

Het voorkomen van loopkevers (Coleoptera: Carabidae) langs een vegetatiegradiënt in de Millingerwaard

Ralf C.M. Verdonschot
Jinze Noordijk
Karlè V. Sýkora
André P. Schaffers

TREFWOORDEN

habitatvoorkeur, multivariate analyse, natuurontwikkeling, uiterwaard, vegetatiesamenstelling, vegetatiestructuur

Entomologische Berichten 67 (3): 82-91

In dit artikel beschrijven wij de relatie tussen het voorkomen van loopkeversoorten, abiotische factoren en de vegetatie, gebaseerd op een vangpotonderzoek in de Millingerwaard in 2004. In totaal zijn 97 loopkeversoorten verzameld. Aan de hand van de vangsten konden acht loopkevergemeenschappen onderscheiden worden. De loopkeverclassificatie blijkt sterk overeen te komen met de indeling in plantengemeenschappen. Elke loopkevergemeenschap komt slechts voor in een of enkele plantengemeenschappen. Mogelijk bepaalt hetzelfde complex van milieufactoren zowel de soortensamenstelling van de vegetatie als die van de loopkeverfauna. Daarbij wordt iedere plantengemeenschap gekenmerkt door een eigen structuur, microklimaat, strooiselproductie en andere factoren die mede het voorkomen van de loopkevers kunnen bepalen. Vergelijking van de loopkevervoorspellingen op basis van omgevingsfactoren, vegetatiestructuur, vegetatiesamenstelling en de classificatie in plantengemeenschappen laat zien dat de plantengemeenschappen de loopkeversamenstelling het best voorspellen.

Inleiding

Het voorkomen van loopkevers wordt voornamelijk bepaald door abiotische omstandigheden, zoals vochtigheid, bodemtype, temperatuur en korrelgrootte van het substraat (Thiele 1977, Turin 2000). In het veld zijn de effecten van deze factoren op loopkevers echter moeilijk van elkaar te onderscheiden. Verschillende abiotische factoren kunnen elkaar onderling sterk beïnvloeden en op zeer lokale schaal kunnen grote verschillen optreden in abiotische omstandigheden (Barkman & Stoutjesdijk 1987). Plantengemeenschappen zijn een afspiegeling van deze abiotische factoren en zijn tegelijkertijd van invloed op de abiotische omstandigheden van een locatie (Barkman & Stoutjesdijk 1987, Schaminée *et al.* 1995). De vegetatie geeft inzicht in verschillen in milieuomstandigheden binnen een gebied.

Een verband tussen vegetatiesamenstelling en loopkeversoorten is aangetoond door Raemakers *et al.* (2001), Blake *et al.* (2003), Brose (2003) en Schaffers *et al.* (ongepubliceerd). Dit verband is waarschijnlijk vooral indirect, al blijkt dat in sommige gevallen de vegetatie direct invloed uitoefent op de efficiëntie van foerageren of het ontkomen aan predatoren (Thiele 1977, Brose 2003). Het indirecte verband tussen de vegetatie en loopkevers kan bijvoorbeeld via de bodem bepaald zijn – op basis van onderzoek op heidevelden en graslanden in Noordoost-Engeland komen Sanderson *et al.* (1995) tot de conclusie dat het

voorkomen van loopkevers volledig verklaard kan worden uit bodemeigenschappen.

Rivieruiterwaarden vormen een dynamisch systeem, waar zowel abiotische factoren als vegetatiesamenstelling over korte afstand sterk verschillen. Een voorbeeld is het natuurontwikkelingsgebied de Millingerwaard (figuur 1). Dit gebied ligt aan de Waal, ongeveer tien kilometer ten oosten van Nijmegen en is in 1989 aangekocht door het Wereld Natuur Fonds. Inmiddels is het in bezit van Staatsbosbeheer en wordt het beheerd door Stichting Ark. Het beheer van het gebied is erop gericht de uiterwaarden terug te brengen in een meer natuurlijke staat. Na vijftien jaar natuurontwikkeling is er een typisch hedendaags rivierbegeleidend landschap ontstaan, compleet met oibossen, oeverwallen, rivierbegeleidende graslanden en moerassen.

De interactie tussen de rivier en de uiterwaard heeft tot gevolg dat er in het gebied duidelijke gradiënten zijn ontstaan in bodemsamenstelling en in overstromingsduur en -frequentie. Tijdens overstromingen wordt langs de rivier zand afgezet, met als gevolg dat hier een zandrug (de oeverwal) ontstaat. In het lager gelegen gebied achter de oeverwal worden vooral fijnere deeltjes afgezet (de komgronden); de bodem bestaat dan geheel of gedeeltelijk uit klei. De top van de oeverwal overstroomt zelden, terwijl de lager gelegen komgronden veel vaker onder water staan. Deze gradiënten worden gekenmerkt door opeenvol-



Figuur 1. In de Millingerwaard heeft de Waal een grote invloed op de geomorfologie en de vegetatie. Foto: Jinze Noordijk
The river Waal has a significant influence on geomorphology and the vegetation in the Millingerwaard, Gelderland.

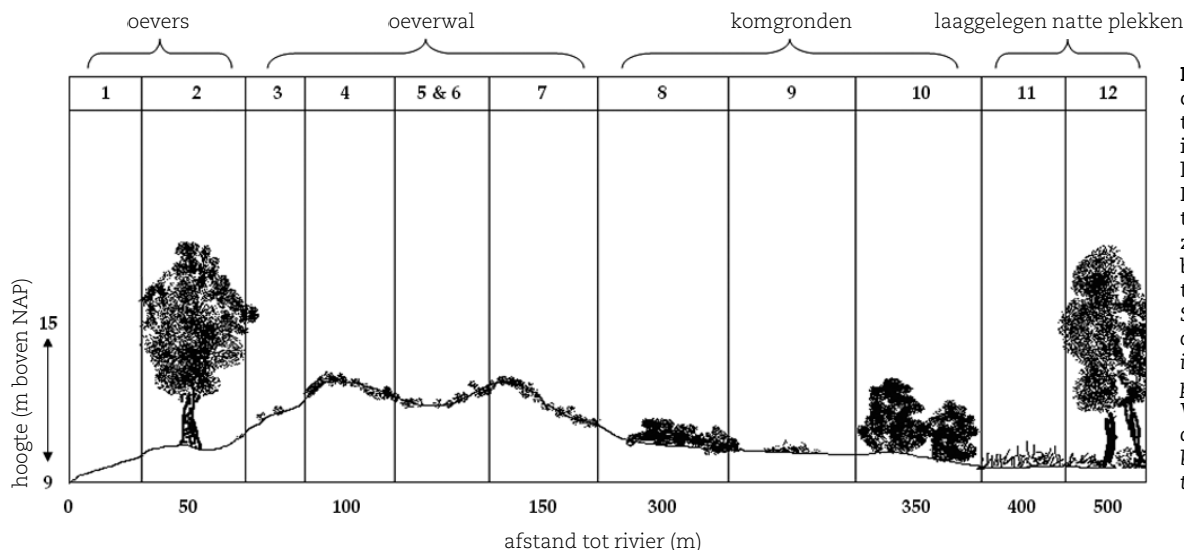
gende habitattypen en vegetatiezonering. In het voorjaar van 2004 hebben we langs een transect loodrecht op de rivier zowel het voorkomen van de loopkeversoorten als de relatie tussen loopkeversamenstelling, vegetatiesamenstelling, vegetatiestructuur en milieufactoren onderzocht.

Onderzoeksmethode

Op basis van de vegetatiekartering van de Millingerwaard uitgevoerd in 2002 (Van Geloof & De Ronde 2002) en de duidelijke structuurverschillen in het terrein hebben we, langs een traject loodrecht op de rivier, twaalf plantengemeenschappen uitgekozen voor bemonstering (kilometerhok 196-431 voor plantengemeenschappen 1-10 en 196-430 voor plantengemeenschappen 11 en 12). Hierbij is gelet op twee criteria: de betreffende plantengemeenschap moest een aanzienlijke oppervlakte (minstens 0,5 ha, veelal groter) beslaan en een homogene structuur hebben. In elk van de twaalf plantengemeenschappen werd een serie van vijf vangpotten geplaatst (diameter 9,5 cm, diepte 12 cm). De vangpotten waren gevuld met een verzadigde zoutoplossing en een beetje geconcentreerde zeep. Door boven elke vangpot een omgekeerde petrischaal op pootjes te plaatsen werd verdamping uit de vangpot verminderd en bijvangst van

bijvoorbeeld kleine zoogdieren voorkomen. De vangpotten stonden in het veld tussen 23 maart en 15 juli 2004 en zijn eens in de twee weken geleegd. Alle adulte loopkevers zijn op naam gebracht. Hierbij werden de soorten *Trechus obtusus* en *T. quadristriatus* samengevoegd in de analyse, omdat de gevleugelde vrouwtjes van deze soorten niet te onderscheiden zijn.

In de eerste drie weken van juni zijn vegetatieopnamen gemaakt. De bedekking per plantensoort is genoteerd in een kwadrant van vier bij vier meter met telkens de vangpot in het midden. Rond half juli zijn alle proefvlakken nogmaals onderzocht, omdat sommige plantensoorten toen pas goed te determineren waren (in deze gevallen is de hoogste bedekking aangehouden). Afzonderlijke mossoorten bleven in de vegetatiebeschrijving buiten beschouwing. Om gedurende het groeiseizoen veranderingen in de vegetatiestructuur in de proefvlakken te volgen, werd elke twee weken de hoogte van de kruiddaag geschat. Voor hoogteklassen (zeven lagen tussen 0-400 cm) werd vanuit bovenaanzicht de oppervlakte die elke klasse innam geschat. Ook is de totale mosbedekking en het oppervlak kale grond bepaald. Daarnaast is de mate van beschaduwing genoteerd, onderverdeeld in onbeschaduwd, half beschaduwd en geheel beschaduwd.



Figuur 2. Schematisch overzicht van de plantengemeenschappen in de Millingerwaard, loodrecht op de Waal. De bemonsterde plantengemeenschappen zijn aangegeven met behulp van de cijfers uit tabel 1.
Schematic representation of the plant communities in the Millingerwaard perpendicular to the river Waal. The sampled plant communities are indicated by the numbers used in table 1.

Tabel 1. Plantengemeenschappen in een transect loodrecht op de Waal in de Millingerwaard. In elk van deze plantengemeenschappen is een serie van vijf vangpotten geplaatst.
Plant communities within a floodplain-transect perpendicular to the river Waal in the Millingerwaard, Gelderland. In each vegetation type a series of five pitfall traps was placed.

rivieroevers	
1. <i>Ranunculo-Alopecuretum geniculati</i>	sparzaam begroeide rivieroever
2. <i>Artemisio-Salicetum albae</i>	beboste rivieroever
oeverwal	
3. <i>Bromo-Corispermetum/Bromo inermis-Eryngietum campestris</i>	(pionier)vegetatie op de overgang van rivieroever naar oeverwal, met veel onbegroeide plekken
4. <i>Medicagini-Avenetum pubescentis</i> met <i>Artemisia vulgaris</i> en <i>Tanacetum vulgare</i>	verruigd droog grasland
5. Gemeenschap van <i>Herniaria glabra</i> en <i>Sedum acre</i> [<i>Sedo-Cerastion</i>]/ <i>Bromo inermis-Eryngietum campestris</i>	ruigtevegetatie met een open karakter en een gevarieerde vegetatiestructuur
6. Rompgemeenschap <i>Cynodon dactylon</i> [<i>Sedo-Cerastion</i>]/ <i>Bromo inermis-Eryngietum campestris</i>	combinatie van droge graslandvegetaties met ruigtekruiden
7. <i>Medicagini-Avenetum pubescentis</i>	typisch rivierbegeleidend droog grasland
komgronden	
8. Rompgemeenschap van <i>Rubus caecius</i> [<i>Galio-Urticetea</i>]	mozaïekvegetatie met 'eilanden' bestaande uit ruigtebegroeiing afgewisseld door kortgegraasd grasland
9. Rompgemeenschap van <i>Alopecurus pratensis</i> en <i>Elymus repens</i> [<i>Arrhenatheretalia</i>]	vochtig ruig grasland
10. Conglomeraat van <i>Pruno-Crataegetum</i> en <i>Ranunculo-Alopecuretum geniculati</i>	mozaïek van meidoornstruweel en vochtig grasland
laaggelegen natte plekken	
11. <i>Nasturtio-Glycerietalia/Bidention tripartitae</i>	drooggevallen poel
12. <i>Irido-Salicetum albae menthetosum</i>	nat, goed ontwikkeld wilgenbos

Om het bodemtype en de textuur te bepalen, is binnen elk proefvlak met een guts een mengmonster gemaakt van tien stekken tot op vijftien centimeter diepte. De granulaire samenstelling (korrelgrootte, textuur) van dit mengmonster is geschat met een veldmethode (Van der Zee 1992). Ook de aan- of afwezigheid van een strooisellaag is genoteerd. De milieuv variabelen vochtigheid, zuurgraad en stikstofgehalte van de bodem zijn afgeleid uit de gewogen gemiddelden van de Ellenberg-indicatiegetallen van de plantensoorten binnen de opnamen (Ellenberg 1991). Overstromingsfrequentie werd afgeleid uit de hoogteligging van de vangpotten, gecombineerd met de jaarlijkse overschrijdingsfrequenties van de waterstanden bij Lobith over de periode 1901 tot en met 1990 (Van den Berg & Ferwerda 1999).

Resultaten

Vegetatieclassificatie

Het transect in de Millingerwaard is opgedeeld in rivieroever, oeverwal, komgrond en natte laagten. Hierbinnen kunnen we twaalf plantengemeenschappen onderscheiden (figuur 2, tabel 1, zie ook Verdonschot 2005). In de rest van dit artikel zal naar deze gemeenschappen gerefereerd worden door middel van het nummer, weergegeven tussen rechte haakjes.

De gemeenschappen op de rivieroever staan sterk onder invloed van de rivier en veranderen daardoor voortdurend. Erosie door wind en water en een sterk wisselend waterpeil hebben tot gevolg dat er in het algemeen weinig vegetatie is. Plantensoorten die hier worden aangetroffen zijn overstromingstolerant. De bodem bestaat voornamelijk uit zand, maar er zijn ook door erosie blootgelegde kleibanken aan te treffen. Binnen het transect komt een vrijwel onbegroeide rivieroever [1] (figuur 3a) voor en een beschaduwde rivieroever begroeid met hoge bomen [2], met name zwarte populier (*Populus nigra*).

De oeverwal is op sommige plekken meer dan vijf meter hoger dan het omliggende gebied. Overstromingen komen er dan ook zelden voor. Gedeelten van deze oeverwal stuiven, maar het

overgrote deel is vastgelegd door planten. De bodem bestaat uit zand, met op sommige plekken enige bijmenging van klei. Met name de langdurig zonbeschenen hellingen zijn erg droog. Op de oeverwal zijn veel typische rivierbegeleidende plantensoorten aan te treffen, zoals ruige zegge (*Carex hirta*), veldsalie (*Salvia pratensis*), sikkelklaver (*Medicago falcata*), zeepkruid (*Saponaria officinalis*) en cypreswolfsmelk (*Euphorbia cyperissias*). Vroeg in het voorjaar is de vegetatie laag en bestaat zij voornamelijk uit winterannuellen. Later in het groeiseizoen wordt de vegetatiestructuur meer divers, variërend van grasland tot ruigte. Dit is afhankelijk van de schoksgewijze aanvoer van voedingsstoffen tijdens overstromingen. Mossen, waaronder bleek dikkopmos (*Brachythecium albicans*), bedekken aanzienlijke delen van de bodem. Binnen het transect worden op de oeverwal vijf plantengemeenschappen onderscheiden [3-7].

De komgronden liggen in het laaggelegen gebied achter de oeverwal. De bodem bestaat uit zavel of lichte klei en is vrij vochtig. Overstromingen komen in dit gedeelte veel vaker voor dan op de oeverwal. De vegetatie is ruig, onder andere door de voedselrijke bodem. Door begrazing is een mozaïek ontstaan vochtig grasland, ruigten en struwelen. Een van de dominante plantensoorten is dauwbraam (*Rubus caecius*). De struwelen bestaan vooral uit eenstijlige meidoorn (*Crataegus monogyna*) en hondsroos (*Rosa canina*). Er worden drie plantengemeenschappen op de komgronden onderscheiden [8-10].

Laaggelegen natte plekken vinden we ook op de komgronden. Ze staan een groot deel van het jaar onder water; hier groeien voornamelijk moeras- en oeverplanten. De bodem is voedselrijk en bestaat uit zware zavel of klei. Binnen het transect vallen twee van deze natte plantengemeenschappen: een drooggevallen poel met moerasplanten en pioniersoorten van droge oevers [11] en nat wilgenbos [12] (figuur 3b), dat spontaan ontstaan is op plekken waar vroeger klei gewonnen werd. Enkele delen van het bos zijn meer dan 50 jaar oud. De vegetatiestructuur is gevarieerd, onder andere door regeneratie vanuit vele omgevallen en scheefgezakte wilgen. De kruidlaag bestaat uit een compacte massa van hoog opgaande moerasplanten en ruigtekruiden.



Figuur 3. De twee meest contrasterende habitats in het bemonsterde gradiënt: **a** de kale rivieroever waar onder andere *Bembidion velox*, *Tachys parvulus* en *Cicindela hybrida* voorkomen, **b** het wilgenooibos waar onder andere *Badister unipustulatus*, *Bembidion harpaloides* en *Platynus livens* voorkomen. Foto's: Jinze Noordijk
The two most contrasting habitats in the sampled gradient: **a** the bare river bank where species like *Bembidion velox*, *Tachys parvulus* and *Cicindela hybrida* occur, **b** the wet willow forest where species like *Badister unipustulatus*, *Bembidion harpaloides* and *Platynus livens* occur.

Loopkeverbemonstering

In de 60 vangpotten zijn over een vangperiode van 115 dagen 97 soorten loopkevers aangetroffen. In totaal zijn er 5460 individuen gevangen (tabel 2). De verdeling van individuen over de aangetroffen soorten blijkt nogal scheef te zijn: de meeste individuen behoren tot een klein aantal soorten, terwijl van de meeste soorten maar een of enkele exemplaren gevangen zijn. De helft van alle individuen bestaat uit de soorten (in volgorde van afnemende talrijkheid) *Poecilus cupreus*, *Amara spreta*, *Bembidion lampros*, *Amara aenea*, *Pterostichus anthracinus*, *Limodromus assimilis* en *Poecilus versicolor*. Met 625 exemplaren was *Poecilus cupreus* de talrijkste soort (figuur 4). Van vijftien soorten is slechts een exemplaar aangetroffen.

Geen enkele soort komt in alle plantengemeenschappen voor. In totaal zijn 30 soorten loopkevers aangetroffen die binnen het gebied uniek zijn voor een bepaalde plantengemeenschap, oftewel 31% van het totaal aantal soorten. De beboste rivieroever [2] en de drooggevallen pool [11] herbergen relatief veel unieke soorten.

Bijzondere soorten

Enkele gevonden soorten zijn zeldzaam in Nederland (Turin 2000) (tabel 2). Op de rivieroever (zowel de spaarzaam begroeide [1] als de beboste [2]) komen enkele kenmerkende soorten voor. Specifieke soorten van onbegroeide zand- of kiezelbodems zijn *Bembidion punctulatum* (figuur 5), *B. velox* en *Tachys parvulus*, en van beschaduwde rivier- of beekoevers: *Bembidion modestum*, *Elaphrus aureus* en *Philorhizus sigma*. Met name de vangst van één exemplaar van de zeer bedreigde *Elaphrus aureus* is bijzonder te noemen, evenals de vondst van de in Nederland zeer zeldzame *Bembidion atrocoeruleum*.

Op de oeverwal zijn enkele zeldzame soorten aangetroffen die typerend zijn voor zandige plekken, te weten *Microlestes minutulus*, *M. maurus* en *Dyschirius angustatus*. Op de komgronden achter de oeverwal [9] zijn vijf exemplaren van *Amara kulti* gevonden. Deze soort is pas sinds kort bekend voor de Nederlandse fauna (Turin 2000). In dezelfde vochtige ruige graslanden [9] is ook *Amara eurynota* aangetroffen, een zeldzame soort die sterk achteruit lijkt te gaan (Desender & Turin 1989).



Figuur 4. *Poecilus cupreus*, de meest gevangen loopkever in de onderzochte vegetatiegradiënt. Foto: Tim Faasen (www.wildphoto.nl)
Poecilus cupreus, the most frequently caught ground beetle species in the studied vegetation gradient.

Tabel 2. De loopkevers in de twaalf bemonsterde plantengemeenschappen. Van elke soort wordt eerst het totaal aantal gevangen exemplaren vermeld. De plantengemeenschappen waarin een soort is aangetroffen zijn vervolgens aangegeven met de cijfers 1-12, corresponderend met de nummering uit tabel 1. Het vet gedrukte cijfer geeft de plantengemeenschap aan waarin de hoogste abundantie van de desbetreffende soort is gevonden. Als maat voor de zeldzaamheid wordt in de laatste kolom het aantal Nederlandse 10x10 km-hokken vermeld waar de soort in de periode 1970-1993 is waargenomen (uit Turin 2000); de zeldzame soorten zijn vet gedrukt.

Ground beetle species in the twelve sampled plant communities. Per species, the total number of caught individuals is given in the second column. The following columns give an indication of the distribution of each species. The vegetation types where each species was found is noted with the numbers 1-12, corresponding to the numbers in table 1. The plant community where the highest abundance of a particular species occurred is given in bold. The last column provides the number of 10x10 km grid cells where the species has been found in The Netherlands during 1970-1993 (Turin 2000), with the rare species in bold.

	totaal aantal exemplaren	'spaarzaam begroeide rivieroever'	'beboste rivier- oever'	'oeverwal' (droge gras- landen)	'komgronden' (vochtige gras- landen/ruigten en struwelen)	'drooggevallen poel'	'nat, goed ontwikkeld wilgenbos'	# 10x10 km- hokken NL
<i>Acupalpus dubius</i> Schilsky	4	-	-	-	-	11	12	62
<i>Acupalpus flavicollis</i> (Sturm)	1	-	-	-	-	11	-	100
<i>Acupalpus meridianus</i> (Linnaeus)	4	-	2	-	-	11	-	93
<i>Agonum afrum</i> (Duftschmid)	42	-	-	-	8	11	12	160
<i>Agonum marginatum</i> (Linnaeus)	1	-	-	-	-	11	-	163
<i>Agonum micans</i> (Nicolai)	50	-	2	-	10	11	12	71
<i>Agonum muelleri</i> (Herbst)	21	-	-	5,6	8,9	11	-	201
<i>Agonum viridicupreum</i> (Goezze)	3	-	-	-	-	11	-	7
<i>Amara aenea</i> (Degeer)	343	-	-	3,4,5,6,7	-	-	-	295
<i>Amara aulica</i> (Panzer)	8	-	-	4	9,10	-	-	76
<i>Amara bifrons</i> (Gyllenhal)	8	-	-	3,4,5	-	-	-	102
<i>Amara communis</i> (Panzer)	161	-	-	4,5,7	8,9,10	11	-	231
<i>Amara convexior</i> Stephens	4	-	-	4,5,7	-	-	-	46
<i>Amara eurynota</i> (Panzer)	6	-	-	-	9	-	-	10
<i>Amara famelica</i> Zimmermann,	8	-	-	3,4,5,6,7	-	-	-	84
<i>Amara familiaris</i> (Duftschmid)	14	-	-	3,4,5,6,7	-	-	-	243
<i>Amara fulva</i> (Mueller)	23	1	2	3	-	-	-	113
<i>Amara kulti</i> Fassati	5	-	-	-	9	-	-	6
<i>Amara lucida</i> (Duftschmid)	6	-	-	4,7	-	-	-	59
<i>Amara lunicollis</i> Schioedte	1	-	-	-	9	-	-	183
<i>Amara ovata</i> (Fabricius)	8	-	-	4	10	11	-	77
<i>Amara plebeja</i> (Gyllenhal)	2	-	-	-	-	11	-	223
<i>Amara similata</i> (Gyllenhal)	10	-	-	-	8,9	11	-	187
<i>Amara spreata</i> Dejean	512	1	-	3,4,5,6,7	-	-	-	167
<i>Anchomenus dorsalis</i> (Pontoppidan)	40	-	-	3,4	8,9,10	-	-	237
<i>Anisodactylus binotatus</i> (Fabricius)	57	-	-	-	-	11	-	228
<i>Asaphidion flavipes</i> (Linnaeus)	3	-	2	-	-	-	12	175
<i>Badister bullatus</i> (Schrank)	22	-	2	3,4,6,7	9,10	-	-	152
<i>Badister peltatus</i> (Panzer)	2	-	2	-	-	-	12	30
<i>Badister unipustulatus</i> (Bonelli)	1	-	-	-	-	-	12	34
<i>Bembidion argenteolum</i> Ahrens	59	1	2	3	-	-	-	46
<i>Bembidion atrocaeruleum</i> Stephens	4	-	2	-	-	-	-	2
<i>Bembidion biguttatum</i> (Fabricius)	111	-	2	-	10	11	12	101
<i>Bembidion decorum</i> (Zenker)	1	-	2	-	-	-	-	19
<i>Bembidion dentellum</i> (Thunberg)	6	-	-	-	10	-	12	84
<i>Bembidion femoratum</i> Sturm	32	1	2	3,5	-	-	-	168
<i>Bembidion gilvipes</i> Sturm	21	-	-	-	8,9	-	12	44
<i>Bembidion guttula</i> (Fabricius)	38	-	-	3,5,6,7	8,9,10	11	-	147
<i>Bembidion harpaloides</i> Serville	2	-	2	-	-	-	12	43
<i>Bembidion lampros</i> (Herbst)	347	1	-	3,4,5,6,7	8,9	11	-	256
<i>Bembidion lunulatum</i> (Geoffroy)	2	1	-	-	-	11	-	148
<i>Bembidion modestum</i> (Fabricius)	1	-	2	-	-	-	-	9
<i>Bembidion punctulatum</i> Drapiez	2	1	-	-	-	-	-	29
<i>Bembidion quadrimaculatum</i> (Linnaeus)	8	-	2	3,5,6	-	11	-	185
<i>Bembidion semipunctatum</i> (Donovan)	1	-	-	3	-	-	-	64
<i>Bembidion tetracolum</i> Say	117	1	2	4,6	-	11	12	272
<i>Bembidion velox</i> (Linnaeus)	3	1	-	-	-	-	-	30
<i>Bradycellus verbasci</i> (Duftschmid)	2	-	-	-	8	-	-	105
<i>Calathus melanocephalus</i> (Linnaeus)	21	-	-	3,4,5,6,7	8	-	-	216
<i>Carabus granulatus</i> Linnaeus	224	-	-	3,4,5	8,9,10	11	12	184
<i>Carabus monilis</i> Fabricius	169	-	-	7	8,9,10	11	12	38
<i>Chlaenius nigricornis</i> (Fabricius)	50	-	-	4,6	8,9,10	11	12	63
<i>Cicindela hybrida</i> Linnaeus	181	1	-	3,5,7	-	-	-	112
<i>Clivina collaris</i> (Herbst)	5	-	2	-	-	11	-	119
<i>Clivina fossor</i> (Linnaeus)	97	-	2	6	8,9,10	11	12	245
<i>Dyschirius angustatus</i> (Ahrens)	1	-	-	3	-	-	-	15
<i>Dyschirius globosus</i> (Herbst)	5	-	-	-	-	11	-	239
<i>Dyschirius luedersi</i> Wagner	1	-	-	-	-	11	-	117
<i>Dyschirius politus</i> (Dejean)	3	-	2	5	-	-	-	50
<i>Elaphrus aureus</i> Ph. Müller	1	-	2	-	-	-	-	7
<i>Elaphrus cupreus</i> Duftschmid	2	-	-	-	-	11	12	176
<i>Elaphrus riparius</i> (Linnaeus)	2	1	-	4	-	-	-	188

Tabel 2 (vervolg)
 Table 2 (continued)

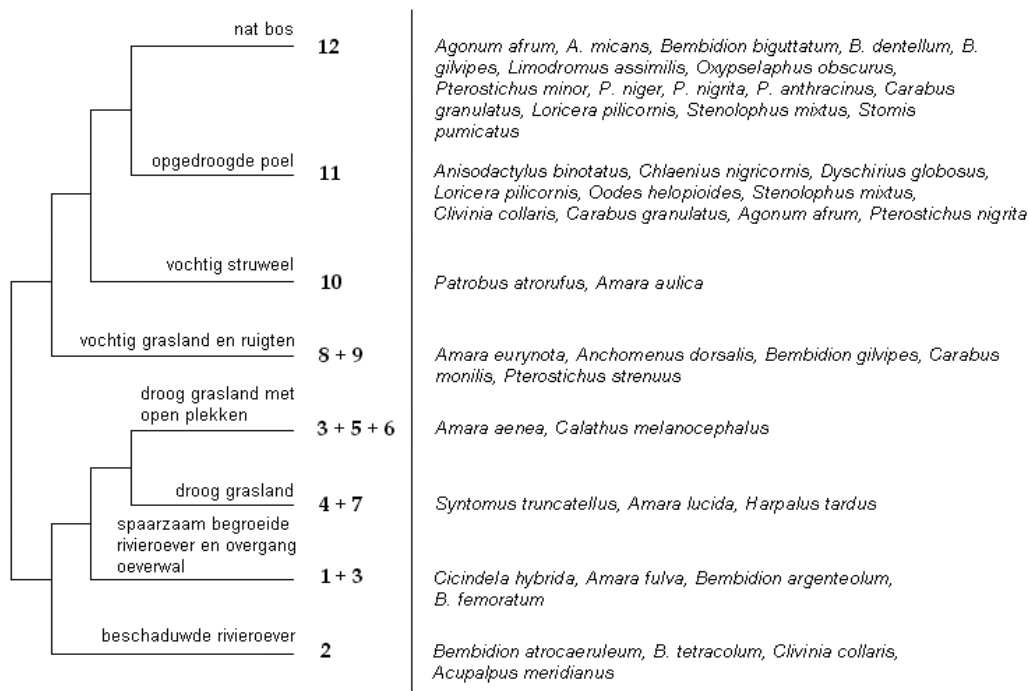
	totaal aantal exemplaren	'spaarzaam begroeide rivieroever'	'beboste rivieroever'	'oeverwal' (droge graslanden)	'komgronden' (vochtige graslanden/ruigten en struwelen)	'drooggevallen poel'	'nat, goed ontwikkeld wilgenbos'	# 10x10 km-hokken NL
<i>Epaphius secalis</i> (Paykull)	52	-	2	4,5,6	8,9,10	11	12	21
<i>Harpalus affinis</i> (Schränk)	52	1	2	3,4,5,6	9,10	11	-	252
<i>Harpalus anxius</i> (Duftschmid)	6	-	-	5,7	-	-	-	53
<i>Harpalus rubripes</i> (Duftschmid)	2	-	-	4,7	-	-	-	56
<i>Harpalus tardus</i> (Panzer)	27	-	2	3,4,5,7	-	-	-	129
<i>Limodromus assimilis</i> (Paykull)	305	-	2	3,7	9,10	11	12	178
<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius)	19	-	-	6	-	11	12	272
<i>Microlestes maurus</i> (Sturm)	2	-	-	4	-	-	-	17
<i>Microlestes minutulus</i> (Goeze)	2	-	-	5,7	-	-	-	19
<i>Nebria brevicollis</i> (Fabricius)	1	-	-	6	-	-	-	286
<i>Notiophilus substriatus</i> Waterhouse	3	-	-	5,6	-	-	12	110
<i>Oodes helopioides</i> (Fabricius)	16	-	-	-	9	11	-	113
<i>Oxypselaphus obscurus</i> (Herbst)	39	-	-	-	-	-	12	205
<i>Panagaeus cruxmajor</i> (Linnaeus)	58	-	-	3,4,5,7	8,9	11	-	64
<i>Paranchus albipes</i> (Fabricius)	3	-	2	-	-	-	-	165
<i>Patrobus atrorufus</i> (Stroem)	3	-	-	-	10	-	12	73
<i>Philorhizus sigma</i> (Rossi)	1	-	2	-	-	-	-	43
<i>Platynus livens</i> (Gyllenhal)	1	-	-	-	-	-	12	28
<i>Poecilus cupreus</i> (Linnaeus)	625	-	-	3,4,5,6,7	8,9,10	11	12	146
<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm)	297	-	-	3,4,5,6,7	8,9,10	-	-	194
<i>Pseudoophonus rufipes</i> (Degeer)	48	-	-	3,4,5,6,7	8,9,10	11	12	235
<i>Pterostichus anthracinus</i> (Illiger)	340	-	2	5	10	11	12	93
<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger)	256	-	-	3,4,6,7	8,9,10	11	12	268
<i>Pterostichus minor</i> (Gyllenhal)	6	-	-	-	-	-	12	215
<i>Pterostichus niger</i> (Schaller)	14	-	-	-	8,10	11	12	228
<i>Pterostichus nigrita</i> (Paykull)	53	-	-	5,7	-	11	12	224
<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer)	63	-	2	3,7	8,9	-	12	300
<i>Pterostichus vernalis</i> (Panzer)	225	1	2	4,5,6,7	8,9,10	11	12	261
<i>Stenolophus mixtus</i> (Herbst)	23	-	-	-	8,10	11	12	198
<i>Stomis pumicatus</i> (Panzer)	13	-	-	3,5,7	8,10	-	12	158
<i>Syntomus foveatus</i> (Geoffroy in Fourcroy)	3	-	-	7	-	-	-	140
<i>Syntomus truncatellus</i> (Linnaeus)	7	-	-	4,7	-	-	-	129
<i>Tachys parvulus</i> (Dejean)	1	1	-	-	-	-	-	24
<i>Trechoblemus micros</i> (Herbst)	2	-	-	-	8,10	-	-	55
<i>Trechus obtusus</i> Erchson & T. quadristriatus (Schränk)	3	1	-	-	-	-	-	178/163

De vangpotten in de drooggevallen poel [11] leverden drie exemplaren van *Agonum viridicupreum* op, een soort die in Nederland voorkomt aan de noordgrens van zijn verspreidingsgebied. Ook de oeversoort *Dyschirius luedersi* is hier aangetroffen. Het natte wilgenbos [12] herbergt enkele zeer karakteristieke soorten: *Badister unipustulatus*, *Bembidion harpaloides* en *Platynus*

livens (zeldzame soorten van natte (ooi)bossen). *Badister peltatus* is een zeldzame soort van oevers met een schaduwrijke vegetatie. Opvallend is dat een aantal van deze soorten (*Bembidion harpaloides*, *Badister peltatus*) zowel op de beschaduwde rivieroever als in het natte wilgenbos voorkomt, ondanks het vrijwel ontbreken van ondergroei in de eerste plantengemeenschap.



Figuur 5. *Bembidion punctulatum* is een specifieke soort van onbegroeide rivieroevers. Foto: Theodoor Heijerman
Bembidion punctulatum is a characteristic species of bare river banks.



Figuur 6. Dendrogram op basis van de loopkevervangsten, met daarin aangegeven de plantengemeenschappen waarin de vangpotten stonden (genummerd zoals in tabel 1). De vangpotten zijn te clusteren tot acht groepen met overeenkomstige loopkeversamenstelling. Rechts staan de loopkeversoorten die elke loopkevergemeenschap differentieert ten opzichte van de andere groepen. Dendrogram based on the ground beetle catches, with the plant communities indicated where the catches were made (numbered as in table 1). The locations can be clustered into eight groups of similar ground beetle composition. On the right, the ground beetle species are given that are unique to, or more abundant in, a certain group.

Analyse van de loopkevervangsten

Het voorkomen van veel loopkeversoorten binnen het transect blijkt beperkt tot een of enkele plantengemeenschappen. Daarom zijn ook de loopkevervangsten geïnclassificeerd. Hiervoor is gebruikgemaakt van FLEXCLUS, dat bij de classificatie uitgaat van overeenkomsten in soorten en aantallen (Van Tongeren 1986). De loopkevervangsten kunnen hiermee worden onderverdeeld in acht groepen of gemeenschappen (figuur 6). Elke groep kent bepaalde onderscheidende soorten. Deze loopkeversoorten zijn uniek voor die groep, of zijn er veel talrijker dan in andere groepen (bijvoorbeeld figuren 7-8). Met NODES is berekend welke soort dit zijn (Verdonschot 1990).

Deze soorten lijken in de Millingerwaard vooral geassocieerd met één habitattypen, maar de vraag is of dat op landelijke schaal ook zo is. Om dit te bepalen hebben we de habitatvoorkeur en verspreiding in Nederland van alle onderscheidende soorten uit figuur 6 vergeleken met Turin et al. (1991) en Turin (2000). Het blijkt dat deze soorten op landelijke schaal niet zo zeer specifiek zijn voor een bepaald habitattypen. Juist de 'bijzondere' soorten

uit de vorige paragraaf zijn veel strikter gebonden aan rivierbegeleidende habitattypen. Dat deze soorten vrijwel ontbreken in het lijstje van onderscheidende soorten in onze analyse komt door het lage aantal verzamelde individuen.

Binnen het transect is een loopkevergemeenschap vaak beperkt tot een of enkele plantengemeenschappen (figuur 6). Om meer inzicht te krijgen in onderliggende patronen is met behulp van multivariate analyses (CCA; Ter Braak & Šmilauer 2003) de relatie onderzocht tussen de loopkeversamenstelling en mogelijk verklarende milieu- en vegetatiestructuurvariabelen. De samenstelling van de loopkevervangsten bleek voor een belangrijk deel samen te hangen met de structuurvariabelen 'onbegroeide oppervlakte' en 'vegetatiehoogte' en met het 'lutumgehalte' (percentage bodemdeeltjes kleiner dan 2 µm), 'vochtgehalte' en 'inundatiefrequentie'. De vegetatie rondom de vangpotten reageert min of meer op dezelfde milieuvariabelen. In eerste instantie op het 'vochtgehalte', gevolgd door 'voedselrijkheid', 'inundatiefrequentie' en het 'lutumgehalte'.



Figuur 7. *Carabus granulatus* is in veel plantengemeenschappen gevonden, maar het meest in het natte bos en de drooggevalle poel. Foto: Theodoor Heijerman
Carabus granulatus was found in a number of vegetation types, but occurred most in the wet forest and the dried puddle.



Figuur 8. *Oodes heliopioides* is in de Millingerwaard een onderscheidende soort voor de vegetatie van een opgedroogde poel. Foto: Theodoor Heijerman

Oodes heliopioides is in the Millingerwaard a differentiating species for the vegetation in a dried puddle.

Vervolgens is de mate waarin de loopkeversamenstelling verklaard kan worden vergeleken voor verschillende groepen van variabelen: milieuv variabelen, vegetatiestructuurvariabelen en de soortensamenstelling van de planten. Deze laatste factor (plantensoortensamenstelling) kon hiertoe op drie manieren worden uitgedrukt: 1) in termen van alle individuele plantensoorten, 2) als de aandelen van 'karakteristieke soortengroepen' (groepen van kensoorten uit het systeem van Nederlandse plantengemeenschappen (Schamineé *et al.* 1995)) en 3) de classificatie in de twaalf plantengemeenschappen.

Wanneer we de variatie in loopkeversamenstelling proberen te verklaren (CoCA en predictive CCA; Ter Braak & Schaffers 2004) aan de hand van de milieufactoren of vegetatiestructuurkenmerken, dan blijken beide ongeveer even belangrijk. De structuurkenmerken en de milieufactoren samen genomen verklaren meer, maar minder dan de twee afzonderlijk bij elkaar opgeteld. De voorspellende waarde van de karakteristieke plantengroepen ligt iets lager dan die van de structuurkenmerken en de milieufactoren gezamenlijk, maar het verschil is klein. De voorspellende waarde van de complete soortensamenstelling van de vegetatie ligt duidelijk hoger dan die van de karakteristieke plantengroepen en komt zelfs iets hoger uit dan die van de combinatie van structuurkenmerken en abiotische factoren. De classificatie in plantengemeenschappen (samenhangend met de oorspronkelijke keuze voor plaatsing van de vangpotten) voorspelt de variatie in loopkeversamenstelling echter het best van alle factoren.

Discussie en conclusies

De natuurwaarde van de loopkeverfauna in de Millingerwaard is substantieel. Het aantal van 97 loopkeversoorten dat binnen een voorjaar is gevangen kan aanzienlijk worden genoemd. Turin *et al.* (2003) vonden bijvoorbeeld in 2002 (april tot september, 31 vangseries van vijf vangpotten, zonder series in de directe rivieroever) in zes uiterwaarden langs de Waal bij Zaltbommel in totaal 100 soorten. In vijftien jaar na het begin van natuurontwikkeling in de Millingerwaard is er een uitgebreide en kenmerkende loopkeverfauna aanwezig, waaronder enkele zeldzame soorten. Er is echter weinig bekend over de loopkeverfauna die al in de Millingerwaard aanwezig was vóór de start van de natuurontwikkeling in 1989.

Vergelijking van de voorspellende waarde van omgevingsfactoren, vegetatiestructuur, soortensamenstelling van de vegetatie en de classificatie in plantengemeenschappen, laat zien dat plantengemeenschappen de loopkeversamenstelling het best voorspellen. Deze relatie kan op twee manieren worden begrepen. Ten eerste kan dit verband direct zijn: een plantengemeenschap creëert een bepaald milieu dat zo specifiek is dat er bepaalde loopkeversoorten voorkomen met aanpassingen aan dat milieu. Ten tweede kunnen kevers en de vegetatiesamenstelling reageren op dezelfde standplaatsomstandigheden. Deze twee relatietypen hangen op een complexe wijze met elkaar samen en zijn met dit onderzoek niet van elkaar te scheiden. Het is zeer waarschijnlijk dat de loopkeversamenstelling zowel door milieufactoren (zie ook Holmes *et al.* 1993, Sanderson *et al.* 1995,

Blake et al. 2003) als door vegetatiesamenstelling wordt beïnvloed.

Feit is dat planten- en loopkevergemeenschappen in de Millingerwaard nauw samenhangen. Op grond van de vegetatiesamenstelling rondom de vangpotten, met name in termen van plantengemeenschappen, is het voorkomen van loopkeversoorten beter te voorspellen dan op grond van milieuvariabelen en/of vegetatiestructuur.

Voor het beheer van het gebied is dit van belang: een grote variatie aan goed ontwikkelde, voor het rivierengebied kenmerkende, plantengemeenschappen biedt plaats aan veel en specifieke loopkeversoorten. Een plantengemeenschap bestaat bij de gratie van bepaalde milieufactoren, maar zorgt op zijn beurt zelf ook voor bepaalde standplaatseigenschappen. Treden er veranderingen op in de heersende milieufactoren, dan veranderen ook de vegetatie- en loopkeversamenstelling. Hierdoor kunnen gemakkelijk waarneembare veranderingen in de vegetatie een goede indicatie zijn van veel moeilijker waarneembare veranderingen bij de loopkevers.

Dankwoord

Voor hun hulp bij dit onderzoek zijn wij veel dank verschuldigd aan Louis de Nijs, Carlijn Hulzebos, Piet Verdonshot, Theodoor Heijerman en Hans Turin. Harry Woesthuis (Staatsbosbeheer) wordt bedankt voor het verzorgen van de benodigde vergunning.

Literatuur

- Barkman JJ & Stoutjesdijk P 1987. Microklimaat, vegetatie en fauna. Pudoc.
- Berg ME van den & Ferwerda JG 1999. Inundatie en vegetatie in de Millingerwaard. Leerstoelgroep Natuurbeheer en Plantenecologie. Leerstoelgroep Geografische Informatiesystemen. Leerstoelgroep Waterhuishouding. Afstudeerverslag Landbouwniversiteit Wageningen.
- Blake S, McCracken DI, Eyre MD, Garside A & Foster GN 2003. The relationship between the classification of Scottish ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) and the National Vegetation Classification of British plant communities. *Ecography* 26: 602-616.
- Braak CJF ter & Schaffers AP 2004. Co-Correspondence Analysis: A new ordination method to relate two community compositions. *Ecology* 85: 834-846.
- Braak CJF ter & Šmilauer P 2003. Canoco for Windows 4.51. Biometris, Plant Research International, Wageningen.
- Brose U 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* 135: 407-413.
- Desender K & Turin H 1989. Loss of habitats and changes in the composition of the ground and tiger beetle fauna in four West European countries since 1950 (Coleoptera: Carabidae, Cicindelidae). *Biological Conservation* 48: 277-294.
- Ellenberg H 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 9-166.
- Geloof I van & Ronde I de 2002. De vegetatie van de Millingerwaard na 10 jaar 'natuurontwikkeling'. Leerstoelgroep Natuurbeheer en Plantenecologie/ Laboratorium voor Geo-informatiekunde en Remote Sensing. Afstudeerverslag Wageningen Universiteit.
- Gijzen T van 2003. Vijftientig jaar loopkeveronderzoek langs de Nederrijn bij Arnhem (Carabidae). *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 19: 49-68.
- Holmes PR, Boyce DC & Reed DK 1993. The ground beetles (Coleoptera: Carabidae) fauna of Welsh peatland biotopes: factors influencing the distribution of ground beetles and conservation applications. *Biological Conservation* 63: 153-161.
- Raemakers IP, Schaffers AP, Sýkora KV & Heijerman Th 2001. The importance of plant communities in road verges as a habitat for insects. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society* 12: 101-106.
- Sanderson RA, Rushton SP, Cherrill AJ, Byrne JP 1995. Soil, vegetation and space: an analysis of their effects on the invertebrate communities of a moorland in north-east England. *Journal of Applied Ecology* 32: 506-518.
- Schaminée JHJ, Stortelder AHF & Westhoff V 1995. De vegetatie van Nederland. Deel 1. Inleiding tot de plantensociologie; grondslagen, methoden en toepassingen. *Opulus Press*.
- Thiele HU 1977. Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour. *Zoophysiology and Ecology* 10. Springer-Verlag.
- Tongeren OFR van 1986. FLEXCLUS, an interactive program for classification and tabulation of ecological data. *Acta Botanica Neerlandica* 35: 137-142.
- Turin H 2000. De Nederlandse loopkevers, verspreiding en oecologie (Coleoptera: Carabidae). *Nederlandse Fauna* 3. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & EIS Nederland.
- Turin H, Alders K, Boer PJ den, Essen, S van, Heijerman T, Laane W & Penterman E 1991. Ecological characterization of carabid species (Coleoptera: Carabidae) in the Netherlands from thirty years of pitfall sampling. *Tijdschrift voor Entomologie* 134: 279-304.
- Turin H, Heijerman Th, Alders K & Dolleman C. 2003. Ongewervelden Fauna van het Rijn-takkengebied, met veldstudie in uiterwaarden rond Zaltbommel; deelrapport loopkevers (Coleoptera, Carabidae). Rijkswaterstaat, Loopkeverstichting & EIS-Nederland.
- Verdonshot PFM 1990. Ecological characterization of surface waters in the province of Overijssel (The Netherlands). Provincie Overijssel/Research Institute for Nature Management. Proefschrift Wageningen Universiteit.
- Verdonshot RCM 2005. Loopkevers in de Millingerwaard (Coleoptera: Carabidae); het effect van de vegetatie en abiotische factoren op de soortensamenstelling. Leerstoelgroep Natuurbeheer en Plantenecologie. Afstudeerverslag Wageningen Universiteit.
- Zee FF van der 1992. Botanische samenstelling, oecologie en erosiebestendigheid van rivierdijkvegetaties. Vakgroep Vegetatiekunde, Plantenecologie en Onkruidkunde. Afstudeerverslag Landbouwniversiteit Wageningen.
- Ontvangen 17 juli 2006, geaccepteerd 14 februari 2007.

Summary

Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) within a vegetation gradient in the Millingerwaard

The relations between ground beetles, abiotic factors and vegetation were studied in the nature development area the Millingerwaard (province of Gelderland, The Netherlands). Using five pitfall traps per vegetation type, the environmental gradient from the bank of the river Waal to the floodplain was sampled for sixteen weeks in spring 2004. Habitats sampled are wet forest, temporary pool, moist thickets, moist grassland, dry grassland, dry grassland with bare patches, wooded riverbank and sparsely vegetated riverbank, comprising twelve different plant communities. Within these plant communities, 5460 individuals of 97 ground beetle species were collected, including the rare species *Agonum viridicupreum*, *Amara kulti*, *Bembidion atrocoeruleum*, *Bembidion modestum* and *Elaphrus aureus*.

Based on the composition of the carabid fauna, the sites can be classified into eight groups. Each group can be characterized by the occurrence of particular species. There is a strong similarity between the clustering of sites based on the vegetation on the one hand and on the ground beetles on the other hand. Factors significantly explaining the ground beetle species composition are the clay-content of the upper-layer of the soil, moisture content, frequency of flooding, amount of nutrients in the soil, percentage bare soil and vegetation height. The vegetation surrounding the pitfalls significantly responds to moisture, amount of nutrients and clay content of the soil, frequency of flooding and percentage bare soil.

Both ground beetle composition and vegetation composition appear to be related to the same environmental factors. The vegetation composition may also have a more direct effect through its characteristic vegetation structure and microclimate. However these factors are all linked by a complex system, making it difficult to separate and determine causal relations. A comparison of the predictive values of environmental variables, vegetation structure, total species composition of the vegetation and the classification into plant communities, shows that plant communities are the best predictors of the ground beetle species composition.



Ralf Verdonschot, Jinze Noordijk, Karlè Sýkora & André Schaffers

Wageningen Universiteit

Leerstoelgroep Natuurbeheer en Plantenecologie

Postbus 47

6700 AA Wageningen

Jinze.Noordijk@wur.nl