

# Evolutie van het vliegvermogen bij carabiden en de gevolgen voor het overleven van soorten

P. J. den Boer

Dr. P. J. den Boer,  
Biologisch Station,  
Kampweg 27,  
9418 PD Wijster (Dr.)

Onderdeel van onderzoek (sinds 1959) naar het overleven van soorten en populaties in één cultuurlandschap aan Biol. Station te Wijster (L.H. Wageningen)

Voordracht gehouden voor de Ned. Entom. Ver. op 26 april 1980 te Utrecht (Mededeling no. 218 van het Biologisch Station, Wijster)

*Lokale populaties van diersoorten zijn geen eeuwig leven beschoren: vroeg of laat sterven zulke populaties uit. Dit gebeurt niet alleen o.i.v. grote klimatologische verschuivingen, zoals ijstijden, of door het optreden van de mens die zijn habitat vernietigt, maar ook onder normale, natuurlijke omstandigheden. Dit betekent, dat een soort slechts zal kunnen voortbestaan als er gemiddeld genomen ongeveer evenveel (of zelfs meer) lokale populaties worden gevestigd als er uitsterven. En dit betekent weer dat elke soort over verbredingsmiddelen moet beschikken, die hem in staat stellen om voor vestiging geschikte of geschikt geworden plaatsen te kunnen bereiken.*

*Verbreiding van insecten op een meer dan lokale schaal vindt vrijwel geheel door de lucht plaats, hetzij door actief vliegen, hetzij door zich meer passief met luchtstromingen te laten vervoeren. Van dit laatste verbredingsmiddel kan niet alleen gebruik worden gemaakt door slecht vliegende insecten, zoals bladluizen, thripsen, gal- en sluipwespen, kleine kevers, e.d., maar ook door kleine ongevleugelde vormen, zoals mijten, springstaarten en kleine spinnetjes. Grotere vormen zullen hiertoe het t.o.v. hun gewicht ongunstige oppervlak moeten vergroten, hetzij door het maken van draden, zoals bij grote spinnen (de bekende 'herfstdraden'; zie o.a. Richter, 1971), hetzij door het uitspreiden van vleugels zoals bij grotere kevers en wantsen. Het laatste heeft boven het zweven met behulp van draden als bijkomend voordeel, dat bij rustig weer ook nog enig actief vliegen, en daarmee op korte afstand gericht sturen naar een geschikt geachte plaats, mogelijk is. Van dit laatste wordt vooral gebruik gemaakt door water- en oeverinsecten, die zich op een glimmend wateroppervlak oriënteren, en door vele bosinsecten, die een bossilhouet kunnen waarnemen. Vele fytofage insecten schijnen zich op vluchtige verbindingen, afgegeven door de voedselplant, te kunnen oriënteren.*

## LOOPKEVERS

In het volgende zal ik me geheel beperken tot het verbredingsvermogen van loopkevers, omdat we langzamerhand inzicht beginnen te krijgen in de processen die dit vermogen modificeeren, en daarmee in de gevolgen hiervan voor het ontstaan en vooral voor het overleven van soorten. Loopkevers (Carabidae) onderscheiden zich vooral van vele andere insectengroepen door twee eigenschappen: de grote soortenrijkdom (het aantal beschreven soorten wordt op 40.000 geschat) en het bestaan van zowel con-

stant gevleugelde (macroptere), als constant ongevleugelde (brachyptere), als vleugeldimorfe soorten. Beide eigenschappen hebben ze overigens gemeen met twee andere keverfamilies, de Curculionidae (snuitkevers) en de Staphilinidae (kortschildkevers) en we zullen zien, dat er mogelijk verband bestaat tussen deze twee zaken.

Ongevleugelde loopkevers zijn ontstaan uit gevleugelde, hetgeen nog duidelijk is te zien aan kleinere of grotere rudimenten van vleugels bij de meeste constant brachyptere soorten. Reeds Darwin (1859) heeft dit begrepen, toen hij het grote aantal ongevleugelde keversoorten op het eiland Madeira probeerde te verklaren door te veronderstellen, dat de gevleugelde individuen zichzelf zouden wegselecteren door weg te vliegen, waardoor verhoudingsgewijs steeds meer ongevleugelde individuen aan de voortplanting zouden gaan deelnemen. Later zou blijken dat dit verschijnsel algemeen optreedt onder loopkevers die reeds lang oude, stabiele gebieden bewonen (zoals oude bossen), vooral wanneer deze gebieden bovendien sterk geïsoleerd zijn, zoals eilanden en bergtoppen (Darlington, 1943). In dit licht gezien zouden vleugeldimorfe soorten dus een evolutiestadium op de weg naar brachypterie vertegenwoordigen. Dit zou echter tevens moeten betekenen dat het al of niet bezitten van vleugels een genetisch bepaalde eigenschap is. Jackson (1928) toonde als eerste aan (bij de snuitkever *Sitona hispidulus*), dat dit inderdaad het geval is, en Lindroth (1946) liet zien dat hetzelfde opgaat voor de loopkever *Pterostichus anthracinus*. In beide gevallen was langvleugelig homozygoot recessief en kortvleugelig dominant. Stein (1973) liet dit nog eens zien voor een andere snuitkever (*Apion virens*), en op ons instituut verkreeg Aukema (in prep.) uit zes kortvleugelige ouderparen van de loopkever *Calathus mollis erythroderus* onder 174 nakomelingen 44 langvleugeligen (= 25,3%); dus nauwkeurig een enkelvoudige Mendelsplitsing met kortvleugelig dominant (Den Boer et al., 1980).

Lindroth (1949) maakte van deze eenvoudige genetische relatie gebruik bij zijn pogingen om de postglaciale kolonisatie van Fennoscandia door carabiden te reconstrueren. Hij ging daarbij uit van de stelling: als een bepaald gebied al lang door een vleugeldimorfe soort wordt bewoond, zullen we daar vele oude populaties aantreffen, d.w.z. populaties waaruit de gevleugelde exemplaren al voor het grootste deel zijn verdwenen en waarin we dus overwegend of zelfs uitsluitend brachyptere exemplaren zullen vinden. In recent gekoloniseerde gebieden zullen we echter alleen jonge populaties kunnen aantreffen, d.w.z. po-

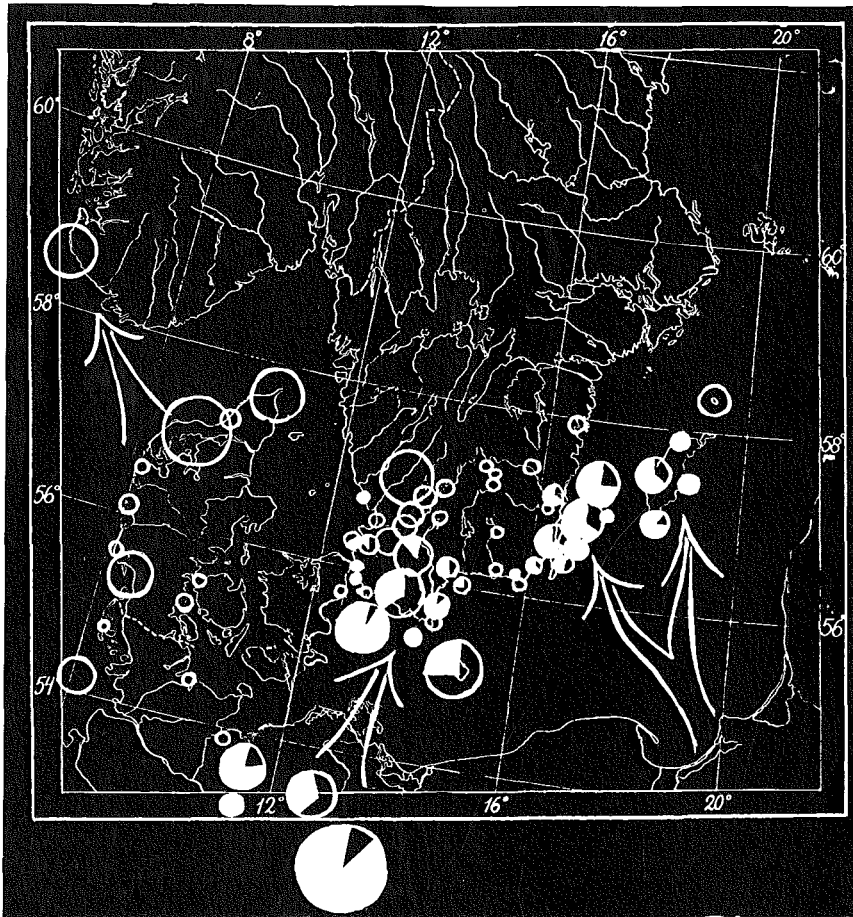


Fig. 1: Dimorfie-kaart van *Calathus mollis* voor Fenoscandia uit Lindroth (1949: 368, Fig. 28). Voor populatiemonsters uit verschillende gebieden is weergegeven de verhouding macropteren (zwart)/brachypteren (wit). De grootte van de stippen geeft een indruk van de aantallen exemplaren die konden worden bestudeerd. De westelijke, geheel macroptere populaties zijn *C. mollis mollis*, de meer oostelijke populaties *C. mollis erythroderus*.

populaties die kort geleden werden gevestigd door vliegende individuen en dus nog grotendeels of zelfs uitsluitend uit gevleugelde exemplaren zullen bestaan. Dit principe wordt leerzaam geïllustreerd door *Calathus mollis* (Fig. 1): In N.-Duitsland vinden we populaties die verondersteld worden oud te zijn en van waaruit de soort zich kennelijk heeft verbreid naar Z-Zweden: ook de populaties in Z.O.-Zweden zullen uit Midden-Europa afkomstig zijn. Aan de kusten van Denemarken, in Z.W.-Noorwegen, maar ook aan de Britse kust en in onze duinen, vinden we de geheel macroptere *Calathus mollis mollis*, die waarschijnlijk van een oudere oorsprong is dan alleen het ontbreken van ongevleugelden zou doen vermoeden. De blijkbaar zeer recente immigratie van de meer oostelijke *Calathus mollis erythroderus* (Van Dijk, 1978) in ons land vormt waarschijnlijk een nieuwe golf van uitbreiding in westelijke richting. Het ziet er overigens naar uit dat deze midden-Europese *C. mollis erythroderus* intussen al tot op soortsniveau is gaan verschillen van de westelijke kustbewoner *C. mollis mollis* (Aukema, in prep.). We zullen de vele andere boeiende gevallen die Lindroth (1949) behandelt (en die o.a. aanleiding waren tot het opstellen van zijn veel besproken hypothese van de glaciële refugia) helaas moeten laten rusten, en onmiddellijk overgaan tot het experimentele bewijs van zijn stelling.

#### EEN 'EXPERIMENT'

Wanneer midden in een reeds lang bewoond gebied plotseling een groot onbewoond terrein zou opduiken, zou dit onder deze hypothese aanvankelijk alleen kunnen worden bevolkt (de randen wellicht uitgezonderd) door constant macroptere loopkeversoorten en door de gevleugelde

exemplaren van dimorfe soorten. Dit onwaarschijnlijke experiment werd uitgevoerd door het droogleggen van onze IJsselmeerpolders: toen we in 1964, zeven jaren na het droogvallen, Oost-Flevoland bemonsterden, bleek het percentage macroptere exemplaren van vleugeldimorfe soorten daar inderdaad aanzienlijk hoger te zijn dan bijv. in Drenthe (Den Boer, 1970); zie Fig. 2. Het feit, dat er toch ook al brachyptere exemplaren van deze soorten werden gevonden, kunnen we thans beter begrijpen dan toen: voor steeds meer soorten wordt, in tegenspraak met de entomologische literatuur over migratie (o.a. Johnson, 1969), ontdekt dat niet alleen maagdelijke vrouwtjes maar ook reeds bevruchte vrouwtjes vliegen (zie o.a. Van Huizen, 1979). Wij kunnen dergelijke zaken vaststellen door vliegende loopkevers te onderscheppen m.b.v. raamvallen, waarmee de omstandigheden waaronder de insecten vliegen kunnen worden bepaald. Er kon worden vastgesteld, dat onmiddellijk na het droogvallen van Zuid-Flevoland grote aantallen vliegende loopkevers dit gebied binnendrongen (Haeck, 1971).

In het algemeen is ons gedurende tien jaren bemonsteren met raamvallen gebleken dat, hoewel loopkevers hun vleugels uitsluitend gebruiken voor het bereiken van een nieuwe woonplaats of eventueel een overwinteringskwartier (*Cicindela's* en enkele *Bembidion*-soorten uitgezonderd), dit vliegen veel belangrijker is dan zelfs Lindroth (1945, 1949) kon vermoeden. Niet alleen vliegen individuen geregeld weg uit instabiele habitats (zoals oevers en akkers; zie bijv. Van Huizen, 1977), maar ook individuen in populaties die meer stabiele terreinen bewonen (zoals bossen en oude heidevelden) doen dit zo nu en dan. Dit onderstreept nog eens het uitgangspunt: het uitsterven van lokale populaties is een normaal verschijnsel en zal derhalve op de een of andere wijze gecompenseerd moeten worden door (her)vestigingen.

Men realiseer zich dat dit alles betekent, dat het ontstaan van vleugeldimorfe en vooral van constant brachyptere loopkeversoorten in feite een doodlopende evolutie inzet. Immers: individuen die wegvliegen nemen de genen die verantwoordelijk zijn voor

Fig. 2: De verhouding macroptere/brachyptere in, vrijwel zeker, betrekkelijk oude populaties (Drenthe) en in met zekerheid nieuw gevestigde populaties (O.-Flevoland) voor een aantal vleugeldimorfe carabidensoorten (Uit: Den Boer, 1970: 7, Fig. 2).

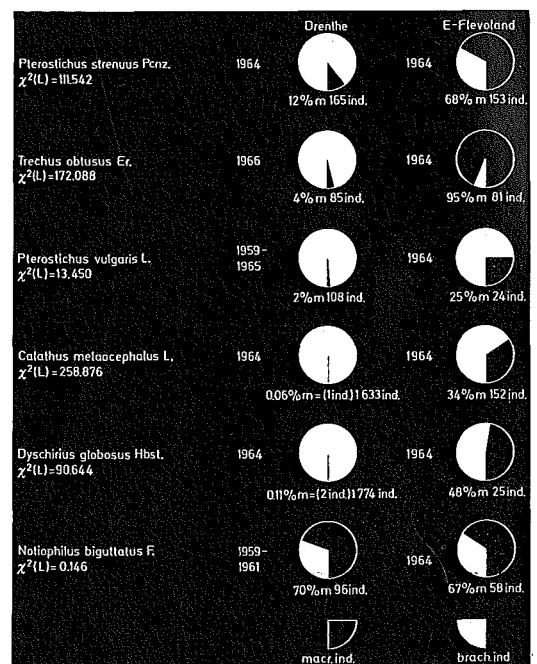


Fig. 3: Vergelijking van de frequentieverdeling van relatieve vleugelgrootten voor exemplaren gevangen in raamvallen (tijdens vliegactiviteiten) met die voor exemplaren gevangen in vangblikken (tijdens loopactiviteiten). Enkele akkersoorten: populaties uit sterk instabiele habitats.

delijk zijn voor dit vliegvermogen met zich mee en selecteren deze eigenschappen dus weg uit de populatie. Daar dergelijke wegvliegende individuen, door het als regel slechte vliegvermogen van carabiden, over het algemeen een vrij grote sterftekans zullen lopen en dus meestal een kleinere kans zullen hebben om zich voort te planten dan de exemplaren die blijven, zullen er gemiddeld minder individuen van elders de populatie binnenvliegen dan er uit wegvliegen. Het netto-effect zal dus zijn: hoe langer een populatie zich op een bepaalde plaats weet te handhaven (en dat betekent meestal: hoe stabiel de habitat) hoe verder de selectie tegen eigenschappen die het vliegvermogen bepalen, zal voortschrijden. De mate waarin en de tijd gedurende welke de soort als geheel deze eigenschappen nog zal kunnen behouden, zal dus vooral afhangen van de frequentie waarmee populaties door vliegende individuen kunnen worden gevestigd, daar alleen hierdoor de betrokken genen (althans lokaal) weer een nieuwe impuls krijgen. Met andere woorden: vroeger of later zal een vleugeldimorfe soort overgaan in een constant brachyptere soort en deze zal zich door een tekort aan verspreidingsvermogen slechts zelden gedurende zeer lange perioden kunnen handhaven. Alleen *Carabus*-soorten hebben het door hun uitstekende loopvermogen betrekkelijk lang

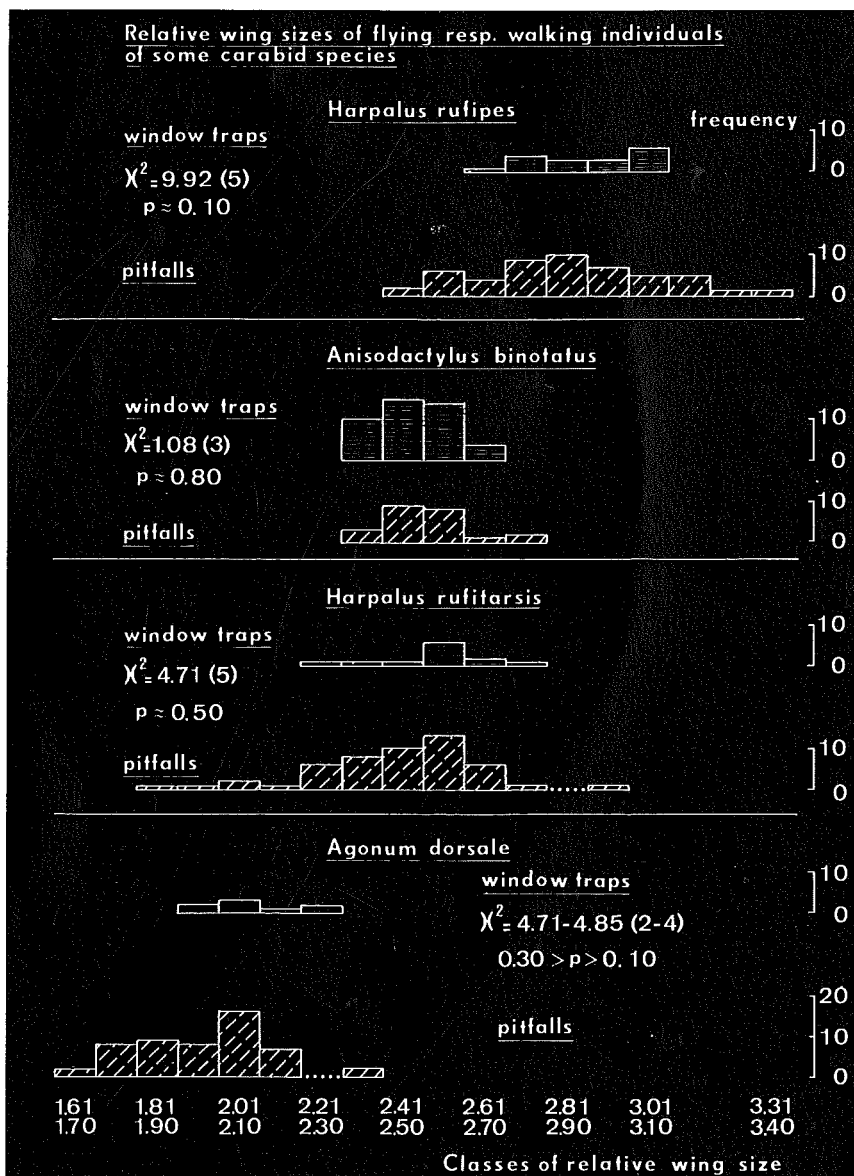
uitgehouden. Dit beeld is niet alleen in overeenstemming met de zoögeografische stelling van Lindroth (1949) en met de immigraties in onze IJsselmeerpolders, maar ook met onze overige veldervaringen: sterk instabiele habitats worden vrijwel uitsluitend bewoond door constant macroptere soorten (hoge uitsterf- en vestigingsfrequentie); hoe stabiel een habitat, hoe meer vleugeldimorfe of zelfs constant brachyptere soorten, en meestal ook hoe lager het percentage gevleugelde exemplaren bij de dimorfe soorten.

### HET EVOLUTIEPROCES

We zullen nu een meer gedetailleerd beeld van dit evolutieproces geven. Hoewel kortvleugelig/langvleugelig soms op een enkelvoudige Mendelsplitsing berust, lijkt het niet waarschijnlijk dat kortvleugelige exemplaren via een soort 'macromutatie' in één stap ontstaan. Het bestaan van vleugelpolymorfe soorten, soorten waarbij allerlei vleugelgrootten worden gevonden, wijst hier al op. Het ziet er veeleer naar uit, dat een aantal genetische processen invloed zal hebben op de grootte van de vleugels van carabiden en dat natuurlijke selectie allereerst aangrijpt op de hieruit resulterende variatie in vleugelgrootte via de hieraan blijkbaar gekoppelde variatie in de neiging tot vliegen. Wij konden hierover een en ander te weten komen door de relatieve vleugelgrootten (oppervlak vleugel/oppervlak dek-schild) te bepalen van exemplaren die in raamvallen waren gevangen en deze te vergelijken met de relatieve vleugelgrootten van exemplaren uit normale populatiemonsters, d.w.z. gevangen in vangblikken, dus tijdens loopactiviteiten (Den Boer et al., 1980).

In vele gevallen zullen individuen die wegvliegen uit populaties die instabiele habitats bewonen geen kleinere kans hebben om nageslacht voort te brengen dan de individuen die blijven, vooral wanneer die habitats erg gemakkelijk bereikbaar zijn zoals het geval is met akkers. In elk geval zullen dergelijke individuen bijdragen tot spreiding van het betreffende risico, hetgeen uiteindelijk weer een gunstig effect zal hebben op het overleven van de soort (zie: Den Boer, 1968). Daardoor zal bij akkersoorten een goed vliegvermogen over het algemeen door selectie worden begunstigd, zódat we mogen verwachten, zowel in raamvallen als in populatiemonsters, overwegend of zelfs uitsluitend exemplaren met een goed vliegvermogen, d.w.z. met relatief grote vleugels, te zullen aantreffen (Fig. 3). Deze verwachting wordt inderdaad bewaarheid, hoewel men zich kan afvragen of dit bij *Agonum dorsale* nog wel het geval is. Die twijfel is in zoverre gerechtvaardigd, dat er bij deze soort individuen worden aangetroffen die het vermogen om vliegsieren te ontwikkelen geheel hebben verloren. Blijkbaar kunnen zich bij deze soort zo nu en dan ook individuen met een uitgesproken slecht verspreidingsvermogen handhaven. Bovendien leert dit voorbeeld ons, dat het vliegvermogen niet alleen door de ontwikkeling van de vleugels wordt bepaald.

Door het vergelijken van grote series metingen aan enkele *Amara*-soorten werd pas goed duidelijk wat er gebeurt (Fig. 4). *Amara plebeja* is een akkersoort die in bossen overwintert, waardoor alle individuen tussen overwinterings- en reproductiehabitat heen en weer moeten vliegen (Van



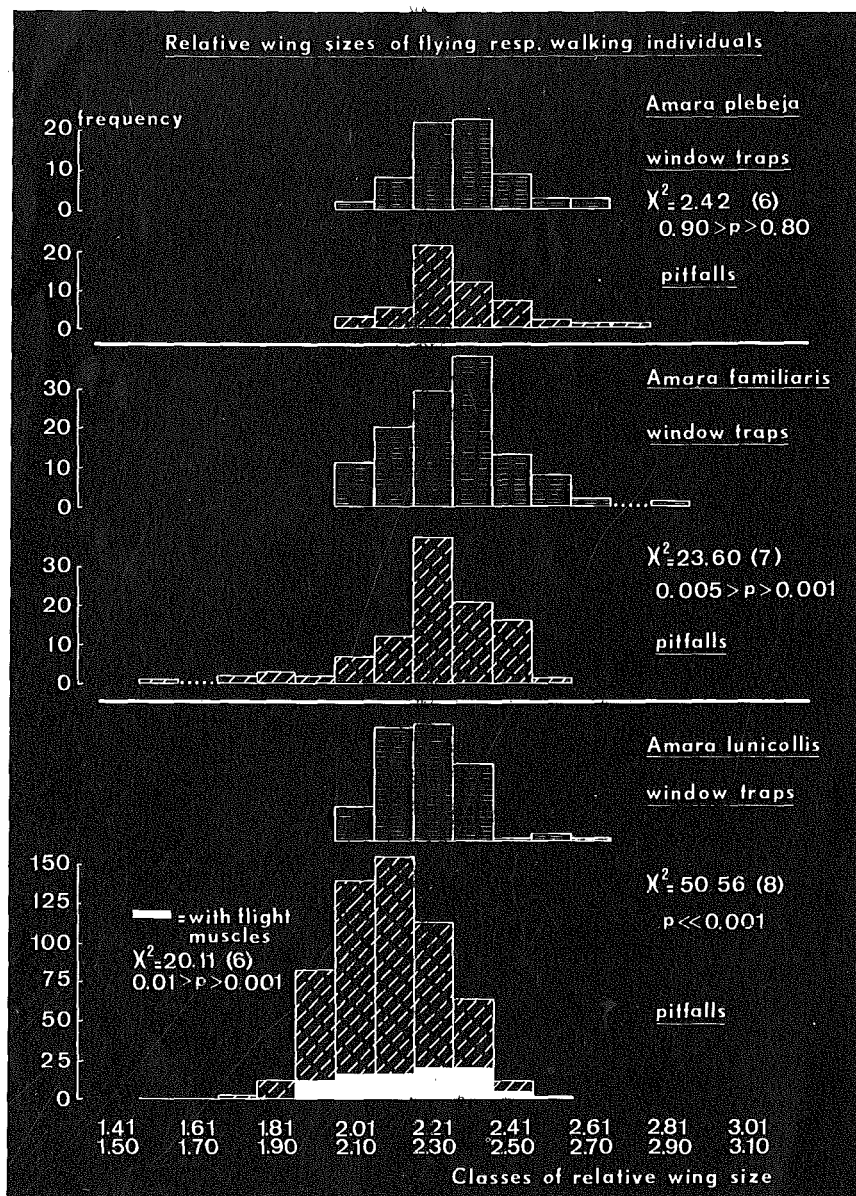


Fig. 4: Als Fig. 3. Enkele Amara-soorten: overgang van het uitsluitend bewonen van sterk instabiele habitats (A. plebeja) naar het overwegend bewonen van recent stabiel geworden habitats (A. lunicollis).

Huizen, 1977). Hierdoor krijgt selectie tegen een goed vliegvermogen bij deze soort geen enkele kans. Bij *Amara familiaris*, ook een akkersoort, is de situatie al duidelijk veranderd: in de bemonsterde populaties komen regelmatig exemplaren voor met relatief kleine vleugels, die blijkbaar slechts een geringe - of zelfs ontbrekende - neiging tot vliegen vertonen. Waarschijnlijk hangt dit samen met het eurypotep karakter van deze soort, waardoor deze zich ook thuis voelt in tuinen en parken, die dikwijls veel stabiel zijn dan akkers en waar dus al enige selectie tegen een goed vliegvermogen zou kunnen plaats vinden. Bij *Amara lunicollis*, een soort van dichte grasvegetaties, is deze verschuiving in de relatieve vleugelgrootte van individuen in populatiemonsters t.o.v. die in raamvalvangsten al veel verder voortgeschreden. Bovendien heeft gemiddeld nog maar 16% van de exemplaren in de bemonsterde populaties het vermogen om vliegsparieren op te bouwen en dit zijn vooral weer exemplaren met relatief grote vleugels. Deze forse reductie van het vliegvermogen is waarschijnlijk een recent gevolg van een door ontwatering stabiel geworden van vele van de half-natuurlijke grasvegetaties in heide en hoogveen, die deze soort bij voorkeur bewoont. Het is niet moeilijk om zich voor te stellen hoe

dit proces verder zal verlopen: zowel de verschuiving van de frequentieverdeling van vleugelgrootten naar lagere waarden als de afname van het percentage exemplaren dat nog vliegsparieren kan ontwikkelen, zal zich voortzetten. In tegenspraak met de entomologische literatuur (o.a. Johnson, 1969) krijgen wij steeds meer de indruk dat het vermogen om vliegsparieren te ontwikkelen mede berust op recessieve genetische factoren. Wij verwachten dus dat dit percentage exemplaren met vliegsparieren na een snelle afname op een lage waarde zal blijven hangen, alleen op basis van de productie van homozygoten uit terugkruisingen tussen heterozygoten (een soort 'genetic load' dus), om vervolgens - vooral in grotere populaties - nog maar héél langzaam verder af te nemen. Dit alles gaat desalniettemin gepaard met een sterke afname van het vliegvermogen van de soort en op den duur bestaat daardoor het gevaar dat dit niet meer toereikend zal zijn om voldoende populaties te (her)vestigen, vooral wanneer de geschikte habitats kleiner in aantal en moeilijker bereikbaar worden. Zie verder: Den Boer et al. (1980).

Enkele van deze voor *Amara lunicollis* te verwachten stadia in dit evolutieproces vinden wij al gerealiseerd bij andere carabiden die thans vrijwel geheel of zelfs uitsluitend leven in stabiele habitats (Fig. 5). Bij *Nebria brevicollis* zijn de vleugels nog niet zo veel kleiner dan bij *Amara lunicollis*, maar toch hebben we van deze talrijke bossoort nog maar twee individuen in raamvallen gevangen. Dit wordt echter begrijpelijker als we weten, dat slechts 3% van de exemplaren uit populatiemonsters over functionele vliegsparieren beschikt (Nelemans, in prep.). Nog verder voortgeschreden is dit proces bij *Pterostichus versicolor*: Al weer veel kleinere vleugels en slechts 1% van de individuen met functionele vliegsparieren, maar wel met relatief grote vleugels (Van Huizen, 1979). *Agonum assimile* heeft nog kleinere vleugels (ongeveer zo groot als bij *Pterostichus oblongopunctatus*); veel minder dan 1% van de exemplaren uit populatiemonsters heeft functionele vliegsparieren en tot dusverre nog geen uit de raamvalvangsten. Het zal duidelijk zijn dat dit proces op de lange duur moet leiden tot constant brachyptere soorten met relatief grote - maar voor vliegen onbruikbare - vleugelrudimenten, zoals we thans vinden bij *Agonum ericeti* (Den Boer et al., 1980).

#### POLY- EN DIMORFIE

Hoe ontstaan nu echter vleugeldi- of polymorfe soorten? Daarvoor gaan we weer even terug naar *Amara lunicollis*. Wanneer een soort in dit evolutiestadium niet alleen de stabiel geworden habitats bewoont, maar ook habitats kan blijven bewonen die hun instabiele karakter behouden, zullen op verschillende plaatsen verschillende processen gaan verlopen. In de instabiele habitats, waar de uitsterf- en vestigingsfrequentie hoog is, zullen de dieren hun vliegvermogen en daarmee o.a. hun grote vleugels behouden. In de stabiele habitats daarentegen zal de relatieve vleugelgrootte in de tijd afnemen volgens het proces dat we hiervoor bespraken. Wanneer de instabiele habitats grote aantallen vliegende individuen produceren, zal er een goede kans bestaan, dat er ook zo nu en dan enkele in de meer



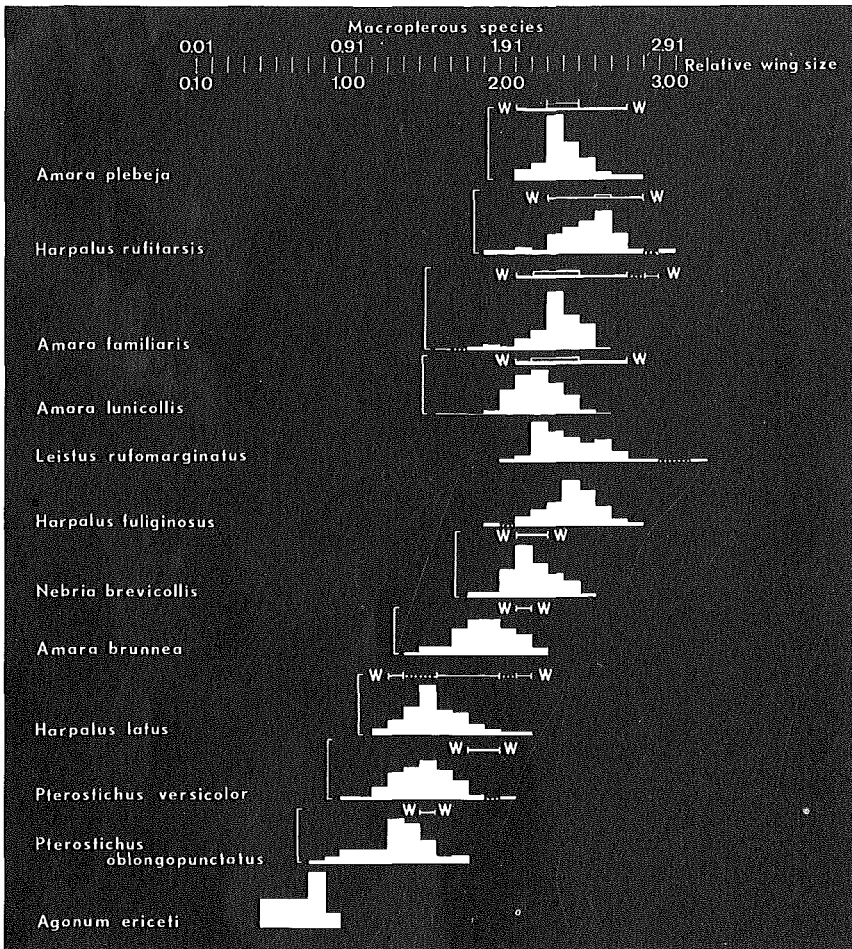
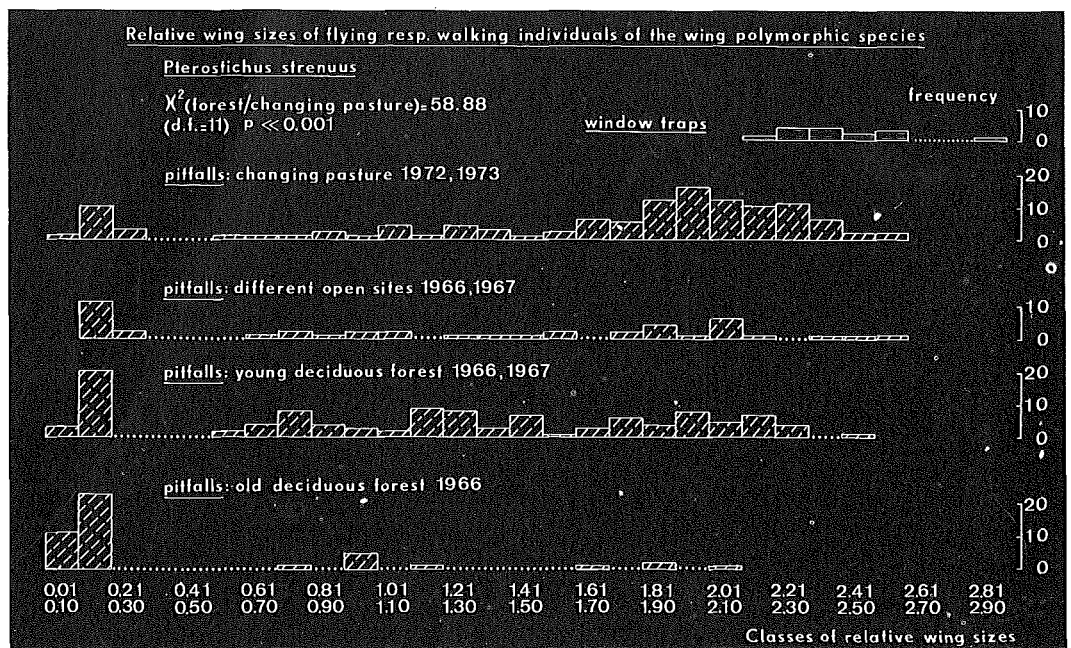


Fig. 5: Relatie tussen relatieve vleugelgrootte en stabiliteit van het habitat. Boven de frequentieverdeling voor populatiemonsters is tussen twee letters W de range van vleugelgrootten bij vliegende exemplaren (raamvalvangsten) weergegeven. Macroptere soorten: parallel aan de verschuiving van de rel. vleugelgrootte naar kleinere waarden neemt de stabiliteit van het overwegend bewoonde habitattypetoe (Agonum ericeti is reeds brachypteer: geen vliegvermogen meer in onze populaties, elders nog dimorf).

Fig. 6: Als Fig. 3. De vleugelpolymorfe soort Pterostichus strenuus in resp. instabiele habitats (weilanden, diverse open terreinen), jong loofbos en oud loofbos.

stabile habitats binnenvliegen. Zulke injecties met genen voor grote vleugels zullen tijdens het proces van reductie van vleugelgrootte in de stabiele habitats het aanzien geven aan het optreden van allerlei intermediaire vleugelgrootten. Kortom, er zal een vleugelpolymorfe soort ontstaan (meer hierover in: Den Boer et al., 1980). Dit evolutiestadium wordt heel duidelijk vertegenwoordigd door *Pterostichus strenuus* (Fig. 6); in betrekkelijk instabiele veeweiden vrij grote, maar tijdelijke populaties met een hoog percen-



tage macropteren, hoewel ook daar al enkele intermediaire vleugelgrootten en zelfs een aantal brachypteren; in oude loofbossen kleine populaties met overwegend kortvleugeligen. Jonge loofbossen geven een vrijwel ideale tussenfase te zien, en van daaruit zullen vermoedelijk in de vorm van reeds bevruchte langvleugelige vrouwtjes ook genen voor kortvleugelig in de instabiele populaties kunnen worden geïntroduceerd. Uit onze vangblikseries was al bekend, dat op allerlei voor deze soort ongeschikte plaatsen zo nu en dan een macroptere migrant kan worden gevangen (Den Boer, 1970), evenals trouwens in de raamvallen. Wij vermoeden, dat deze soort oorspronkelijk loofbos bewoonde met mogelijk enige voorkeur voor de wat instabieler en misschien wat dichter met kruiden en grassen begroeide delen langs waterloopjes, bij bronnetjes en in afgesneden meanders. In dat geval zou dit een voorbeeld zijn van een soort die door het optreden van de mens niet benadeeld is, maar veeleer zijn verspreidingsvermogen weer heeft kunnen vergroten. Ook de vleugelpolymorfe soorten *Clivina fossor* en *Bembidion tetracolum* bewonen enerzijds stabiele habitats (oude heidevelden resp. loofbos) en anderzijds instabiele habitats (voor beide soorten door de mens geschapen). Vooral *Bembidion tetracolum* laat zien wat er gebeurt als het verkeer tussen de twee habitattypen afneemt: de soort dreigt uiteen te vallen in twee vormen, een brachyptere en een macroptere vorm; het wordt een vleugeldimorfe soort o.i.v. disruptieve selectie. *Notiophilus biguttatus* is in feite al een vleugeldimorfe soort, die door het incidenteel optreden van een intermediair individu nog laat zien langs welke weg (disruptieve selectie) dit stadium werd bereikt. Maar ook het grote verschil in de frequentieverdelingen van vleugelgrootten tussen populaties uit oude en die uit jonge bossen wijst er op dat de grootte van de vleugels bij deze soort nog gemakkelijk modificeerbaar is en blijkbaar nog niet is gefixeerd tot een enkelvoudige Mendelsplitsing (zie verder: Den Boer et al., 1980). Een dergelijke fixatie tot brachypteer/macropteer heeft wel al plaatsgevonden in *Calathus mollis erythroderus* en in *Calathus piceus* (Fig. 7). Wat

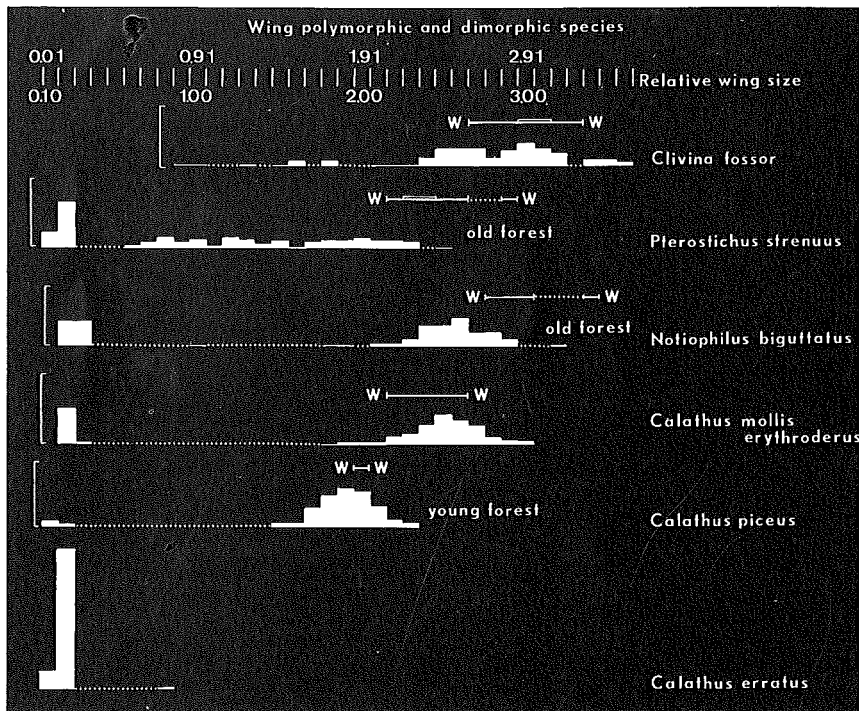


Fig. 7: Als Fig. 5. Enkele vleugelpolymorfe en vleugeldimorfe soorten. *Calathus erratus* vertegenwoordigt het eindstadium voor vleugeldimorfe soorten: een zeer laag percentage macropteren, waarbij de vleugels bovendien reeds zó klein zijn geworden, dat het vliegvermogen ernstig in gevaar komt.

de eerste soort betreft, werd al verteld dat dit rechtstreeks werd aangetoond door Aukema (in prep.) m.b.v. kruisingsproeven. *Calathus piceus* laat dit zien in de vorm van dezelfde (en normale) frequentieverdelingen van vleugelgrootten voor macropteren in zowel oude als jonge bossen. Beide soorten hebben het hoge percentage langvleugeligen vooral te danken aan een recente kolonisatie van Drenthe. *Calathus piceus* vestigde zich daar meer dan een eeuw geleden vanuit het Westen: vóór 1860 werd de soort in het aangrenzende Duitse gebied niet gevonden (Horion, 1941) en sindsdien zijn er alleen macropteren verzameld (Lindroth, 1945), terwijl in West- en Midden-Nederland het percentage langvleugeligen veel lager is (30–45%) dan in Drenthe (93%). *Calathus mollis erythroderus* werd pas in 1972 in Drenthe ontdekt in de vorm van snel opkomende en weer teruglopende, tijdelijke populaties (Van Dijk, 1978), waarschijnlijk een normale eigenschap voor een nieuwe kolonisor, hetgeen wij echter nader hopen te bestuderen (zie ook Meijer, 1974: kolonisatie van de Lauwerszeepolder). Zie verder: Den Boer et al. (1980).

Na het voorgaande mogen wij verwachten, dat vleugeldimorfe soorten, die reeds lang in stabiele habitats leven, hun langvleugeligen vrijwel geheel zullen hebben verloren. Daar langvleugeligheid recessief is, zullen op den duur alleen nog macropteren worden geproduceerd uit terugkruisingen tussen heterozygoot kortvleugeligen (genetic load), en op grond daarvan mogen we bij dergelijke soorten slechts een laag percentage macropteren verwachten. Dit blijkt inderdaad te kloppen voor deze soorten uit oude, stabiele habitats (zie: Den Boer, 1977). Dikwijls is het percentage zelfs zéér laag: *Calathus erratus* (0,2%), *Agonum fuliginosum* (0,12%), *Calathus melanocephalus* (0,23%), *Dyschirius globosus* (0,11%), *Metabletus foveatus* (0,23%). Toch waren *Calathus melanocephalus* en *Dyschirius globosus* nog in staat om hiermede nieuwe populaties te vestigen in Oost-Flevoland (Den

Boer, 1970); zie Fig. 2, ongetwijfeld dank zij de op vele plaatsen zeer grote populaties van deze soorten. Ook deze soorten zullen echter eindigen als constant brachypteer. Voor meer bijzonderheden, zie: Den Boer et al. (1980).

Slechts één onderzoeker (Palmén, 1944) deed, evenals wij, vleugelmetingen bij carabiden. Daardoor konden we voor één soort, *Calathus erratus*, geografisch gescheiden populaties vergelijken (Fig. 8). Dit had als verrassend resultaat, dat we met onafhankelijke gegevens konden aantonen, dat we in het voorgaande inderdaad stadia in hetzelfde evolutieproces beschreven. In Z-Finland is *C. erratus* een nog vrijwel geheel macroptere, vleugelpolymorfe soort, terwijl het in Drenthe al een bijna geheel brachyptere vleugeldimorfe soort is. Zie verder: Den Boer et al. (1980).

Daar dit verschil pas na de laatste ijstijd kan zijn ontstaan, demonstreert *C. erratus* tevens hoe snel een soort, waarvan het verbreidingsvermogen achteruitgaat, uiteen kan vallen in geografisch gescheiden groepen, die even zo vele potentiële soorten zijn. Op die wijze konden in Noordelijk N-Amerika na de laatste ijstijd zelfs 39 endemische *Nebria*-soorten ontstaan (Kavanaugh, 1979).

#### STABILITEIT VAN DE HABITAT

Na al het voorgaande zal duidelijk zijn dat ik van mening ben, dat de evolutie van carabiden allereerst gedragen wordt door de soorten die in instabiele habitats leven. Van daaruit kunnen na belangrijke klimatologische of landschappelijke veranderingen meer stabiele of intussen stabiel geworden habitats worden bevolkt. In deze nieuwe vestigingen zal het verbreidingsvermogen geleidelijk achteruit gaan volgens de in het voorgaande beschreven processen, hetgeen in vele gevallen tevens zal leiden tot soortsvorming. Na een aantal van dergelijke verbreidingsgolven vanuit instabiele habitats zou het aantal carabidensorten wel eens zeer groot kunnen zijn geworden. Zowel Erwin (1979) als Paarmann (1979) beschouwen instabiele habitats in de tropen – vooral rivieroever – als de ware centra van carabidenevolutie. Hoewel dit dus goed aansluit bij de hier behandelde zaken, zou ik toch ook de betekenis van instabiele habitats in meer gematigde streken willen onderstrepen en wel met name voor de toekomst van de loopkeverfauna van onze cultuurlandschappen.

Onder natuurlijke omstandigheden zullen juist stabiele habitats zich dikwijls over grote oppervlakken uitstrekken (bijv. oerbossen in laagvlakten), zodat soorten die zich daar vestigen, ondanks een voortschrijdende achteruitgang in verbreidingsvermogen (evolutie naar brachypterie) grote gebieden min of meer ononderbroken kunnen bewonen. In een dergelijke situatie brengt lokaal uitsterven geen groot gevaar voor de soort met zich mee, daar (her)vestigingen in de meeste gevallen lopend tot stand kunnen worden gebracht. Dit verandert echter radicaal als zulke grote natuurlijke gebieden in cultuur worden gebracht: het oorspronkelijke landschap zal sterk worden versnipperd, met als gevolg vele kleine, geïsoleerde populaties in resten natuurterrein. Het slechte verbreidingsvermogen van het merendeel van de betreffende soorten heeft als gevolg dat na het uitsterven van zo'n

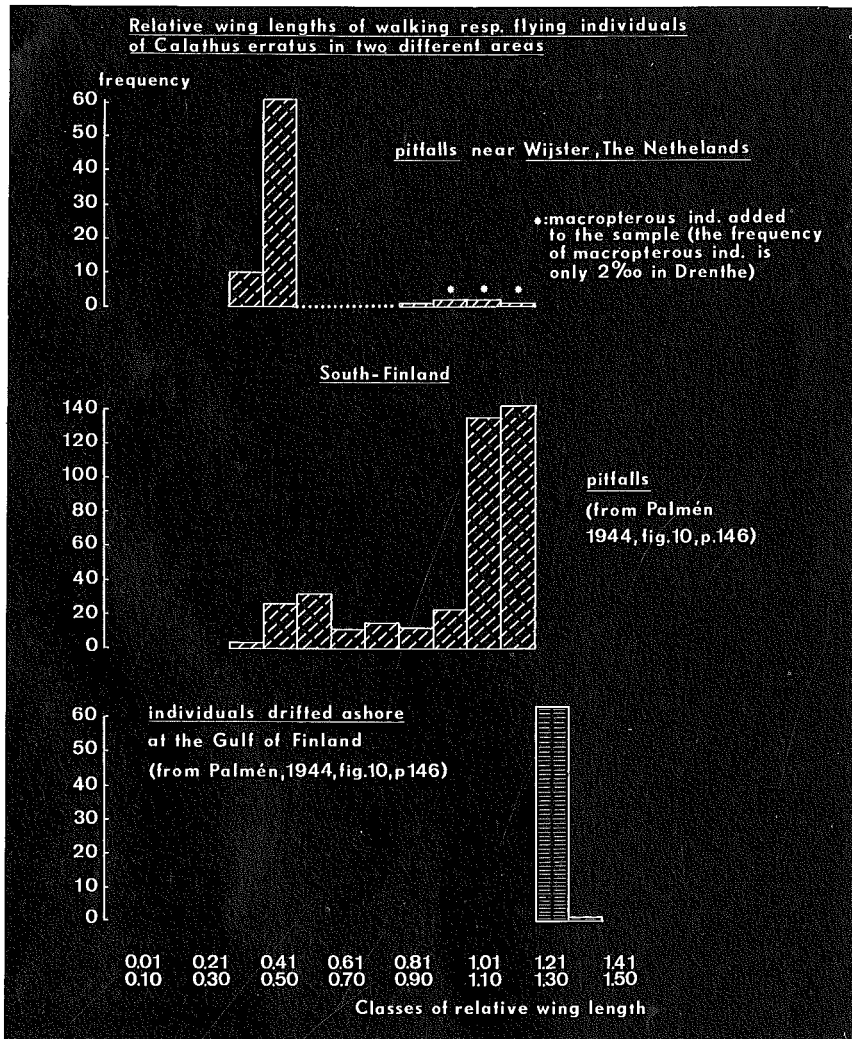


Fig. 8: Als Fig. 3, maar hier is relatieve vleugellengte i.p.v. relatieve vleugelgrootte gebruikt om vergelijking met de gegevens van Palmén (1944) mogelijk te maken. *Calathus erratus* resp. in Drenthe en in Z.-Finland.

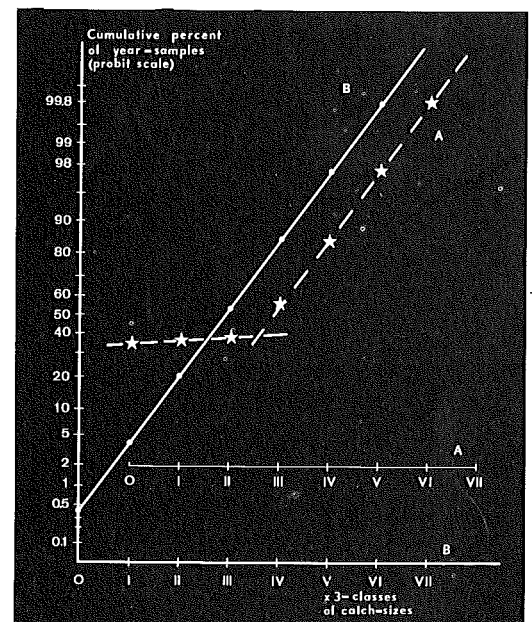
Fig. 9: Twee modellen voor een cumulatieve verdeling van jaarmonsters (vangsten in een standaard-serie vangblikken gedurende een jaar) over logaritmische ( $\times 3$ ) klassen van aantallen, uitgezet op waarschijnlijkheidspapier als het (gecumuleerde) percentage van het totale aantal jaarmonsters: in klasse 0, het percentage monsters waarin de soort niet werd aangetroffen; in klasse I, het percentage monsters met 1 ex. (grenzen  $\frac{1}{2}$  en  $1\frac{1}{2}$ ) + dat in kl. 0; in klasse II, het percentage monsters met 2, 3 of 4 exx. (grenzen  $1\frac{1}{2}$  en  $4\frac{1}{2}$ ) + dat in kl. 0 + kl. I; enz. B: cumulatielijn voor een soort met een zeer groot verspreidingsvermogen en daardoor een vrijwel volledige vervanging van ver-

geïsoleerde lokale populatie als regel geen hervestiging meer zal kunnen plaats vinden. We moeten dus verwachten, dat onze resten natuurterrein – vooral de meer stabiele, kleine en sterk geïsoleerde – geleidelijk aan hun oorspronkelijke loopkeversoorten zullen verliezen. Door gedurende negen jaren een groot aantal resten natuurterrein te bemonsteren, konden wij ons een beeld vormen van deze verarming. Een soort met een ook voor ons cultuurlandschap nog voldoende groot verspreidingsvermogen zal zich op allerlei meer of minder geschikte plaatsen vestigen (al is dat soms maar voor korte tijd) en zal bij bemonsteringen op die verschillende plaatsen (en in verschillende jaren) in sterk wisselende aantallen worden verzameld. Onze methode van bemonsteren is van dien aard dat wij redelijk betrouwbare schattingen krijgen van de dichtheden waarin een soort op verschillende plaatsen en in verschillende jaren voorkomt (zie: Baars, 1979). Om verschillende redenen moet worden verwacht dat de frequentieverdeling van deze vangaantallen ongeveer log.-normaal zal zijn, d.w.z. dat zij, cumulatief uitgezet op waarschijnlijkheidspapier, vrijwel op een rechte lijn zullen liggen (Fig. 9). Naarmate een lokale populatie minder individuen bevat, zal zij een groter uitsterfscio lopen. Wanneer de helfte het verspreidingsvermogen van een soort al geruime tijd ontoereikend is om in ons cultuurlandschap nog hervestiging van uitgestorven lokale populaties tot stand te brengen, zullen in onze bemonsteringen vooral de kleine vangaantallen ondervetegenwoordigd

zijn. Dit betekent dat de vangaantallen van zo'n soort niet meer log.-normaal verdeeld zullen zijn, maar een tekort zullen vertonen in de lage frequentieklassen en dit uit zich op waarschijnlijkheidspapier als een duidelijk geknikte cumulatielijn. Onafhankelijk hiervan bepaalden we nog een andere maat voor de verdeling van vangaantallen, DPS, een getal tussen 0 en 1, dat kleiner is naarmate de kleine populaties relatief slechter vertegenwoordigd waren in onze bemonsteringen (zie verder: Den Boer, 1977). Wanneer we de 74 talrijkste loopkeversoorten in ons gebied vervolgens verdelen in B-soorten (vliegvermogen aangetoond, d.w.z. gevangen in raamvallen), A-soorten (vliegvermogen ontbreekt, of is vrijwel afwezig) en C-soorten (door een tekort aan goede gegevens niet onder te brengen als A- resp. B-soorten, maar vermoedelijk vooral A-soorten), kunnen we op overtuigende wijze laten zien (Fig. 10) dat de soorten met een goed vliegvermogen (grootste deel van de B-soorten) zich via voldoende (her)vestigingen blijkbaar redelijk weten te handhaven, terwijl de soorten zonder (of vrijwel zonder) vliegvermogen (grootste deel van de A-soorten) blijkbaar al een groot deel van de kleinere populaties hebben verloren. Merk op, dat de B-soorten met een geknikte cumulatielijn (en kleine DPS-waarden) in stabiele restjes natuurterrein leven en hierdoor – ondanks hun nog niet verdwenen vliegvermogen – reeds sterk te lijden hebben van de hoge mate van versnippering van de geschikte habitats (*Amara lunicollis* en *Notiophilus biguttatus* behoren hiertoe). Daarentegen zijn de enkele A-soorten met een rechte cumulatielijn (en hoge DPS-waarden brachyptere, eurytope soorten met zeer grote individuen (*Carabus*-soorten en *Pterostichus niger*), die kans zien om de afstanden, die geschikte habitats in ons cultuurlandschap scheiden, lopend te overbruggen (verg. *Carabus problematicus* in: Den Boer, 1970, Rijnsdorp, 1980).

### BELANG VOOR NATUURBEHEER

Daar het meer massaal in cultuur brengen van natuurgebieden in Drenthe pas 100–200 jaar geleden begon (voor bossen vroeger dan voor heiden en hoogvenen) betekent het voorgaande dat





dwenen populaties (de verdeling van jaarmonsters is log-normaal). A: cumulatielijn voor een soort met een zeer slecht verspreidingsvermogen en daardoor (vrijwel) geen vervanging meer van verdwenen populaties (de log-normale verdeling is links afgeknot ten voordele van klasse 0). De A-lijn werd berekend uit de B-lijn door een uitsterfkans (zonder vervanging) voor lokale populaties aan te nemen van  $P_n = \lambda^n$  ( $n = \text{aantal exx. in het jaarmonster}$ ;  $\lambda = 0,92$ , wat nogal willekeurig is) sinds het versnipperen van het woongebied door massale ontginningen. Uit: Den Boer (1977: 50, Fig. 2).

de uitsterffrequentie van lokale populaties (zeer van kleine) blijkbaar vrij hoog is, zodat nu reeds duidelijk meetbare effecten kunnen worden waargenomen. (Zie verder: Den Boer, 1977, 1979). Wat kunnen we hier nu tegen doen? Allereerst kunnen we proberen het eilandkarakter van onze meer stabiele natuurterreinen te verkleinen door vergroting van de oppervlakte en door het aanleggen van verbindingen tussen de meer geïsoleerde resten (zoals brede houtwallen tussen bosjes). We zouden hierbij brede wegbermen, spoordijken, kanaalbermen, e.d. kunnen inschakelen. Het geval van *Amara lunicollis* leerde ons echter, dat het instabiel houden van van nature instabiele terreinen (zoals oevers van plassen en rivieren, moerasgebieden, zandverstuivingen) van grote betekenis is om het verspreidingsvermogen van de daar levende soorten op peil te houden, waarmee tevens meer in het algemeen evolutiemogelijkheden voor carabiden behouden blijven. Landbouwgronden zijn in feite nieuwe instabiele terreinen, die, mits zodanig beheerd, dat deze voor insecticiden zo gevoelige dieren (Basedow et al., 1976) er in leven kunnen blijven, een belangrijke evolutiebron voor carabiden zouden kunnen vormen. Tenslotte kunnen parken, tuinen, recreatieterreinen en andere min of meer ruderaal terreinen, mits niet te klein en niet te intensief met insecticiden behandeld, een belangrijke schakel vormen tussen resten natuurterrein enerzijds en landbouwgronden anderzijds, daar ons steeds meer blijkt, dat daar soorten uit beide typen terrein kunnen leven.

#### LITERATUUR

Baars, M. A., 1979: Catches in pitfall traps in relation to mean densities of carabid beetles. *Oecologia* 41: 25-46.  
 Basedow, Th., A. Borg & F. Scherney, 1976: Auswirkungen von Insektizidenbehandlungen auf die epigäische Raubarthropoden in Getreidefeldern, insbesondere die Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae). *Ent. exp. et. appl.* 19: 37-51.  
 Darlington, P. J., 1943: Carabidae of mountains and islands. *Ecol. Monogr.* 13: 37-51.  
 Darwin, Ch. R., 1859: The origin of species by means of natural selection. Murray, London.  
 Den Boer, P. J., 1968: Spreading of risk and the stabilization of animal numbers. *Acta Biotheor.* 18: 165-194.  
 Den Boer, P. J., 1970: On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles. *Oecologia* 4: 1-28.  
 Den Boer, P. J., 1977: Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. *Miscell. Papers L.H.* 14: 1-190. Veenman, Wageningen.  
 Den Boer, P. J., 1979: The significance of dispersal power for the survival of species, with special reference to the carabid beetles in a cultivated countryside. *Fortschr. Zool.* 25 (2/3): 79-94.

Den Boer, P. J., Th. P. van Huizen, W. den Boer-Daanje, B. Aukema & C. F. M. den Bieman, 1980: Wing polymorphism and dimorphism in ground beetles as a stage in an evolutionary process. *Ent. gen.* (in press).  
 Erwin, T. L., 1979: Thoughts on the evolutionary history of ground beetles: Hypotheses generated from comparative faunal analysis of lowland forest sites in temperate and tropical regions. *Proc. 1st. Internat. Symp. Carabidology*: 539-587. Junk B.V., The Hague.  
 Haeck, J., 1971: The immigration and settlement of carabids in the new IJsselmeerpolders. *Miscell. Papers L.H.* 8: 33-52.  
 Horion, A., 1941: Faunistik der deutschen Käfer. Band I: Adephaga-Caraboidea, Wien.  
 Jackson, D. J., 1928: The inheritance of long and short wings in the weevil *Sitona hispidula*, with a discussion of wing reduction among beetles. *Trans. Roy. Phys. Soc.* 55: 665-735.  
 Johnson, C. G., 1969: Migration and dispersal of insects by flight. Methuen, London.  
 Kavanaugh, D. H., 1979: Rates of taxonomically significant differentiation in relation to geographical isolation and habitat: Examples from a study of the Nearctic *Nebria* fauna. *Proc. 1ste Internat. Symp. Carabidology*: 35-57. Junk B.V., The Hague.  
 Lindroth, C. H., 1945: Die Fennoskandischen Carabidae I. Göteborgs kgl. Vetensk. Handl. B4 (1): 1-709.  
 Lindroth, C. H., 1946: Inheritance of wing dimorphism in *Pterostichus anthracinus* Ill. *Hereditas* 32: 37-40.  
 Lindroth, C. H., 1949: Die Fennoskandischen Carabidae III. Göteborgs kgl. Vetensk. Handl. B4 (3): 1-911.  
 Meijer, J., 1974: A comparative study of the immigration of carabids (Coleoptera, Carabidae) into a new polder. *Oecologia* 16: 185-208.  
 Paarmann, W., 1979: Ideas about the evolution of the various annual reproduction rhythms in carabid beetles of the different climatic zones. *Miscell. Papers L.H.* 18: 119-132.  
 Palmén, E., 1944: Die anemohydrochore Ausbreitung der Insekten als zoogeographischer Faktor. *Ann. Soc. Zool. bot. Fenn. 'Vanamo'*, 10: 1-262.  
 Richter, C. J. J., 1971: Some aspects of aerial dispersal in different populations of wolf spiders, with particular reference to *Pardosa amentata* (Araneae, Lycosidae). *Miscell. Papers L.H.* 8: 77-88.  
 Rijnsdorp, A. D., 1980: Pattern of movement and dispersal from a Dutch forest of *Carabus problematicus* Hbst. (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia* 45: 274-281.  
 Stein, W., 1973: Zur Vererbung des flügeldimorphismus bei *Apion virens* Herbst (Col. Curculionidae). *Z. ang. Ent.* 74: 62-63.  
 Van Dijk, Th. S., 1978: *Calathus mollis erythroderus* Gemminger & Harold in Drenthe (Coleoptera, Carabidae). *Ent. Ber.* 38: 151-153.  
 Van Huizen, T. H. P., 1977: The significance of flight activity in the life cycle of *Amara plebeja* Gyll. (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia* 29: 27-41.  
 Van Huizen, T. H. P., 1979: Individual and environmental factors determining flight in carabid beetles. *Miscell. Papers L.H.* 18: 199-211.

Fig. 10: Cumulatielijnen (verg. Fig. 9) voor de 74 talrijkste loopkeversoorten in Drenthe (op basis van vangsten gedurende 9 jaar in 76 verschillende terreinen: 175 jaarmonsters). De lijnen zijn van rechts naar links gerangschikt naar hun DPS-waarden (een andere maat voor de frequentieverdeling van jaarvangsten) en verdeeld over drie categorieën: B-soorten, A-soorten en C-soorten (zie tekst). Uit: Den Boer (1977: 59, Fig. 3).

