

Roofvliegenverspreiding in Nederland; trapsgewijs toenemende soortenrijkdom

Verspreidingsgegevens van de 40 roofvliegsoorten (Diptera: Asilidae) die in Nederland voorkomen zijn gebruikt om ruimtelijke patronen in soortensamenstelling en diversiteit te analyseren. Uit de analyse blijkt dat de regionale roofvliegenfauna uit een aantal soortlagen is opgebouwd; een 'onderlaag' aan soorten lijkt overal in Nederland voor te komen, de laag daarop beperkt zich tot de zandgronden van de duinen en het binnenland. Op deze wijze valt er per laag steeds een deel van het verspreidingsgebied af. De hoogste diversiteit is aanwezig in de regio's Veluwe, Utrechtse Heuvelrug en de oostelijke Maasoever, en daarnaast Zuid Limburg. Mogelijke verklaringen voor deze patronen zijn te vinden in de variatie in temperatuur binnen Nederland en in het feit dat de Veluwe en ook de oostelijke Maasoever, tezamen met de erop aansluitende bossen over de grens, tot de grootste ononderbroken natuurgebieden van Nederland behoren.

Entomologische Berichten 63(6): 157-164

Keywords: Asilidae, biodiversiteit, gelaagde soortensamenstelling, hotspots, onderbemonstering, verspreidingspatronen

Ruimtelijke organisatie van biodiversiteit

Ook een klein en dichtbevolkt land als Nederland kent een grote biodiversiteit. Echter, doordat gebieden intensief door mensen gebruikt en bewoond worden staat deze biodiversiteit onder druk. Door onder meer versnippering, vervuiling en vermessing verdwijnen soorten uit Nederland, niet alleen van in het oog springende groepen als planten of vogels, maar ook kleinere en onopvallendere insecten (RIVM 2001). Voor het behoud van de biodiversiteit is het essentieel te weten waar hoge concentraties soorten, de zogenaamde hotspots van diversiteit, voorkomen en aan welke omgevingsfactoren deze hotspots gerelateerd zijn.

We verkennen in dit artikel aan de hand van een gegevensbestand hoe de soortendiversiteit van roofvliegen over Nederland verdeeld is. Roofvliegen vormen een geschikte

Marieke Schouten¹, Aat Barendregt¹,
Pita Verweij² & Mark van Veen³

¹Milieu-Natuurwetenschappen
Faculteit Ruimtelijke Wetenschappen
Universiteit van Utrecht
Heidelberglaan 2
3584 TC Utrecht
m.schouten@geog.uu.nl

²Natuurwetenschap en Samenleving
Faculteit Scheikunde
Universiteit Utrecht
Padualaan 14
3584 CH Utrecht

³Milieu- en Natuurplanbureau
Postbus 1
3720 BA Zeist

groep voor een dergelijke analyse: het betreft een kleine familie waarvan de verspreiding en ecologie in Nederland relatief goed bekend zijn (Van Veen 1996). Roofvliegen jagen op vliegende insecten en zijn over het algemeen warmteminnend. Ze komen voor op kale zandgrond, in de kruidlaag en op bladeren en takken van struiken en bomen. De larven leven als jagers in de bodem, in gangen in hout of achter schors. Er is één generatie volwassen vliegen per jaar, waarbij de vroegste soorten vanaf eind april en de laatste soorten in augustus verschijnen. Vermoedelijk duurt de levenscyclus een of twee jaar.

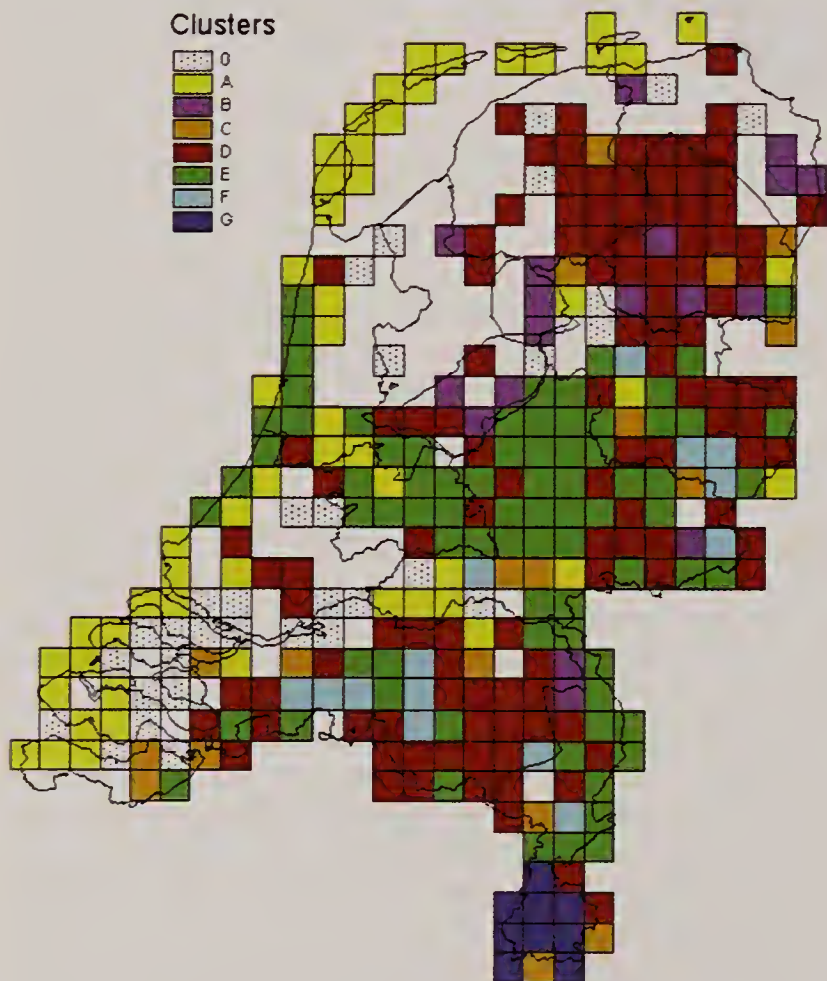
De laatste jaren worden digitale bestanden met verspreidingsgegevens steeds vaker gebruikt als uitgangspunt voor de analyse van diversiteitspatronen. Vaak bestaan deze bestanden uit een samenvoeging van de etiketgegevens van museummateriaal, gegevens verkregen uit monitoringprogramma's en veldwaarnemingen van amateurentomologen. Veel van deze gegevens, ook de in dit artikel gebruikte, zijn waarschijnlijk nooit bedoeld om als basis voor wetenschappelijk onderzoek te dienen. De gegevens zijn noch door ie-

dereen met een evenredige inspanning, noch gelijk verdeeld over Nederland verzameld. Toch vormen ze vaak de enige substantiële bron van min of meer systematisch verzamelde gegevens en zijn daarom van onschatbare waarde. Hiermee komt ook meteen een belangrijke nevenvraag van dit onderzoek aan de orde: in hoeverre is het mogelijk om met dit soort bestanden vol onvolkomenheden gedegen uitspraken over de ruimtelijke organisatie van biodiversiteit te doen?

Methodiek en gemaakte keuzes

Uitgangspunt bij deze studie is het roofvliegenbestand zoals Van Veen (1996) gebruikte bij het samenstellen van de verspreidingsatlas. Dit bestand bestaat uit 7000 verspreidingsgegevens, de combinatie van soortnaam en vindplaats (x, y coördinaten), en is samengesteld uit etiketgegevens van collectiemateriaal uit diverse musea en privécollecties en uit een groot aantal veldwaarnemingen. Voor deze studie is het bestand, met hulp van een aantal amateurentomologen, uitgebreid tot 10.000 gegevens. De gegevens beslaan de periode 1850-2002. Er is voor gekozen alle gegevens, ook de zeer oude waarnemingen, gezamenlijk te analyseren, teneinde een beeld te krijgen van het potentiële voorkomen van soorten. De gegevens zijn geanalyseerd door:

- het clusteren van 10 x 10 km-hokken met een vergelijkbare soortensamenstelling voor alle 40 roofvliegsoorten die in Nederland voorkomen, en
- het op basis van kaartbeelden vaststellen van ruimtelijke patronen in de verspreiding van de soorten over Nederland.



Figuur 1. Positie van de 10 x 10 km-hokken die in de TWINSPAN-analyse als clusters zijn onderscheiden. De hokken die tot eenzelfde cluster behoren hebben dezelfde kleur gekregen.

Position of the 10 x 10 km grid cells recognized in the TWINSPAN analysis as separate clusters. Grid cells belonging to the same cluster are indicated with the same colour.

Dit is onderzocht op een schaalniveau van 5 x 5 km voor de 31 soorten die minimaal vijftien keer in Nederland zijn waargenomen.

Een clusteranalyse is een rekenmethode waarbij locaties met vergelijkbare soortensamenstelling bij elkaar in groepen, of clusters, geplaatst worden (Jongman *et al.* 1995). De berekeningen zijn zowel met het computerprogramma FLEXCLUS (Van Tongeren 1986) als met TWINSPAN (Hill 1979) uitgevoerd. Beide programma's leverden vergelijkbare resultaten op, met de toevoeging dat met FLEXCLUS, wegens methodische verschillen, een grotere nadruk wordt gelegd op sterk afwijkende hokken. De gebreken van het bestand, met name de aanwezigheid van onderbemonsterde hokken met slechts een of twee soorten, werden hieruit duidelijk. Alleen de resultaten verkregen met TWINSPAN worden hier gepresenteerd.

Om mogelijke onvolkomenheden van het databestand (onder- en/of overbemonstering) zoveel mogelijk te onderkennen vormt de aan- of afwezigheid van soorten, en niet de abundantie, het kenmerk waarop de clustering is gebaseerd. Het feit dat de interessante gebieden met veel en/of bijzondere soorten overbemonsterd zijn heeft in dat geval minder invloed. Drie soorten komen regelmatig verspreid over praktisch geheel Nederland voor: *Dioctria atricapilla* Meigen, *D. linearis* (Fabricius) en *Leptogaster cylindrica* (De Geer). Omdat ze niet kunnen bijdragen aan een indeling in clusters zijn ze uitgesloten van de berekening. Dit heeft als bijkomend voordeel dat een deel van de variatie die door onderbemonstering ontstaat uit de analyse wordt gehouden.

Clustering van gebieden

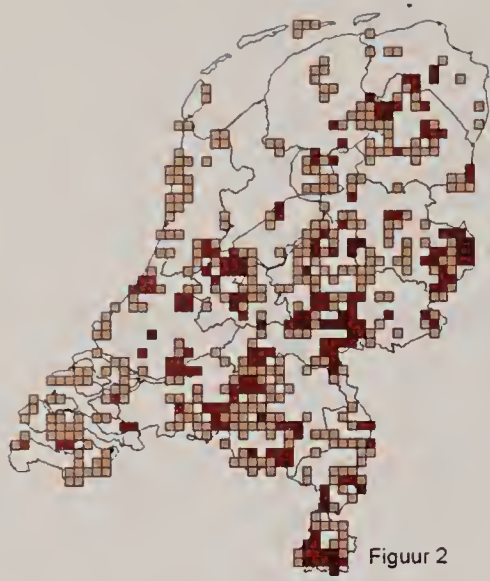
Het grote verschil in de resultaten van de beide analyses is dat uit de hier gepresenteerde een duidelijk basiscluster (cluster E; figuur 1, tabel 1) naar voren komt, waarin bijna alle soorten vertegenwoordigd zijn. De overige clusters (figuur 1: A t/m D, F), met uitzondering van het Zuid-Limburg-cluster (G), zijn soortenarmere varianten hiervan. Het basiscluster vindt zijn verspreiding op de centrale zandgronden: de Veluwe en Utrechtse Heuvelrug, naast de centrale Hollandse duinen, de gehele oostelijke Maasoever en, incidenteel, het zuiden en oosten van het land. Het cluster wordt vooral gekenmerkt door soorten die geassocieerd zijn met uitgestrekte bos- en heidegebieden.

De afgeleide clusters, zoals A t/m C, vormen met een beperkt aantal frequente soorten soortenarme varianten van cluster E. Cluster A (figuur 1, tabel 1) wordt gekenmerkt door de aanwezigheid van *Philonicus albiceps* (Meigen) en *Dysmachus trigonus* (Meigen) in een groot aantal hokken (respectievelijk in 77% en 54% van de hokken) en de afwezigheid van de meeste overige soorten. Dit cluster omvat de Zeeuwse, Den Helderse en Waddenduinen, die ook bij Van Veen (1996) een apart cluster representeerden. In de huidige resultaten blijken ook de rivierduinen in dit profiel te passen. De soort *Machimus cowini* (Hobby) komt alleen in dit cluster voor (zie ook Reemer 1999). In de clusters B en C komen respectievelijk *Dioctria oelandica* (Linnaeus) en *D. rufipes* (De Geer) in 100% van de hokken voor (tabel 1). De clusters worden gevormd door hokken die werkelijk soortenarm dan wel minder intensief bemonsterd zijn. De geografische ligging van de clusters komt overeen met de zwaartepunten van de eerder genoemde soorten: respectievelijk in de noordelijke en in de zuidelijke helft van Nederland. De binnenlandse

Tabel 1. Percentage van het aantal 10 x 10 km-hokken binnen de clusters waarin een soort voorkomt. De percentages zijn vet gedrukt als een soort kenmerkend is voor een cluster.

Percentage of the number of 10 x 10 km grid cells forming a cluster, in which a species occurs. Percentages are printed bold if species are characteristic for a cluster.

clusternummer	0	A	B	C	D	E	F	G
aantal 10 x 10 km-hokken	32	54	18	18	115	78	14	9
<i>Dioctria atricapilla</i> Meigen, 1804	72	52	50	44	63	83	79	89
<i>Leptogaster cylindrica</i> (De Geer, 1776)	41	17	22	33	28	45	43	67
<i>Dysmachus trigonus</i> (Meigen, 1804)	0	54	22	11	35	67	57	33
<i>Philonicus albiceps</i> (Meigen, 1820)	0	77	0	0	18	82	14	22
<i>Machimus cowini</i> (Hobby, 1946)	0	11	0	0	0	0	0	0
<i>Dioctria oelandica</i> (Linnaeus 1758)	0	2	100	28	36	33	50	22
<i>Dioctria rufipes</i> (De Geer, 1776)	0	4	0	100	36	54	50	78
<i>Laphria flava</i> (Linnaeus, 1761)	0	0	22	0	38	58	71	44
<i>Neoitamus cyanurus</i> (Loew, 1849)	0	25	39	6	58	80	79	89
<i>Dioctria hyalipennis</i> (Fabricius, 1794)	0	5	0	17	60	88	71	78
<i>Dioctria cothurnata</i> Meigen, 1820	0	0	0	0	40	46	64	56
<i>Dioctria linearis</i> (Fabricius, 1781)	9	4	6	6	23	30	36	67
<i>Machimus cingulatus</i> (Fabricius, 1781)	0	9	0	11	42	64	57	33
<i>Machimus atricapillus</i> (Fallén, 1814)	0	4	0	0	48	75	50	78
<i>Stichopogon elegantulus</i> (Wiedemann, 1820)	0	0	0	6	0	0	0	0
<i>Rhadiurgus variabilis</i> (Zetterstedt, 1838)	0	0	0	0	6	36	21	22
<i>Eutolmus rufibarbis</i> (Meigen, 1820)	0	4	0	0	8	54	86	56
<i>Leptogaster guttiventris</i> Zetterstedt, 1842	0	7	0	6	5	43	79	44
<i>Lasiopogon cinctus</i> (Fabricius, 1781)	0	2	0	0	25	64	57	22
<i>Machimus arthriticus</i> (Zeller, 1840)	0	0	0	0	0	7	14	0
<i>Neomochterus pallipes</i> (Meigen, 1820)	0	2	0	0	4	57	0	0
<i>Asilus crabroniformis</i> Linnaeus, 1758	0	18	6	0	15	64	21	11
<i>Antipalus varipes</i> (Meigen, 1820)	0	2	0	0	4	33	0	0
<i>Choerades gilvus</i> (Linnaeus, 1758)	0	2	0	0	1	28	14	0
<i>Pamponerus germanicus</i> (Linnaeus, 1758)	0	2	0	0	1	41	0	11
<i>Erax punctipennis</i> (Meigen, 1820)	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Paritamus geniculatus</i> (Meigen, 1820)	0	5	0	6	6	39	0	67
<i>Choerades marginatus</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	0	11	19	29	64	44
<i>Dioctria bicincta</i> Meigen, 1820	0	0	0	0	0	0	0	56
<i>Dioctria lateralis</i> Meigen, 1804	0	0	0	0	0	0	0	56
<i>Dioctria longicornis</i> Meigen, 1820	0	0	0	0	0	0	0	56
<i>Dysmachus picipes</i> (Meigen, 1820)	0	0	0	0	0	0	0	44
<i>Neoitamus cothurnatus</i> (Meigen, 1820)	0	0	0	6	1	4	0	44
<i>Molobratia teutonius</i> (Linnaeus, 1767)	0	0	0	0	0	1	7	22
<i>Neoitamus socius</i> (Loew, 1871)	0	0	0	0	0	1	0	33
<i>Machimus rusticus</i> (Meigen, 1820)	0	0	0	0	0	0	0	22
<i>Machimus setosulus</i> (Zeller, 1840)	0	0	0	0	0	0	0	11
<i>Choerades fulvus</i> (Meigen, 1804)	0	0	0	0	0	0	0	11
<i>Leptogaster subtilis</i> Loew, 1847	0	0	0	0	0	0	0	11



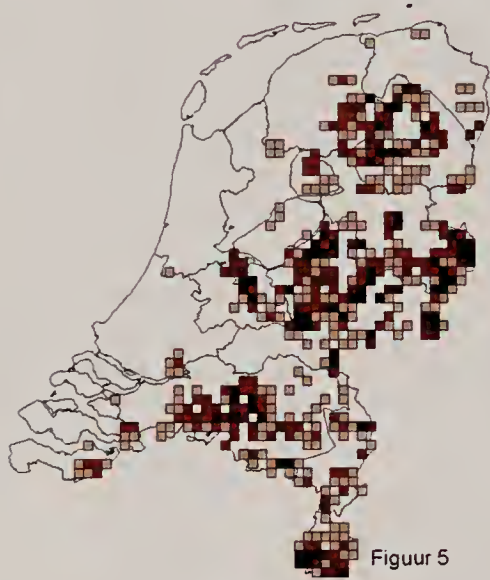
Figuur 2



Figuur 3



Figuur 4



Figuur 5



Figuur 6



Figuur 7



Figuur 8

Legenda



Figuren 2-8. Zeven verschillende verspreidingstypen. De soortcombinaties waaruit de figuren zijn opgebouwd zijn te vinden in figuur 10.
Seven different types of distribution. The species combinations forming the figures can be found in figure 10.

zandgronden vormen een apart cluster (cluster D). In de analyse van Van Veen (1996) behoort ook Zuid-Limburg tot dit cluster. In de huidige clustering vormt Zuid-Limburg echter een apart subcluster (cluster G), door de aanwezigheid van enkele zeldzame soorten (vaak dwaalgasten uit zuidelijke of oostelijke streken). Cluster F neemt qua soortensamenstelling een intermediaire positie in tussen de clusters E en G, hetgeen ook ruimtelijk zichtbaar is (figuur 1). Ook het laagveen-, zeeklei- en rivierkleicluster (cluster 0) komt in beide analyses duidelijk naar voren. De ruimtelijke ligging van dit cluster is beperkt tot de open polderlandschappen van Nederland, waarbij *Leptogaster cylindrica* als enige soort kenmerkend blijkt te zijn voor kleigebieden. Cluster 0 is in de analyse ontstaan als gevolg van het uitsluiten van de drie soorten die in heel Nederland voorkomen. De hokken waarin alleen deze soorten voorkomen zijn aan cluster 0 toegekend.

Concluderend zien we dat de Veluwe samen met de Utrechtse Heuvelrug, de centraal Hollandse duinen en de gehele oostelijke Maasoever, en daarnaast ook Zuid-Limburg de optimale gebieden voor de aanwezigheid van roofvliegsoorten zijn. Zuid-Limburg onderscheidt zich omdat hier enkele zeldzame soorten aanwezig zijn, terwijl er tegelijkertijd een aantal karakteristieke 'Veluwesoorten' ontbreekt. In beide clusters (E en G) is per 10 x 10 km-hok gemiddeld een derde van het totale aantal soorten aanwezig (tabel 1).

Gelaagdheid in soortensamenstelling: trapsgevijs

Hierboven hebben we geconstateerd dat er in feite maar twee echt goed ontwikkelde roofvliegenclusters aan te wijzen zijn: dat van de centrale zandgronden en dat van Zuid-Limburg. De rest van Nederland bestaat uit soortenarmere varianten van het cluster van de centrale zandgronden. Op grond van dit resultaat zijn de verspreidingskaartjes van de 31 roofvliegsoorten die tenminste vijftien keer in Nederland zijn waargenomen nog eens kritisch bekeken. Hiermee is meer inzicht verkregen in de opbouw van de regionale roofvliegenfauna in Nederland.

De verspreidingskaarten van de afzonderlijke soorten met een resolutie van 5 x 5 km kunnen worden samengevat in zeven duidelijk te onderscheiden verspreidingstypen. Deze verspreidingstypen kunnen worden opgevat als de lagen waaruit de Nederlandse roofvliegenfauna is opgebouwd. Zo is er een basislaag, laag 1 (figuur 2), gevormd door wijdverbreide soorten die in geheel Nederland voorkomen (*Dioctria atricapilla*, *D. linearis* en *Leptogaster cylindrica*). Daarnaast zijn er lagen aan te wijzen met soorten waarvan het verspreidingsgebied telkens beperkter is dan dat van dat van de soorten van de voorgaande laag (figuren 3 t/m 8, 10). Zo is de verspreiding van de soorten uit de tweede laag (figuur 3), zoals *Dysmachus trigonus* (figuur 11), beperkt tot de zandgronden van de duinen en het binnenland. Het verspreidingspatroon van de soorten uit de hierop volgende laag (figuur 4) lijkt sterk op de voorgaande, maar is voor het duingebied beperkt tot de centrale Hollandse duinen. De soorten uit de vierde laag (figuur 5), onder andere *Dioctria rufipes* en *D. oelandica*, komen alleen in het binnenland voor. De soorten van laag 5 (figuur 6) vormen deels een uitzondering op de eerder geconstateerde regel dat het verspreidingsgebied beperkter is dan dat van de soorten uit de voorgaande laag. Er vallen in het binnenland wel gebieden af en de verspreiding in het noorden van het land als ook in het oosten en in



Figuur 9. *Dioctria hyalipennis* (Fabricius) is overal te vinden waar goed ontwikkelde, zonbeschenen struiken op zandgronden staan, zoals in zomen van bossen. Foto: Mark van Veen

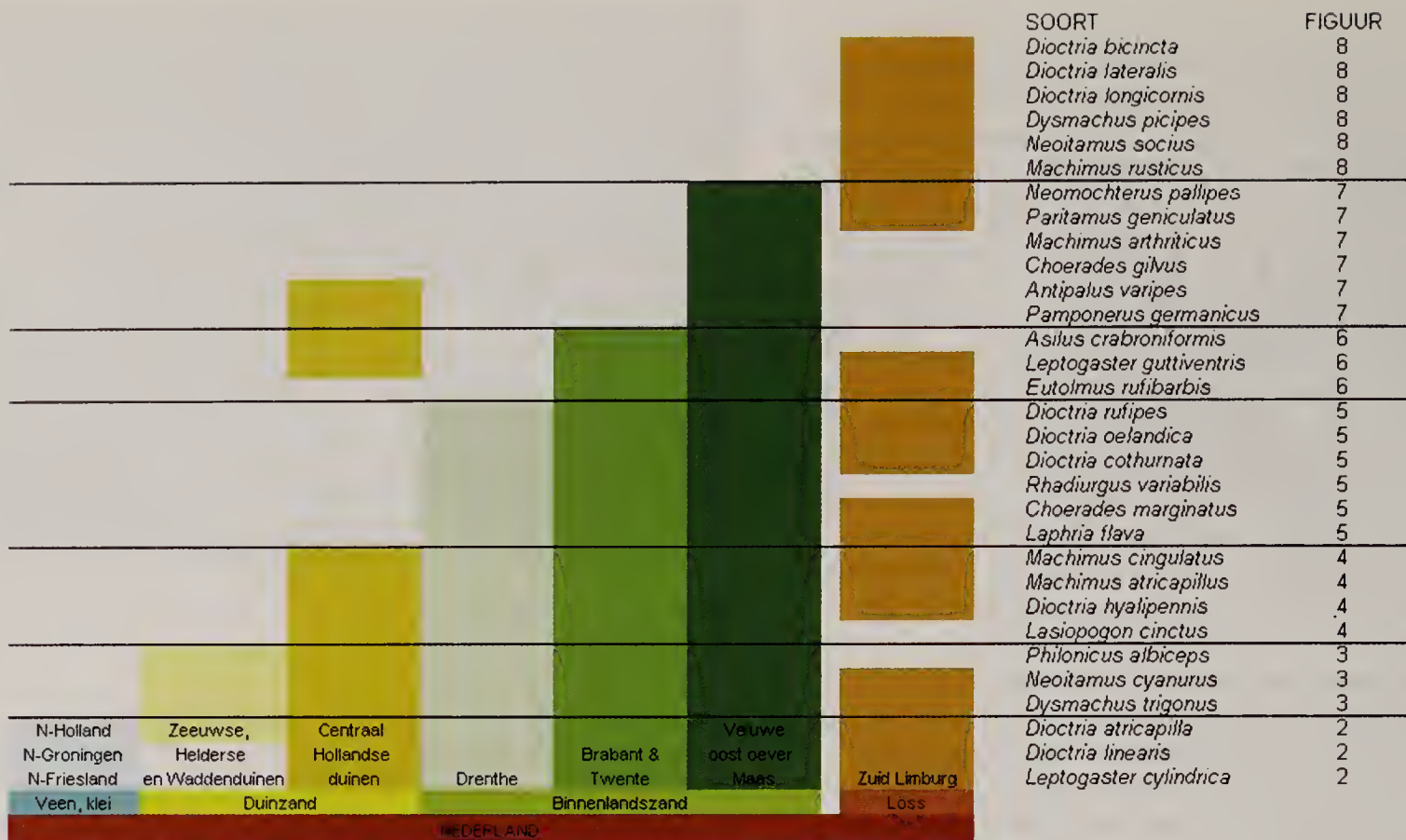
Dioctria hyalipennis (Fabricius) occurs wherever mature bushes and shrub grow in sunny places on sandy soil, like in forest edges.

Noord-Brabant is hier beperkter dan bij de soorten in laag 4, maar de centrale Hollandse duinen komen juist weer in het kaartbeeld terug. Dit wordt mede veroorzaakt door soorten als *Asilus crabroniformis* Linnaeus en *Leptogaster guttiventris* Zetterstedt, die qua verspreidingspatroon duidelijk niet tot laag 3 of lager behoren omdat ze niet in Drenthe aangetroffen worden, maar ook niet in laag 6 passen om dat ze wel in Noord-Brabant en Twente voorkomen. Alleen de centrale zandgronden (onder andere de Utrechtse Heuvelrug en de Veluwe) en Zuid-Limburg kennen, zoals ook al uit de clustering bleek, een 'toplaag' met karakteristieke soorten, die behalve in deze gebieden nergens anders voorkomen. Laag 6 (figuur 7) bevat soorten als *Machimus arthriticus* (Zeller) en *Choerades gilvus* (Linnaeus), die het zwaartepunt van hun verspreiding op de Veluwe hebben liggen. Karakteristiek voor laag 7 (figuur 8) zijn typische Zuid-Limburgse soorten als *Dioctria bicincta* Meigen, *Dysmachus picipes* (Meigen) en *Neoitamus socius* (Loew), die in kalkgraslanden voorkomen of zwervers zijn uit zuidelijke of oostelijke streken.

Door de zeven lagen op elkaar te stapelen kan een trap gevormd worden waarin soorten zijn afgezet tegen de gebieden waarin ze voorkomen. Deze trap (figuur 10), waarin door middel van kleuren is aangegeven in welke gebieden een soort voorkomt, laat heel duidelijk een opbouw in soortenrijkdom zien. De veen- en kleigebieden van Nederland zijn met enkel de drie algemene soorten zeer soortenarm. Het beeld van de duinen wordt iets verstoord, maar duidelijk wordt dat de centrale Hollandse duinen veel rijker zijn dan de overige duingebieden. Drenthe, Noord-Brabant en Twente zijn enigszins soortenrijker dan de duinen maar de hoogste concentratie aan soorten vinden we pas op de plekken waar behalve alle andere lagen ook een toplaag met karakteristieke roofvliegsoorten aanwezig is.

Hotspots

Alleen de Utrechtse Heuvelrug, de Veluwe en de oostelijke Maasoever vertonen behalve de soorten uit alle andere lagen ook een toplaag met karakteristieke, vaak zeldzame, soorten. De hoogste concentraties aan soorten zijn dus op deze



Figuur 10. Soorten afgezet tegen de gebieden waarin ze voorkomen: trapsgewijze soortenopbouw.
Species versus their distribution area: stairway of seven different species layers.

plekken te vinden. De toplagen dekken dus in Nederland de werkelijke hotspots (*sensu* Meyers *et al.* 2000) van roofvliegdiversiteit. Bovendien blijken de hotspots van diversiteit voor de roofvliegen dus samen te vallen met de hotspots van bijzondere soorten. Zuid-Limburg vormt hier een uitzondering op omdat hier een aantal algemenere soorten ontbreekt. Daarnaast is er een nevenspot aan te wijzen: de centrale Hollandse duinen, waar een aantal topsoorten voorkomt (*Pamponerus germanicus* (Linnaeus) (figuur 12) en *Antipalus varipes* (Meigen), terwijl de binnenlandse soorten van de laag 4 hier juist ontbreken (figuur 10).

De oorzaak van de lagenstructuur, en daarmee dus ook een verklaring waarom hotspots op een bepaalde plaats liggen, is mogelijk te vinden in de ecologie van roofvliegen. Roofvliegen vormen een relatief uniforme groep van carnivore warmteminnende insecten die droge zandgronden boven veen- en kleigebieden prefereren (Van Veen 1996). Dit verklaart waarom het noorden van Nederland en delen van de provincies Noord-Holland, Zuid-Holland en Zeeland soortenarm zijn. De temperatuurgradiënt van de kust naar het binnenland kan een mogelijke verklaring vormen voor het ontbreken van binnenlandse soorten in de duinen. De rijkdom in de centrale duinen van Holland kan verklaard worden door de variatie in ecologische omstandigheden (open zand tot en met opgaand bos) en door het feit dat de duinen hier op hun breedst zijn met ruime oppervlakten aan natuur. Opvallend hierbij is dat Zeegers (2001) bij zijn analyse van de in de duinen voorkomende zweefvliegen op een soortgelijke conclusie uit komt. Het voorkomen van xerotherme kalkhelvingen in het Zuid Limburgse heuvelland levert vervolgens de topsoorten op met soorten die Midden-Europese invloeden in Nederland representeren. Tenslotte levert het voorkomen van goed ontwikkelde loof- en naaldbossen soorten op die de lagen 5 en 6 vormen (bijvoorbeeld *Antipalus varipes* voor loofbos en *Choerades gilvus* voor naaldbos).

Uit het kaartbeeld (figuur 7) lijkt het voorkomen van een topsoort, en dus een hoge diversiteit, samen te vallen met de grotere natuurgebieden. De topsoort omvat de Veluwe en de Utrechtse Heuvelrug, het grootste aaneengesloten terrestrische natuurlijke gebied in Nederland, en de oostelijke Maasoever. Indien we bij het Rijk van Nijmegen en de Meinweg ook de aansluitende bossen over de grens in Duitsland in beschouwing nemen, betreft dit precies de grootste beboste natuurgebieden. Gebiedsgrootte zou dus een mogelijke verklaring kunnen zijn voor een hoge diversiteit op die plekken. Echter, aangezien kleine insecten leven in arealen van enkele hectares of kleiner (Den Boer 1990) zou gebiedsgrootte theoretisch geen directe rol kunnen spelen. De grootte van een gebied is dus op zichzelf geen verklaring voor het voorkomen van een hoge roofvliegdiversiteit. Wel kan het verband gelegd worden dat goed ontwikkelde (loof)bossen alleen in grotere eenheden voorkomen, omdat kleinere bossen nooit de structuur van grote bossen bereiken. Gebiedsgrootte kan dus, via een omweg, wel degelijk invloed hebben op de soortdiversiteit. Een andere verklaring zou kunnen zijn dat de Veluwe en de oostelijke Maasoever oude en stabiele gebieden zijn met veel variatie in habitats. Er is veel afwisseling in landschapstypen, er zijn loof- en naaldbossen, heidevelden, zandverstuivingen en agrarische gebieden. Er zijn dus veel verschillende ecologische niches die door verschillende soorten bezet kunnen worden.

Volledigheid gegevens

Idealiter zouden verspreidingsgegevens, met een constante inspanning, uniform verdeeld over Nederland en met dezelfde hoeveelheid aandacht per soort verzameld moeten zijn. Helaas is dit, door de manier waarop de gegevens in de praktijk verzameld worden, niet het geval (Rich 1998, Dennis *et al.* 1999). Het gebruikte bestand dat op de eerder omschre-



Figuur 11. Het voorkeursbiotoop van *Dismachus trigonus* (Meigen), een soort van de tweede laag, bestaat uit open plekken met gras in de duinen en het binnenland. Foto: Mark van Veen

The preferred habitat of Dismachus trigonus (Meigen), a species of the second layer, consists of open sandy patches with grass in the dunes and in the interior of the country.

ven manier tot stand is gekomen en slechts 10.000 records telt heeft een aantal beperkingen. De belangrijkste hiervan zijn de slecht tot niet onderzochte locaties en de schijnbaar ongelijke verdeling van het aantal gegevens over Nederland. De meerderheid aan gegevens komt vaak van de betere/interessantere gebieden in Nederland, of is verzameld in de nabijheid van het huis van een verzamelaar, het zogenaamde 'home range effect' (Dennis & Thomas 2000). Van de 'oninteressante' gebieden, veelal soortenarme gebieden, zijn minder gegevens bekend. Dit beeld wordt nog eens versterkt doordat er in de bestanden meestal alleen gegevens over de aanwezigheid van soorten opgenomen zijn; een duidelijk beeld van de werkelijke bemonsteringsintensiteit kan dus niet verkregen worden. Het is daardoor moeilijk vast te stellen of de 'witte plekken' onderbemonsterd dan wel soortenarm zijn. Ook worden over het algemeen de zeldzamere soorten interessanter gevonden dan de algemenere, wat leidt tot een scheve verdeling van het aantal gegevens per soort. Zeldzamere soorten zullen in dergelijke bestanden over het algemeen oververtegenwoordigd zijn.

Per roofvliegsoort bestaan gemiddeld slechts 250 waarnemingen over geheel Nederland, die bovendien niet gelijkmatig over het land verdeeld zijn. Hierbij kan de vraag gesteld worden of de spreiding wel de geografische of ecologische oorzaak heeft die wij er in dit artikel aan verbinden. Een andere uitleg is dat het specifieke verspreidingspatroon een gevolg kan zijn van de ongelijke bemonsteringsintensiteit en misschien zien we bepaalde relaties wel over het hoofd omdat we niet uit alle delen van Nederland gegevens hebben. Het is dus moeilijk een gedegen uitspraak te doen over de ruimtelijke spreiding van de soorten.

Moeten we de vraag of op basis van verspreidingsgegevens uitspraken over de ruimtelijke organisatie van biodiversiteit gedaan kunnen worden nu negatief beantwoorden? Nee, wij denken dat de aanwezigheid van soorten en de variatie in soortenaantallen tussen rijkere en armere gebieden goed weergegeven wordt. Hoewel er bijvoorbeeld relatief weinig gegevens uit Groningen beschikbaar zijn wordt wel duidelijk dat de fauna van de stuwwal bij Sellingeren afwijkt van die van de rest van deze provincie. Op soortgelijke wijze komen de Gelderse Vallei en de Holterberg of Sint Jansteen/

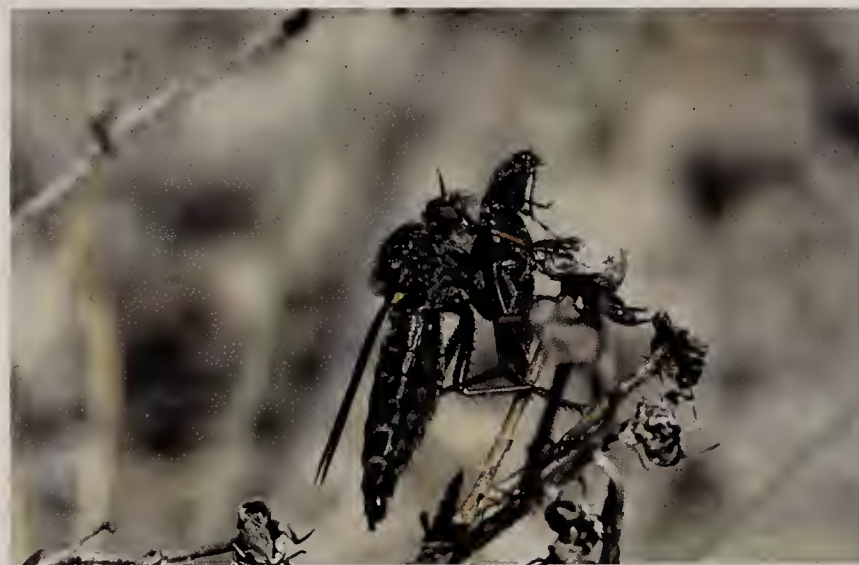
Clinge ook duidelijk uit de analyse (figuur 1). Het valt bij deze analyse dus wel mee met de (effecten van) onderbemonstering.

De keuze die gemaakt is voor de analyse van aan- en afwezigheidsgegevens in plaats van de abundantiecijfers blijkt op landelijke schaal te werken. Het feit dat de interessantste gebieden met veel en/of bijzondere soorten overbemonsterd zijn heeft zo minder invloed. Iedere rekenmethode die toegepast kan worden om de aantallen te standaardiseren, om aldus te corrigeren voor ongelijke bemonsteringsintensiteit, zal de kenmerkende soorten onderwaarderen, omdat deze soorten minder frequent voorkomen dan de wijdverbreide soorten. Meer waarnemingen zullen dit verschil slechts versterken.

Conclusies

Levenswijze en ecologie van de roofvliegsoorten zijn tamelijk uniform. Globaal stellen de verschillende soorten vergelijkbare eisen aan hun omgeving en zullen grotere aantallen soorten voorkomen in die gebieden waarin de leefomstandigheden optimaal zijn voor de soortgroep als zodanig. Door individuele preferenties van soorten zullen de verspreidingsgebieden van verschillende soorten echter niet helemaal samenvallen. Dit resulteert in een opbouw van de fauna in lagen van soortengroepen die, als ze op elkaar gestapeld worden, een trap vormen. Een stijging langs de treden van de soortentrap komt overeen met een stapsgewijze beperking van het bijbehorende verspreidingsgebied. De soorten die bovenaan de trap staan komen enkel nog voor in de optimale gebieden, gelegen op de centrale zandgronden en in Zuid-Limburg. Deze gebieden worden gekenmerkt door de aanwezigheid van (bijna) alle soorten uit de trap inclusief de kenmerkende toplaag, en herbergen dus de hoogste diversiteit.

Een interpretatie van de lagen kan gegeven worden aan de hand van de voorkeur van roofvliegen voor warme, droge gebieden. Zandgronden worden door roofvliegen geprefereerd boven veen- en kleigronden (laag 1 splitst af). Dan speelt de temperatuurgradiënt in de zomer van de kust naar



Figuur 12. *Pamponerus germanicus* (Linnaeus) is een toplaagsoort die alleen in grote aaneengesloten gebieden in het binnenland en de Centraal-Hollandse duinen voorkomt. Foto: Roy Kleukers

Pamponerus germanicus (Linnaeus) is a 'top-layer species', occurring only in large natural areas in the interior of the country and in the central part of the dunes.

het binnenland mogelijk een rol (de lagen 2 en 3 onderscheiden zich). Vervolgens wordt de kwaliteit van de natuurgebieden belangrijk: soorten uit laag 6 komen alleen voor in goed ontwikkelde, gevarieerde bossen, heidevelden en stuifzanden (hiermee onderscheidt zich de toplaag, laag 6). Dergelijke ecosystemen hebben een relatief groot gebied nodig om zich goed te kunnen ontwikkelen; kleinere bossen zullen bijvoorbeeld nooit de structuur en diversiteit van grote bossen bereiken.

Waarschijnlijk is de meest verrassende conclusie uit dit onderzoek dan ook dat niet alleen zoogdiersoorten zoals edelhert *Cervus elaphus* Linnaeus en das *Meles meles* (Linnaeus) een groot gebied nodig hebben om een stabiele populatie op te bouwen, maar dat dit ook geldt voor de ontwikkeling van een soortendiverse fauna van een groep van vliegen met een grootte van minder dan twee centimeter. De conclusies over de verspreiding van roofvliegen ondersteunen dus bijvoorbeeld het beleid om de natuurgebieden van de Ecologische Hoofdstructuur groter en robuuster te maken vanwege de verwachte positieve effecten op de biodiversiteit.

De constatering dat gebiedsgrootte van belang is roept meteen een groot aantal vragen op, want gebiedsgrootte speelt theoretisch gezien geen directe rol in de verspreidingspatronen van dergelijke kleine insecten. Nader onderzoek zou moeten aantonen of bijvoorbeeld de ouderdom van een gebied belangrijk is, het beheer, of de variatie in habitattypen, dan wel dat biogeografische factoren een rol spelen. Vergelijkbaar onderzoek aan andere taxonomische groepen is daarbij onontbeerlijk omdat het meer licht kan werpen op de veronderstelde verbanden tussen omgevingsfactoren en de ruimtelijke organisatie van biodiversiteit.

Dankwoord

De recente uitbreiding van het gegevensbestand heeft plaats gevonden dankzij aanvullingen uit de privébestanden van Andre van Eck, Laurens van der Leij, Jaap van der Linden, Menno Reemer, John Smit, Wouter van Steenis en Jan Velterop. Daarnaast zijn vele honderden tot voor kort ongedetermineerde exemplaren uit de collectie van het Zoölogisch Museum Amsterdam toegevoegd. We danken Ben Brugge voor de toestemming deze exemplaren op te nemen. Opbouwende verbeteringen aan de tekst werden ontvangen van Arnold de Boer.

Literatuur

- Boer P den 1990. Isolatie en uitsterfkans. De gevolgen van isolatie voor de overleving van populaties van arthropoden geïllustreerd aan loopkevers. *Landschap* 7: 101-119.
- Dennis RLH & Thomas CD 2000. Bias in butterfly distribution maps: the influence of hot spots and recorder's home range. *Journal of Insect Conservation* 4: 73-77.
- Dennis RLH, Sparks TH & Harvey PB 1999. Bias butterfly distribution maps: the effects of sampling effort. *Journal of Insect Conservation* 3: 33-42.
- Hill MO 1979. TWINSpan: A fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table of the individuals and attributes. Ithaca, New York.
- Jongman RH, Braak CJF ter & Tongeren OFT van (eds) 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press.
- Reemer M 1999. Nieuwe en oude vindplaatsen van de roofvlieg *Machimus cowini* in Nederland (Diptera: Asilidae). *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 9: 143-144.
- Rich TCG 1998. Squaring the circles - bias in distribution maps. *British Wildlife* 9: 213-219.

- RIVM 2001. *Natuurbalans 2001*. Samson Tjeenk Willink bv.
- Tongeren O van 1986. FLEXCLUS, an interactive program for classification and tabulation of ecological data. *Acta Botanica Neerlandica* 35: 137-142.
- Veen M van 1996. De roofvliegen van Nederland. WM nr. 216. KNNV Uitgeverij.
- Zeegers T 2001. Het belang van de duinen voor de Nederlandse insectenfauna. *Duin* 4: 32-35.

Geaccepteerd 29 augustus 2003.

Summary

Robberfly distribution in The Netherlands; a stairway to species richness

In the framework of a research project on the spatial organisation of Dutch biodiversity, data on distribution of the 40 Dutch robberfly species (Diptera: Asilidae) were used to analyse spatial patterns in species assemblages and diversity. The analysis was done by means of the clustering program TWINSpan at a resolution of 10 x 10 km grid cells, and by comparing the distribution maps of the single species at a resolution of 5 x 5 km grid cells.

The patterns of species assemblages show that it is hard to define characteristic robberfly areas in a positive way. There are two areas where most species are represented, whereas all other areas are poorer in species. Knowing this, a stairway of seven different species layers was constructed. There is a basal layer of species which occur throughout the country (layer I). The next species layer is geographically somewhat more restricted and occurs on the sandy soils of the dunes and the interior. Ascending the species stairway, the following layers are step by step more restricted in terms of the area in which they occur. Only two areas, the Veluwe region (including the Utrechtse Heuvelrug and the east bank of the river Meuse) and the southern part of the province of Limburg distinguish themselves by the occurrence of characteristic species, together forming the top layer. In terms of species diversity, this means that both the highest diversity and the less frequent species are found in these areas. Possible explanations for the layer structure can be found in the regional variation of temperature in The Netherlands - robberflies are thermophilous insects - and indirectly in the size of the natural area. The species forming the top layer occur exclusively in well developed pine- or deciduous forests, heathlands, and on bare sandy soils. These ecosystems require a certain minimum size to develop fully. The Veluwe is the largest nature reserve in The Netherlands, while the forests in Germany bordering the east bank of the Meuse make that this area is also part of a continuous large natural area. So, even for such small animals like robberflies, which during their lives use areas measuring hectares, or even less, it seems to be important to maintain and create large natural areas.