

**VLEUGELDIMORFISME BIJ LOOPKEVERS
ALS INDICATOR BIJ ZOÖGEOGRAFISCH
ONDERZOEK**

door P. J. DEN BOER

(Mededeling van het Biologisch Station te Wijster, No. 102)

Misschien is er wel niemand die zijn verleden zó goed weet te verbergen als de natuur. Behalve de palaeontoloog ondervindt ook de biogeograaf hiervan voortdurend de gevolgen. Hierdoor wordt het in vele gevallen — vooral wanneer slechts weinig fossielen bekend zijn — een vrijwel onmogelijke opgave om de wordingsgeschiedenis van het verspreidingsgebied van een plant- of diersoort enigszins gedetailleerd en betrouwbaar te reconstrueren. In een dergelijke situatie is het dan ook zeer verheugend wanneer iemand

ontdekt, dat de natuur bij het wegwerken van de sporen uit haar verleden ergens een steekje heeft laten vallen. Zo'n steekje is bij de insekten gevallen in de vorm van soorten die vleugeldimorfisme vertonen. Het is de verdienste van LINDROTH (1949), dat hij heeft ingezien op welke wijze van dit verschijnsel gebruik moet worden gemaakt bij het reconstrueren van de wordingsgeschiedenis van het areaal van bepaalde insektesoorten.

Vleugeldimorfisme is het verschijnsel, dat bij bepaalde insektesoorten naast volledig gevleugelde exemplaren (macropteer) ook exemplaren met gereduceerde vleugels (brachypteer of micropteer) optreden. Soms kunnen deze rudimentaire vleugels zich in verschillende stadia van reductie bevinden, zodat eigenlijk van vleugelpolymorfisme moet worden gesproken; zelden is het vleugelrudiment geheel verdwenen (apter), bijv. bij de wijfjes van diverse soorten glimwormen en bij vele mierwespen (o.a. *Mutilla*).

Het meest bekend is het seksuele vleugeldimorfisme, waarbij meestal de vrouwelijke dieren brachypteer (of apteer) en de mannelijke macropteer zijn. Dit komt o.a. voor bij: glimwormen (*Lampyrus*), *Strepsiptera*, mierwespen (*Mutilla*), bepaalde kakkerlakken (*Blatta orientalis*), een aantal houtluizen (*Corrodentia*), verschillende vlinders zoals: de hoekstipvlinder (*Orgyia gonostigma*), de wintervlinder (*Cheimatobia brumata*), bijna alle zakjesdragers (*Psychidae*), bij vele sluipwespen (o.a. *Prototrupidae*) en vele andere insekten. Slechts zelden zijn de wijfjes macropteer en de mannetjes brachypteer (o.a. bij de schorskever *Xyleborus* en de vijgenwesp *Blastophaga*). Algemeen bekend is verder het vleugeldimorfisme bij mieren en termieten, waarbij slechts de geslachtsdieren vleugels dragen en werksters en eventuele soldaten ongevleugeld zijn, en het vleugeldimorfisme bij vele bladluizen en galwespen, dat verbonden is met de generatiewisseling.

Daarnaast komt bij insekten vleugeldimorfisme voor, dat niet gebonden is aan de sexe, vooral bij *Coleoptera* en *Hemiptera*; onder de kevers vooral bij de loopkevers (*Carabidae*), een aantal kortschildkevers (*Staphilinidae*, o.a.: *Lathrobium*, *Stenus*, *Mycetoporus*), de *Ptiliidae*, het haantjesgeslacht *Chrysomela*, het snuitkevergeslacht *Sitona*, e.a.; onder de Hemipteren vooral bij vele waterwantsen (*Corixidae*, *Naucoridae*, *Gerridae*, e.a.), een aantal families van terrestrische wantsen (*Anthocoridae*, *Nabidae*, *Tingididae*, *Lygaeidae*, e.a.) en bij vele *Cicadina* (*Jassidae*, *Araeopidae*). Tot slot treft men het nog aan bij een aantal veldsprinkhanen (*Orthoptera Saltatoria*), een aantal kakkerlakken (*Blattidae*) en bij Thripsen (*Thysanoptera*). Het is dus een sterk verbreid verschijnsel.

Wij zullen ons hier bepalen tot het aseksuele vleugeldimorfisme bij loopkevers (*Carabidae*), daar dit verschijnsel bij de andere genoemde groepen nog niet of bijna niet is bestudeerd. In 1936 werd de aandacht op dit verschijnsel gevestigd door DARLINGTON. LINDROTH (1949) trof onder de loopkevers van Zweden, Noorwegen en Finland (in het vervolg — hoewel niet geheel juist — Scandinavië genoemd) 50 dimorfe soorten aan (d.i. 13,8 % van de Scandinavische Carabidenfauna). In Drente bleek tot dusverre meer dan 20 % van de ruim 160 loopkeversoorten dimorf te zijn. Uit de rest van Europa is nog vrijwel niets met zekerheid bekend.

Men neemt aan, dat het vleugeldimorfisme bij Carabiden genetisch is vastgelegd, hoewel ook milieu-invloeden hierop zouden kunnen werken. PALMÉN (1944) onderzocht de invloed van de larvendichtheid, daar volgens UVAROV (1921) bij *Locusta migratoria* en enkele andere treksprinkhanen de larvendichtheid invloed heeft op de vleugellengte van de volwassen dieren. Proeven met *Calathus melanocephalus* hadden als resultaat dat alle nakomelingen evenals de ouders brachypteer waren, óók bij zeer hoge larvendichtheid. Kruisingsproeven van LINDROTH (1946) met *Pterostichus anthracinus* tonen aan, dat 1e het vleugeldimorfisme genetisch is vastgelegd, 2e we hier te doen hebben met een eenvoudige Mendelsplitsing, en 3e brachypteer dominant is over macropteer en macroptere exemplaren dus homozygoot zijn. Deze resultaten zijn in overeenstemming met die van JACKSON (1928) met de dimorfe snuitkever *Sitona hispidula*. Op grond van deze twee onderzoeken, aan totaal verschillende keversoorten verricht, neemt LINDROTH als werkhypothese aan, dat bij kevers in het algemeen het vleugeldimorfisme op deze eenvoudige wijze genetisch is vastgelegd.

Wat de Carabiden betreft wordt deze veronderstelling zeer waarschijnlijk door de regelmatige geografische verspreiding van beide vormen binnen Scandinavië. Bovendien zijn de vele verspreidingskaartjes die LINDROTH voor de dimorfe soorten maakte slechts te begrijpen, wanneer we aannemen dat de macroptere exemplaren recessieve homozygoten zijn, zoals nog zal blijken. Bij de enkele min of meer polymorfe soorten is de situatie kennelijk ingewikkelder. Misschien spelen hier meer genen een rol of wordt het verschijnsel mede door milieufactoren beïnvloed.

Van vrijwel alle dimorfe soorten is bekend dat de macroptere exemplaren ook werkelijk wel eens van hun vleugels gebruik maken, hoewel ongetwijfeld slechts zelden. Het eerste blijkt duidelijk uit de analyses door PALMÉN (1944) van aanspoelsel in de Finse Golf waarin van vele dimorfe soorten uitsluitend macroptere exemplaren werden aangetroffen; het laatste blijkt uit het gering aantal waarnemingen van vliegende macroptere loopkevers (enkele soorten uitgezonderd) en uit de vele moeite die LINDROTH (1949) zich heeft moeten getroosten om macroptere loopkevers tot vliegen te brengen. Toch is blijkbaar het verlies van de vleugels bij dimorfe soorten niet verbonden met een in onbruik raken van deze organen. LINDROTH (1949) constateerde zelfs dat brachyptere exemplaren van *Bradycellus collaris* het volledige gedrag voorafgaande aan het vliegen — zoals: typische bewegingen met spriet en poten, losmaken van de dekschilden, schuivende bewegingen met het achterlijf, trillen van het lichaam en het plotseling oprichten van de dekschilden — vertoonden, wanneer ze geëxponeerd werden aan sterk lamplicht. LINDROTH heeft met tolerantie- en preferentieproeven nagegaan of er oecologische verschillen bestaan tussen de brachyptere en macroptere exemplaren van een dimorfe soort, in verband met de mening van DARLINGTON, dat brachyptere exemplaren een grotere vitaliteit zouden vertonen. Bij een uitgebreid onderzoek aan drie soorten werd echter geen enkel verschil gevonden, zodat LINDROTH concludeert: Naast de aan- of afwezigheid van vliegvermogen bestaan er waarschijnlijk géén oecologische verschillen tussen brachyptere en macro-

ptere exemplaren van een dimorfe loopkeversoort.

De aan- of afwezigheid van het vliegvermogen zelf zal echter een belangrijke directe selectieve waarde hebben. LINDROTH (1949) en DARLINGTON (1936) zien het in stand houden van populaties in een instabiel milieu als belangrijkste functie van het vliegvermogen bij Carabiden. Goede voorbeelden van loopkevers in sterk instabiele milieus zijn oevercarabiden, die ten gevolge van het wisselen van de waterstand en/of de snelle successie van de oevervegetaties, zich slechts korte tijd (dikwijls slechts één seizoen) op dezelfde plaats kunnen handhaven. Hetzelfde geldt voor akker-carabiden onder invloed van cultuurmaatregelen (oogsten, ploegen, wisselbouw) en voor „ruderales” loopkevers als gevolg van de snelle aspectveranderingen en de dikwijls korte levensduur van de meeste ruderaalterreinen. Voor dergelijke dieren is het van groot belang om zich snel te kunnen verplaatsen. Het is dan ook niet toevallig dat vrijwel alle ruderales, oever- en akker-carabiden constant macropteer zijn of — indien dimorf — voornamelijk in de macroptere vorm optreden.

In tegenstelling tot deze gevallen met een duidelijk positief selectieve betekenis van vliegvermogen, kan in een geïsoleerd en stabiel milieu vliegvermogen een negatief selectieve betekenis krijgen. In een dergelijke situatie betekent wegvliegen vrijwel steeds verloren gaan. Dit is het meest evident voor soorten van oude eilanden en van oude geïsoleerde gebergten. In dergelijke gebieden overheersen dan ook de brachyptere soorten en — indien dimorf — de brachyptere vorm. Deze selectie ten gunste van brachypterie zal des te sterker zijn naarmate de betreffende gebieden kleiner en sterker geïsoleerd zijn; ook zal zij bij stenotope soorten sterker zijn dan bij eurytope, daar bij de laatste weggevlogen macroptere exemplaren een redelijke kans hebben om althans een voor de soort minder geschikte habitat te bereiken, waarin deze zich dikwijls nog geruime tijd kan handhaven (niet-specifieke habitats).

In het centrale deel van het areaal van een stenotope dimorfe soort blijkt volgens de verwachting over het algemeen de brachyptere vorm te overheersen (oude populaties in meestal geïsoleerde resten van natuurlijke vegetaties — althans in Europa — binnen een gebied dat reeds lang grondig door de soort „geëxploreerd” wordt en daardoor weinig of geen nieuwe mogelijkheden tot vestiging meer biedt). Evenzo blijkt aan de randen van het areaal van een dimorfe soort meestal de macroptere vorm te overheersen (betrekkelijk nieuw gebied met vele „exploratie”-mogelijkheden) en des te sterker naarmate de daar aanwezige populaties jonger zijn. Het verschijnsel is het duidelijkst wanneer de areaalgrenzen weinig scherp zijn en nog wel eens „verlegd” worden en niet met verspreidingsbarrières samenvallen.

Samenvattend concludeert LINDROTH: Stabiliteit in de milieu-omstandigheden, scherpe en natuurlijke areaalbegrenzing, sterke isolatie en stenotopie werken brachypterie in de hand en omgekeerd: Variabiliteit in de milieu-omstandigheden (vooral wat betreft het klimaat), het ontbreken van natuurlijke areaalgrenzen en van isolatie en eurytopie werken macropterie in de hand. Onder invloed van de factor tijd zullen bovengenoemde factorencom-

plexen een bepaalde verhouding tussen de aantallen macroptere en brachyptere exemplaren in een bepaald gebied ten gevolge hebben en ook omgekeerd: wanneer binnen het areaal van een bepaalde soort de variabiliteit in de milieuomstandigheden in het verleden in grote trekken dezelfde is geweest en dit areaal niet door barrières wordt begrensd of onderbroken, geven verschillen in de verhouding tussen het aantal macroptere en het aantal brachyptere exemplaren in de verschillende delen van het areaal een maat voor de relatieve ouderdom van de betreffende populaties.

Om enig denkbeeld te kunnen vormen van de tijd die nodig is om een kwantitatief belangrijke selectie ten gunste van brachypterie te veroorzaken, vermeldt LINDROTH als voorbeeld het aantal generaties dat nodig is om een bepaalde procentuele verschuiving in de verhouding macropteer/brachypteer te geven onder invloed van een selectiedruk van 0,1 %, als brachypteer dominant is (één jaar = één generatie):

0,001 % —	1 % brachypteer	6920 jaren
1 % —	50 % brachypteer	4819 jaren
50 % —	99 % brachypteer	11664 jaren
99 % —	99,999 % brachypteer	309780 jaren

Als de selectiedruk groter is, zal het verloop — vooral aanvankelijk — natuurlijk evenredig sneller zijn. Volgens dit theoretische voorbeeld zal aanvankelijk het percentage brachypteren vrij snel toenemen, maar voor het uitselecteren van de laatste macroptere exemplaren zou zéér veel tijd nodig zijn doordat de selectie slechts op de homozygote macropteren werkt en deze in de vorm van heterozygote brachypteren potentieel steeds aanwezig blijven (slechts in kleine populaties kunnen door toeval de laatste heterozygote brachypteren verdwijnen). In overeenstemming hiermee treft men op vele plaatsen van een opvallend groot aantal dimorfe soorten populaties aan met een hoog percentage brachypteren naast zéér weinig of in het geheel géén macropteren (oude populaties); in Drente bijv.:

soort	totaal aantal exx.	% macr.	% brach.
<i>Notiophilus palustris</i>	65	5	95
<i>Pterostichus diligens</i>	1400	4,3	95,7
<i>Notiophilus germinyi</i>	66	3	97
<i>Notiophilus aquaticus</i>	1577	1,4	98,6
<i>Calathus melanocephalus</i>	3233	0,3	99,7
<i>Calathus erratus</i>	747	0,1	99,9
<i>Pterostichus lepidus</i>	674	0	100
<i>Agonum ericeti</i>	378	0	100
<i>Agonum obscurum</i>	286	0	100
<i>Bembidion nigricorne</i>	208	0	100

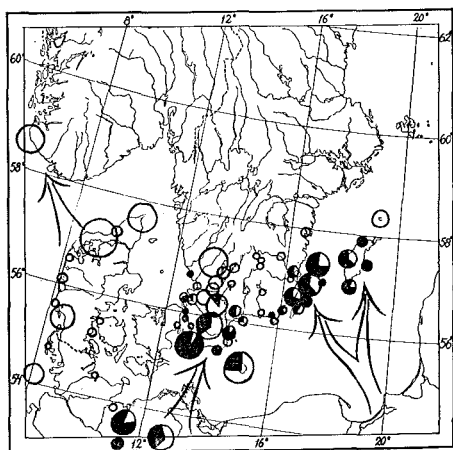
Daarnaast treft men over het algemeen slechts populaties van dimorfe soorten aan waarin beide vormen in voor iedere soort weer geheel andere verhoudingen worden aangetroffen (relatief jongere populaties); in Drente bijv.:

soort	totaal aantal exx.	% macr.	% brach.
<i>Olisthopus rotundatus</i>	133	20	80
<i>Agonum fuliginosum</i>	55	26	74
<i>Pterostichus strenuus</i>	74	26	74
<i>Notiophilus biguttatus</i>	415	79	21
<i>Calathus piceus</i>	235	93	7

Uitgaande van de stelling dat de macroptere exemplaren de verbreidingsvoorhoede vormen (a.h.w. de valschermtroepen) en de brachyptere exemplaren er slechts in een vele malen langzamer tempo (als infanterie) achteraan komen — onafhankelijk van de macroptere exemplaren (homozygoot!) — kan LINDROTH (1949) uit de verhouding macropteer/brachypteer in verschillende delen van Scandinavië de postglaciale verbreidingsgeschiedenis van de meeste dimorfe loopkeversoorten uit dat gebied reconstrueren. De resultaten waartoe hij langs deze weg komt, zijn goed in overeenstemming met meningen die reeds onder botanici en geologen bestonden.

LINDROTH's resultaten wil ik met twee van de vele door hem uitgewerkte gevallen toelichten:

1. *Calathus mollis* (fig. 1): de noordgrens van het areaal is duidelijk gemarkeerd door macroptere (jonge) populaties. De Zuidzweedse populaties zijn rechtstreeks uit het zuiden gekomen en niet via Denemarken, zoals op grond van de huidige verdeling land/water het meest voor de hand ligt. Op Öland en Gotland bevinden zich onafhankelijke en relatief oude populaties, die waarschijnlijk ook afzonderlijk zijn geïmmigreerd. De populaties van Denemarken zijn relatief jong evenals andere Westeuropese populaties (in Meijndel vond mev. WIEBES-RIJKS (1959) bij deze soort op 100 exemplaren slechts één brachypteer exemplaar). De soort heeft zich dus vanuit Noord-Duitsland het eerst op enkele plaatsen in Zuid-Zweden gevestigd en heeft zijn areaal pas veel later naar het westen uitgebreid. LINDROTH vermoedt dat de oude Zuidzweedse populaties en de populaties van Öland en Gotland over land zijn geïmmigreerd (althans de brachyptere exx.), met andere woorden er zouden postplaciale landverbindingen zijn geweest met Midden-Europa. Voor een landverbinding via Bornholm in de Yoldia-tijd en in het begin van de Ancyclus-tijd bestaan nog andere argumenten; een landverbinding vanaf Öland en Gotland wordt mede waarschijnlijk doordat de fauna van deze eilanden (in veel sterkere mate dan die van Bornholm!) uitgesproken continentaal is met een hoog percentage aan de bodem gebonden en weinig mobiele vormen, waarvan er bovendien vele op het Zweedse vasteland ontbreken.



Links:

Fig. 1: Verspreiding van macroptere en brachyptere exx. van *Calathus mollis* Marsh. in Noord-Europa.

Open cirkels (en cirkelsectoren) = macroptere exx. Zwarte cirkels (en cirkelsectoren) = brachyptere exx. Naar LINDROTH (1949).

Rechts:

Fig. 2: Verspreiding van macroptere en brachyptere exx. van *Bembidion grapei* Gyll. in Noord-Europa.

Open cirkels (en cirkelsectoren) = macroptere exx. Zwarte cirkels (en cirkelsectoren) = brachyptere exx. Naar LINDROTH (1949).

2. *Bembidion grapei* (fig. 2). Bij deze soort vallen de oude noordelijke en westelijke populaties sterk op. De zuidgrens van het areaal van deze arctische soort wordt duidelijk door macroptere (jonge) populaties aangeduid. LINDROTH vermoedt dat deze oude populaties in West-Noorwegen afkomstig zijn uit refugia die in de laatste IJstijd (Würm) aan de kust van Noorwegen zouden hebben bestaan. Voor het bestaan van dergelijke refugia bestaan nog vele andere argumenten. Bovendien treedt het door deze soort geïllustreerde verschijnsel nog bij een aantal dimorfe Carabiden op, die na de laatste IJstijd tevens vanuit het zuiden Scandinavië binnendrongen, o.a. bij *Notiophilus biguttatus* en *aquaticus*, *Bembidion aeneum*, *Pterostichus strenuus*. Bij de laatste soorten vinden we vanaf Zuid-Zweden naar het noorden een toename van het percentage macroptere exemplaren, welke dan plotseling — in de buurt van de veronderstelde refugia — omslaat in een zeer laag percentage macropteren (dikwijls zelfs nul).

Zelfs Nederland is nog groot genoeg om tot de oplossing van zoögeografische problemen te kunnen bijdragen, zoals blijkt bij *Calathus piceus* (fig. 3). Van deze soort treft men in Drente een hoog percentage macropteren aan (op

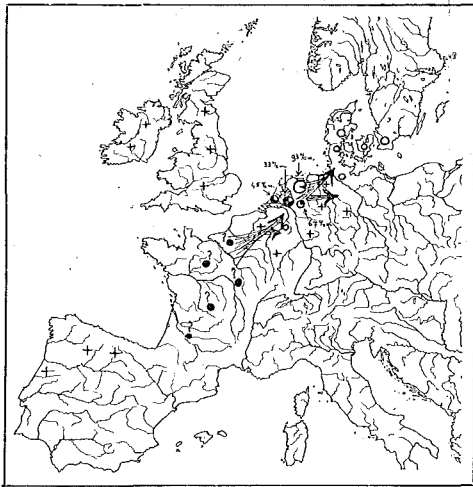


Fig. 3: Verspreiding van macroptere en brachyptere exx. van *Calathus piceus* Marsh. in Europa.

Open cirkels (en cirkelsectoren) = macroptere exx. Zwarte cirkels (en cirkelsectoren) = brachyptere exx.

+ = geen gegevens bekend over verhouding macropteer/brachypteer.

235 exemplaren zelfs 93 % macropteer). Daar EVERTS (1898) deze soort voor ons land als ongevleugeld vermeldt, werd het materiaal, aanwezig op het Rijksmuseum van Nat. Historie te Leiden, opgevraagd om dit te kunnen verifiëren. Van de 122 exemplaren bleken er 70 brachypteer en 52 macropteer te zijn, dus geheel anders dan in Drente. Vooral West- en Midden-Nederland bevatten een veel lager percentage macropteren (resp. 45 % en 33 %), dat zeer significant van het Drentse percentage afwijkt ($p < 0,001$). Ook Zuid-Limburg, met uitsluitend macropteren, neemt een uitzonderingspositie in. De Nederlandse gegevens suggereren, dat de oudste populaties van deze atlantische soort zich in West- en Midden-Nederland bevinden en dat de soort zich van daar naar het oosten, noordoosten en zuidoosten heeft verbreid. Deze indruk wordt bevestigd door de gegevens van LINDROTH (1945), die materiaal heeft onderzocht uit Zuid-Zweden, Denemarken en de omgeving van Hamburg, dat uitsluitend macropteren bleek te bevatten, en de vermelding van JEANNEL (1942), dat de soort in Frankrijk ongevleugeld is. Uit de overige delen van het areaal is niets bekend. We krijgen nu dus het volgende beeld: de oudste populaties bevinden zich waarschijnlijk in West-Frankrijk en West-Nederland en vandaar heeft de soort zich naar het noordoosten en het oosten verbreid. De verbreiding in West-Duitsland is zelfs zó recent, dat de soort er vóór 1860 nooit is gevangen (HORION, 1941). Volgens HORION (1941) breidt de soort zich nog steeds naar het oosten uit. Wanneer de situatie bij Britse populaties is onderzocht, kan antwoord worden gegeven op de vraag of de Westnederlandse en Westfranse populaties reeds vóór het ontstaan van de Noordzee aanwezig waren of niet.

De verhouding macropteren/brachypteren kan ons ook aanwijzingen geven omtrent de status van een aantal boreale soorten die in ons land voorkomen. Soorten die hier of slechts weinig zuidelijker de zuidgrens van hun areaal bereiken, kunnen hier de status hebben van relictpopulaties uit koudere tijden

(glaciaalrelicten) of van meer recente zuidwaartse uitbreidingen van noordelijke populaties. In het eerste geval verwacht men, dat het percentage brachypteren in onze populaties even groot of groter is dan in Scandinavië, in het laatste geval, dat dit percentage hier veel kleiner is dan in Scandinavië of zelfs nul bedraagt.

De interessantste soort in dit verband is de boreo-montane *Agonum ericeti*, die de zuidgrens van het boreale deel van het areaal kennelijk in Drente (buiten Drente is de soort nog niet in ons land aangetroffen) en in Noordwest-Duitsland bereikt. Het montane deel van het areaal omvat de Middeneuropese hoog- en middengebergten. Uit het montane gebied zijn macroptere exemplaren bekend. In Scandinavië trof LINDROTH (1945) slechts brachyptere exemplaren (70) aan. Ook in Drente bleken alle gevangen exemplaren (378) brachypteer te zijn, zodat de boreale zuidgrens van het areaal géén recente grens kan zijn maar als een relictgrens moet worden beschouwd. Hoogstwaarschijnlijk mogen we *Agonum ericeti* in Drente als een echt glaciaalrelict beschouwen, waarmee in overeenstemming is dat de soort in Drente uitsluitend in terreinen met een koel microklimaat wordt aangetroffen (hoogvenen en zeer vochtige heidevelden) en in Noordwest-Duitsland zelfs uitsluitend in hoogvenen.

Een tweede geval is de boreo-atlantische *Bembidion nigricorne*. Onder de weinige uit Scandinavië bekende exemplaren trof LINDROTH (1949) enkele macropteren aan. In Drente werd op 208 exemplaren echter geen enkel macropteer dier aangetroffen, zodat de Drentse populaties van deze soort waarschijnlijk relictpopulaties zijn. Hetzelfde geldt voor *Cymindis vaporariorum*, waarvan zowel uit Drente als uit Scandinavië slechts enkele macroptere exemplaren bekend zijn en dit temeer, daar LINDROTH (1949) de geïsoleerde Zuidzweedse populaties reeds als relictpopulaties beschouwd (slechts in Noord-Scandinavië bewoont de soort een aaneengesloten areaal).

Het omgekeerde geval vinden we bij *Agonum fuliginosum*. Van deze sub-boreale soort vond LINDROTH (1945) op 150 Scandinavische exemplaren slechts één macropteer, terwijl in Drente op 55 exemplaren 14 macropteren werden aangetroffen. Hoogstwaarschijnlijk zijn de Drentse populaties dus veel jonger dan de Scandinavische en misschien heeft de soort zich zelfs van Scandinavië uit over Midden-Europa verbreed; om dit te kunnen beoordelen zijn echter ook gegevens uit andere delen van Europa nodig, en die ontbreken tot op heden.

Literatuur

- Darlington, P. J., 1936: Variation and atrophy of flying wings of some Carabid beetles, Ann. Ent. Soc. America, 29, 136—179.
Everts, E., 1898: Coleoptera Neerlandica, I, Den Haag.
Horion, A., 1941: Faunistik der deutschen Käfer, I, Adephaga-Caraboidea.
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. R. Phys. Soc., Edinburgh, 55, p. 665—735.

- Jeannel, R., 1942: Coléoptères Carabiques, II, Fauna de France, 40, Paris.
- Lindroth, C. H., 1945: Die Fennoskandischen Carabidae I, Göteborgs Kungl. Vetensk. Handl. 4 (1), p. 1—709.
- Lindroth, C. H., 1946: Inheritance of wing dimorfism in *Pterostichus anthracinus* III., Hereditas, 32, p. 37—40.
- Lindroth, C. H., 1949: Die Fennoskandischen Carabidae III, Göteborgs Kungl. Vetensk. Handl. 4 (3), p. 1—911.
- Palmén, E., 1944: Die anemohydrochore Ausbreitung der Insekten als zoogeographischer Faktor, Ann. Zool. Soc.-Bot. Fenn. Vanamo, 10, p. 1—262.
- Uvarov, B. P., 1921: A revision of the genus *Locusta* L. (*Pachytulus* Fieb.), with a new theory as to the periodicity and migration of locusts, Bull. Ent. Research, 12, p. 135—168.
- Wiebes-Rijks, A. A., 1959: Het onderscheid tussen *Calathus melanocephalus* L. en *Calathus mollis* Marsh. (Coleoptera, Carabidae), Ent. Ber., 19, p. 248—253.

SUMMARY

Wing dimorphism of Carabid beetles as an indicator in zoogeographical investigations.

A short survey is given of the phenomenon of wing dimorphism in insects. The work of LINDROTH (1949) on the asexual wing dimorphism in Carabid beetles is shortly discussed. The following points are mentioned:

1. In Fennoscandia 50 species (out of 362) proved to be dimorphic (in Drente prov. (Holland) a good 30 species out of 160). Some species are rather polymorphic.

2. The wing dimorphism of Coleoptera as a whole seems to have a hereditary basis. This has been proved for the weevil Sitona hispidulus (JACKSON, 1928) and for the Carabid beetle Pterostichus anthracinus (LINDROTH, 1946).

3. Brachypterous wing is a dominant and the macropterous individuals, consequently, are homozygotes.

4. In a series of experiments on preference and resistance, simultaneously with brachypterous and macropterous individuals of the same species LINDROTH (1949) could not find a "higher viability" of the brachypterous form as is assumed by DARLINGTON (1936).

5. Macropterous specimens of dimorphic species do fly sometimes (see: PALMÉN, 1944 and LINDROTH, 1949).

6. Flight power has a clear selective importance. It has a positive selective effect in populations living in highly instable environments, such as in populations of agricultural fields, of banks and of waste lands. It has a negative selective effect in populations living on small islands, in isolated mountains or in other isolated and stable environments.

7. In the central part of the area of a stenotopic dimorphic species the brachypterous individuals generally outnumber the macropterous ones. At the periphery of the area of a dimorphic species the macropterous individuals (the "parachutists") generally outnumber the brachypterous ones.

8. Stability, restriction and isolation of habitats and stenotopy favour brachypterous species and forms. Variability, extension of habitats and eurytopy favour macropterous species and forms. A complete elimination of the recessive gene "macropterous" is not possible by means of selection alone, it must be due to the action of chance within small populations (only a very small percentage of macropterous individuals is found in many dimorphic species from Drente prov. (old populations): see table).

9. Distribution of dimorphic forms of Calathus mollis (fig. 1). This species must have invaded Öland (and Gotland) and southern Sweden directly from the south; in Denmark young populations are found.

10. Distribution of dimorphic forms of Bembidion grapei (fig. 2). This species is not a postglacial immigrant (from the east) as is illustrated by the occurrence of brachypterous specimens in northwestern Fennoscandia. It is doubtless a glacial survivor in western Norway.

In the same way the distribution in The Netherlands of dimorphic forms of Calathus piceus is constructed (fig. 3). It appeared that old populations of this atlantic species are found in The western and central Netherlands (and probably in western France) and that younger populations are found in The eastern Netherlands. Still younger populations are found in Denmark, southern Sweden (LINDROTH, 1945) and western Germany (HORION, 1941: before 1860 Calathus piceus was not caught at all in Germany).

In The Netherlands Agonum ericeti is only found in Drente prov. All specimens of this dimorphic species caught there (378 ind.) are brachypterous and therefore the species must be considered a cold-relict (glacial relict) in Drente prov. Also the dimorphic species Bembidion nigricorne (only brachypterous specimens: 208) and Cymindis vaporariorum must be regarded as cold-relicts in Drente prov. Agonum fuliginosum on the contrary probably is an immigrant in Drente prov. from Fennoscandia: Fennoscandia: 149 ind. brach. and one ind. macr.; Drente prov.: 41 ind. brach. and 14 ind. macr. More data from other parts of Europe on this and many other species are needed, however.