboricol (boombewonend)

k = synantroop (gebonden aan menselijke bewoning, kelders, etc.)

Kolom A (Oecologische amplitude) geeft de mate van binding aan een bepaald biotooptype aan:

1 = zeer stenotopie soort (sterk gebonden aan een bepaald milieutype, bijv. kwelders en schorren of in Sphagnum); 2 = als 1, in mindere mate (bijv. soort van droge terreinen met open vegetatie); 3 = min of meer eurytope soort (komt voor in veel milieutypen, maar niet tolerant voor zware bemesting); 4 = zeer eurytope soort, cultuurtolerant (Den Boer, 1977; Lindroth, 1945-1949; Thiele, 1977).

De laatste kolom AR (Areaal), geeft de positie van het onderzoeksgebied ten opzichte van het verspreidingsgebied van de soort weer. Hiervoor is uitgegaan van de positie van Nederland als "intermediair gebied". De gegevens zijn genomen uit Turin (1982)

C = de soort bevindt zich in Nederland ongeveer in het centrum van zijn verspreidingsgebied.

(C) = de rand van het areaal bevindt zich op meer dan 500 km afstand.

(R) = de rand van het areaal is minder dan 500 km van Nederland verwijderd.

R = de rand van het verspreidingsgebied loopt door het onderzoeksgebied (Nederland).

- alle drie landen de totale vangstinspanning dus aanmerkelijk toegenomen.
- d) In alle drie landen zijn getallen beschikbaar over de grootte van het gebied dat de betreffende soort in de genoemde periode bestrijkt. Deze worden uitgedrukt in het aantal hokken van een bepaalde afmeting waarin de soort is waargenomen. Voor Denemarken betreft het hier een hokgrootte van 8 x 9 kilometer, terwijl voor zowel Nederland als België (incl. Luxemburg) het door de European Invertebrate Survey gebruikte U.T.M.-grid met een hokgrootte van 10 x 10 km gehanteerd werd.
- e) Tenslotte zijn de drie onderzoeksgebieden van ongeveer gelijke afmetingen. De variatie in habitats zal hierdoor ook enigermate vergelijkbaar zijn. Een belangrijk verschil is de hoeveelheid kust en oevers die in Denemarken en Nederland in ruime mate voorhanden zijn, maar in België niet. België/Luxemburg beschikt echter weer over een uitgebreid bosareaal met vele bostypen, terwijl in Denemarken en Nederland nauwelijks echte bossen te vinden zijn.

De getallen betreffende het voorkomen van de soorten voor en na 1950 komen zoals boven onder d) reeds gemeld, overeen met het aantal bezette hokken. Aangezien Bangsholt (1983) deze getallen niet vermeldt, werden ze uit de verspreidingskaarten afgeleid. De getallen voor Nederland hebben uitsluitend betrekking op gegevens uit collecties en handvangsten (ca. 85.000 records). De gegevens uit bemonsteringen met vangpotten werden hier bewust weggelaten omdat dit materiaal vanwege de grote omvang (zie Turin & Penterman, 1985) in belangrijke mate het beeld van de periode na 1950 zou bepalen. De betrouwbaarheid van een bepaalde trend, d.w.z. voor- of achteruitgang bij een soort is getoetst met behulp van drie onafhankelijkheidstesten: X²-toets, G-toets en de percentage-toets (Sokal & Rohlf, 1981). Alleen de eenduidige en significante resultaten worden in de tabellen als I(increasing) of (D)ecreasing weergegeven ($p < 0.05$). Deze testen gaan dus na of het aantal bezette hokken van een soort relatief toeneemt of afneemt na 1950 en dit in vergelijking met de som van het aantal bezette hokken van alle overige soorten in de tijdsperiodes voor en na 1950. Hoewel het gebruik van slechts het aantal bezette hokken verlies aan informatie inhoudt (aantal vindplaatsen, totaal aantal waarnemingen etc.), hebben we toch alleen deze getallen gebruikt voor de analyses omdat we menen dat ze minder beïnvloed zijn door inherente bemonsteringsfouten (selectiviteit van verzamelaars, traditionele verzamelgebieden, ...). Omdat zowel het aantal gegevens als het aantal soorten per land verschilt, hebben we de onafhankelijkheidstesten afzonderlijk per onderzoeksgebied uitgevoerd.

Resultaten

Denemarken, Nederland en België/Luxemburg tellen gezamenlijk een loopkeverfauna van ca. 420 soorten. Deze kunnen we verdelen in twee groepen die elk weer verdeeld worden in een aantal subgroepen: GROEP 1 - Deze omvat 139 soorten die bekend zijn van slechts één of twee van de onderzoeksgebieden (België/Luxemburg wordt als één onderzoeksgebied beschouwd). Een vergelijking van deze groep over het totale onderzoeksgebied is dan ook vanzelfsprekend niet mogelijk, maar bovendien zijn de aantallen waarnemingen in deze groep ook vaak te laag om getoetst te kunnen worden. Omdat echter vooral in deze groep de zeldzame en aan de rand van hun verspreidingsgebied vertoevende soorten huizen, zal het duidelijk zijn dat ook veel soorten die ernstig bedreigd zijn in deze groep gevonden kunnen worden. Naast de analyse van Groep 2 (zie onder), kan deze groep dan ook niet onbesproken blijven. In Tabel I wordt een overzicht van de soorten in Groep 1 gegeven. In de tabel is achter de soorten aangegeven in welke van de drie onderzoeksgebieden ze voorkomen en welke faunistische status ze in het betreffende gebied krijgen op grond van

de aantallen bezette hokken voor en na 1950. In de laatste kolom wordt per soort een eindwaarde-ring gegeven die wordt uitgedrukt in een (sub)-groepnummer (zie verklaring bij de tabel). Bij de soorten van Groep 1 kunnen we samenvattend zeggen dat er voor ruim 44 soorten geen trend te zien is (groep 14), dat 32 soorten zich in meer of mindere mate uitbreiden (groepen 11, 12 en 13), en dat maar liefst bijna het dubbele aantal, n.l. 63 soorten in meer of mindere mate een teruggang laten zien (groepen 17, 18 en 19). Van deze 63 zijn er 16 sedert 1950 in het hele onderzoeksgebied niet meer waargenomen (>) en voor nog eens 9 soorten geldt dat voor een van de onderzoeksgebieden. Deze resultaten impliceren dus dat binnen Groep 1, die vooral uit relatief zeldzame soorten bestaat, veel meer soorten afdan toenemen. Als we alleen de meest overtuigende resultaten bekijken (groep 11 versus groep 19), dan zien we 4 uitbreidende tegenover 13 sterk afnemende soorten, hetgeen overeenkomt met de algemene trend binnen deze groep.

GROEP 2 - Omvat de 281 soorten die in alle drie landen tot de fauna gerekend worden of althans werden. Voor deze soorten zijn de aantallen hokken waarin de soorten in de betreffende periode zijn waargenomen, weergegeven in Tabel II. Van de totale groep blijken 84 soorten in tenminste één van de onderzoeksgebieden niet toetsbaar te zijn door een te laag aantal hokken (<10) zowel voor als na 1950 (groepen 25 en 26). Van deze 84 vertonen 52 soorten geen trend (groep 25), maar 32 soorten vertonen toch een duidelijke en vaak significante achteruitgang bij de toetsbare aantallen zonder tegenspraak (d.i. hooguit neutrale trend), bij de niet toetsbare aantallen (groep 26). Over blijft een groep van 197 soorten die in alle drie onderzoeksgebieden over toetsbare aantallen beschikt. Hiervan vertonen 85 soorten geen trend of laten tussen de onderzoeksgebieden duidelijke tegenspraak zien (groep 24). Onder deze 197 soorten zijn uiteraard vooral de algemenere soorten uit het onderzoeksgebied vertegenwoordigd. Het is dan ook niet verwonderlijk dat hier de meeste soorten zijn aan te treffen die een opwaardse trend van voorkomen vertonen. Maar liefst 61 soorten laten een vooruitgaand beeld zien (groepen 21, 22 en 23). Van de toetsbare soorten gaan er "slechts" 51 achteruit (groepen 27, 28 en 29). Als we hier de 32 soorten van groep 26 bij tellen zien we 83 soorten = 29.54 % met een verdwijnende tendens tegenover 61 soorten = 21.71 % die een lichte tot sterke vooruitgang vertonen. 137 soorten = 48.75 % vertonen geen trend (groepen 24 en 25). Als we ons beperken tot de soorten die in minstens twee van de drie gevallen statistisch significant toe- of afnemen zonder tegenspraak in het derde geval, dan vinden we 21 relatief toenemende (groepen 21 en 22) tegenover 31 relatief afnemende soorten (groepen 28 en 29).

Om te zien om welke soorten het in de verschillende groepen gaat, zijn de resultaten van de tabellen I en II nog eens samengevat in Tabel III. Naast het aantal soorten in de verschillende subgroepen van Groep 1 en Groep 2, is voor Groep 2 een onderverdeling gemaakt voor enkele soort-eigenschappen die in Tabel II vermeld zijn: Per eigenschap is ook hier het aantal soorten geteld (verdere verklaring zie Tabel III).

OECOLOGISCHE AMPLITUDE: de soorten zijn hier ingedeeld naar de mate van binding aan hun omgeving. We zien dat de verschuivingen in het voorkomen zich in het algemeen gemakkelijk laten koppelen aan de oecologische fijngevoeligheid van de soorten. Bij de soorten die een vooruitgang vertonen (groepen 21, 22 en 23) vinden we weinig soorten uit klasse 1 d.w.z. de zeer stenotopie soorten. Daartegenover staat dat bij de soorten die een zekere teruggang laten zien (groepen 26, 27, 28 en 29) de klassen 3 en 4 (eurytope en zeer eurytope soorten), nagenoeg niet vertegenwoordigd zijn. Deze klassen scoren alleen vrij hoog (29%) bij de toenemende soorten. Bij de soorten die geen duidelijke tendens

Groep 1		Groep 2		Steno/Eurytopie				Areaal				Oecologie			
GR	N	GR	N	1	2	3	4	C	(C)	(R)	R	x	n	h	w
11.	5	21.	7	-	3	1	3	2	2	3	-	-	2	5	-
12.	5	22.	14	-	5	6	3	3	10	1	-	2	3	9	-
13.	22	23.	40	1	14	13	12	17	19	4	-	6	11	20	3
%				2	36	33	29	36	51	13	-	13	26	56	5
14.	44	24.	85	11	48	20	6	17	48	17	2	22	21	34	8
-	-	25.	52	38	11	3	-	2	10	29	11	10	-	40	2
%				36	43	17	4	14	43	34	9	23	15	54	8
-	-	26.	32	27	5	-	-	-	5	16	11	18	3	11	2
17.	12	27.	20	7	12	1	-	2	11	7	-	10	4	6	-
18.	21	28.	19	5	13	1	-	-	16	3	-	11	3	5	-
19.	30	29.	12	4	8	-	-	1	5	5	1	3	4	3	2
%				52	46	2	-	4	45	37	14	50	17	28	5
139		281		93	119	45	24	44	126	85	25	82	51	131	17

Tabel 3.

Aantallen soorten per groep (verklaring zie tabel 1 en 2).

Groep 1 - Soorten die slechts in één of twee van de onderzoeksgebieden zijn aangetroffen:

GR = subgroepnummer (zie tabel 1); N = aantal soorten.

Groep 2 - Soorten die in alle drie onderzoeksgebieden zijn aangetroffen:

GR = subgroepnummer (zie tabel 2), N = aantal soorten.

De soorten uit groep 2 zijn ingedeeld naar verschillende eigenschappen:

Oecologische amplitude (zie tabel 2); Areaal (zie tabel 2); Oecologie, enkele karakteristieken zijn hier bij elkaar geteld (vergelijk tabel 2):

x = min of meer droogteminnende soorten: x en (x); n = mesophile soorten en ubiquisten: n en k;

h = min of meer hygrophile soorten: h en (h); w = soorten van bossen en bomen: w, (w) en a.

De afgeronde percentages die zijn weergegeven gelden per eigenschap voor de volgende groepen:

GR 21.22.23 = soorten die een toename vertonen; GR 24.25. = soorten die geen tendens vertonen;

GR 26.27.28.29. = soorten die een afname laten zien.

vertonen zijn ook de stenotopie soorten in de meerderheid (klas 1,2)

AREAAL: Vaak wordt er aangenomen dat er een min of meer duidelijk verband bestaat tussen de mate van steno- of eurytopie van een soort en de plaats waar hij zich bevindt ten opzichte van het totale verspreidingsgebied (Haeck & Hengeveld, 1979; 1981). De karakterisering in Tabel II (uit Turin, 1982) is genomen ten opzichte van Nederland als "centrum" van het onderzoeksgebied. We zien in Tabel III bij de groepen van soorten die vooruitgang vertonen (21, 22 en 23) een hoog aantal soorten uit de klassen C en (C). Hierbij zitten geen echte R(and)-soorten. De achteruitgaande soorten (groep 26-29) scoren vooral in de intermediaire klassen (C) en (R). De echte C(entrum)-soorten ontbreken hier nagenoeg. De 12 R-soorten scoren nauwelijks in groepen met de sterkste teruggang in het onderzoeksgebied n.l. slechts één soort in (sub)groep 29. De resultaten voor de loopkevers met betrekking tot het areaal, komen sterk overeen met die voor de Nederlandse planten (Haeck & Hengeveld, 1979).

OECOLOGIE: De oecologische karakteristieken komen voornamelijk uit Lindroth (1949). Voor zover soorten daar niet opgenomen waren is aanvullende literatuur geraadpleegd (zie Tabel II). Het is opvallend dat in Tabel III de meeste vooruitgaande soorten scoren in de klassen n en h. Het eerste is niet zo verwonderlijk omdat in klasse n ook de ubiquisten (soorten met een

grote oecologische amplitude) zijn opgenomen en daardoor een overeenkomstig beeld vertoont als klasse 4 bij de rubriek "Oecologische Amplitude". Het grote aantal hygrophiele (vochtminnende) soorten in deze groep, n.l. maar liefst 34, is misschien te verklaren door het toenemen van koele en vochtige vegetaties op het merendeel van de graslanden ten gevolge van zware bemesting. Uiteraard is de hier gebruikte oecologische indeling een zeer grove. Onder de typering "hygrofiel" worden nu soorten gerangschikt van zowel eutrofe oever-situaties als soorten van oevers met snelstromend water of oligotrofe vennen. Als we kijken hoe de situatie voor de planten is kunnen we vaststellen dat althans in Nederland, enorm veel soorten uit vochtige biotopen verdwenen zijn, o.a. door ontginning van hoogvenen en waterstandsverlaging bijvoorbeeld ten behoeve van landinrichtingen (Plate, 1979, Haeck & Hengeveld, 1979). Ook in voedsel-arme vochtige biotopen zijn er loopkeversoorten die achteruitgaan. Dit zijn meestal zeer gespecialiseerde soorten die absoluut geen vervuiling of bemesting verdragen. De soorten die op de akkers en in de graslanden toenemen zijn voor het merendeel eurytope soorten met een grote tolerantie ten opzichte van bemesting. Verder zien we in Tabel III een hoog aantal (42) xerofiele (droogteminnende) soorten die kunnen worden aangemerkt als achteruitgaand (groep 26, 27, 28 en 29). Het betreft hier veelal de soorten van droge en schrale graslanden en open struikheidevegetaties. De heide is door het ontbreken van beheer op vele plaatsen vervangen door Molinea-

Tabel 4

	GR	W		GR	W
Cicindela	26	*	Agonum	17	*
Cicindela	27	***	Agonum	18	**
Cicindela	18	**	Amara	28	***
Carabus	26	***	Amara	28	***
Carabus	26	**	Amara	28	***
Carabus	26	***	Amara	28	***
Carabus	29	***	Amara	28	***
Carabus	29	***	Amara	27	**
Carabus	29	***	Amara	27	**
Carabus	28	***	Amara	26	*
Carabus	18	**	Amara	26	*
Carabus	18	**	Amara	26	*
Carabus	18	**	Amara	26	*
Calosoma	29	***	Amara	26	*
Calosoma	29	***	Amara	26	*
Calosoma	18	**	Amara	18	**
Calosoma	19	***	Amara	17	*
Leistus	19	***	Amara	18	**
Blethisa	29	***	Zabrus	29	***
Elaphrus	28	***	Amara	18	**
Elaphrus	18	**	Amara	18	**
Elaphrus	19	***	Anisodactylus	26	**
Dyschirius	28	***	Anisodactylus	26	**
Dyschirius	28	***	Anisodactylus	26	**
Dyschirius	27	**	Diachomus	26	*
Dyschirius	18	**	Stenolophus	27	*
Dyschirius	18	**	Acupalpus	27	*
Dyschirius	13	**	Acupalpus	28	***
Bembidion	28	***	Acupalpus	18	**
Bembidion	27	**	Acupalpus	18	**
Bembidion	27	**	Bradycellis	27	**
Bembidion	26	*	Harpalus	26	*
Bembidion	19	***	Harpalus	26	*
Bembidion	18	**	Harpalus	26	*
Bembidion	18	**	Harpalus	26	*
Bembidion	18	**	Harpalus	26	*
Bembidion	17	*	Harpalus	26	*
Tachys	18	**	Harpalus	29	***
Tachyta	18	**	Harpalus	29	***
Anillus	18	**	Harpalus	28	***
Epaphius	27	**	Harpalus	28	***
Pterostichus	26	*	Harpalus	28	***
Pterostichus	26	**	Harpalus	27	**
Pterostichus	26	*	Harpalus	27	**
Pterostichus	29	***	Harpalus	27	**
Pterostichus	29	***	Harpalus	27	**
Pterostichus	27	**	Harpalus	28	***
Pterostichus	18	**	Harpalus	17	*
Abax	17	*	Harpalus	19	***
Molops	17	*	Harpalus	19	***
Sphodrus	26	***	Harpalus	17	*
Calathus	28	***	Harpalus	19	***
Dolichus	18	**	Harpalus	19	***
Laemostenes	28	***	Harpalus	18	**
Synuchus	28	***	Harpalus	17	*
Olisthopus	27	**	Harpalus	17	*
Agonum	27	**	Harpalus	19	***
Agonum	26	*	Harpalus	18	**
Agonum	19	***	Harpalus	17	*

	GR	W		GR	W
Agonum	18	**	Harpalus	19	***
Agonum	18	**	Harpalus	18	**
Harpalus	19	***	Lebia	26	*
Parophonius	18	**	Lebia	26	*
Chlaenius	26	*	Lebia	19	***
Chlaenius	26	*	Cymindis	26	*
Chlaenius	29	***	Cymindis	26	*
Chlaenius	18	**	Cymindis	26	*
Chlaenius	18	**	Cymindis	18	**
Panagaeus	28	***	Lionychus	17	*
Panagaeus	27	**	Plochionus	18	**
Callistus	18	**	Dromius	18	**
Licinus	18	**	Brachinus	26	*
Microlestes	27	**	Brachinus	18	**

TABEL IV: Lijst van bedreigde soorten

Op deze lijst staan alle soorten die op grond van de hier gepresenteerde informatie uit het gehele onderzoeksgebied, voorlopig als bedreigd kunnen worden beschouwd. Dit zijn dus zowel de soorten uit Groep 1 (zie Tabel I) als Groep 2 (zie Tabel II).

GR = Groepnummer (zie Tabel I en II)

W = Waardering (zie onder)

Achter de soortnaam is het groepnummer aangegeven en daarachter een waardering uitgedrukt in een aantal sterretjes die weergeeft in welke mate een soort bedreigd moet worden geacht. Deze waardering staat geheel los van de zeldzaamheid van een soort maar geeft in zekere zin de mate van teruggang in oppervlakte van het verspreidingsgebied (aantal hokken) voor en na 1950. Over het geheel genomen zijn het soorten uit de groepen 17-19 zeldzamer dan die uit de groepen 26-29 en lopen dus eerder het gevaar voor het gehele onderzoeksgebied uit te sterven.

* = De soort is waarschijnlijk bedreigd; achteruitgang is geconstateerd in tenminste een deel van het verspreidingsgebied.

** = De soort is bedreigd en op veel plaatsen in het onderzoeks gebied is een duidelijke achteruitgang geconstateerd

*** = De soort is ernstig bedreigd; achteruitgang of verdwijnen is vastgesteld in een groot deel van het onderzoeksgebied

**** = De soort is zeer sterk bedreigd of reeds verdwenen; grote achteruitgang of verdwijnen is geconstateerd voor het gehele onderzoeksgebied

velden. Ook voor planten geldt dat een grote achteruitgang te zien is bij de soorten van droge graslanden en heiden (Plate, 1979, Haeck & Hengeveld, 1979), althans voor de Nederlandse situatie. Eventuele cultivatie van heidegronden t.b.v. de landbouw zal over het algemeen ook een verkoeling en toenemende vochtigheid van het milieu ter plekke tengevolge hebben (gehad). Door de zware bemesting in deze gebieden ontstaat immers vaak een weelderige begroeiing van gras of gewas met een relatief vochtig en afgedempt microklimaat.

Onderaan Tabel III vindt men de 281 soorten per rubriek uitgesplitst naar het totaal aantal soorten per klasse. Het relatief lage aantal soorten in een bepaalde klasse, bijvoorbeeld "R" (randareaal-soorten) kan ten dele verklaard worden door het feit dat de meeste R-soorten zich in groep 1 zullen bevinden. Doordat de soorten uit groep 1 slechts uit één of twee van de onderzoeksgebieden bekend zijn, is het duidelijk dat ze alleen daardoor al in categorie R of hooguit (R) vallen. In aanmerking genomen dat zoals boven reeds vermeld is, 32 soorten uit groep 1 een mindere of sterkere stijging laten zien, terwijl bijna het dubbele aantal (63) soorten een teruggang vertoont, zal het beeld uit Tabel III alleen maar versterkt worden.

Conclusies

Uit het voorgaande mag wel duidelijk zijn dat de verarming bij de loopkeverfauna erg omvangrijk is, zelfs als we alleen naar de meest significante gevallen kijken. Aan de hand van de resultaten in de drie onderzoeksgebieden kunnen we een voorlopige lijst samenstellen van soorten die in het gehele onderzoeksgebied en waarschijnlijk in grote delen van West- en Midden-Europa het gevaar lopen te verdwijnen (Tabel 4). De lijst omvat maar liefst 144 soorten (34,3 % van alle soorten uit het onderzoeksgebied). Voor een aantal van deze soorten is zoals in de Tabellen 1 en 2 te zien is, het verdwijnen van de soort uit het onderzoeksgebied zeer waarschijnlijk al een feit. We moeten hier goed in het oog houden dat de hier gepresenteerde informatie zich toespitst op overeenkomsten in de trends bij de drie onderzoeksgebieden. Het is niet onmogelijk dat soorten in het ene land een duidelijke en ook verklaarbare teruggang vertonen terwijl in andere landen (nog) niets aan de hand is. Vergelijk bijvoorbeeld de *Badister*-soorten uit Tabel II. In Denemarken gaan drie soorten significant achteruit terwijl ze in het overig deel van het gebied vooruitgaan. Bangsholt (1983) vermoedt als oorzaak voor de Deense teruggang het verdwijnen van het biotoop of klimatologische invloeden. Er zijn uiteraard meer voorbeelden van soorten die slechts plaatselijk in problemen zijn en daarom niet op de lijst van bedreigde soorten terecht komen. Als we deze soorten meetellen zal het aantal soorten dat op enigerlei wijze door hun teruggang bijdraagt tot de verarming van de loopkeverfauna wellicht boven de 40% komen. De lijst die hier in Tabel IV is weergegeven levert dus beslist geen te somber beeld van de situatie. Opvallend in de lijst van bedreigde soorten (Tabel IV) is het grote aantal soorten van het genus *Harpalus*, n.l. 31 van de 47 soorten (66%). Voor het merendeel zijn dit gespecialiseerde soorten van droge biotopen als heiden en schrale graslanden. In het genus *Amara* dat over het geheel genomen ook open en droge biotopen bewoont bevindt zich een groter aantal min of meer eurytope soorten. Op de lijst vinden we echter de minder eurytope soorten, ook vaak bewoners van schrale graslanden en kruidenvegetaties. Bij de grotere genera die vochtige tot natte biotopen bewonen, n.l. *Bembidion* en *Agonum* zitten relatief weinig soorten die bedreigd kunnen worden geacht (*Bembidion* 9 van de 67 = 13%; *Agonum* 7 van de 27 = 26%). Een hoog aantal "verliezers" heeft ook het genus *Carabus*, 9 van de 17 soorten (52%). Dit zijn grote ongevleugelde jagers die een gevoelige graadmeter zijn voor de kwaliteit van de bodembewonende arthropoden-fauna. In de lijst van Tabel IV bevinden zich loopkevers met zeer

uiteenlopende types van geografische verspreiding (zowel met meer Noordelijke, Midden-europese of meer Zuidelijke verspreidingstypes). Dit geeft de (voorlopige) indruk dat klimatologische invloeden van minder belang zijn. In hoeverre naast de algemene nivellering van het landschap andere factoren als klimatologische en isolatie van habitats (door versnippering wegvallen van de structuur van het landschap en daarmee het wegvallen van verspreidingsmogelijkheden van bepaalde soorten (Den Boer, 1977, Turin, 1983), bijdragen tot de nivellering van de loopkeverfauna, zal uit vervolgonderzoek moeten blijken. Het is uiteraard van groot belang te weten hoe het met soorten die een duidelijke trend vertonen in het aangrenzende gebied gesteld is. Het dichtst bij het onderzoeksgebied gelegen is West-Duitsland dat met alle drie onderzoeksgebieden gemeenschappelijke grenzen heeft. Het is te verwachten dat de resultaten voor West-Duitsland sterk zullen lijken op de hier gepresenteerde. Dit zal eveneens gelden voor het aansluitende gebied van Noord-Frankrijk. In de genoemde gebieden zijn de geografische projecten vaak nog zeer versnipperd en omvatten zelden meer dan één provincie. Anders is het gesteld in de Britse Eilanden waar een Engeland, Schotland en Ierland omvattend geografisch project al in een zeer vergevorderd stadium is (Luff, 1982). Dit geldt ook voor diverse Fennoskandische landen. Evenals de Britse Eilanden zijn deze door aanzienlijke barrières van ons onderzoeksgebied gescheiden. De vergelijkbaarheid wordt hier aanzienlijk bemoeilijkt, o.a. door het lagere aantal gemeenschappelijke soorten. In een volgend artikel zal echter getracht worden een verbinding te leggen tussen de gegevens uit dit artikel en de bevindingen in literatuur uit de omliggende gebieden. Het ligt in de bedoeling een aantal soorten nader te bespreken; niet alleen de aard van de verandering in de geografische verspreiding, maar vooral ook de mogelijke invloeden die juist bij die soorten een overheersende rol gespeeld hebben. Deze besprekingen zullen echter pas kunnen volgen na een diepgaander studie van de gegevensbestanden van België/Luxemburg (Desender) en Nederland (Turin) afzonderlijk.

Dankwoord

We willen hierbij graag Dr. P.J. den Boer danken voor zijn ondersteuning en uitvoerige commentaar op dit artikel.

Literatuur

- Bangsholt, F., 1979. Status over Danmarks lobebiller (Coleoptera, Carabidae). -- Ent. Meddr, 47: 1-21.
- Bangsholt, F., 1983. Sandspringernes og lobebillernes udbredelse og forekomst i Danmark ca. 1830-1981 (Coleoptera: Cicindelidae and Carabidae). -- Dansk faun. Bibliotek, 4: 1-271.
- Barndt, D., 1981. Liste der Laufkäfer-Arten von Berlin (West) mit Kennzeichnungen und Auswertung der verschollenen und gefährdeten Arten (Rote Liste). -- Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer, 77, Sonderheft: 1-35.
- Den Boer, P.J., 1977. Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside (with a mathematical appendix by J. Reddingius). -- Miscellaneous Papers 14, Wageningen: 1-190.
- Desender, K., 1986 a, b. Distribution and ecology of Carabid beetles in Belgium; Part 1 (species 1-80), Part 2 (species 81-152). -- Studiedocumenten Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen.

- Haack, J. & R. Hengeveld, 1978. De achteruitgang van soorten van de Nederlandse Flora in relatie tot hun areaal. -- Contactblad voor Oecologen, 14(4):76-81.
- Haack, J. & R. Hengeveld, 1981. Changes in the occurrences of dutch plant species in relation to geographical range. -- Biological Conservation, 19: 189-197.
- Horion, A., 1936. Studien zur deutschen Käfer-fauna I. -- Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer, 32:199-206.
- Horion, A., 1938. Studien zur deutschen Käfer-fauna II. Die periodischen Klimaschwankungen und ihr Einfluss auf die thermophilen Käfer in Deutschland. -- Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer, 34:127-140.
- Horion, A., 1939. Studien zur deutschen Käfer-fauna III. Weitere Beispiele für das sporadische und periodische Auftreten thermophiler Käfer in Deutschland. -- Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer, 35:3-18.
- Horion, A., 1941. Faunistik der deutschen Käfer 1, Adephega - Caraboidea. -- Krefeld:1-354.
- Horion, A., 1951. Verzeichnis der Käfer Mitteleuropas (2 Abt.). -- Stuttgart, I-VII, 1-536.
- Koch, K. et al., 1977. Rote Liste der im nördlichen Rheinland gefährdeten Käferarten (Coleoptera) mit eine Liste von Bioindikatoren. -- Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer, 73, Sonderheft:1-39.
- Lindroth, C.H., 1945-1949. Die Fennoskandischen Carabidae I-III. -- Göteborg: 1-709, 1-277, 1-911.
- Lindroth, C.H., 1974. Handbooks for the identification of British insects, Coleoptera - Carabidae. Vol.IV, Part 2, -- London:1-148.
- Lindroth, C.H., 1985. The Carabidae of Fennoscandia and Denmark (1st part). -- Fauna Ent. scand., 15: 1-225.
- Luff, M.L., 1982. Preliminary atlas of the British Carabidae (Coleoptera). -- Monks Wood Exp. Stat.: 1-18, Maps 1-101.
- Mousset, A., 1973. Atlas provisoire des insectes du Grand-Duché de Luxembourg, Coleoptera. -- Luxembourg: cartes 1-226.
- Plate, C.L., 1978. De achteruitgang van de Nederlandse flora. -- Contactblad voor Oecologen, 14(4): 71-72.
- Silfverberg, H., 1979. Enumeratio Coleopterorum Fennoscandiae et Daniae. -- Helsinki: 1-6.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf, 1981. Biometry, 2nd edit. -- San Fransisco: 1-859.
- Thiele, H.U., 1977. Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour. -- Berlin: 1-369.
- Turin, H., 1982. Over het voorkomen van de loopkevers in Nederland, in het bijzonder van de zeldzame en uitgestorven soorten. -- Nieuwsbrief European Invertebrate Survey - Nederland, 12: 3-34.
- Turin, H., 1983. Project verspreiding en verbreiding van de Nederlandse loopkevers - Mededelingen over de Nederlandse loopkevers 1. -- Nieuwsbrief European Invertebrate Survey - Nederland, 14: 3-11.
- Turin, H., J. Haack & R. Hengeveld, 1977. Atlas of the carabid beetles of the Netherlands. -- Verh. Kon. Ned. Akad. Wet., Afd. Natuurk., Tweede Reeks 68: 1-228.
- Turin, H. & E. Penterman, 1985. Dertig jaar loopkeveronderzoek met vangpotten - Mededelingen over de Nederlandse loopkevers 2. -- Nieuwsbrief European Invertebrate Survey - Nederland, 16: 35-46.
- Turin, H. & H. Peters, 1986. Changes in the distribution of Carabid beetles in the Netherlands since about 1880, I. Introduction. -- In: Den Boer et al. Carabid Beetles....etc. -- Stuttgart: 195-201.
- K. Desender, Lab. voor Oecologie der Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud, Rijksuniversiteit Gent, Ledeganckstraat 35, B 9000 Gent, België
- H. Turin, Esdoorndreef 29, 6871 LK Renkum.