

# **De invloed van een weg op het loopgedrag van twee loopkeversoorten (Coleoptera: Carabidae)**

Jinze Noordijk<sup>1\*</sup>, Debbie Prins<sup>1,2</sup>, Marianne de Jonge<sup>1,2</sup> & Rikjan Vermeulen<sup>2</sup>

Gepubliceerd als

## **Impact of a road on the movements of two ground beetle species (Coleoptera: Carabidae)**

in *Entomologica Fennica* 17 / *Proceedings of the XII European Carabidologists'*

*Meeting*: 276-283

<sup>1</sup> Wageningen Universiteit, Centrum Ecosystemen, Leerstoelgroep Natuurbeheer en Plantenecologie, Postbus 47, 6700 AA Wageningen. Jinze.Noordijk@wur.nl

<sup>2</sup> Stichting Willem Beijerinck Biologisch Station, Kanaaldijk 36, 9409 TV Loon, the Netherlands

### **Sleutelwoorden**

*Agonum sexpunctatum*, barrière, merk-terugvangproef, *Poecilus versicolor*, provinciale weg, verkeerslachtoffers

## **Samenvatting**

We onderzochten het effect van een weg op het loopgedrag en de looprichting van de loopkeversoorten *Poecilus versicolor* en *Agonum sexpunctatum*. Door het gebruik van een merk-terugvangexperiment en raamvallen, bepaalden we het aantal keer dat de loopkevers de weg overstaken en afwijkingen in bewegingsrichtingen. We vonden twee effecten van de weg: 1. De weg is min of meer een barrière voor beide soorten: *P. versicolor* was terughoudend om de weg over te steken en liep significant vaker weg van weg. *Agonum sexpunctatum* stak geen enkele keer de weg over. 2. Beide soorten, maar vooral *A. sexpunctatum*, liepen voornamelijk parallel langs het asfalt en door de greppel. Er werd slechts één individu van *A. sexpunctatum* vliegend bij de weg aangetroffen, hetgeen indiceert dat deze soort wel vliegende de weg kan oversteken. Daarnaast werd op twee transecten van 100 m gezocht naar loopkevers die het slachtoffers waren geworden van het verkeer, waarbij verschillende individuen van *P. versicolor* werden aangetroffen. Aan het eind geven we enkele suggesties over hoe de resultaten van dit experiment te gebruiken voor natuurbeheerdoelstellingen.

## **Introductie**

Wegen hebben verschillende negatieve ecologische effecten, zoals habitat vernietiging en verstoring en vervuiling van het milieu (Forman & Alexander 1998). Daarnaast hebben wegen ook een barrière effect; voor veel dieren zijn ze moeilijk of bijna onmogelijk te passeren en veel dieren worden slachtoffer van het verkeer. Voor enkele soorten is deze barrièrewerking al aangetoond (Baur & Baur 1990, Mader et al. 1990, Dyer et al. 2002, Koivula & Vermeulen 2005). Voor de soorten die voorkomen in de gebieden die door

wegen worden afgesneden, kan dit leiden tot een verlies aan genetische diversiteit (Reh & Seitz 1990, Keller & Largiadèr 2003), wat de kans op lokaal uitsterven vergroot (Pulliam & Dunning 1997).

In 2005 onderzochten wij het loopgedrag van loopkevers naast een provinciale weg die dwars door het natuurherstelgebied het Mantingerveld loopt (Fig. 1a). In dit gebied is vanaf 1954 meer dan 2000 ha heidegebied omgevormd tot landbouwgebied (Fig. 1b). In 1959 was er slechts 325 ha heidegebied over verdeeld in vijf fragmenten (Fig. 1c).

Habitatvernietiging en -fragmentatie werden in de jaren 70 en 80 van de vorige eeuw gezien als belangrijke oorzaken van de achteruitgang van biodiversiteit. Hierom werd een start gemaakt met het plannen, vergroten en verbinden van de overgebleven natuurgebieden. Om de vijf heidefragmenten in het Mantingerveld weer te verbinden probeert Natuurmonumenten van de tussenliggende landbouwgebieden weer heideterreinen en soortenrijke graslanden te maken. Hiervoor wordt de bovenste bodemlaag verwijderd en worden stukken heide in het gebied uitgelegd om voor de benodigde zaden te zorgen (Aerts et al. 1995). Dit moet resulteren in een min of meer verbonden natuurreserveaat van zo'n 1050 ha groot (Fig. 1d). Een provinciale weg deelt echter nog steeds het gebied in twee delen.

Er is al eerder onderzoek gedaan naar het barrière-effect van wegen op loopkevers aan enkele bossoorten (Mader 1984, Keller & Largiadèr 2003, Koivula & Vermeulen 2005). Daarnaast vonden Mader et al. (1990) dat een smalle weg al een barrièrewerking had op een aantal loopkeversoorten van open gebieden, maar zij bespraken geen soortspecifieke

patronen. In dit artikel bestuderen wij of een weg tussen twee relatief droge en warme leefgebieden een barrière is voor een eurytope en een stenotope loopkeversoort. We analyseerden of de soorten de weg overstaken, zowel vliegend als lopend, en of er loopkevers door het verkeer werden doodgereden. We onderzochten of de weg de looprichting van de kevers beïnvloedt. Als dit het geval is dan kan de weg de uitwisseling van individuen en zelfs van soorten tussen de gebieden aan beide kanten van de weg verhinderen.

## **Materiaal en Methoden**

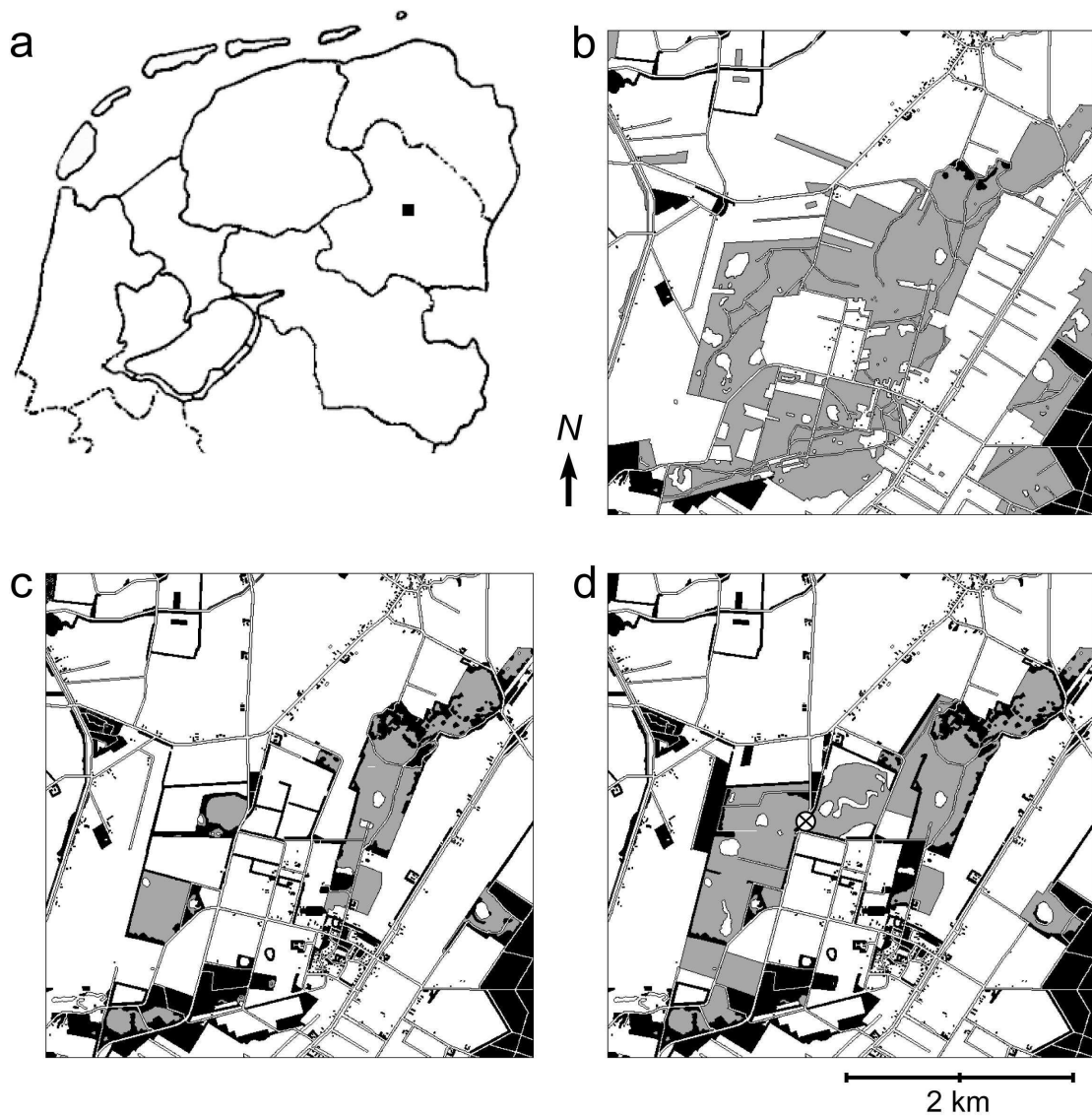
### *Locatie*

De provinciale weg (N317, Hoogeveenseweg), met een breedte van 6.5 m, werd aangelegd in 1968 en verbindt Westerbork met Hoogeveen. Het experiment vond plaats rond een gedeelte van deze weg in het natuurherstel terrein dat aan de westzijde werd begrensd door het heidegebied het Hullenzand en aan de oostzijde door het geplagde terrein het Grootte Veld (52°46'N - 6°35'E) (Fig. 1d), beide gebieden zijn onderdeel van het Mantingerveld. Gemiddeld rijden er 2400 auto's per dag over deze weg (gegevens Provincie Drenthe). Aan beide zijden van de weg is een grazige berm. Aan de westzijde, ongeveer 2 m van de weg, ligt een droge greppel.

### *De twee loopkeversoorten*

We gebruikten *Poecilus versicolor* (Sturm, 1824) en *Agonum sexpunctatum* (Linnaeus, 1758) (Fig. 2) om het loopgedrag langs de weg te bestuderen. Deze soorten werden

**Figuur 1.** Locatie en ontwikkeling van het natuurherstelreïn Mantingerveld geïllustreerd door kaarten van het gebied. De bestudeerde provinciale weg loopt recht door het midden van dit gebied. Witte vlakken zijn landbouwgebieden, grijze vlakken zijn heideterreinen en in figuur d ook geplagde landbouwgebieden, zwarte vlakken zijn bossen. a: Locatie van het Mantingerveld in het noorden van Nederland (■). b: Situatie in 1954. c: Situatie in 1990. d: Situatie in 2004. De locatie van de weg ‘enclosure’ wordt weergegeven door een cirkel met een kruis erin.



uitgekozen omdat ze algemeen zijn in het Mantingerveld en ze in de geplagde akkers ook een geschikt leefgebied kunnen vinden (Verhagen & Vermeulen 2005).

*Poecilus versicolor* is een eurytope soort van open gebieden (Turin et al. 1991). De soort kan aangetroffen worden in verschillende lage vegetaties op verschillende bodemtypen. In Nederland heeft ze echter een voorkeur voor zandige bodems en is ze het meest algemeen in heideterreinen (Turin 2000). *Poecilus versicolor* is macropteer (langvleugelig) en in staat om te vliegen, maar slechts een klein gedeelte van de populatie heeft de mogelijkheid om vliegspieren te ontwikkelen (Desender 1989). Er zijn waarnemingen van *P. versicolor* in het geplagde terrein het Groote Veld, maar in zeer lage abundantie vergeleken met het heidegebied het Hullenzand (Verhagen & Vermeulen 2005).

**Figuur 2.** *Agonum sexpunctatum* (foto T. Faassen) en *Poecilus versicolor* (foto B. Hamers).



De tweede soort, *Agonum sexpunctatum*, is in Nederland een stenotope loopkever van voornamelijk oligotrofe vochtige heideterreinen (Turin et al. 1991), maar ze kan ook in andere habitattypen voorkomen. De soort is macropteer (langvleugelig) en kan vliegen, maar een deel van de populatie heeft gereduceerde vleugels (Desender 1989). *Agonum*

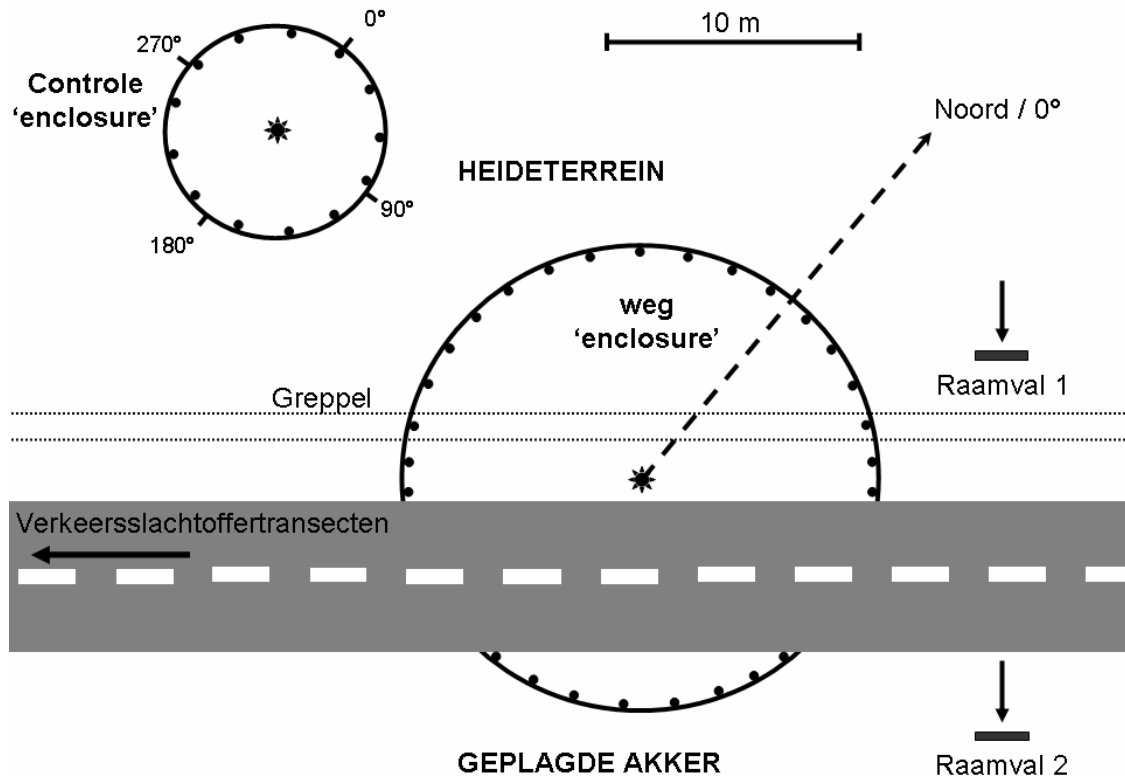
*sexpunctatum* is algemeen in het heideterrein Hullenzand en werd recentelijk ook aangetroffen in de geplagde akker het Grootte Veld (waarneming A.Spee).

#### *Experimentele 'enclosures'*

Van buigzame 'board' planken werden een ronde 'enclosure' om de weg gemaakt en een controle 'enclosure' om te testen of de aanwezigheid van de weg de looprichting van de twee loopkeversoorten verandert (Fig. 3 en 4). De controle 'enclosure' was in het heidegebied, ongeveer 30 m verwijderd van de weg 'enclosure'. De diameter van de weg 'enclosure' was 19.4 m en die van de controle 'enclosure' 8.4 m. Loopkevers werden in het omliggende heideterrein verzameld en gemerkt door putjes in de dekschilden te maken met een kleine soldeerbout. In de beide 'enclosures' werden gemerkte individuen van *P. versicolor* en *A. sexpunctatum* losgelaten in het midden. In de 'enclosures' tegen de planken werden droge potvallen (diameter: 10 cm, diepte: 9 cm) geplaatst, alle op dezelfde afstand van elkaar en van het loslaatpunt (13 in de controle en 27 in de weg 'enclosure'). In de weg 'enclosure' werden 1188 individuen van *P. versicolor* en 113 individuen van *A. sexpunctatum* losgelaten. In de controle 'enclosure' waren dit respectievelijk 342 en 39 individuen. We noteerden wanneer een gemerkte loopkever gevonden werd in één van de potvallen.

Binnen de 'enclosures' werd het noorden de waarde 0° gegeven en kregen de potvallen met de klok mee waarden tussen de 0 en de 360°. In de weg 'enclosure' werden de potvallen tussen 295° en 345° niet meegenomen in de analyses om te compenseren voor de gaten in de cirkel waar de weg liep. Op deze manier werd een evenredige verdeling

**Figuur 3.** Schematische weergave van het experiment in het veld. De locatie van de weg en de controle 'enclosure' wordt weergegeven, inclusief alle potvallen (●). Gemerkte loopkevers werden in het midden van beide 'enclosure' vrijgelaten (\*). De raamvallen en de transecten waarbinnen verkeersslachtoffers werden gezocht staan aangegeven.



van meetpunten gemaakt, waardoor een voorkeurrichting voor de loopkevers bepaald kon worden. De voorkeurrichtingen in beide 'enclosures', uitgedrukt als 'gemiddelde vector lengte' en 'gemiddelde hoek' werden berekend volgens de methoden in Batschelet (1981), waarbij gebruik werd gemaakt van het aantal terugvangsten in de verschillende potvallen. Om een eventuele bimodale richtingsvoorkeur te bepalen werden de data getransformeerd door de hoek van elk teruggevangen individu met twee te vermenigvuldigen, waarna de gemiddelde vector en hoek opnieuw werden berekend.



Significantie van de gemiddeld hoek werd geanalyseerd met een Rayleigh test voor willekeurigheid (Batschelet 1981). Verschillen in de verdeling van de looprichting in de weg en de controle ‘enclosures’ werden geanalyseerd met Chi-kwadraat toetsen, nadat de potvallen voor beide ‘enclosures’ in drie delen waren samengevoegd.

**Figuur 4.** De weg ‘enclosure’ met op de eerste foto de heidekant en op de andere foto de kant van de geplagde akker (Foto’s J. Noordijk).



### *Verkeersslachtoffers*

Tijdens negen weken, van 31 maart to 3 juni, verzamelden en determineerden we loopkevers die door het verkeer waren doodgereden. Het verzamelen werd dagelijks (op werkdagen) verricht op twee transecten van 100 m op het gehele asfaltgedeelte van de weg en 1 meter van de beide bermen. Per transect werd ongeveer 30 minuten gezocht. Eén transect lag dicht bij de weg ‘enclosure’ tussen het heidegebied en de geplagde akker. Het tweede transect lag tussen een bebost gebied en akkers.

### *Raamvallen*

Dicht bij de weg 'enclosure' werden twee raamvallen geplaatst om loopkevers die van het heidegebied naar de geplagde akker vlogen te vangen. Eén val stond aan de heidekant van de weg en de andere stond aan de andere kant van de weg bij de geplagde akker (Fig. 3). Een plexiglas raam hing in een metalen frame ongeveer 1 m boven de grond. Het raam was 1 bij 1 m en een bak van 15 cm breed, gevuld met een formoloplossing, werd onder één zijde van dit raam gehangen om de loopkevers die tegen het raam vlogen op te vangen. Deze vallen werden wekelijks gelegeerd van 15 april tot 26 mei.

### **Resultaten**

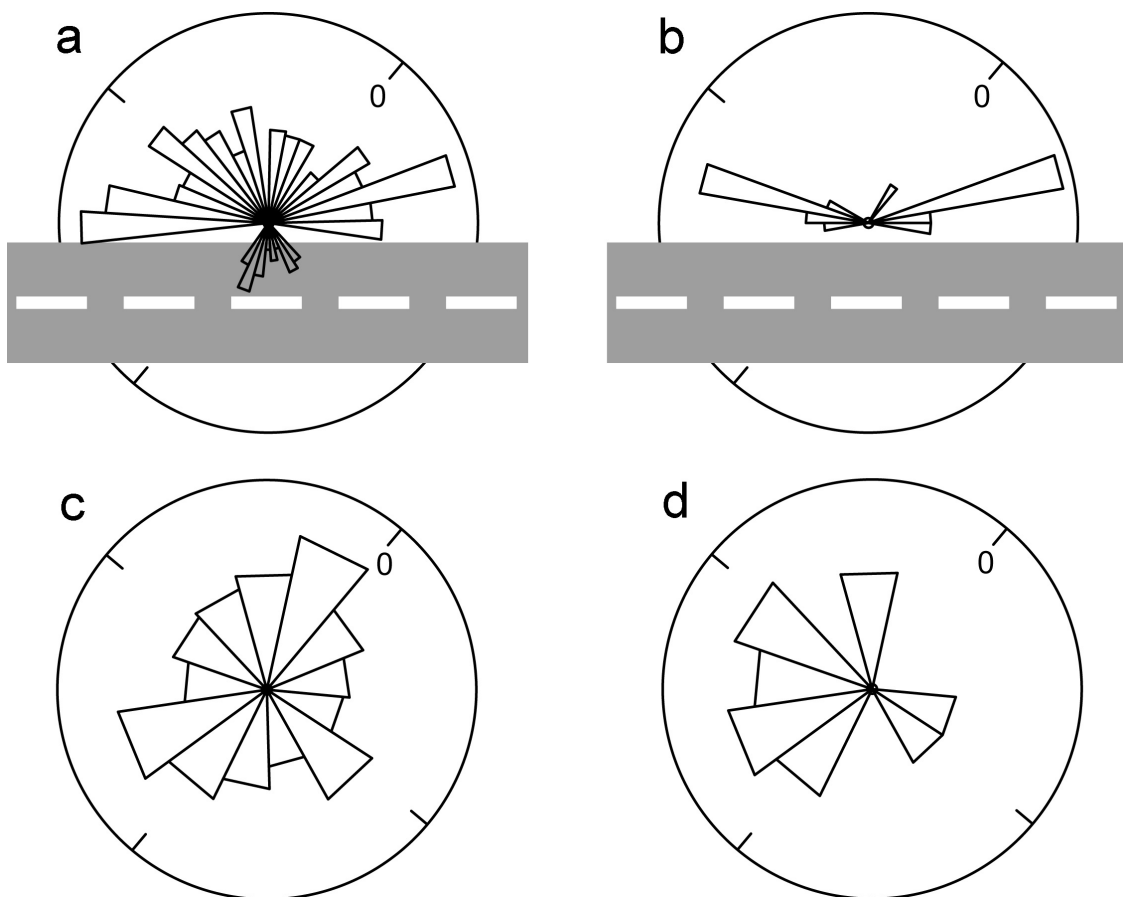
#### *De 'enclosures'*

In de weg 'enclosure' was het terugvangpercentage voor *P. versicolor* 32% (380 individuen). Vierentwintig van de 380 teruggevangen individuen hadden de weg overgestoken. Dit is veel minder dan verwacht kan worden op basis van een willekeurige looprichting. *Poecilus versicolor* had een significante bewegingsrichting loodrecht van de weg af (gemiddelde hoek 298°,  $r=23.0$ ,  $df=331$ ,  $p<0.001$ ) (Fig. 5a). Daarnaast liet een aangepaste Rayleigh test zien dat de soort ook een bimodale richtingsvoorkeur had en de weg en de greppel volgt ( $r=79.7$ ,  $df=331$ ,  $p<0.001$ ).

In de weg 'enclosure' was het terugvangpercentage voor *A. sexpunctatum* 39% (45 individuen). Het barrière-effect van de weg was voor *A. sexpunctatum* sterker: geen enkel individu had de weg overgestoken. Er kon echter geen eenduidige richtingsvoorkeur voor deze loopkever worden aangetoond. De data geven hiervoor een goede verklaring: er was

een zeer sterke bimodale richtingsvoorkeur langs de weg en in de greppel (Fig. 5b). Een aangepaste Rayleigh test bevestigde dit ( $r=0.88$ ,  $df=44$ ,  $p<0.001$ ).

**Figuur 5.** Terugvangresultaten van de weg en de controle 'enclosure' voor beide loopkeversoorten. De verschillende 'driehoeken' geven de richting aan van de potvallen tegen de 'enclosure'rand waar de individuen werden gevangen. De lengte van de 'driehoeken' zijn proportioneel voor het aantal terugvangsten en niet tussen de cirkels te vergelijken. a. Looppatroon van *P. versicolor* in de weg 'enclosure' (380 individuen). b. Looppatroon van *A. sexpunctatum* in de weg 'enclosure' (45 ind.). c. Looppatroon van *P. versicolor* in de controle 'enclosure' (164 ind.). d. Looppatroon van *A. sexpunctatum* in de controle 'enclosure' (13 ind.).



In de controle 'enclosure' waren de terugvangpercentages voor *P. versicolor* en *A. sexpunctatum* respectievelijk 48% (164 individuen) en 33% (13 individuen). Voor *P. versicolor* kon geen richtingsvoorkeur gevonden worden (Fig. 5c). Voor *A. sexpunctatum* was er echter een significante richtingsvoorkeur naar het zuid-westen (gemiddelde hoek 217°,  $r=0.50$ ,  $df=14$ ,  $p=0.027$ ) (Fig. 5d), waarschijnlijk is dit te wijten aan het lage aantal terugvangsten in deze 'enclosure'.

Wanneer de verdeling van de looprichtingen van *P. versicolor* en *A. sexpunctatum* in de weg 'enclosure' vergeleken wordt met de controle 'enclosure', dan is er een duidelijk verschil in de looprichting voor beide soorten ( $\chi^2=50.7$ ,  $df=2$ ,  $p<0.001$  voor *P.v.* en  $\chi^2=22.9$ ,  $df=2$ ,  $p<0.001$  voor *A.s.*). Beide soorten lopen in de weg 'enclosure' dus significant anders dan in de controle 'enclosure'.

#### *Verkeersslachtoffers*

Er werden 29 dode individuen van acht loopkeversoorten verzameld van de weg (Appendix 1). Hieronder bevonden zich zeven individuen van *P. versicolor* en drie individuen van de stenotope heidesoort *Carabus arvensis* Herbst, 1784.

#### *Raamvallen*

Er werden 272 individuen van achttien loopkeversoorten verzameld uit de raamvallen (Appendix 2). Er bevond zich één individu van *A. sexpunctatum* tussen deze vangsten, ze werd echter gevangen aan de heidekant van de weg. Naast *A. sexpunctatum*, vonden we geen specifieke heidesoorten of stuifzandsoorten in de raamvallen.

## **Discussie**

### *Effecten van de weg*

Er werden twee effecten van de weg op het loopgedrag van de twee loopkeversoorten waargenomen. Ten eerste verhindert de weg de dieren om zich vrij te bewegen tussen de gebieden aan beide zijden van de weg; de eurytope soort *P. versicolor* is terughoudend om de weg over te steken en voor de stenotopie soort *A. sexpunctatum* kon geen overstekende individuen genoteerd worden. Voor andere loopkeversoorten zijn min of meer dezelfde resultaten gevonden (Mader 1984, Koivula & Vermeulen 2005). Dit experiment bevestigt dat voor soorten van open gebieden wegen ook barrières in het landschap zijn. De verschillende heidegebieden in het Mantingerveld worden gefragmenteerd door de weg, wat resulteert in gescheiden deelpopulaties voor sommige soorten aan de twee wegzijden. De kans op de kolonisatie van de geplagde akkers neemt hierdoor ook af. Ten tweede hebben beide soorten, en vooral *A. sexpunctatum*, de neiging om langs de weg en in de greppel te lopen. Mader et al. (1990) vonden dezelfde reactie van loopkevers langs wegen en een treinrails. Deze neiging kan ertoe leiden dat loopkevers van hun habitat weglopen en het kan ook de loopafstand vergroten voordat ze het volgende geschikte leefgebied vinden, met het risico dat hun energievoorraad opdraakt voordat ze deze plek bereiken (Mader et al. 1990). Beide loopkeversoorten uit dit experiment zijn algemeen en waarschijnlijk niet erg kwetsbaar. We verwachten dat de weg een nog belangrijkere barrière zal zijn voor echte habitatspecialisten, voornamelijk kleine soorten die niet kunnen vliegen.

We vonden drie individuen van *C. arvensis* dood op de weg. Deze zeldzame soort is een specialist van heidegebieden (Turin 2000). Er werden ook enkele zoogdieren, vogels, amfibieën en een reptiel als verkeersslachtoffer gevonden (gegevens hier niet weergegeven). Dit illustreert de directe effecten van verkeer op doelsoorten van heidegebieden. Helemaal als de discrepantie tussen het totaal aantal gedode dieren en het lage aandeel dat daadwerkelijk gevonden wordt tijdens surveys in acht wordt genomen (Slater 2002).

Het ontbreken van specifieke heide- en stuifzandsoorten vliegend langs de weg (behalve een individu van *A. sexpunctatum*), indiceert de mogelijkheid dat wegen ook voor vliegende stenotope dieren barrières kunnen zijn (zie ook Askling & Bergman 2003, Bhattacharya et al. 2003, Laurance et al. 2004). Natuurmonumenten heeft als doel om van het Mantingerveld één samenhangend natuurgebied te maken, maar de weg verhindert enkele soorten in het vrijelijk bewegen en zorgt dat de populaties onder druk komen te staan door het veroorzaken van verkeersslachtoffers.

#### *Suggesties om de barrièrewerking te verminderen*

De beste manier om het barrière-effect van de provinciale weg te verminderen is om de weg te verplaatsen buiten het natuurontwikkelingsterrein, maar dit is waarschijnlijk geen haalbare optie. Een ecoduct kan een andere effectieve maatregel zijn voor de dieren uit de heideterreinen. Er bestaat vrijwel geen literatuur over de werking van ecoducten voor loopkevers, dus de effectiviteit is niet bekend. Alleen Rietze (2002) laat zien dat verschillende loopkeversoorten ecoducten gebruiken als de vegetatie hierop overeenkomt

met de vegetatie in de brongebieden en er habitatcorridors naar het ecoduct zijn aangelegd (zie ook Luell et al. 2003). Soorten van vochtige en natte habitats zullen de overwegend droge ecoducten waarschijnlijk niet gebruiken (Rietze 2002), wegonderdoorgangen lijken voor deze soorten een goede mitigatiemaatregel (Luell et al. 2003).

Een breed ecoduct functioneert waarschijnlijk beter dan een smalle en het lijkt het best om het ecoduct op hetzelfde niveau te maken als het omliggende landschap. Als het ecoduct bedekt wordt met karakteristieke vegetatie van de doelsoorten van het Mantingerveld, een heidemozaïek, dan wordt het voor de stenotope soorten mogelijk om de weg over te steken en voor de grote en eurytope soorten wordt de kans om doodgereden te worden vermindert.

#### *Omgaan met de bimodale bewegingen*

Het feit dat *P. versicolor* en *A. sexpunctatum* langs de weg en in de greppel blijven lopen, laat zien dat wegen en begeleidende structuren loopkevers kan wegleiden van hun habitat. Dit kan verminderd worden door een goede constructie van de weg. Bermen en greppels door een bepaald gebied kunnen het best ook uitkomen in soortgelijk gebied en zouden geïntegreerd moeten worden in de natuureservaten. Bermen op zich kunnen voor doelsoorten ook een belangrijk habitat zijn (bijv. Vermeulen 1993, Eversham & Telfer 1994).

De neiging van loopkevers om langs de weg te blijven lopen suggereert dat bermen dieren naar ecoducten kan leiden, maar ook van één gebied naar een ander gebied. Deze corridorfunctie kan worden versterkt als 1. de bermen uit de typische vegetatie bestaat van twee te verbinden gebieden, 2. ze niet te lang zijn en 3. ze ook voorzien in reproductiemogelijkheden (Getz et al. 1978, Vermeulen 1993). De onafwendbare en altijd aanwezige wegen kunnen op deze manier veranderd worden in handige verbindingen tussen gefragmenteerde natuurgebieden.

### **Dankwoord**

Wij zijn erg dankbaar dat Natuurmonumenten ons dit onderzoek liet uitvoeren en voor een financiële bijdrage zorgde. JN wordt gefinancierd door de Dienst Weg- en Waterbouwkunde (Ministerie van V&W). Arnold Spee was een fantastische veldassistent. André Schaffers en Karlè Sýkora waren behulpzaam bij het analyseren van de data en het bediscussiëren van de resultaten. Florian Kohler wordt bedankt voor het verbeteren van een eerdere versie van dit artikel en de hulp bij het maken van de figuren.

### **Literatuur**

- Aerts, R., Huiszoon, A., van Oostrum, J.H.A., van de Vijver, C.A.D.M. & Willems, J.H., 1995: The potential for heathland restoration on formerly arable land at a site in Drenthe, The Netherlands. - *Journal of Applied Ecology* 32: 827-835.
- Askling, J. & Bergman, K.-O. 2003: Invertebrates - a forgotten group of animals in infrastructure planning? Butterflies as tools and model organisms in Sweden. - *Proceedings of the International Conference on Ecology and Transportation 2003*: 476-482. Available at: <http://www.icoet.net/downloads/03Birds&Insects.pdf>
- Batschelet, E. 1981: *Circular statistics in biology*. - Academic Press, London. 371 pp.



- Baur, A. & Baur, B. 1990: Are roads barriers to dispersal in the land snail *Arianta arbustorum*? - Canadian Journal of Zoology 68: 613-617.
- Bhattacharya, M., Primack, R.B. & Gerwein, J. 2003: Are roads and railroads barriers to bumblebee movement in a temperate suburban conservation area? - Biological Conservation 109: 37-45.
- Desender, K., 1989: (Dispersion ability and ecology of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in Belgium: an evolutionary approach). - Studiedocumenten van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen 54. 136 pp. (In Dutch)
- Dyer, S.J., O'Neill, J.P., Wasel, S.M. & Boutin, S. 2002: Quantifying barrier effects of roads and seismic lines on movements of female woodland caribou in northeastern Alberta. Canadian Journal of Zoology 80: 839-845.
- Eversham, B.C. & Telfer, M.G. 1994: Conservation value of roadside verges for stenotopic heathland Carabidae: corridors or refugia? - Biodiversity and Conservation 3: 538-545.
- Forman, R.T.T. & Alexander, L.E. 1998: Roads and their major ecological effects. - Annual Review of Ecology and Systematics 29: 207-231.
- Getz, L.L., Cole, F.R. & Gates, D.L. 1978: Interstate roadsides as dispersal routes for *Microtus pennsylvanicus*. - Journal of Mammalogy 59: 208-212.
- Keller, I. & Largiadèr, C.R. 2003: Recent habitat fragmentation caused by major roads leads to reduction of gene flow and loss of genetic variability in ground beetles. - Proceedings of the Royal Society of London B 270: 417-423.
- Koivula, M.J. & Vermeulen, H.J.W. 2005: Highways and forest fragmentation - effects on carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). - Landscape Ecology 20: 911-926.
- Laurance, S.G.W., Stouffer, P.C. & Laurance, W.F. 2004: Effects of road clearings on movement patterns of understory rainforest birds in central Amazonia. - Conservation Biology 18: 1099-1109.
- Luell, B., Bekker, G.J., Cuperus, R., Dufek, J., Fry, G., Hicks, C., Hlaváč, V., Keller, V., Rosell, C., Sangwine, T., Tørsløv, N. & le Maire-wandall, B. 2003: Wildlife and Traffic: A European handbook for identifying conflicts and designing solutions. - KNNV publishers, Utrecht. 176 pp.
- Mader, H.J. 1984: Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. - Biological Conservation 29: 81-96.

- Mader, H.J., Schell, C. & Kornacker, P. 1990: Linear barriers to arthropod movements in the landscape. - *Biological Conservation* 54: 209-222.
- Pulliam, H.R. & Dunning, J.B. 1997: Demographic processes: population dynamics on heterogeneous landscapes. - In: Meffe, G.K. & Carroll, C.R. (eds.), *Principles of conservation Biology*, second edition: 203-232. Sinauer Associates Publishers, Sunderland, 729 pp.
- Reh, W. & Seitz, A. 1990: The influence of land use on the genetic structure of populations of the common frog *Rana temporaria*. - *Biological Conservation* 54: 239-249.
- Rietze, J. 2002: (The effectiveness of wildlife overpasses ("green bridges") over roads using the example of ground beetles - methods, experiences and results). - *Angewandte Carabidologie* 4-5: 63-93. (In German)
- Slater, F.M. 2002: An assessment of wildlife road casualties - the potential discrepancy between numbers counted and numbers killed. - *Web Ecology* 3: 33-42.
- Turin, H. 2000: (Fauna of the Netherlands 3. The Dutch carabid beetles: distribution and ecology. (Coleoptera: Carabidae)). - Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis. KNNV uitgeverij, European Invertebrate Survey, Leiden. 666 pp. (In Dutch)
- Turin, H., Alders, K., den Boer, P.J., van Essen, S., Heijerman, Th., 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.
- Verhagen, R. & Vermeulen, R. 2005: (The carabid beetles of the Mantingerveld. Illustration of the effects of habitat fragmentation and the measures for defragmentation). - Stichting Willem Beijerinck Biologisch Station, Loon, the Netherlands. (In Dutch)
- Vermeulen, H.J.W. 1993: The composition of the carabid fauna on poor sandy road-side verges in relation with comparable open areas. - *Biodiversity and Conservation* 2: 331-350.

## Appendix 1.

Loopkeversoorten die als verkeersslachtoffer werden gevonden op de weg en in een smalle strook in beide bermen. De kevers werden op twee transecten verzameld; transect 1 lag tussen het heidegebied en de geplagde akkers, transect 2 lag tussen een bebost gebied en akkers.

Soort	transect 1	transect 2
<i>Amara nitida</i> Sturm, 1825	1	-
<i>Amara</i> sp.	1	2
<i>Calathus melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758)	-	1
<i>Carabus arvensis</i> Herbst, 1784	3	-
<i>Carabus nemoralis</i> Müller, 1764	5	2
<i>Carabus problematicus</i> Herbst, 1786	-	2
<i>Harpalus affinis</i> (Schrank, 1781)	-	1
<i>Harpalus</i> sp.	1	1
<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm, 1824)	2	5
<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	-	1
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	1	-

## Appendix 2.

Loopkeversoorten die gevangen zijn door de twee raamvallen. De vallen, die dicht op de weg stonden, vingenv kevers die van het heideterrein naar de geplagde akker vlogen. Raamval 1 stond aan de heidekant van de weg en raamval 2 stond aan de kant van de weg met de geplagde akker.

Soort	raamval 1	raamval 2
<i>Acupalpus brunnipes</i> (Sturm, 1825)	7	-
<i>Agonum meulleri</i> (Herbst, 1784)	1	1
<i>Agonum sexpunctatum</i> (Linnaeus, 1758)	1	-
<i>Amara aenea</i> (Degeer, 1774)	16	9
<i>Amara anthobia</i> A.Villa & G.B.Villa, 1833	3	2
<i>Amara famelica</i> Zimmermann, 1832	15	13
<i>Amara lunicollis</i> Schioedte, 1837	31	13
<i>Amara nitida</i> Sturm, 1825	14	15
<i>Amara plebeja</i> (Gyllenhal, 1810)	1	-
<i>Amara similata</i> (Gyllenhal, 1810)	1	-
<i>Anchomenus dorsale</i> (Pontoppidan, 1763)	2	-
<i>Ansiodactylus binotatus</i> (Fabricius, 1787)	4	3
<i>Calathus melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758)	21	34
<i>Harpalus rufipalpis</i> Sturm, 1818	11	16
<i>Harpalus affinis</i> (Schrank, 1781)	3	8
<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer, 1797)	1	1
<i>Pterostichus vernalis</i> (Panzer, 1796)	14	7
<i>Stenolophus teutonius</i> (Schranck, 1781)	-	4