

In memoriam Piet den Boer (1926-2016), entomoloog en populatie-ecoloog

Rikjan Vermeulen
Annelies Turin
Anjet den Boer
Hans Turin

TREFWOORDEN

Carabidae, Coleoptera, loopkevers, populatiebiologie, Wijster

Entomologische Berichten 79 (2): 51-59

Na een lang en mooi leven overleed op 27 december 2016 NEV-erelid Piet den Boer. Piet was een gedreven populatie-ecoloog en bestudeerde, om zijn theorieën te onderbouwen, langdurig de populatiefluctuaties van loopkevers. Hij trapt met zijn theorie 'risicospreiding' heel wat heilige huisjes van de populatiedynamica omver. Hierdoor kwam met name het idee dat populaties gereguleerd werden op losse schroeven te staan. Piet was ervan overtuigd dat populaties voornamelijk fluctueren door stochastische processen, zoals temperatuur, neerslag, bodemgesteldheid, voedselaanbod, predatoren, etc. Dit leidde destijds tot heftige wetenschappelijke discussies met collegae. In zijn, niet zonder slag of stoot geaccepteerde, 'founding and re-founding theory' werd nadrukkelijk de rol van dispersie toegevoegd. Inmiddels is de waarde van Piets inbreng in de populatiedynamica algemeen erkend en werden zijn theorieën zelfs in het natuurbeheer geïmplementeerd, onder andere in de Ecologische Hoofdstructuur: natuurgebieden worden vergroot en verbonden om het risico op (lokaal) uitsterven te verkleinen. Overal in Europa worden natuurbruggen gebouwd die verbindingen binnen en tussen populaties mogelijk maken.

Jeugd en opleiding

Piet werd geboren in Den Haag in 1926. Tijdens de Duitse bezetting van Nederland (1940-'45) werd hij lid van de Nederlandse Jeugdbond voor Natuurstudie en raakte gefascineerd door insecten, in eerste instantie door hommels. Toen hij in 1945 biologie ging studeren in Leiden ontdekte hij de biogeografische werken van Lindroth over de Fennoscandische loopkevers (Carabidae). Zijn interesse werd vooral gewekt door de mogelijke rol die vleugeldimorfisme had gespeeld bij de postglaciale (her)kolonisatie van Fennoscandiavië door loopkevers (Lindroth 1949). In 1948 ontmoette hij Joop van der Drift tijdens een cursus. Joop werkte aan de decompositie van strooisel en bemonsterde als eerste in Nederland oppervlaktebewonende fauna met bodemvallen, bestaande uit koekblikken die door de Canadese bevrijders waren achtergelaten. Hij liet Piet zien dat je vooral arthropoda en met name loopkevers met deze bodemvallen kwantitatief heel goed kon bemonsteren. Piet probeerde deze blikken uit en vond ze zeer geschikt.

Na zijn doctoraalexamen in 1952 werd Piet assistent van Donald Kuenen, de eerste professor in de Ecologie voor Nederland (figuur 1). Piet moest het 'Web of Life'-project in de duinen van Meijendel weer oppakken en daar de beste vangmethoden en technieken voor bedenken. Hij adviseerde honderd koekblikvallen te maken om de verschillende duinbiotopen te bemonsteren op loopkevers. Op deze manier konden ze de faunistische veranderingen volgen die optraden als gevolg van de inundatie

van bepaalde duinvalleien voor de drinkwatervoorziening van Den Haag (Den Boer 1956a, 1956b, 1958a 1958b). Uiteindelijk werd dit een zevenjarig bodemfauna-project (33 × 3 vallen, 231 jaarseries, met een herhaling door Gerrit Jan de Bruyn in 1973, 34 series). Hij determineerde daar vooral de loopkevers uit het genus *Amara* en werd daar een uitstekende specialist in. In de tussentijd was Piet begonnen met zijn promotieonderzoek waarbij hij het activiteitenpatroon van de ruwe pissebed *Porcellio scaber* Latreille bestudeerde. Op dit onderzoek promoveerde hij uiteindelijk ook bij Kuenen (Den Boer 1961). Via Kuenen kwam hij in aanraking met het werk van Andrewartha & Birch (1954). Deze veronderstelden dat een stochastisch proces van voedselbeschikbaarheid, predatie, concurrentie en microklimaat in hoge mate de aantalsfluctuaties in populaties bepaalde.

Biologisch Station te Wijster

Tijdens zijn assistentschap bij Kuenen leerde Piet in 1953 een Leidse biologiestudente kennen, Wil Daanje. Haar vader, Albert Daanje, was een kundige en enthousiaste amateuretholoog, met wie Piet het al direct goed kon vinden, en in 1955 verloofde het paar zich. In 1957 was Piet al zo lang assistent bij Kuenen dat die erop aan begon te dringen dat Piet een nieuwe baan zou zoeken, zodat ook een ander van het assistentschap zou kunnen profiteren. Uiteindelijk kwam Kuenen zelf met het idee dat Piet naar Wijster zou gaan, waar Willem Beijerinck een klein



1. Piet den Boer ten tijde van zijn assistentschap bij Don Kuenen (1952-1958). Fotograaf onbekend

1. Piet den Boer at the time of his assistantship with Don Kuenen (1952-1958).

biologisch station had opgericht, dat inmiddels onder de Landbouw Hogeschool Wageningen (thans WUR) viel. Piet overlegde met Wil; de omstandigheden waren niet ideaal, eerder avontuurlijk, want Wijster was ver van Leiden vandaan, helemaal in Drenthe. Het was een klein dorp, er was geen openbaar vervoer, en ze zouden in een klein houten huisje, zonder waterleiding en gas, achter het biologisch station gaan wonen. Maar daar stond tegenover dat Piet vrij was om zijn eigen onderzoek op te zetten. Ze besloten om de gok te nemen en voordat ze in 1958 naar Wijster verhuisden, trouwden ze.

Populatiebiologie

In zijn nieuwe baan in Wijster kon Piet zijn ideeën over de populatiedynamica, verbreiding en populatie-turnover, ontwikkeld gedurende het Meijndel-onderzoek, uitgebreid testen in een langjarig onderzoek. Hij bedacht een proefopzet met loopkevers en met de bekende koekblikken als bodemvallen (figuur 2) in het Drentse cultuurlandschap met zijn veelheid aan natuurlijke en halfnatuurlijke terreinen in het cultuurlandschap rond Wijster, zoals het Dwingelderveld. Piet wilde de gangbare regulatie-hypothese (Nicholson 1933, 1954) testen tegen zijn eigen ideeën over stabilisatie van aantallen, door verschillende stochastische processen van loopkeverpopulaties te volgen in een groot aantal biotopen gedurende vele jaren (o.a. Den Boer 1968, Reddingius & Den Boer 1970). Tevens werden alle gevangen loopkevers gecontroleerd op de ontwikkeling van de vleugels om het belang van verbreidingmogelijkheden te testen bij de populatie-turnover (Den Boer 1962), een onderzoek dat Piet in die beginjaren samen met zijn vrouw, Wil, deed. Al aan het begin van zijn onderzoek

realiseerde Piet zich dat de relatie tussen verbreiding en populatie-turnover (vestiging/uitsterven) weleens van cruciaal belang kon zijn voor gefundeerd natuurbeheer. Ondanks zijn keuze voor loopkevers was Piet ervan overtuigd dat zijn resultaten en conclusies ook toepasbaar waren op andere diergroepen en zelfs op vertebraten. Zijn keuze voor loopkevers was simpel gebaseerd op een aantal praktische voordelen voor het onderzoek. (1) Ze zijn makkelijk en betrouwbaar kwantitatief te bemonsteren met behulp van bodemvallen. (2) Alle soorten die gespecialiseerd zijn op een bepaalde habitat kunnen worden bemonsterd met eenzelfde set van drie bodemvallen. (3) Bij veel soorten hangt het verspreidingsvermogen samen met de ontwikkeling en het gebruik van de vleugels. Bij hooguit enkele grotere soorten kan het loopvermogen van belang zijn voor de verbreiding. (4) Voor vergelijkende studies is er een gunstige relatie tussen respectievelijk aantallen niet-gevleugelde, vleugeldimorfe (-polymorfe) en constant volledig gevleugelde soorten. (5) De larven van de meeste soorten zijn niet-specialistische roofdieren van bodemgeleedpotigen, terwijl de kevers veelal algemene predators zijn van allerlei bodemgeleedpotigen. (6) De taxonomie van deze soortenrijke familie is relatief goed bestudeerd, hoewel niet voor alle soorten de larven al voldoende zijn beschreven. (7) De volwassenen dieren kunnen gemakkelijk worden gemanipuleerd in experimenten en, al dan niet individueel gemerkt en/of gekweekt in het laboratorium, gevolgd worden in enclosures in het veld enzovoort.

Blikvangersclub

In 1964 wilde een groep ecologen nagaan of loopkevers gebruikt konden worden als betrouwbare en vergelijkbare objecten binnen ecologische studies. Om zowel bemonsteringen als de vergelijking van resultaten te standaardiseren, besloot men een bemonsteringsproef uit te voeren met dezelfde bodemvallen in dezelfde soort habitat (open loofbos) in verschillende delen van Nederland. Eén van de bemonsteringslocaties was een jong populieren-elzenbos geplant in 1958 in de net ontwaterde IJsselmeerpolder, Oost-Flevoland. Loopkevers die hier populaties zouden vestigen, konden daar alleen vliegend vanaf het vasteland komen. Piet bedacht dat de resultaten van een dergelijk bemonsteringsproef weleens een mooi voorbeeld zouden kunnen vormen voor het vestigen van populaties in een nieuw ontstaan gebied. Hij stelde als hypothese dat soorten met vleugeldimorfie of polymorfie hier eerst alleen in de langvleugelige vorm zouden worden gevonden. De kortvleugelige vorm kon hier immers alleen gebracht worden door langvleugelige vrouwtjes die bevrucht waren door een kortvleugelig mannetje voordat ze het vaste land verlieten. De resultaten van de proef lieten zien dat het percentage langvleugelige adulten van de di(poly)morfe loopkeversoorten in de vangsten veel hoger was dan in oude populaties van dezelfde soort op het vasteland, zoals in Drenthe. De hypothese werd overtuigend bevestigd voor alle dimorfe soorten uit de bemonstering van de toen nog jonge polder (Den Boer 1970, 1971a). Dit werd later krachtig ondersteund door het door het Instituut voor Oecologisch Onderzoek (KNAW) in 1967 gestarte onderzoek naar de kolonisatie van met name Zuid-Flevoland (Haeck 1971).

Nadat hij zijn biologisch station was begonnen in de studeerkamer van zijn huis, liet Willem Beijerinck aan de overkant van de weg een groot nieuw huis bouwen, op Kampsweg 52, waar hij de laatste jaren van zijn leven woonde. Na zijn overlijden bepleitten Piet en Wil met veel moeite dat zij het huis van de Landbouw Hogeschool Wageningen als dienstwoning zouden huren, en in 1965 verhuisden ze vanuit hun kleine houten huisje, waar ze zeven jaar met veel plezier hadden gewoond, naar het grote huis aan de overkant van de weg. De woonkamer van hun



2. Piet den Boer leegt een vangblik op de Kralose Heide (1969). Foto: Wil den Boer-Daanje

2. Piet den Boer empties a pitfall trap at the Kralose Heide (1969)

nieuwe huis was groter dan hun hele houten huisje. In dat grote huis werden hun twee kinderen geboren en ontvingen ze in de loop der jaren vele biologen en vele buitenlandse gasten die er logeerden (figuur 3). Eén bioloog, Rob Hengeveld, woonde zelfs een tijdje bij hen in hun logeerkamer. Piet en Wil woonden er beiden bijna tot aan hun dood.

Spreading of risk

In 1968 werd Piets meest bekende werk gepubliceerd in het tijdschrift *Acta Biotheoretica*: Spreading of risk and stabilization of animal numbers. Dit werk verklaart de relatieve stabiliteit in de fluctuaties van populatiegrootte vanuit verschillende processen. Zo worden het uitmiddelen van fenotypische verschillen tussen individuen, verschillen in fenologie en verschillen in omstandigheden in ruimte hierbij als essentieel genoemd. Met name dit laatste punt, heterogeniteit in de omstandigheden binnen een groot gebied, is een vaak aangehaalde onderbouwing voor populatiedynamische verschijnselen zoals de uitsterfsnelheid van populaties (Fahrig 2017). Omdat de resultaten en theorieën over kolonisatie – vooral door loopkevers – van eilanden en kustgebieden veel belangstelling wekten (bijv. Palmen 1944, Lindroth 1949, 1963), besloot Piet een symposium te organiseren over verbreiding en verbreidingsvermogen (de mogelijkheden om afstanden te overbruggen en populaties te vestigen) van loopkevers, waarbij de resultaten uit de nieuwe polders meer in een duidelijker perspectief konden worden geplaatst. Dit symposium, dat later de geschiedenis zou ingaan als de eerste European Carabidologists Meeting (ECM) (Vermeulen et al. 2008), vond plaats in 1969 in het nieuwe gebouw van het Biologisch Station te Wijster. Piet had voor deze gelegenheid specialisten uit binnen- en buitenland uitgenodigd, die alle met onderzoek aan loopkevers ervaring hadden. Onder de deelnemers bevonden zich o.a. Carl Lindroth, Ernst Palmen en Hans-Ulrich Thiele. Een van de ‘mechanismen’ waarmee, in die tijd, populaties werden verondersteld ‘gereguleerd’ te zijn, was vooral de intraspecifieke concurrentie. Dit werd samengevat door Nicholson (1954) in zijn reguleringstheorie. Wanneer de dichtheid erg hoog werd zouden dieren uit de populatie gedwongen worden te vertrekken wanneer de ‘draagkracht’ van de habitat zou zijn overtroffen. Ver-

breiding dus als een soort ‘overloop’ van te hoge dichtheden zou een verdunning teweegbrengen, waardoor de dichtheid weer naar ‘aanvaardbare’ waarden zou worden gebracht. Daar Piet geen enkele relatie kon vinden tussen zijn jaarvangsten (die verondersteld werden een relatieve benadering te zijn van dichtheden in het veld) en het verbreidingsmechanisme van loopkeversoorten, stelde hij voor om deze ‘overflow’-hypothese van verbreidende soorten te vervangen door de ‘founding’-hypothese. Dit houdt in dat individuen die uit een populatie verdwijnen de kans op het stichten van nieuwe populaties vergroten (Den Boer 1971a). De aanname was dat, ergens in de ontwikkeling van bepaalde soorten, altijd wel een verbreidingsfase zou optreden, ongeacht de omstandigheden in de populatie. Niet alleen de vestiging van nieuwe populaties in Oost- en Zuid-Flevoland illustreerde de rol van het verbreidingsvermogen van volledig gevleugelde loopkevers, maar ook de vangsten van dergelijke individuen in raamvallen (Den Boer 1971a, Van Huizen 1977, 1979). Desalniettemin kon Lindroth het moeilijk accepteren dat individuele loopkevers de populatie zouden verlaten ongeacht de leefomstandigheden in die populatie. Hij was het er echter mee eens dat de gegevens van Piet geen enkele steun gaven aan de overflow-hypothese als aanzet tot de verbreidingsprocessen. Wanneer zulke verbreidende individuen op een geschikte locatie zouden arriveren om een nieuwe populatie te stichten (Haack 1971), zouden de genen die een dergelijk gedrag teweegbrengen, opnieuw vermenigvuldigd worden. Hoewel in het algemeen dergelijk verbreidingsgedrag nadelig zal werken op langer bestaande populaties, werkt natuurlijke selectie op deze manier ten gunste van pas gestichte populaties, tenminste voor enige tijd.

Na dit symposium in Wijster zijn nieuwe argumenten gevonden om de ‘founding-hypothese’ te ondersteunen: (1) Bevruchte vrouwtjes die de populaties vliegend hadden verlaten werden ook gevangen in raamvallen (Van Huizen 1977, 1979). (2) Kees den Bieman ontdekte dat onder de individuen van de bosloopkever *Calathus rotundicollis* Dejean die het bos verlaten, significant meer exemplaren voorkwamen met volledig ontwikkelde functionele vliegsieren dan onder de individuen die achterbleven (Den Bieman 1977). (3) Door de relatieve vleugellengte te bepalen (oppervlakte van vleugels in verhouding tot



3. Piet den Boer (rechts) en M. Fassati in 1966. Foto: Wil den Boer-Daanje
3. Piet den Boer (right) and M. Fassati in 1966.

het oppervlak van de elytra) bleken de meeste vleugeldimorfe soorten – en ook veel monomorfe macroptere soorten – in feite polymorf te zijn, dat wil zeggen dat ze een breed scala hadden aan vleugellengtes. Degenen met de langste vleugels waren de actieve vliegers en werden in de raamvallen gevangen (Den Boer *et al.* 1980). Later ontdekte een van de medewerkers van Piet dat bij sommige soorten de ontwikkeling van vliegspieren bepaald werd door relatief goede voedselomstandigheden en temperatuur. De monomorfe langvleugelige soort *Nebria brevicollis* ontwikkelt alleen onder die omstandigheden vliegspieren (Nelemans 1987a, 1987b). Ook bij de vleugeldimorfe soort *Calathus melanocephalus* (Linnaeus) kwamen de genen voor het ontwikkelen van lange vleugels en vliegspieren alleen onder die condities tot expressie (Aukema 1990). Belangrijk hierbij is om op te merken dat deze processen die verbreiding bevorderen optraden onafhankelijk van de dichtheid aan individuen; ze kunnen zelfs opgewekt worden onder laboratoriumomstandigheden bij geïsoleerde individuen.

Niet alleen monomorfe langvleugelige en di(poly)morfe soorten verbreiden zich vanuit hun oorspronkelijke leefgebieden, maar ook monomorfe kortvleugelige soorten. Grotere exemplaren van de volledig ongevleugelde *Carabus problematicus* Herbst lopen bijvoorbeeld weg uit de bossen rondom het dorp Kralo en kunnen op 1 tot 2 km van deze bossen in het heidegebied van het Dwingelderveld worden gevangen. Vrouwtjes leggen eieren in de heide, larven ontwikkelen zich daar normaal, maar de meeste poppen sterven, waardoor er zich geen levensvatbare populatie van deze soort in het heidegebied kan vestigen (Den Boer 1970, 1971a, Rijnsdorp 1980). Nogmaals, ook dit fenomeen vertoont geen enkele relatie met dichtheden in de oorspronkelijke populaties, dat wil zeggen het is geen ‘overloop’, maar individuele ‘verbreiding’. (4) Bij beide soorten blijken tevens de verbreidende vrouwtjes meer eieren te produceren dan de achtergebleven vrouwtjes (Aukema 1990, Nelemans

1987a, 1987b). In dit verband zijn de verbreiders speciaal uitgerust om nieuwe populaties te stichten wat de vestigingshypothese weer ondersteunt. De klassieke veronderstelling dat een goed verbreidingsvermogen een negatieve invloed moet hebben op het reproductievermogen (fitness costs) blijkt dus bij loopkevers niet onverkort op te gaan.

Het versnipperde landschap

Na het symposium in 1969 ging Piet zich meer richten op de functie van verbreiding binnen het gecultiveerde landschap van Drenthe, waar geschikt heidegebied vaak in snippers, zeer geïsoleerd van elkaar voorkwam na de recente ontginningen van de woeste gronden. Hij was er speciaal in geïnteresseerd een kwantitatieve uitdrukking te vinden voor verbreiding in verband met de turnover van populaties, dat wil zeggen de rol van vestigen en verdwijnen van (gedeelten van) populaties in een in hoge mate versnipperd landschap.

Na vele discussies met de theoretische bioloog Hans Reddingius werd zo’n uitdrukking gevonden in vorm van DPS (Distribution of Population Sizes). Dit was de relatie tussen de som van de logaritmische jaarvangsten, als een benadering van de jaarlijkse dichtheid aan individuen van de soorten in zijn bemonsteringen, en de logaritme van de som van alle jaarvangsten, als een uitdrukking van de kwantitatieve aanwezigheid van de soort in zijn bemonsteringen. Het idee achter deze formulering van DPS was dat wanneer een soort leeft in een tijdelijke habitat (alleen gedurende een korte periode geschikt voor voortplanting), de soort voornamelijk in lage aantallen voorkomt in de jaarvangsten, terwijl als een soort permanent leeft in een oude en relatief stabiele habitat hij voornamelijk in hogere aantallen wordt aangetroffen in de vangsten. De eerste soort kan alleen overleven in het gebied door een goed verbroedingsvermogen om de grote verliezen aan individuen te com-



4. Het 14e Europese Carabidologen Symposium te Westerbork in september 2009, met van links naar rechts Jan Meijer, Piet den Boer, Jaap Haeck en Rob Hengeveld. Foto: Hans Turin

4. The 14th European Carabidologists Meeting in Westerbork in September 2009, with from left to right Jan Meijer, Piet den Boer, Jaap Haeck and Rob Hengeveld.

penseren door een hoge frequentie van (her)vestigingen (hoge turnover). De laatste soort zal voornamelijk overleven in de oorspronkelijke restanten van zijn natuurlijke habitat, waar hij veel van zijn oorspronkelijk verspreidingsvermogen heeft verloren, onder meer doordat goed verspreidende individuen wegtrekken en zo de genen voor deze eigenschap onder de achterblijvers verdunnen en, zolang deze habitatsnipper niet te klein wordt en aantallen van de soort niet te laag, vele jaren zal overleven op een laag turnover niveau. Volgens Piet gaf de DPS inderdaad aan wat hij wilde weten. De optelling van de lijnen van de logaritmen van de jaarvangsten uitgetekend op grafiek papier lieten inderdaad zien wat de effecten waren van de verschillen in verspreidingsvermogen voor loopkeversoorten in het gecultiveerde landelijk gebied van Drenthe met zijn gefragmenteerde leefgebieden: A-soorten (soorten van stabiele habitats) gaven geknikte optellijnen te zien (sommige jaarvangsten met kleine aantallen en meerdere jaarvangsten met hoge aantallen) en voornamelijk DPS-waarden tussen 0,64 en 0,70. B-soorten (soorten van tijdelijke habitats) lieten een rechte optellijn zien (jaarvangsten met een normaalverdeling) en DPS-waarden tussen 0,76 en 0,81.

In 1975 had Piet een manuscript voorbereid over verspreiding, DPS en populatie-turnover. Hij wilde dit in *Oecologia* publiceren en liet het daarom eerst lezen door Cees de Wit, die destijds de editor was voor dit tijdschrift in Nederland. Cees was ervan overtuigd dat dit een heel belangrijk artikel was, maar veel te groot voor *Oecologia*. Piet vroeg derhalve Rudy Rabbinge om het manuscript eens te lezen en te kijken of hij het kon inkorten tot een geschikt artikel voor *Oecologia*. Rudy vond het manuscript te belangrijk om het in te korten en daarom werd door Cees de Wit voorgesteld om er een Miscellaneous Paper van de Wageningse Landbouw Hogeschool van te maken waarbij de originele data konden worden toegevoegd. Hij adviseerde Piet om zoveel mogelijk boeken te vragen, zodat hij ze op grote schaal kon verspreiden. Piet vroeg derhalve om 500 exemplaren van 'Miscellaneous Papers 14' (1977). Als lid van de Wetenschappelijke Raad voor het Regeringsbeleid (WRR) vond Cees de Wit het belangrijk om Piets bevindingen mee te nemen in de politiek bij het ontwerpen van plannen voor het natuurbeheer en bij het ontwikkelen van het landschap. We weten niet in hoeverre

Piets conclusies een rol speelden bij het ontwikkelen van het natuurbeleidsplan tien jaar later. De latere minister Pieter Winsemius gebruikte in ieder geval loopkevers om de gevolgen van habitatversnippering te illustreren. Ook de onlangs overleden hoogleraar Natuurbeheer Claus Stortenbeker was een sterke aanhanger van Piets theorieën. Mede hierdoor kwamen in de jaren tachtig bij het Rijksinstituut voor Natuurbeheer (RIN) op het idee om Piet te vragen naar iemand die in staat was de functie van bermen langs de weg te onderzoeken als verbindingssbaan tussen semi-natuurlijke gebieden voor loopkevers (Vermeulen 1993, 1994). Bij een van de gesprekken met Cees de Wit over maatregelen die moesten worden genomen om verdere habitatfragmentatie tegen te gaan, vroeg hij Piet om zijn redacteurschap voor *Oecologia* over te nemen. Daarmee werd Piet dus vanaf 1977 tot en met 1998 de Nederlandse redacteur van *Oecologia*.

Verbreidingsvermogen

Zo rond 1980 ging Piet ervan uit dat zijn 'vestigingshypothese' (Den Boer 1977, 1979b, Thiele 1977) inmiddels bekend was bij de beleidsmakers en dat zij deze als een nuttige handleiding beschouwden voor het nemen van zinvolle maatregelen ter vermindering/opheffing van de isolatie tussen habitatfragmenten. Ook omdat loopkevers gemakkelijk te bemonsteren en te identificeren waren, hoopte Piet dat deze beschouwd zouden worden als geschikte testorganismen om de resultaten te evalueren. Derhalve was Piet verrast dat de meeste mensen uit het natuurbeheer vrijwel uitsluitend verwezen naar de 'Island Theory' van MacArthur & Wilson (1967) om de maatregelen te ondersteunen die genomen moesten worden om de isolatie van leefgebied fragmenten te verbeteren. Hij was temeer verrast, daar de 'eilandtheorie' naar zijn mening niets meer is dan een deductieve theorie, die nauwelijks overtuigende feiten geeft over de effecten van verbinding en/of fragmentatie van die eilanden. Bovendien waren onze restanten natuur geen eilanden in de oceaan, hoewel Piet het niet ondenkbaar achtte dat sommige organismen landbouwgebieden als 'oceaan' zouden kunnen ervaren. In aansluiting hierop formuleerde Piet een



5. Piet den Boer tijdens het interview met Rinny Kooij (2008). Foto: Alje Woldering

5. Piet den Boer during the interview with Rinny Kooij (2008)

hypothese die het tevens mogelijk maakte om een grote subsidie te verwerven voor een nieuw landelijk loopkeveratlasproject. De hypothese luidde dat verwacht mocht worden dat in het, door veelvuldige ruilverkavelingen, meer en meer gefragmenteerde natuurlandschap slecht verbreidende soorten recentelijk relatief sterker waren achteruitgegaan dan goed verbreidende soorten. Om dit te testen, werd in de subsidieaanvraag voor het Prins Bernhardfonds voorgesteld om, opgehangen aan een driejarig atlasproject voor alle Nederlandse soorten, tijdreeksen van verspreidingsbeelden van soorten met verschillend verbreidingsvermogen met elkaar te vergelijken. Deze subsidie werd toegekend en dit resulteerde in een reeks artikelen, waarvan er één op Piets hypothese gebaseerd was en deze bevestigde (Turin & Den Boer 1988), en uiteindelijk leidden deze artikelen ook tot een nieuwe Nederlandse loopkeveratlas (Turin 2000).

Volgens Piet was het basisidee van de 'eilandtheorie' nogal triviaal en feitelijk eenvoudigweg gebaseerd op de regressielijnen van Preston (1962): hoe verder weg van het continent en hoe kleiner het eiland, hoe minder organismen zich daar zullen vestigen. Deze eenvoudige en nauwelijks te betwijfelen logica kon worden toegepast met de ondersteuning van de gegevens van Diamond *et al.* (1976) die goed pasten in het regressiemodel van Preston (1962). Piet was echter van mening dat de 'eilandtheorie' zelf niets voorspelt over de effecten van verschillen in verbreidingsvermogen. De populatieprocessen zoals beschreven door MacArthur & Wilson (1967) waren in zijn ogen de populaire, theoretische constructies die nooit overtuigend in het veld waren aangetoond, net zoals de 'regulatie van aantallen', 'competitie tussen verwante soorten' en 'habitatscheiding tussen verwante soorten'. Hoewel Piet waardering had voor de eilandtheorie in het algemeen, ging deze hem niet ver genoeg. Hij achtte de gevonden turnover van populaties relevant, maar had bezwaren tegen de gevonden verschillen tussen de eilan-

den. Los van de publicatie van MacArthur & Wilson, stond in 1966 (manuscript) al zijn eerste publicatie over deze materie op stapel (Den Boer 1968). Dit was de directe basis voor de grondige uitwerking in: 'het verbreidingsvermogen en overleving' (Den Boer 1971a). Hierbij kwam de 'eilandtheorie' eigenlijk nauwelijks meer ter sprake. Zijn bezwaren tegen het blindelings toepassen van de 'eilandtheorie' in het natuurbeheer kon Piet duidelijk maken in een speciale uitgave van de WLO-mededelingen over dit soort onderwerpen (Den Boer 1983a). Tevens ontwikkelde hij een computerprogramma met daarin soortengroepen die verschillen in hun verbreidingsvermogen, zoals gevonden bij loopkevers in het veld en met in de tijd stochastisch verschillende reproductiegroottes en daarmee verbonden turnover-niveaus. In dit programma testte hij willekeurig verbreidende kevers op het continent over een archipel van eilanden die willekeurig verschillen in grootte en in afstand tot het continent. De soorten vertoonden geen verschillen in eigenschappen als aantalsregulatie, competitie, optimaal voedsel verzamelen, etc. Ze fluctueerden alleen in aantal, stierven lokaal uit en vestigden zich opnieuw en verbreidden zich over de archipel volgens hun opgegeven verbreidingsvermogen. Met dit computermodel kon Piet exact alle voorspellingen uit de 'eilandtheorie' simuleren. Hiermee kon hij de waargenomen aantallen vogelsoorten op de eilanden volgens andere studies bevestigen en was van mening dat de 'eilandtheorie' dus correct was en werkt volgens een triviale wiskundige vuistregel zonder een speciale biologische betekenis. Hij publiceerde in een daaropvolgend artikel een korte samenvatting van zijn 'vestigingshypothese' die hij illustreerde met zijn bevindingen bij loopkevers (Den Boer 1983b) gebaseerd op het basismodel dat hij in een voorgaand artikel had laten zien (Den Boer 1983a).

DPS bleek dus een betrouwbare schatting te zijn van de relatie tussen dispersie en populatie-turnover, maar ook Piets 'founding hypothese van dispersie' (Den Boer 1971a) hoeft niet langer als een hypothese te worden beschouwd, althans niet voor loopkevers. De veronderstelde relatie tussen verbreidingskracht en turnover van populaties is een realiteit: het dispersie-/turnover-concept, kortweg het DISTURN-principe. Dit principe zegt: soorten kunnen alleen overleven als de investering in verbreiding voldoende hoog is om lokale uitsterving te compenseren door voldoende (her)vestigingen (Den Boer 1990a).

Hoewel de studie van Piet aantoonde dat het DISTURN-principe werkte voor loopkevers, kan het ook van toepassing zijn op andere soorten organismen (Den Boer 1990a, 1990b). Zodra de mogelijkheden om voldoende populaties te (her)vestigen afnemen, zullen goed verbreidende individuen die de populatie verlaten hebben een lagere kans op succesvolle vestiging hebben. De achterblijvende slecht verbreidende individuen zitten bij calamiteiten als het ware in de val van hun habitatfragment (Den Boer *et al.* 1980). Het DISTURN-principe waarschuwt ons, net als de eilandtheorie, dat verkleining van habitats niet alleen direct leidt tot uitroeiing van populaties maar ook indirect. Pas vanaf de jaren 1990 werd het belang van dispersie algemeen erkend via het gepopulariseerde begrip metapopulatie. De vooraanstaande Finse theoreticus Ilka Hanski heeft dit populatiemodel verder uitgewerkt en baseerde zich onder andere op Piets artikel over 'Spreading of risk' (Hanski 1991, 1998). Deelpopulaties, interactiegroepen in de termen van Piet, ervaren verschillende omstandigheden, waardoor de totale populatie minder aangetast wordt door bijvoorbeeld extreem weer. Uitwisseling van individuen tussen interactiegroepen via dispersie is bij dit proces essentieel. De beste mogelijkheid is hierbij, voor veel soorten, habitats vergroten en verbinden. Een bemoedigend voorbeeld van zo'n proef is het plan 'Goudplevier' van Natuurmonumenten om enkele kleine overblijfselen van een

meer natuurlijke habitat met elkaar te verbinden door tussenliggende landbouwgebieden op te kopen en deze te laten ontwikkelen in een richting die meer lijkt op deze habitat. Dit plan is rechtstreeks voortgekomen uit de toepassing van het DISTURN-principe.

Op het Biologisch Station werkte Piet lange tijd samen met de populatiebioloog Theo van Dijk en een aantal studenten en promovendi. Van Dijk en Den Boer waren het lang niet op alle fronten met elkaar eens, maar hadden zeker waardering voor elkaars werk. Ook hieruit kwam in de loop van de tijd een grote reeks publicaties voort (o.a. Aukema 1991, 1995, Baars 1992, De Vries 1990, 1996, Mols 1993, Nelemans 1987a, 1987b, 1989, Van Dijk & Den Boer 1992, Vermeulen 1993, 1994) waaronder een aantal proefschriften die zonder uitzondering dispersie en het overleven van (loopkever)populaties als onderzoeksthema hadden. In 1995 ging Piet met pensioen, maar werkte samen met Hans Reddingius, nog gestaag door aan het boek dat een samenvatting van zijn ideeën en werk omvatte (Den Boer & Reddingius 1996) en aan een artikel over zijn geliefde stelling dat in de evolutiebiologie niet zozeer zou moeten worden gefocust op 'survival of the fittest', maar eerder op de 'the non-survival of the non-fit' (Den Boer 1999). Hij was ervan overtuigd dat niet alleen de sterkste exemplaren in een populatie overleven maar ook grote aantallen minder sterke individuen. Het zijn vooral de zwakken die het niet redden. Derhalve blijft er altijd een flinke component relatief zwakke dieren die het op de een of andere manier weten te overleven en hun genen doorgeven. Ook in het werk met Reddingius is hij niet negatief over de eilandtheorie, maar vindt toch dat daar te weinig aandacht is voor de rol van dispersie.

Einde van het Biologisch Station

In deze periode, kort na zijn pensionering, moet hij met lede ogen aanzien dat het eens zo befaamde Biologisch Station Wijster door de Universiteit in Wageningen wordt opgeheven in 1998. Dit leidde in hetzelfde jaar tot de oprichting van de stichting Willem Beijerinck Biologisch Station (WBBS) die nog steeds bestaat en die als doel heeft nieuw, vooral op natuurbeheer gericht, loopkeveronderzoek uit te voeren, maar ook een deel van het onderzoek van Piet voort te zetten. Piet was als bestuurslid tot het laatst nauw bij het wel en wee van deze stichting betrokken. De acht Drentse locaties die vanaf het moment dat Piet het onderzoek in 1959 startte, nog steeds door WBBS worden bemonsterd, zijn daarmee de langstlopende bodemvalseries ter wereld. In tegenspraak met het feit dat de natuurbeschermingswereld kennelijk soms grote moeite had om de bijdrage van Piet aan de vormgeving van het moderne

natuurbeleid te erkennen, verwierf hij in de internationale loopkeverwereld de status van een ware goeroe. Diverse boeken werden aan hem opgedragen en in Polen werd zijn naam verbonden aan een biologisch station. Hij werd veel gevraagd om deel te nemen, steevast als 'chairman', aan de almaar omvangrijker wordende Europese loopkevercongressen. Hij gaf echter steeds vaker aan dat deze congressen hem te massaal werden en dat hij de voorkeur gaf aan kleinere discussiebijeenkomsten. Niettemin bezocht hij nog het, door zijn vriend en bewonderaar Jan Szyszko georganiseerde, congres in Tuczno in 2001, waar hij samen met Wil een aanzienlijke hoeveelheid wijn Polen binnen-smokkelde om samen met de Europese carabidologen zijn 75e verjaardag te vieren. Tijdens een wat rommelig georganiseerde wildwaterboottocht ging Piet daarbij kopje-onder in een veenmosrijke poel, hetgeen Wil de uitspraak ontlokte: "eindelijk was Piet in the peatmoor". Het laatste loopkevercongres dat hij en Wil als eregasten bijwoonden, was het 14e ECM te Westerbork in Drenthe dat tevens het veertigjarig jubileum vormde van de Europese congressen waarvan hij de grondlegger was (Vermeulen *et al.* 2008) (figuur 4). We wijzen in dit verband ook nog op twee zeer lezenswaardige artikelen van Rinny Kooi (2008a, 2008b), waaronder een interview met Piet (figuur 5), geschreven in de aanloop naar het loopkevercongres van 2009 te Westerbork.

Al lange tijd werd hij geplaagd door een zeer slecht gezichtsvermogen hetgeen uiteindelijk tot totale blindheid leidde. Dit was mede de oorzaak van een val van meer dan drie meter vanaf de eerste verdieping in zijn mooie Beijerinck-huis op een tegelvloer, die maar weinig mensen overleefd zouden hebben. Mede daardoor werd hij de laatste jaren van zijn leven steeds afhankelijker van de zorg van Wil. Uiteindelijk kon hij nauwelijks nog lopen en was Wil niet meer in staat om voor hem te zorgen. Hij belandde in een verpleeghuis, waar hij ook na het overlijden van Wil in 2015, uitermate slecht horend en blind, zijn interesse in de wereld van de wetenschap, maar vooral ook in de wereld van de klassieke muziek, met hulp van een kop-telefoon, luisterboeken en cd's, tot het laatst toe levend wist te houden. Hij overleed enkele maanden na zijn 90e verjaardag.

Dankwoord

We bedanken Henk de Vries voor het kritisch doorlezen en het plaatsen van enkele belangrijke aanvullingen. Diebert den Boer wordt bedankt voor het digitaal bewerken van enkele foto's uit het familiearchief. Roel van Klink bedanken we voor enig bibliografisch speurwerk met betrekking tot de literatuurlijst.

Literatuur

- Andrewartha HG & Birch LC 1954. The distribution and abundance of animals. Chicago University Press.
- Aukema B 1990. Taxonomy, life history and distribution of three closely related species of the genus *Calathus* (Coleoptera, Carabidae). Tijdschrift voor Entomologie 133: 121-141.
- Aukema B 1991. Fecundity in relation to wing-morph of three closely related species of the *C. melanocephalus*-group of the genus *Calathus* (Coleoptera, Carabidae). Oecologia 87: 118-126.
- Aukema B 1995. Flying for life. Proefschrift Landbouwniversiteit Wageningen.
- Baars MA 1982. Running for life. Proefschrift Vrije Universiteit Amsterdam.
- Den Bieman CFM 1977. Dispersie van enkele bosloopkevers (Coleoptera, Carabidae) in Drenthe. Doctoraalverslag Landbouw Hogeschool Wageningen: 1-45.
- Den Boer PJ 1956a. De vanglikken bij het Meijndel-onderzoek. De Levende Natuur 59: 51-59.
- Den Boer PJ 1956b. De loopkevers van Meijndel. I. Algemeen. De Levende Natuur 59: 159-168.
- Den Boer PJ 1958a. Activiteitsperioden van loopkevers in Meijndel. Entomologische Berichten 18: 80-89.
- Den Boer PJ 1958b. De loopkevers van Meijndel. II. Activiteitsperioden in 1953. De Levende Natuur 61: 88-95, 111-115.
- Den Boer PJ 1961. The ecological significance of activity patterns in the woodlouse *Porcellio scaber* Latreille (Isopoda). Thesis. Leiden.
- Den Boer PJ 1962. Vleugeldimorfisme bij loopkevers als indicator bij zoögeografisch onderzoek. Vakblad voor Biologen 42: 110-119.
- Den Boer PJ 1968. Spreading of risk and stabilization of animal numbers. Acta Biotheoretica 18: 165-194.
- Den Boer PJ 1970. On the significance of dispersal power for populations of Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). Oecologia 4: 1-28.
- Den Boer PJ 1971a. On the dispersal power of Carabid beetles and its possible significance. Miscellaneous Papers Landbouw Hogeschool Wageningen 8: 119-137.
- Den Boer PJ 1971b. Stabilization of animal

- numbers and the heterogeneity of the environment. Dynamics of populations. In: Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of numbers in populations Oosterbeek 1970 (Den Boer PJ & Gradwell GR eds): 77-79 PUDOC.
- Den Boer PJ 1977. Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. *Miscellaneous Papers Landbouw Hogeschool Wageningen* 14: 1-190.
- Den Boer PJ 1979a. The individual behaviour and population dynamics of some carabid beetles of forests. *Miscellaneous Papers Landbouw Hogeschool Wageningen* 18: 151-166.
- Den Boer PJ 1979b. The significance of dispersal power for the survival of species, with special reference to the carabid beetles in a cultivated countryside. *Fortschritte der Zoologie* 25: 79-94.
- Den Boer PJ 1980. Exclusion or coexistence and the taxonomic or ecological relationship between species. *Netherlands Journal of Zoology* 30: 278-306.
- Den Boer PJ 1983a. Wat is de kern van de eiland-theorie? *Werkgemeenschap voor Landschapsonderzoek Mededeling* 10: 167-17.
- Den Boer PJ 1983b. De vestigingshypothese: een alternatief voor de eilandtheorie? *Werkgemeenschap voor Landschapsonderzoek, Mededeling* 10: 172-178.
- Den Boer PJ 1983. How to study complicated processes under simplified conditions? In: Report Fourth European Carabidologists Meeting (september 1981; Brandmayr P, Den boer PJ & Weber F eds): 9-18. PUDOC.
- Den Boer PJ 1985a. Fluctuations of density and survival of carabid populations. *Oecologia* 67: 322-330.
- Den Boer PJ 1985b. Exclusion, competition or coexistence? A question of testing the right hypotheses. *Zeitschrift für zoologische Systematische und Evolution-forschung* 23: 259-274.
- Den Boer PJ 1986. The status of the competitive exclusion principle. *Trends in Ecology and Evolution* 1: 25-28.
- Den Boer PJ 1990a. The survival value of dispersal in terrestrial arthropods. *Biological Conservation* 54: 175-192.
- Den Boer PJ 1990b. Density limits and survival of local populations in 64 carabid species with different powers of dispersal. *Journal of Evolutionary Biology* 3: 19-48.
- Den Boer PJ 1999. Natural selection, or the non-survival of the non-fit. *Acta Biotheoretica* 47: 83-97
- Den Boer PJ 2000. The development of a concept. Eigen uitgave.
- Den Boer PJ & Reddingius J 1996. Regulation and stabilization. *Paradigms in population ecology*. Chapman & Hall.
- Den Boer PJ, Van Huizen THP, Den Boer-Daanje W, Aukema B & Den Bieman CFM 1980. Wing polymorphism and dimorphism in ground beetles as stages in an evolutionary process. *Entomologia Generalis* 6: 107-134.
- De Vries H & Den Boer PJ 1990. Survival of populations of *Agonum ericeti* Panz. (Col., Carabidae) in relation to fragmentation of habitats. *Netherlands Journal of Zoology* 40: 484-498.
- De Vries H 1996. Viability of ground beetle populations in fragmented heathlands. *Proefschrift Landbouwwuniversiteit Wageningen*.
- Diamond JM, Terborgh J, Withcom RF, Lynch JF, Opler PA, Robbins ChS, Simberloff DS & Abele LG 1976/ Science, ne series 193: 1027-1032
- Fahrich L 2017. Ecological responses to Habitat Fragmentation Per Se. *Annual Rview of Ecology, Evolution, and Systematics* 48: 1-23.
- Haec J 1971. The immigration and settlement of carabids in the new IJsselmeer-polders, *Miscellaneous Papers Landbouw Hogeschool Wageningen* 8: 33-52.
- Hanski I 1991. Single-species metapopulation dynamics: Concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 17.
- Hanski I 1997. Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41.
- Kooi R 2008a. Blikvangstonderzoek in de duinen van Meijndel. *Entomologische Berichten* 68: 231-235.
- Kooi R 2008b. Het gaat niet om het model maar om de populatie. *Entomologische Berichten* 68: 231-235.
- Lindroth CH 1945. Die Fennoskandischen Carabidae. I. Göteborgs Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar B4 (1).
- Lindroth CH 1949. Die Fennoskandischen Carabidae. III. Göteborgs Kungliga Vetenskapsakademiens Handlingar B4 (3).
- Lindroth CH 1963. The faunal history of Newfoundland, illustrated by Carabid beetles. *Opuscula Entomologica Supplement* 23: 1-112.
- MacArthur RH & Wilson EO 1967. The theory of island biogeography. *Monographs in Population Biology*. Princeton, University Press.
- Mols PJM 1993. Waking to survive. *Proefschrift Landbouwwuniversiteit Wageningen*.
- Nelemans MNE 1987a. On the life-history of the carabid beetle *Nebria brevicollis* (F.). Breeding experiments. *Netherlands Journal of Zoology* 37: 26-42.
- Nelemans MNE 1987b. Possibilities for flight in the carabid beetle *Nebria brevicollis* (F.). The importance of food during larval growth. *Oecologia* 72: 502-509.
- Nelemans M 1989. The role of the larvae in the life-strategy of the carabid beetle *Nebria brevicollis* (F.). *Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen*.
- Nicholson AJ 1933. The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 2: 132-178.
- Nicholson AJ 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* 2: 9-65.
- Palmen E 1944. Die anemohydrochore Ausbreitung der Insekten als zoogeografischer Faktor. *Annales Zoologici Societis Zoologicae Botanicae Fennicae Vanamo* 10: 1-262.
- Preston FW 1962. The canonical distribution of commonness and rarity Part I. *Ecology* 43: 185-215. Part II. *Ecology* 43: 410-432.
- Reddingius J & Den Boer PJ 1970. Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading of risk. *Oecologia* 5: 240-284
- Rijnsdorp AD 1980. Pattern of movement in and dispersal from a Dutch forest of *Carabus problematicus* Hbst. (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia* 45: 274-281.
- Thiele HU 1977. Carabid beetles in their environment. Springer Verlag.
- Turin H 2000. De Nederlandse loopkevers, verspreiding en oecologie (Coleoptera, Carabidae). *Nederlandse Fauna 3. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV-Uitgeverij & EIS-Nederland*.
- Turin H & Den Boer PJ 1988. Changes in the distribution of carabid beetles in the Netherlands since 1880. II. Isolation of habitats and long-term time trend in the occurrence of carabid species with different powers of dispersal (Coleoptera, Carabidae). *Biological Conservation* 44: 179-200.
- Van Dijk & Den Boer 1992. The life histories and population dynamics of two carabid species on a Dutch heathland. 1. Fecundity and the mortality of immature stages. *Oecologia* 90: 340-352.
- Van Huizen THP 1977. The Significance of Flight Activity in the life cycle of *Amara plebeja* Gyllh. (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia* 29: 27-41.
- Van Huizen THP 1979. Individual and environmental factors determining flight in carabid beetles. *Miscellaneous Papers Landbouw Hogeschool Wageningen* 18: 199-211.
- Vermeulen HJW 1993. The composition of the carabid fauna on poor sandy road-side verges in relation to comparable open areas. *Biodiversity and Conservation* 2: 331-350.
- Vermeulen HJW 1994. Corridor function of a road verge for dispersal of stenotopic heathland ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Biological Conservation* 69: 339-349.

Geaccepteerd: 30 december 2018

Summary

In memoriam Piet den Boer (1926-2016), entomologist and population ecologist

Piet was born in 1926 in The Hague. When he started studying (1945-1952) he came into contact with the works of Lindroth. Especially the possible role that wing dimorphism had played in the colonization of Fenno-Scandinavia after the ice age attracted his attention. After his studies he started studying ground beetles (Carabidae) in the dune area of Meijndel with Don Kuenen. He became an excellent *Amara* specialist at that time. Through Kuenen, he learned about the theories of Andrewartha & Birch. They believed that a stochastic complex of food availability, predation, competition and microclimate determined to a large extent the stability of populations. When he came to work in Wijster in 1957, he projected these ideas onto a heterogeneous environment and developed the 'Spreading of risk' concept, based on the assumption that (sub)populations can respond differently from place to place to the environment. Many others were followers of Nicholson who believed in density-dependent regulation. Piet could not find any relationship between density and distribution and suggested replacing the 'overflow' hypothesis with the 'founding' hypothesis: individuals that leave a population would increase the chance of founding new populations. In 1967 MacArthur & Wilson published their 'Island Theory', about populating islands from the mainland. Piet found this hypothesis too limited for what he found in his field data. He started to focus on the function of dispersal in a fragmented landscape. Together with J. Reddingius he found a measure for this: DPS, a measure for dispersal in connection with the turnover of populations. Some species have a good dispersal power, others not. Too small nature areas surrounded by, for example, intensively cultivated agricultural areas, species with low dispersal power in particular are at risk of losing populations, which may cause nature reserves loose diversity. All the time, ground beetles remained his beloved subject of study. However, at first nature managers continued to stick to the 'Island Theory', to Piet's surprise. However, in the world of carabidologists Piet gained a true guru status. In 1969, he initiated the first European Carabidologists meeting (ECM) in Wijster A successful series that will experience its 50th anniversary in Italy next year. In the end, Piet's work turned out to make a significant contribution to the development of theories concerning the ecological infrastructure in the fragmented landscape of the Netherlands. As a result, everywhere natural bridges and connections occur nowadays to increase the survival chances of species.



Rikjan Vermeulen

Foundation Willem Beijerinck Biological Station, Loon
rikjan@biological-station.com

Annelies Turin

Renkum

Anjet den Boer

Groningen

Hans Turin

Stichting Faunistisch Onderzoek Carabidae, Renkum