

Om een goed inzicht in de oecologie van een soort te krijgen, is kennis van de biologische eigenschappen onmisbaar. Aanvankelijk werd door veel onderzoekers gedacht dat die eigenschappen min of meer onveranderlijk bij een bepaalde soort horen. Sinds de jaren zestig is duidelijk geworden dat veel van deze eigenschappen in hoge mate genetisch variabel zijn en de soort daarmee de mogelijkheid geven tot aanpassing aan uiteenlopende omstandigheden. In dit hoofdstuk zullen we een beeld geven van de biologische karakteristieken van loopkevers in het algemeen.

#### VOORTPLANTING EN ONTWIKKELING

Hieronder wordt de ontwikkeling beschreven vanaf de paarvorming en de eieren tot de volwassen loopkevers. Op de verschillen in voortplantingstijd en de daaraan gekoppelde jaarperiodiciteit, wordt aan het eind van deze paragraaf ingegaan.

#### Reproductie

##### *Geslachtsrijpheid en vruchtbaarheid*

De geslachtsrijpheid wordt over het algemeen bepaald door de daglengte en is mede afhankelijk van de periodiciteit van de soort (KREHAN 1970; THIELE 1977). Sommige soorten planten zich zeer kort na het ontpoppen voort, maar andere maken eerst een zomer- of winterrust door. De vruchtbaarheid kan van soort tot soort zeer sterk verschillen. Bij sommige soorten kan men kunstmatig, wanneer men onder laboratoriumomstandigheden met de daglengte en temperatuur manipuleert, meer dan één generatie per jaar verkrijgen. Het lukte Neudecker & Thiele (1974) om *Limodromus assimilis* met tussenpozen van drie maanden, in totaal vijf keer eieren te laten leggen. Paarman (1966) verklaarde de tot twee keer hogere eiproductie van *Pterostichus quadriveolatus* ten opzichte van *P. oblongopunctatus* als een aanpassing aan zijn variabelere en schaarsere habitat. Er zijn soorten die praktisch gedurende het gehele jaar tot reproduceren in staat zijn, zoals vertegenwoordigers van het genus *Notiophilus* (ERNSTING & ISAACS 1988). Over het algemeen komt een soort tot reproductie als de omstandigheden gunstig zijn. Uit larven die beter gevoed zijn, komen grotere dieren met meer eieren (NELEMANS 1989). De voedselsituatie van de larve kan dus van directe invloed zijn op het reproductieve succes van de volwassen dieren. Soms komt een soort zelfs in het geheel niet aan reproduceren toe, als deze bij de jaarlijkse migratie de goede biotoop mist en in ongeschikt terrein terechtkomt, zoals beschreven is voor *Amara communis* (VAN HUIZEN 1977).

##### *Paarvorming en paring* \*

De paarvorming en paring vinden bij loopkevers over het algemeen zonder ingewikkelde rituelen plaats. Hiervan getuigt een stelling in het proefschrift van Baars (1982): 'Loopkevers doen het lopend'. Als een soort in de reproductiefase komt, gaat dit gepaard met een sterk verhoogde activiteit van de dieren. Men moet wel aannemen dat mannetjes en vrouwtjes van de 's nachts actieve soorten elkaar met behulp van geur- en tastzin kunnen vinden. Uit een proef waarbij in sommige droge vallen exemplaren van *Pseudoophonus rufipes* en *Pterostichus madidus* werden geplaatst, bleek dat beide soorten significant meer werden gevangen in vallen met dieren van de eigen soort dan in lege vallen (LUFF 1986). Bij *Pseudoophonus rufipes* kon worden aangetoond dat bij

deze attractie de verdedigingsvloeistof van de soort (mierenzuur) van doorslaggevend belang was. Bij *Pterostichus madidus* werden bij beide seksen beduidend meer individuen van de tegengestelde sekse aangetrokken. Luff trok hieruit de conclusie dat zowel de verdedigingsmiddelen als seksferomonen tot aggregatie in het veld kunnen bijdragen. Bij de sterk visueel ingestelde, overdag actieve *Cicindela*'s is geobserveerd dat de mannetjes probeerden te paren met stukjes hout die door de wind voortrolden. In elk geval zijn bij *Cicindela* ook in het veld paringen met andere soorten vastgesteld (FAASCH 1968). Of dit door slecht visueel onderscheidingsvermogen of gebrek aan vrouwtjes van de eigen soort komt, is niet bekend. Bij het subgenus *Carabus* (*Chrysocarabus*) en ook bij andere subgenera, is meermalen natuurlijke hybridisatie tussen verschillende soorten vastgesteld.

Tijdens de paring brengt het mannetje een spermatofoor (een zakje met sperma) of spermiozeugma (spermabundels) bij het vrouwtje in (FERENZ 1986). Het sperma blijft in het vrouwtje gedurende langere tijd vruchtbaar, vaak tot lang na de periode waarin de mannetjes tot paren in staat zijn. De vorming van sperma wordt waarschijnlijk gestuurd door de daglengte en het juveniel hormoon (FERENZ 1986). De duur van de paring kan variëren van 10-15 minuten bij kleine soorten tot 30-45 minuten bij de grotere *Carabus*-soorten (JACOBS & RENNER 1988). De eieren worden vervolgens tijdens het leggen bevrucht met het sperma dat door het vrouwtje in de zogenoemde spermatheca bewaard werd.

Een vrouwtje kan verschillende malen bevrucht worden. Bij de meeste vrouwtjes van *Poecilus lepidus* bleken alle nakomelingen telkens van één vader afkomstig te zijn. Dit werd aangetoond met behulp van moleculair onderzoek van de larven (DE VRIES 1999). De nakomelingen van drie vrouwtjes van de 25 onderzochte, bleken echter twee vaders te hebben, en die van één van de vrouwtjes zelfs drie vaders. Hierbij werd ook aangetoond dat het sperma van de verschillende vaders zich tegelijkertijd in de spermatheca bevond.

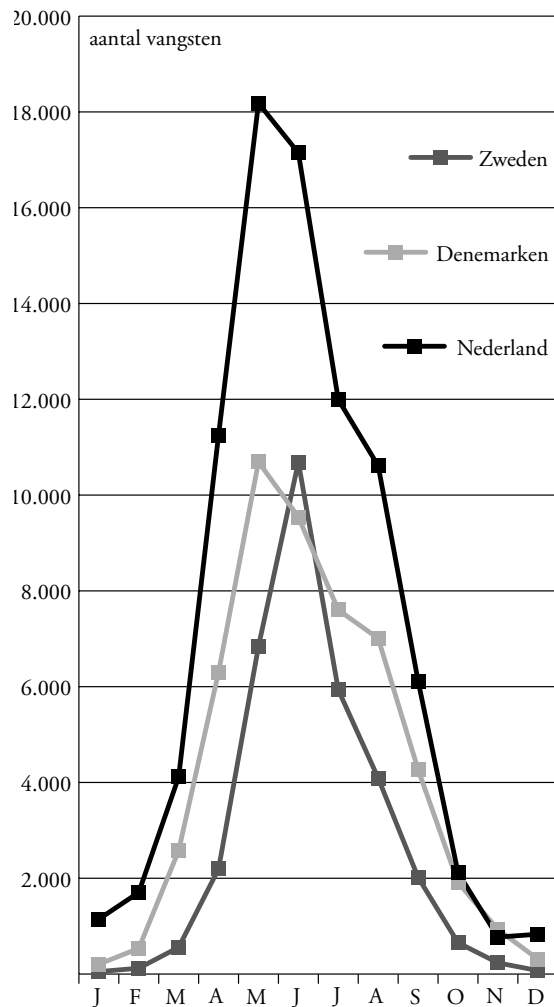
##### *Reproductieperiode*

De voortplantingsperiode verschilt van soort tot soort (zie ook hieronder, 'Ontwikkelingstypen'). We kunnen bijna het jaar rond loopkevers aantreffen die reproductieactiviteit vertonen. In gunstige jaren, als al vroeg hoge temperaturen bereikt worden, kan de reproductie door de zogenaamde voorjaarsvoortplanters al in maart-april beginnen. Reproductieactiviteit gaat samen met een grote mobiliteit van de dieren; sommige 's nachts actieve soorten worden zelfs ten dele overdag actief. De grootste gezamenlijke activiteit van volwassen dieren, genomen over alle soorten, vinden we dan ook meestal in het voorjaar. Dit is ook de beste periode om loopkevers met vangpotten te bemonsteren. In bijna alle jaren ligt de top van de loopkeveractiviteit in mei en de eerste helft van juni. In de tweede helft van juni nemen zowel de activiteit als aantallen van de in het veld aanwezige imago's snel af. Een aanmerkelijk deel van de dieren die zich hebben voortgeplant, sterft kort na de reproductieperiode (zie echter hierna bij 'Levensduur'). Een tweede voortplantingspiek zien we in de herfst, d.w.z. ongeveer vanaf de laatste week van augustus tot eind oktober. Omdat het bij deze herfstvoortplanters minder soorten betreft, is deze tweede piek in de totale loopkeveractiviteit lager dan de voorjaarspiek.

\* Plaat 1:4

**Figuur 25**

De gezamenlijke jaaractiviteiten van alle soorten in Zweden (LINDROTH 1945A), Denemarken (LARSSON 1939) en Nederland (dit boek), alle gebaseerd op handvangsten. In deze grafiek kan men zien dat de grootste activiteit in het noorden (Zweden) iets later in het jaar valt, en dat de totale activiteitsperiode per jaar korter is dan meer naar het zuiden.



Om een redelijk compleet beeld van de loopkeverfauna van een terrein te krijgen, moeten daarom tenminste de voorjaars- en najaarspiek in de monsterperiode worden opgenomen (zie bij vangmethoden in hoofdstuk 3). Wanneer we echter kijken naar het aantal dieren per maand uit handvangsten, samengenomen over alle soorten, zien we geen tweetoppige curve (fig. 25). Dit kan ten dele verklaard worden doordat verzamelaars, die voornamelijk in het zomerhalfjaar actief zijn, ook veel inactieve dieren vinden en meenemen voor hun collecties. Daarnaast is de reproductieperiode binnen een soort een zeer plastisch gegeven, en kan verschillen van biotoop tot biotoop. Voorjaarsvoortplanters kunnen dan tot ver in juli doorgaan met voortplanten en herfstvoortplanters kunnen al vroeg in juli beginnen. Bij deze herfstvoortplanters reproduceren de oudere dieren (tweede of derdejaars) vaak eerder dan de eerstejaars dieren (VAN DIJK 1972). In figuur 25 zijn ook de totalen per maand voor Zweden en Denemarken weergegeven. Hier wordt geïllustreerd dat naarmate men noordelijker komt, de totale beschikbare activiteitsperiode van voorjaars- en najaarsvoortplanters samen, korter wordt. Op de betekenis van de verschillen in reproductieperiode gaan we in de volgende paragrafen verder in. In vangpotten met vangvloeistoffen, kan aan de uitgestoken penis van de mannetjes gezien worden dat de soort zich in de reproductieperiode bevindt.

**Figuur 26**

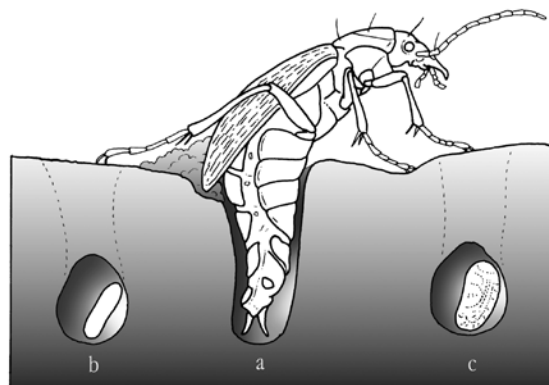
Een eileggend vrouwtje van een *Carabus* met uitgestulpt achterlijf A, een pas gelegd ei B en een rijp ei C (UIT STURANI 1962).

### Ei en eileg

In het meest eenvoudige geval worden de eieren direct oppervlakkig in de aarde of onder dood hout afgezet. Bij het leggen van de eieren maken de vrouwtjes van veel soorten met het uiteinde van het achterlijf een holletje in de grond (fig. 26). Soms graven vrouwtjes zich bij het leggen geheel in. De eieren worden zowel afzonderlijk gelegd, zoals bij de meeste *Carabus*-soorten, als in groepjes bijeen. Brandmayr & Zetto-Brandmayr (1979) beschreven op welke wijze bij sommige Pterostichini, o.a. van het genus *Percus* de eieren afzonderlijk in cellen van modder worden gelegd, die in het substraat worden verankerd. Zij beschouwden dit als een eerste stap op de weg naar echte broedzorg (zie ook onder 'het kweken van loopkevers', blz. 33).

Het totaal aantal eieren kan uiteenlopen van enkele tientallen tot ca. 200 per legsel. Een overzicht van legselgrootten wordt gegeven door Thiele (1977). Ook binnen een soort is het aantal eieren zeer variabel en min of meer karakteristiek voor het individu; er zijn dieren die altijd veel eieren leggen (zeer geregeld en gedurende meer reproductieseizoenen) en andere leggen er altijd weinig, ook onder optimale omstandigheden (VAN DIJK 1979). De kwaliteit van het voedsel is zeer bepalend voor de eiproductie, hoe rijker het voedsel aan stikstof is, hoe meer eieren er gelegd worden (VAN DIJK 1986A, 1988). Bij dimorfe soorten blijken de grotere dieren, die vleugels en vliegspijeren bezitten, doorgaans meer eieren te hebben dan ongevleugelden (AUKEMA 1991). Dit is overigens in tegenspraak met de door veel oecologen aangehangen hypothese dat ongevleugelde individuen een reproductief voordeel zouden hebben ten opzichte van gevleugelde. Door de sterk variabele omstandigheden in het veld, worden de verschillen in legselgrootten tussen individuen en zelfs tussen soorten, echter sterk genivelleerd (DEN BOER & VAN DIJK 1996).

De grootte van de eieren kan van soort tot soort sterk uiteenlopen. In verhouding tot de lichaamsgrootte produceren de kleine soorten, zoals *Bembidion*-soorten, relatief grote eieren, maar deze rijpen in de ovarïën na elkaar, waardoor een tamelijk lange legperiode ontstaat, met als voordeel een zekere risicospreiding in de tijd. Volgens Grüm (1973) is de totale biomassa van de eieren die in één seizoen gelegd worden, globaal de helft van de biomassa van de vrouwtjes in een populatie. Een strikt verband tussen lichaamsgrootte van een soort en de grootte van de eieren bestaat overigens niet; *Pterostichus quadrifoveolatus* heeft bijvoorbeeld grotere



eieren dan *Carabus*-soorten en de twee zeer verwante even grote *Calathus cinctus* en *C. melanocephalus*, hebben eieren van zeer verschillende afmetingen (AUKEMA 1991). Aanmerkelijke verschillen bestaan ook in grootte van de eieren zowel als legselgrootten bij de nauw verwante *Pterostichus oblongopunctatus* en *P. quadrifoveolatus* (PAARMANN 1966). De grotere soorten zijn vaak in staat om binnen een korte periode meer eieren te leggen.

Ook de ontwikkeling van de eieren loopt sterk uiteen, van enkele dagen tot enkele weken, afhankelijk van vooral abiotische omstandigheden, met name de temperatuur.

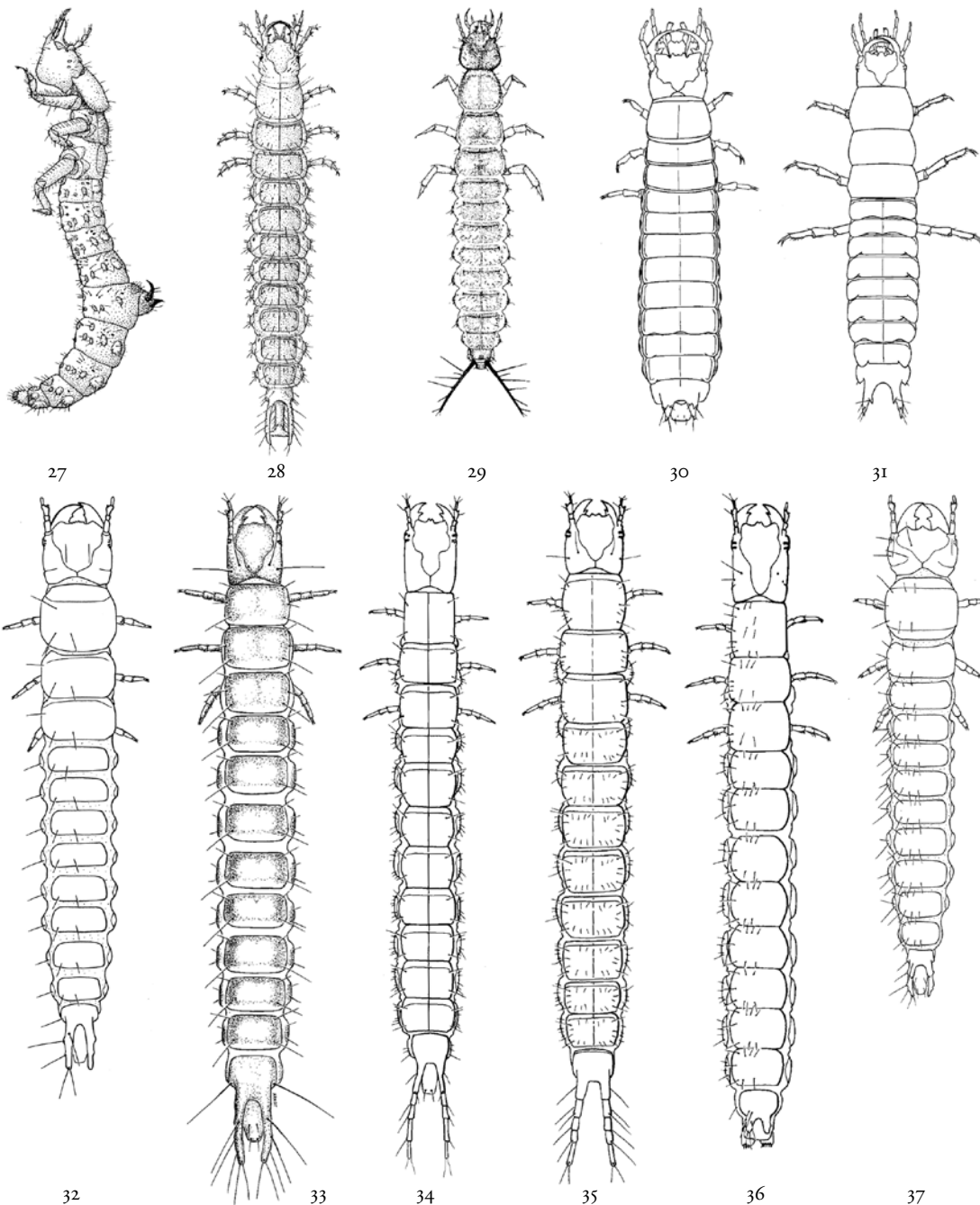
Niet alle soorten laten de eieren aan hun lot over. Binnen de Pterostichini en met name bij de genera *Abax*, *Molops* en *Pterostichus*, komt een primitieve vorm van broedzorg voor,

waarbij de vrouwtjes gedurende één tot enkele weken lang de eieren tot het moment van uitkomen bewaken (O.A. BRANDMAYR & ZETTO-BRANDMAYR 1974, 1979). Het betreft hier met name soorten die in bergstreken voorkomen, met zeer kleine legselgrootten en een langdurige ontwikkeling (THIELE 1977).

#### Larve \*

Over de biologie van loopkeverlarven was tot voor kort nog niet zoveel bekend, omdat slechts van weinig soorten de larven waren beschreven. Een pionier op dit gebied was de Deen Sven Gisle Larsson. Hij publiceerde hij een omvangrijk werk over de reproductie en ontwikkelingsbiologie van de Deense loopkevers (LARSSON 1939). De door hem vervaardigde beschrijvingen publiceerde hij in de vorm van een tabel in het determinatiewerk van Hansen (1968). Daarna is

\* Plaat 1:1,2



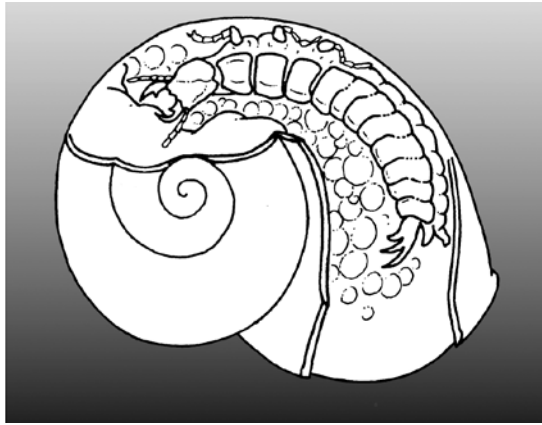
**Figuur 27-37**

Larven van verschillende loopkeversoorten, niet op gelijke schaal. Tekeningen Erik Arndt (ZIE ARNDT 1991).

- 27 *Cicindela* spec.
- 28 *Patrobus atrorufus*
- 29 *Notiophilus* spec.
- 30 *Carabus nemoralis*
- 31 *Carabus violaceus*
- 32 *Amara eurynota*
- 33 *Lionychus quadrillum*
- 34 *Harpalus affinis*
- 35 *Paradromius linearis*
- 36 *Cymindis humeralis*
- 37 *Demetrias monostigma*

**Figuur 38**

Een langkakige loopkeverlarve (longimandibulares), die een huisjesslak eet (UIT STURANI 1962).



in steeds sneller tempo een groot deel van de larven van de in Midden-Europa voorkomende soorten beschreven, met uitzondering van de Bembidiini, waarvan de larven van de meeste soorten nog steeds onbekend zijn. Lindroth (1974) geeft een overzicht van de beschrijvingen en literatuur van ongeveer 170 soorten, en in een recente compilatie geeft Arndt (1991) een larvetabel met ca. 320 soorten, behorend tot de meeste genera. Tenslotte geeft Luff (1993), gebaseerd op werk van Larsson een tabel die een belangrijke aanvulling vormt op die van Arndt. Bij de soortbesprekingen is telkens naar deze larvetabellen verwezen. De aanzienlijke vormvariatie van de larven wordt geïllustreerd in fig. 27-37 en op plaat 1.

Het is steeds duidelijker geworden dat vooral de omstandigheden waaronder de, in vergelijking met de imago's minder mobiele en kwetsbaarder larven moeten leven, cruciaal zijn voor het voortbestaan van populaties van soorten (VAN DIJK & DEN BOER 1992). Indien mogelijk is daarom bij de soortbesprekingen onder de rubriek 'Biologie' aandacht aan de oecologie van de larve gegeven. Anderzijds hebben larven weer eigenschappen die ze ten opzichte van bepaalde factoren flexibeler maken dan de imago's. Zo kunnen winterlarven bij zeer lage temperaturen, tot zelfs even onder het vriespunt, nog actief zijn en doorstaan ze overstromingen over het algemeen langer dan de volwassen dieren (THIELE 1977).

Over het algemeen doorlopen loopkeverlarven drie stadia, doorgaans aangeduid als L1, L2 en L3, waartussen de larve telkens vervelt. De duur van deze stadia is zeer variabel. Temperatuur heeft een zeer grote invloed op de ontwikkelingsduur (AUKEMA 1995B; PAARMANN 1966, VAN DIJK & DEN BOER 1992). Lagere temperaturen betekenen een langere duur van het larvale stadium. Koude is echter vaak wel nodig om de larvale diapauze goed te laten verlopen (THIELE 1977). Winterlarven van soorten waarvan de adulten een zomerdiapauze houden, ontwikkelen zich doorgaans relatief snel (THIELE 1969). Zomerlarven leven gemiddeld korter (ca. 6-8 weken) dan de winterlarven van de herfstvoortplanters, die in de loop van het volgende voorjaar verpoppen, of pas in het volgende najaar, en dus zeker een half jaar kunnen leven (LUFF 1993).

#### Voedsel van larven

Over het voedsel van larven is relatief weinig bekend (LUFF 1974), maar waarschijnlijk is het een afspiegeling van het voedsel van de volwassen dieren. Veelal wordt voedsel met veel dierlijke eiwitten geprefereerd, zoals insecteneieren,

insectenlarven, regenwormen en slakken. De larven van de kortkakige *Carabus*-soorten (de zgn. brevimandibulares) blijken polyfaag te zijn, terwijl die van de langkakige (longimandibulares) bijna exclusieve slakkeneters zijn (STURANI 1962, 1964, 1969). Deze laatste hebben een breed en plat lijf, waarmee ze zich tussen de slak en de schelp naar binnen kunnen dringen (fig. 38). De larven van *Pterostichus madidus* bleken een opmerkelijk grote voorkeur voor dierlijk voedsel te hebben (LUFF 1974), terwijl bekend is dat de volwassen dieren ook plantaardige kost accepteren, bijvoorbeeld fruit zoals aardbeien (BURMEISTER 1939).

Meer dan bij de volwassen loopkevers blijkt het voor larven van belang te zijn dat de prooien nog leven. Wanneer bij experimenten getracht werd de dieren met dood vlees te voeden, steeg de mortaliteit sterk (FERENZ 1973, RUDOLPH 1970). Echter niet alle loopkevers zijn in dezelfde mate carnivoor, zo blijken de meeste *Ophonus*-soorten zowel in het larvale als volwassen stadium alleen zaden als voedsel te accepteren. Bij het experimenteel voeden met insectenlarven trad onveranderlijk 100% mortaliteit op (ZETTO-BRANDMAYR 1976, 1990). Loopkeverlarven blijken nogal eens kannibalisme te vertonen (PAARMANN 1966; THIELE 1977), bij *Pterostichus oblongopunctatus* bijvoorbeeld in het laboratorium al bij zeer lage dichtheden (BRUNSTING 1983). Merkwaardig is echter dat larven van dezelfde soort elkaar ook in het veld zouden weten te vinden, waarna kannibalisme plaatsvindt. Brunsting trok de conclusie dat kannibalisme wel eens een belangrijke aantalsregulerende factor in het veld zou kunnen zijn.

Het voedsel dat in de larvale periode wordt gegeten heeft een grote invloed op de verdere ontwikkeling van de dieren. Zo bleek bij onderzoek van Nelemans (1989) dat alleen bij een gunstig voedselaanbod voor de larven van *Nebria brevicollis*, de volwassen dieren in staat zijn vliegspieren te ontwikkelen, waarmee een directe invloed van het larvale stadium op het dispersievermogen werd aangetoond (ZIE OOK VAN DIJK & DEN BOER 1992).

#### Activiteit van larven

Over de activiteit van larven is weinig bekend, maar waarschijnlijk is het merendeel van de loopkeverlarven 's nachts actief (HEYDEMANN 1967B), met uitzondering van de larven van *Nebria* en *Notiophilus*. Ook larven kennen twee typen loopgedrag, namelijk gericht lopen en 'scharrelen' (zie onder Dispersie, Lopen) (NELEMANS 1989).

Als larven de volledige ontwikkeling hebben doorgemaakt treedt voor de eigenlijke verpopping een korte rusttoestand op, het zogenoemde prepopstadium. Afhankelijk van de soort en vaak ook van de temperatuur duurt dit stadium enkele dagen tot twee weken.

#### Pop \*

De verpopping vindt plaats in de zogenoemde popkamer of poppenwieg (fig. 39). Dit is een kleine holte, die door de larve in het prepopstadium in de aarde of in dood hout gemaakt wordt. De wand van de popkamer wordt vaak met een uitscheiding verstevigd. De duur van het popstadium is per soort verschillend en kan bovendien sterk beïnvloed worden door de temperatuur. In de uiterlijke vorm van de pop is over het algemeen het volwassen dier al goed herkenbaar. De pop wordt gekenmerkt door onbeweeglijkheid en

\* Plaat 1:3

rust. Dit is uiterlijke schijn, want in het inwendige van de pop vindt een intensieve afbraak en hernieuwde opbouw van de weefsels plaats. Over het algemeen zijn de poppen van loopkevers vrijliggend, zonder enige vorm van verankering.

### Imago

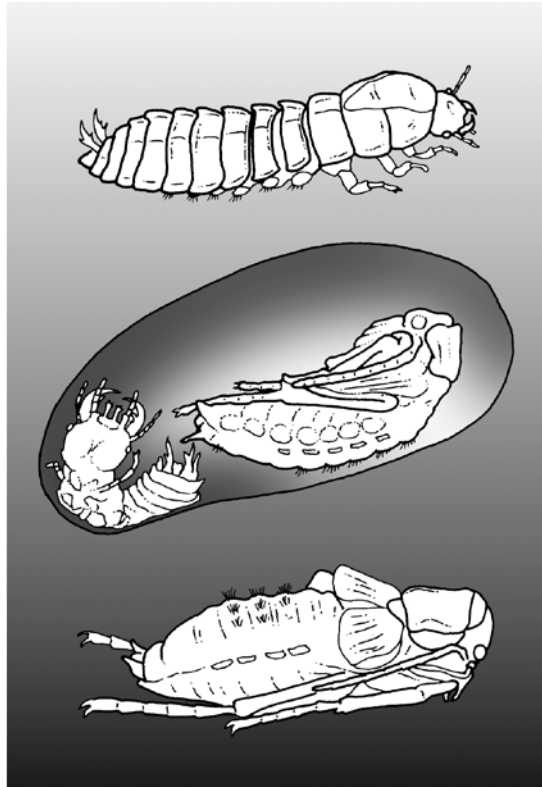
#### Ontpopping en uitkleuring

Na het uit de pop komen is de kever nog volkomen zacht. Daarna volgt, meestal nog in de popkamer, de uitkleuring. Dit kan enkele uren tot enkele dagen duren. In deze periode krijgt het dier zijn uiteindelijke kleur, maar blijft nog enige tijd zachte, gemakkelijk indrukbare dekschilden houden. Het uitharden gaat dus vaak wat langzamer dan het uitkleuren. Omdat zowel niet uitgekleurde als zachte dieren informatie geven over het tijdstip van ontpoppen, duiden we deze in dit boek aan als 'verse' dieren. Bij de ene soort volgt na het ontpoppen een periode waarin veel gevreten wordt teneinde aan voortplantings- of dispersieactiviteiten te kunnen deelnemen. Bij andere soorten, zoals bijvoorbeeld *Carabus auratus*, blijft het volwassen dier in de popkamer zitten en overwintert daar tot het volgende voorjaar (zie ook 'Kweken van loopkevers', blz. 33).

#### Levensduur

Vroeger werd aangenomen dat de meeste soorten maar één jaar leven, met uitzondering van de grote *Carabus*-soorten. Door populatiebiologisch onderzoek weten we nu dat een aanzienlijk deel van de individuen, vooral van soorten die als larve overwinteren, na een tweede overwintering opnieuw aan de reproductie kunnen deelnemen. Door onderzoek van de ovarieën, met name aan de kleur en de dikte van de 'corpora lutea' (dit zijn donkere ringen die langzaam zichtbaar worden na rijping van de eieren, fig. 3), kan informatie worden verkregen over de leeftijd en het reproductiestadium van de vrouwelijke dieren (VLIJM ET AL. 1968, VAN DIJK 1972, 1973; STORRE ET AL. 1996).

In Drenthe bleek 80% van de dieren van een populatie van *Poecilus versicolor* 2-4 jaar oud te zijn (VAN DIJK 1979). Hoge aantallen oude dieren werden ook gevonden bij *Calathus melanocephalus*, maar dan in hoofdzaak tweejarige (BAARS 1979B). Bij merk- en terugvangproeven met *Harpalus smaragdinus* werd in het veld de recordleeftijd voor loopkevers van vier jaar vastgesteld (SCHJØTZ-CHRISTENSEN 1965). In gevangenschap werden leeftijden vastgesteld tot meer dan drie jaar voor *Abax ovalis* en *Abax parallelepipedus* (THIELE 1977) en voor *Limodromus assimilis* (NEUDECKER 1974). Na driemaal overwinteren en reproduceren haalde *Calosoma sycophanta* in gevangenschap vier jaar (DUSAUSOY 1963). Volgens Thiele (1977) is het gelukt om enkele van de relatief kleine *Brachinus*-soorten tot vijf jaar in leven te houden. Dit alles neemt niet weg dat de gemiddelde sterfte tijdens de juveniele stadia zeer hoog kan zijn, evenals gedurende de overwintering bij de imago's. Bij *Bembidion lampros* bleek tijdens de ontwikkeling een mortaliteit van ongeveer 70% op te treden, onafhankelijk van de bodemsoort, zelfs bij voldoende vocht en voedsel (PETERSEN 1997). Bij gemiddelde winters bleken de verliezen van de volwassen *B. lampros* niet zo groot, mits deze in een voldoende beschermde schuilplaats verbleven, maar uitzonderlijk koude winters maakten veel slachtoffers.



**Figuur 39**

De poppen van enkele niet-inlandse *Carabus*-soorten boven: de verpopping van *C. rutilans*: de larvehuid scheurt open op het borststuk, en de pop komt tevoorschijn. midden: de pop met daarnaast de oude larvehuid van *C. caelatus* in de popkamer onder: ontpopping van *C. blaptoides*: de kever is al gedeeltelijk uit de pophuid gekropen, de dekschilden zijn nog opgeklapt (UIT STURANI 1962).

## GEDRAG EN OECOLOGIE

### Activiteitspatronen


Zoals veel insecten zijn ook de meeste loopkevers 's nachts actief. Een uitgebreid onderzoek naar dag- en nachtactiviteit is gedaan door Thiele & Weber (1968). Bij dit onderzoek werden verbanden gevonden met de oecologie en biologie van de soorten.

Bossoorten zijn relatief weinig overdag actief; slechts 17% van de soorten is voor meer dan 30% van de tijd overdag actief. De meeste soorten blijken in proeven lichtschuw (donkerpreferent) te zijn (THIELE 1964A). De hoogste gezamenlijke activiteit van bossoorten valt over het algemeen in de periode van 20-24 uur (THIELE 1974). Soorten die zich in het najaar voortplanten blijken bovendien alle 's nachts actief te zijn. Meestal wil 'nachtactief' overigens zeggen dat de piek van de activiteit gevonden wordt in de schemering en het direct aansluitende deel van de nacht; vooral bij bossoorten vindt de meeste activiteit vóór middernacht plaats.

In het open veld vinden we zowel overdag als 's nachts actieve soorten. Van de eurytope soorten is 33% voor meer dan 30% overdag actief en van de 'echte' veldsoorten is dit 45% (THIELE & WEBER 1968). Volgens Schiller & Weber (1975) kan dit in open *Calluna*-heiden zelfs oplopen tot meer dan 75%. De hoogste gezamenlijke activiteit van alle soorten op een weiland in Duitsland lag tussen 10.00 en 20.00 uur (THIELE 1974). Soorten die in proeven geen duidelijke lichtpreferentie lieten zien, blijken zowel overdag als 's nachts actief te zijn. In overgangen tussen bos en veld, zoals jonge bosaanplant en kapvlakten, vinden we relatief veel dagactieve soorten uit de genera *Amara*, *Dyschirius* en *Notiophilus*. De exclusief dagactieve en lichtpreferente soorten zijn nagenoeg beperkt tot open terreintypen, en planten zich meestal in het voorjaar voort. Binnen een soort neemt de hoeveelheid dagactiviteit toe naarmate de verschillen tussen dag- en nachtem-

peratuur hoger zijn (BRUNSTING 1983). Een voorbeeld hiervan is *Pterostichus madidus*, waarvan de bospopulaties 's nachts actief zijn en de veldpopulaties ook overdag (WILLIAMS 1959). Dit lijkt niet in overeenstemming met het feit dat nachtactiviteit toeneemt in warmere streken van Europa (THIELE & WEBER 1968). Sommige soorten die bij ons 's nachts actief zijn, zijn dat (gedeeltelijk) overdag in arctische streken, zoals *Carabus glabratus* (NEUDECKER 1971).

Ook over het jaar kan de hoeveelheid dagactiviteit van een soort variëren, maar deze is onveranderlijk het hoogst in het voorjaar. Dit geldt zowel voor veld- als voor bossoorten (NOVAK 1972, SCHILLER & WEBER 1975). De belangrijkste regulerende factor voor het dagritme is de wisseling van licht en donker, waar sommige soorten zeer scherp op reageren. Lamprecht & Weber (1975) lieten echter zien dat ook bij constant donker of licht, onder proefomstandigheden, meestal een herkenbaar dag-/nachtritme bleef bestaan.

Het dagelijkse activiteitspatroon van een soort kan ten dele worden afgelezen aan de lichaamskleur (O.A. KEGEL 1990). Dieren met metaalachtige structuurkleuren, zoals *Notiophilus*, *Dyschirius* en veel *Amaras*, zijn bijna alle overdag actief. De verklaring hiervoor moet gezocht worden in de zonlichtreflecterende werking van deze kleuren. Bij de soorten *Cicindela*, die overdag zeer actief vliegen, vinden we metaalkleuren op het achterlijf, dat tijdens het vliegen onbeschermd is, en zelfs op de gehele onderzijde als bescherming tegen de reflectie door de lichte zandbodem. De meeste (geel)bruine, blauwige of zwarte soorten zijn 's nachts actief. Dagactieve soorten kunnen in een aantal gevallen ook aan hun grote ogen herkend worden, zoals bij de echte visuele jagers die we onder andere vinden in *Cicindela*, *Notiophilus*, en *Elaphrus*. Voor een overzicht van de activiteitspatronen van de verschillende soorten zie cd-rom .

Interessant is nog het grote verschil in activiteit tussen larven en adulte dieren in de winter. De larven van sommige soorten, waaronder *Nebria brevicollis*, *Pterostichus melanarius* en *P. niger*, kunnen tot temperaturen van even onder het vriespunt nog zeer actief zijn (NELEMANS 1989, WEBER 1965). De imago's van verreweg de meeste soorten zijn daarentegen volkomen inactief gedurende de winter.

#### Voedsel, jacht en vangtechnieken

De volwassen kevers van de meeste soorten leven vooral van dierlijk voedsel: regenwormen, slakken en insectenlarven, spinnen, mieren, springstaarten en andere bodembewonende dieren. Een belangrijk overzicht van de literatuur over het voedsel van loopkevers, wordt per soort gegeven door Laroche (1990).

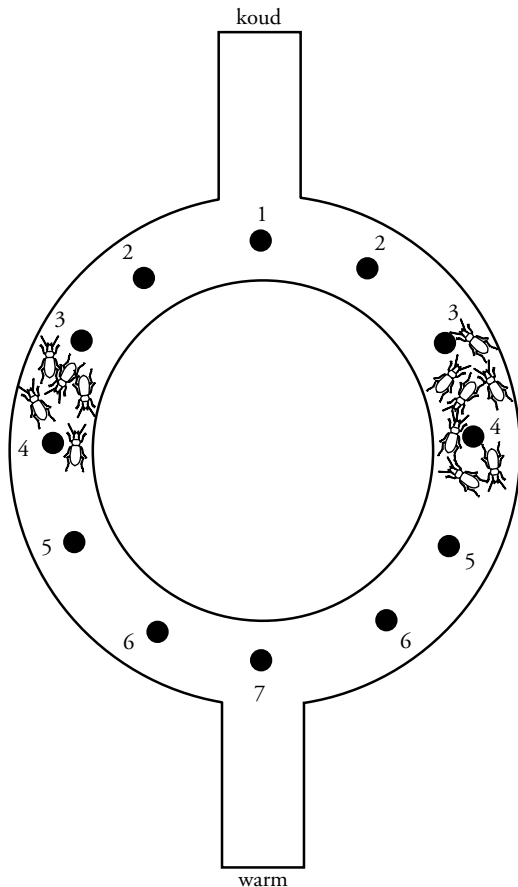
Van soort tot soort bestaan er belangrijke voorkeuren. Met name enkele vertegenwoordigers van *Abax* en *Carabus* zijn gek op regenwormen, die dan ook goed als voedsel bij het kweken te gebruiken zijn. Als daarentegen *Pterostichus nigrita* uitsluitend regenwormen als voedsel krijgt aangeboden, heeft dat een hoge mortaliteit tot gevolg (FERENZ 1973). Grotere soorten overbewonende loopkevers die langs brede rivieren leven, bleken in hoofdzaak waterdieren die aangespoeld waren te eten, terwijl de kleinere soorten, zoals *Bembidion* vooral dansmuggen (Chironomidae, zowel larven en imago's) aten (HERING & PLACHTER 1997). Langs

kleinere stroompjes bleken landdieren het hoofdvoedsel te vormen.

De vegetarische uitzonderingspositie van het genus *Ophonus* is hiervoor al bij de larven besproken. Ook de imago's van *Amara* en *Harpalus* leven althans gedurende een deel van het jaar van zaden, voornamelijk van grassen. Onderzoek over de fytofagie bij loopkevers van verschillende genera in het Mediterrane gebied is verricht door Brandmayr en Zetto-Brandmayr (BRANDMAYR & ZETTO-BRANDMAYR 1975A, 1975B, ZETTO-BRANDMAYR 1990). Een zeer bekende fytofaag is *Zabrus tenebrioides*, één van de weinige loopkevers die schadelijk kan zijn in de landbouw (O.A. VON KIRCHNER 1939). Over het algemeen maakt ook bij de andere genera plantaardig materiaal een belangrijk deel uit van het voedselpakket (DAWSON 1965, LINDROTH 1949). *Amara*- en *Harpalus*-soorten eten veel minder insecteneieren dan vertegenwoordigers van andere genera (DINTHER 1966). Vooral *Bembidion*-soorten zijn blijkbaar grote eters van insecteneieren, de grote *Carabus*-soorten in het geheel niet; deze zijn op enkele uitzonderingen na, vrij omnivoor en accepteren in gevangenschap levende en gekneusde slakken, allerhande insecten en insectenlarven, regenwormen, gehakt, orgaanvles, vis, brood gedoopt in bier, melk of suikerwater, en rijpe of rottende vruchten (LAROCHELLE 1990). Bij *Amara* zijn de larven vaak sterker carnivoor dan de volwassen dieren (BURAKOWSKI 1967).

Omdat veel loopkeversoorten weinig kieskeurig zijn en zowel plantaardig als dierlijk voedsel gebruiken, worden ze wel aangeduid als 'polyfage predatoren'. Er bestaat grote overeenkomst tussen het voedselpakket van de fytofage soorten van de genera *Amara* en *Harpalus* en de polyfage generalisten van onder andere het genus *Pterostichus* (HENGVELD 1980). Hengveld vond de echte specialisten voornamelijk in de subfamilie der Carabinae, zoals *Notiophilus*-soorten en *Loricera pilicornis*, die op springstaarten jagen. De vangtechnieken van deze soorten zijn uitgebreid beschreven (BAUER 1976, 1986, BAUER & KREDLER 1988). Springstaarten vormen overigens voor veel loopkeversoorten een zeer belangrijke voedselbron (POLLET & DESENDER 1987). Veel *Dyschirius*-soorten zijn gespecialiseerd op larven van het kortschildkevergenus *Bledius*. Echte slakkeneters zijn sommige *Carabus*-soorten en de oligofage *Cycheus caraboides* die, in tegenstelling tot de meeste *Carabus*-soorten, ook in gevangenschap geen vlees accepteerde (THIELE 1977). Onze grootste loopkeversoort, *Carabus coriaceus*, is gespecialiseerd op huisjesslakken, die hij langs de windingen openknijpt. Een goed voorbeeld van een soort die eigenlijk alleen levende prooien accepteert, en daarbij ook flink kan huishouden onder andere loopkevers is *Brosicus cephalotes*. Het is dan ook erg onverstandig om *Brosicus* met andere loopkevers in vangpotten of verzamel-potten samen te laten. Ook voor *Pterostichus nigrita* zijn levende prooien van groot belang, vooral insectenlarven (FERENZ 1973). Vaak vindt de vertering van het voedsel gedeeltelijk uitwendig plaats, behalve bij de genera *Amara*, *Clivina* en *Harpalus* (THIELE 1977). De soorten van *Calosoma*, *Carabus* en *Cicindela* verteren hun voedsel uitsluitend uitwendig. Hierbij wordt vloeistof uit de maag op de prooi gebracht, die daardoor gedeeltelijk verteert. De brij die daarbij ontstaat, wordt vervolgens weer opgelikt. Loopkevers zouden per dag tot ongeveer hun lichaamsgewicht aan voedsel tot zich kunnen nemen (SCHERNEY 1959, 1961), maar Van Dijk en Mols hebben in hun experimenten deze hoge waarden nooit kunnen vaststellen (T. VAN DIJK PERS MED.).

. Plaat 1:6



Vermeulen & Szyszko (1992) tonen aan dat het veranderen van prooi een gunstig effect heeft op de grootte van de reproductie (ZIE OOK WALLIN ET AL. 1992). Dit wordt ondersteund door het feit dat *Poecilus cupreus* een groter reproductiesucces blijkt te hebben in een heterogeen agrarisch milieu, met relatief kleine percelen en meerjarige gewassen, dan in een eenjarige homogene gerstcultuur (BOMMARCO 1997).

De grootte van de eiproductie geeft bij *Calathus melanocephalus* en *Poecilus versicolor* een goede schatting van de voedselsituatie in het veld (VAN DIJK 1986A,C, 1988, 1996). In jaren met relatief hoge dichtheden is het voedselaanbod meetbaar kleiner dan in jaren met lagere dichtheden. Dit is conform de hypothese van White (1978, 1993) die stelde dat in het algemeen insectenpopulaties worden geconfronteerd met voedseltekort (met name met betrekking tot stikstof) en zelden met overvloed (VERGELIJK: VAN DIJK 1982).

#### Habitat: het belang van omgevingsfactoren

Behalve door voedsel, dat vooral als aantalsregulerende factor moet worden gezien, wordt het voorkomen van soorten in vooral bepaald door hun voorkeur met betrekking tot vocht, temperatuur en bodem (de zgn. abiotische factoren). Voor een belangrijk deel kunnen deze voorkeuren afgeleid worden uit een beschrijving van de habitat van een soort, verkregen door vangsten in een groot aantal uiteenlopende biotopen. Niet zelden zien we een duidelijke voorkeur voor alleen zand-, kalk- of kleibodem. Voor de factoren vochtigheid en temperatuur wordt het al iets moeilijker, omdat een voorkeur hiervoor indirect uit het voorkomen in bepaalde terreintypen moet worden afgeleid.

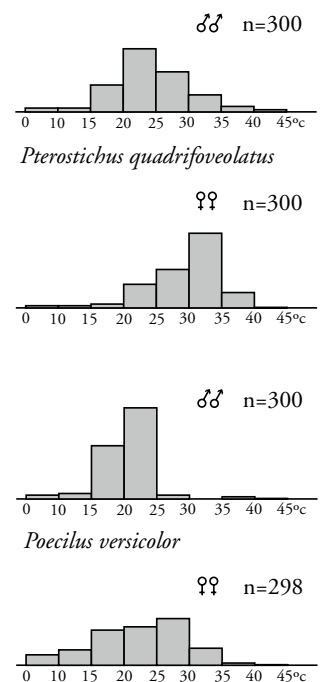
Om er achter te komen wat de tolerantie van een soort is ten opzichte van factoren als vocht en temperatuur, kunnen zogenoemde preferentieproeven worden uitgevoerd. In een kunstmatige opstelling krijgt een aantal exemplaren van een soort bijvoorbeeld een vocht-, temperatuur- of lichtgradiënt aangeboden of zelfs verschillende bodemsoorten, al dan niet voorzien van een strooisellaag. Vervolgens wordt gekeken bij welke waarden de dieren zich ophouden. De apparaten waarmee deze onderzoeken worden uitgevoerd noemt men, al naar gelang het doel, een vocht-, temperatuur-, licht- of substraatorgel (zie fig. 40, 41). Omdat de voorkeur voor een bepaalde factor kan variëren wanneer één van de andere factoren verandert, bestaan er ook apparaten waarmee men een combinatie van deze factoren kan testen. Behalve de eventuele boven- en ondergrens van het traject waarbinnen een soort zich prettig voelt, kan men onder bepaalde voorwaarden een voorkeurstemperatuur of voorkeursvochtigheid vaststellen. Hierbij speelt echter altijd individuele variatie een rol, maar ook de reeds genoemde invloed van de verschillende factoren op elkaar, waardoor een en ander bijzonder gecompliceerd kan worden. Bovendien blijken sommige soorten labiel op de preferentieproeven te reageren, waardoor telkens andere uitkomsten verkregen worden (LINDROTH 1949). Met behulp van preferentieorganen werden door Lindroth vijftien soorten onderzocht uit de genera *Harpalus* en *Ophonus*. Hij gaf in het laboratorium verschillende bodemtypen aan de soorten die hij in de natuur op kalkbodem aantroef. In een opstelling zonder directe instraling van zonlicht, bleken de soorten geen voorkeur voor het substraat kalk te hebben. Wel bleken het voornamelijk zeer xerofiele en thermofiele (droogte- en warmteminnende) soorten te zijn. Uit dit preferentieonderzoek bleek dat de voorkeur van sommige soorten voor kalkbodem hoofdzakelijk te maken had met de speciale temperatuurhuishouding van dit substraat. Ook door anderen werden soortgelijke experimenten voor een groot aantal soorten uitgevoerd (BECKER 1975, KLESS 1961, LAUTERBACH 1964, LEHMANN 1962, PERTTUNEN 1951, THIELE 1964A EN WEBER 1965). pH-preferenties werden eveneens in verschillende typen substraatorgen gemeten (PAJE & MOSSAKOWSKI 1984).

Den Boer, in de overtuiging dat dergelijke metingen in het veld en niet in het laboratorium dienen te geschieden, combineerde vocht-, licht- en temperatuurmetingen in een bosje in Drenthe direct met de vangsten uit bodemvallen en kon zo de voorkeuren van *Limodromus assimilis*, *Pterostichus oblongopunctatus* en *Nebria brevicollis* bepalen. De resultaten zijn in een aantal gevallen onder de soortbesprekingen vermeld. Over het algemeen kan gesteld worden dat soorten die zich in de licht- en temperatuurproeven duidelijk profileerden, zeer stenotoop zijn (THIELE 1977).

Vooraf voor een beter begrip van de oecologie van nauw verwante soorten kunnen deze experimenten van groot nut zijn: zulke soorten blijken vaak een sterk verschillende oecologie te hebben. Zo blijkt in een soortenpaar *Abax parallelipipedus* eurytherm te zijn, terwijl de verwante *Abax ovalis* een stenotherme soort is van koele en vochtige bossen, met een voorkeurstemperatuur van maximaal 15°C (THIELE 1964A). Ook de oecologie van soortcombinaties als *Pterostichus rhaeticus* en *P. nigrita* (KOCH 1984), soortcomplexen binnen *Poecilus* en een aantal soorten binnen *Agonum* (subgenus

**Figuur 40**

Schema van een temperatuurorgel, bestaande uit een grote metalen ring die aan de ene kant wordt gekoeld en aan de andere kant verwarmd. Op de punten 1 tot 7 zijn thermometers of elektroden geplaatst die de temperatuurgradiënt in beeld brengen (vergelijk fig. 41). De kevers concentreren zich in dit geval in het gebied met hun voorkeurstemperatuur tussen 3 en 4.



**Figuur 41**

Voorbeeld van gemeten voorkeurstemperaturen. Verdeling van mannetjes en vrouwtjes van resp. *Pterostichus quadrifoveolatus* (boven) en *Poecilus versicolor* (onder) over de aangeboden temperatuurgradiënt in een temperatuurorgel (NAAR PAARMANN 1966).

*Europhilus*) is beter te begrijpen als de tolerantiegrenzen van de verschillende soorten bekend zijn. Niet zelden worden onderzoekers door dit soort informatie op het spoor gezet om nader te bekijken of een vermeende populatie van één soort misschien uit meer dan één soort bestaat.

#### Vocht

De bodemvochtigheid is een zeer belangrijke, zo niet de belangrijkste factor die het voorkomen van een soort bepaalt (THIELE 1977, VAN DIJK & DEN BOER 1992). Natuurlijk is de vochtvochtigheid in het terrein in belangrijke mate gekoppeld aan de bodemsoort. We zien dan ook dat soorten die in hoofdzaak bewoners van zand- of kleigebieden zijn, dat uitsluitend zijn vanwege hun preferentie voor bepaalde vochtcondities. Bij soorten die voorkeur hebben voor zandbodem (psammofiel) speelt de korrelgrootte van het zand bovendien een grote rol (KROGERUS 1932). Aan de kust vinden we enkele soorten die vooral aan zeer fijn zand gebonden zijn, zoals *Cicindela maritima*, *Calathus mollis* en enkele *Demetrius*- en *Dyschirius*-soorten. Met de korrelgrootte van het zand verandert het vermogen om door capillaire werking water vast te houden en daarmee varieert ook de warmtehuishouding; fijn zandige bodem is vooral geschikt voor warmteminnende soorten terwijl veel soorten die op grofkorrelige zandbodem leven eerder droogteminnend zijn dan warmteminnend (THIELE 1977).

Afhankelijk van de klimatologische omstandigheden kan de voorkeur voor het microklimaat dat samenhangt met een bepaald substraat sterker of zwakker zijn. Voor een aantal psammofiele soorten, waaronder *Bembidion nigricorne*, *Bradycellus harpalinus*, *Demetrius monostigma* en enkele *Dromius*-soorten, geldt dat de binding aan zandige bodem van Midden- naar Noord-Europa sterker wordt (LINDROTH 1949, THIELE 1977). Sommige soorten zijn vrij onafhankelijk van de bodemsoort; ze worden op veel bodems aangetroffen, maar vrijwel altijd binnen een duidelijk vochttraject, zoals het geval is met de meeste eurytope soorten.

#### Temperatuur

Bij een meerderheid van de soorten die in temperatuurorgels getest werden, bleek het temperatuurtraject waarbinnen de soort zich begaf niet groter dan 15°C te zijn (THIELE 1964A). De verschillen in temperatuur die in het veld voorkomen kunnen behoorlijk groot zijn. De verschillen op een zuidhelling van een dijk en een noordhelling, bedragen soms meer dan 30°C. Bij een bosrand wordt aan de zonkant al gauw 40°C gemeten terwijl de temperatuur aan de noordkant niet boven de 20°C komt. Expositie van een helling en beschaduwing door bomen beïnvloeden het microklimaat, maar ook de bodem zelf. De temperatuurhuishouding van kalkbodem, waar de werking van de ingestraalde zonnearmte in het substraat resulteert in relatief hoge nachtminima vroeg en laat in het seizoen (LINDROTH 1949), verschilt zeer sterk van die van open zandbodem of hoogveen. Op hoogveen kan de temperatuur overdag ook zeer hoog oplopen, maar door de sterke uitstraling (bij slechte geleiding), liggen de minima 's nachts erg laag (BARKMAN & STOUTJESDIJK 1987). Relatief hoge minima, maar overdag lage maxima, worden gevonden in het bos. Soorten die een zuidelijker verspreiding hebben, zoals de thermofiele soorten van het genus

*Ophonus*, kunnen in onze streken vaak alleen leven op plaatsen waar de temperatuurhuishouding in en op de bodem die van zuidelijke streken benadert (LINDROTH 1949). Veel thermofiele soorten zijn daardoor beperkt tot de kalkgraslanden in Zuid-Limburg (zie blz. 95). Andere soorten prefereren voor hun ontwikkeling uitzonderlijk koele en vochtige terreintypen, zoals de zware eiken-haagbeukenbossen, eveneens in Zuid-Limburg. Over de invloed van het microklimaat gaven Barkman & Stoutjesdijk (1987) de volgende algemene conclusie: 'Het is duidelijk dat zelfs als wij grootschalig werken, het microklimaat uiteindelijk de doorslag geeft. Niet de 10°C-juli-isotherm, de 0°C-januari-isotherm of de 1000-mm-neerslaggrens bepaalt de areaalgrens .....zoals vaak wordt beweerd. Het gaat om de waarden van deze factoren in het microklimaat ..... niet om gemiddelden, maar om extremen .... (van) de meer directe, biologisch belangrijke factoren zoals neerslag/evaporatiebalans, luchtvochtigheid en combinaties van factoren. En bij extremen gaat het niet alleen om de absolute waarden, maar ook en vooral om frequenties en duur'.

#### Bodem

Het bodemtype heeft een directe invloed op het vegetatiedek en daarmee ook op het microklimaat. Bovendien zijn ook de vocht- en temperatuurhuishouding van elke grondsoort afhankelijk van de samenstelling en korrelgrootte. Barkman & Stoutjesdijk (1987) gaven een overzicht van de hoeveelheid zonnestraling die door verschillende vegetatietypen en verschillende substraatvormen gereflecteerd wordt. Ook bleek een globaal verband te bestaan tussen het aandeel van de loopkeverfauna in de totale bodemfauna en het bodemtype (TISCHLER 1955). Op zware gronden maakten loopkevers ca. 33% van de bodemfauna uit, terwijl dat op lichte gronden minder dan 15% was; het aandeel in de totale biomassa was ongeveer 70% op klei tegen 40% op zand.

#### Habitat: samenvatting

Resumerend kunnen we zeggen dat loopkevers een zeer grote variatie in aanpassingen aan hun omgeving hebben (THIELE 1977). Veel soorten zijn strikt aan een bepaald biotoop gebonden en kunnen dan ook met bepaalde (hoofd)vegetatietypen in verband worden gebracht. Hier geven we enkele hoofdconclusies van Thiele betreffende het habitat van loopkevers:

- 1 Genetisch bepaald gedrag en adaptatie aan bepaalde microklimatologische condities bepalen in hoofdzaak de ruimtelijke verdeling van loopkeversoorten.
- 2 Abiotische factoren zijn belangrijker dan biotische. De belangrijkste factoren zijn: a) de bodemvochtigheid en b) de vegetatie, die met meer open of dichtere structuren en met veel of weinig beschaduwing van bomen in belangrijke mate de temperatuurhuishouding bepaalt. Beide hangen nauw samen met het bodemtype.
- 3 Behalve de bossoorten zijn de meeste loopkeversoorten relatief warmteminnend met voorkeurstemperaturen van 20-30°C.
- 4 Bossoorten zijn voor meer dan 80% lichtschuw (donkerpreferent) en koudepreferent. Ze hebben evenwel



- bepaalde minimumtemperaturen nodig voor hun ontwikkeling in de winter, en de reproductieperiode valt dan ook meestal in het relatief warme najaar. Ze zijn bijna alle hygroofiel en slecht bestand tegen uitdroging.
- 5 Veldsoorten zijn xerofiel (droogteminnend) of euryhygrofief (kunnen onder zeer uiteenlopende vochtcondities leven) en vaak minder strikt dag- of nachtactief. Slechts ca. 50% van de veldsoorten is donkerpreferent (LAUTERBACH 1964). De dagactieve, xerofiele soorten zijn zeer goed bestand tegen langdurige droogte.
  - 6 Het verband tussen microklimatologische preferentie van de soort enerzijds en activiteit en jaarperiodiciteit anderzijds, is doorgaans zeer strikt.
- Tenslotte moet nog opgemerkt worden dat op grotere geografische schaal gezien, binnen een soort, een aanzienlijke variatie in preferenties kan optreden. Dit is echter een verschijnsel dat bepaald niet alleen voorkomt bij loopkevers.

### Ontwikkelingstypen

#### Jaarlijkse cycli

In de gematigde streken hebben de meeste soorten één generatie per jaar (ze zijn univoltien). Meerjarige ontwikkeling komt vooral in koudere streken voor (THIELE 1977). Onder laboratoriumomstandigheden is het bij vrij veel soorten mogelijk om door middel van manipulaties met licht en temperatuur, meer dan één generatie per jaar te verkrijgen (THIELE 1968). In het verleden werden loopkeversoorten op grond van hun reproductieactiviteit vaak ingedeeld volgens de door Larsson (1939) onderscheiden hoofdgroepen van jaarcyclus: de voorjaars- en de najaarsvoortplanters. Bij de **voorjaarsvoortplanters** ontwikkelen de eieren en larven zich gedurende de zomer en verschijnen de 'verse' dieren in het najaar. Binnen deze groep onderscheidde hij de soorten die nog voor de winter actief worden en soorten waarvan de 'verse' dieren direct in overwinteringsdiapauze gaan. Deze soorten werden alle verondersteld als imago te overwinteren. De **najaarsvoortplanters** overwinteren volgens dit beeld in het tweede of derde larvale stadium of als pop, met 'verse' dieren in het voorjaar of de zomer.

De praktijk geeft een gecompliceerder beeld zonder zo'n scherpe scheiding te zien. Buiten de hoofdpeken vinden we soorten die zó vroeg in het jaar reproduceren (januari tot maart), dat we van wintervoortplanters kunnen spreken, zoals *Bradycellus ruficollis* en *Bembidion nigricorne*, beide soorten van droge heide (DEN BOER & DEN BOER-DAANJE 1990). Ook hartje zomer vinden we soorten die actief zijn en dan reproduceren, zoals enkele *Calathus*-soorten in droge, zandige biotopen, en enkele *Pterostichus*-soorten. Zeer laat in het jaar (november, december) zijn nog *Leistus*- en *Trechus*-soorten actief. Ook zijn van bepaalde soorten, o.a. van de genera *Carabus* en *Notiophilus*, zowel in het najaar als in het voorjaar paringen geregistreerd.

Thiele (1977) onderscheidt tenminste vijf typen van ontwikkeling binnen de loopkevers (zie ook onder 'Rustperioden'):

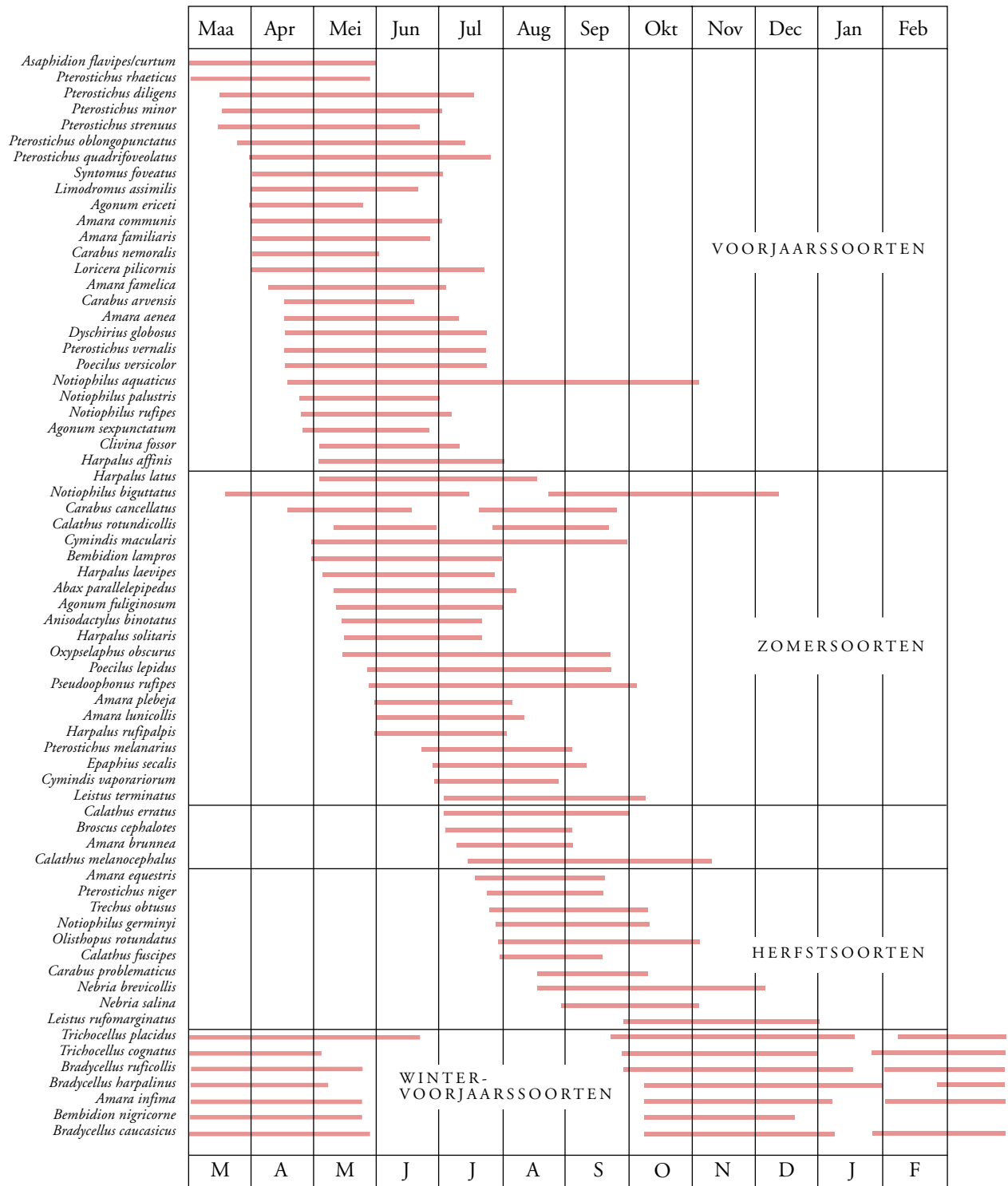
- 1 Voorjaarsvoortplanters met larven in de zomer en overwinterende imago's.

- 2 Soorten met winterlarven en 'verse' dieren aan het begin van de zomer, die reproduceren van de zomer tot in de herfst, maar niet als imago overwinteren.
- 3 Soorten met winterlarven en 'verse' dieren in het voorjaar. Deze soorten hebben een zomerdiapauze voorafgaand aan de reproductieperiode in het najaar. In deze zomerdiapauze ontwikkelen de geslachtsorganen zich niet (gonadal dormancy) hetgeen gereguleerd wordt door de daglengte.
- 4 Soorten met variabele voortplantingsperiode. Bij deze komen vaak voorjaars- en najaarsreproductie voor, afhankelijk van biotoop, klimaat en weer. De larven van deze soorten zijn in staat zich zowel 's zomers als 's winters even goed te ontwikkelen.
- 5 Soorten die meer dan een jaar nodig hebben voor hun ontwikkeling. Ook dit kan sterk afhangen van biotoop en klimaat. Verscheidene soorten met een éénjarige ontwikkeling in onze streken, hebben in noordelijker streken twee of meer jaar voor de volledige ontwikkeling nodig.

Veel loopkeversoorten kunnen over meer dan één reproductieperiode beschikken, al naar gelang de biotoop of de geografische positie van de betreffende populatie (SCHJØTZ-CHRISTENSEN 1965, ZIE OOK DEN BOER 1979, VAN DIJK 1979, DEN BOER & VAN DIJK 1996). Fig. 42 laat zien hoe groot de variatie al is bij de 68 talrijkste soorten die in de loop van het onderzoek van het Biologisch Station te Wijster werden aangetroffen (DEN BOER & DEN BOER-DAANJE 1990, ZIE OOK DEN BOER & VAN DIJK 1996). Het beeld wordt voor een aantal soorten nog gecompliceerder omdat een deel van de dieren van oudere generaties voor een tweede of soms zelfs derde keer aan de reproductie deelnemen. Den Boer & Den Boer-Daanje (1990) toetsten de indeling van Larsson en kwamen tot de conclusie dat het beter is om te spreken over soorten met zomer- en winterlarven dan over 'voorjaars- en najaarsvoortplanters'.

Op basis van een recente analyse van dezelfde gegevens uit Drenthe, komen Den Boer & Van Dijk (1996, 1998) tot een nieuwe indeling van de ontwikkelingstypen voor West-Europese loopkevers (tabel 4).

Uit deze classificatie blijkt dat scherp omliggende groepen nauwelijks te onderscheiden zijn en dat ook de door Den Boer & Den Boer-Daanje (1990) voorgestelde indeling in soorten met zomer- en soorten met winterlarven, niet eenvoudig is door te voeren. De classificatie loopt bovendien, op een kleine uitzondering na, dwars door alle genera. Den Boer & Van Dijk (1996, 1998) concluderen dan ook dat de gangbare modellen voor de evolutionaire ontwikkeling van voortplantingsstrategieën (veelal gebaseerd op het concept van r- en K-selectie; zie blz. 65), slechts zeer gedeeltelijk toepasbaar zijn op deze uit de praktijk voortgekomen classificatie. In het artikel worden mogelijke verklaringen bediscussieerd, maar bovendien wordt er op aangedrongen om meer soorten en verwante groepen bij het onderzoek te betrekken. Wanneer bijvoorbeeld alle Nederlandse soorten er bij betrokken zullen worden, zal het beeld alleen nog maar gecompliceerder worden en zal blijken dat, evenals in de oecologische classificatie (hoofdstuk 5 blz. 79), veelal geleidelijke overgangen van de ene naar de andere klasse zichtbaar worden.



**Figuur 42**  
 Jaarlijkse cycli van de 68 meest voorkomende loopkeversoorten in Drenthe, gerangschikt van vroege- (maart-mei) naar late voortplanters (oktober-winter, soms met uitloop naar het vroege voorjaar). De balken geven de periode aan waarin de volwassen kevers reproductief actief zijn. Geïllustreerd wordt dat er geen scherpe scheiding tussen de typen reproductiecycli (voorjaars-, zomer- en herfstsoorten) te trekken is (DEN BOER & DEN BOER-DAANJE 1990; DEN BOER & VAN DIJK 1996, 1998).

Tabel 4

Indeling van de ontwikkelingstypen van West-Europese loopkevers volgens Den Boer & Van Dijk (1996, 1998). Per groep zijn alleen de talrijkste Drentse soorten als voorbeeld vermeld (vergelijk fig. 42).

- 
- 1** Voorjaarsvoortplanters (zomerlarven): goede verbreiders met een hoge turnover (snelle vervanging) van populaties
- a macroptere soorten van instabiele of tijdelijke biotopen (*Agonum sexpunctatum*, *Amara aenea*, *A. communis*, *A. famelica*, *A. familiaris*, *A. plebeja*, *Anisodactylus binotatus*, *Asaphidion flavipes* (s.l.), *Harpalus affinis*, *Loricera pilicornis*, *Pterostichus minor*, *P. nigritalrhaeticus*, *P. quadrifoveolatus*)
- b macroptere of vleugeldimorfe soorten van instabiele, stabiele of overgangsbiotopen en/of veranderende biotopen (*Agonum fuliginosum*, *Amara lunicollis*, *Bembidion lampros*, *Clivina fossor*, *Dyschirius globosus*, *Notiophilus palustris*, *Pterostichus diligens*, *P. strenuus*)
- 2** Voorjaarsvoortplanters (zomerlarven): relatief slechte verbreiders met meestal lage turnover van populaties, levend in stabiele biotopen
- a macroptere, mogelijk slecht verbreidende soorten (*Limodromus assimilis*, *Notiophilus rufipes*, *Poecilus versicolor*, *Pterostichus oblongopunctatus*)
- b vleugeldimorfe, slecht verbreidende soorten (*Syntomus foveatus*)
- c brachyptere, slecht verbreidende soorten (*Agonum ericeti*, *Carabus nemoralis*, *C. arvensis*, *Poecilus lepidus*\*)
- 3** Soorten met een complexe reproductiecyclus en variërende ontwikkelingsperioden: soorten van stabiele biotopen  
(*Abax parallelepipedus*, *Calathus rotundicollis*, *Notiophilus aquaticus*)
- 4** Zomer- of najaarsvoortplanters (winterlarven): goede verbreiders met een hoge turnover van populaties
- a macroptere soorten van instabiele of tijdelijke biotopen (*Harpalus rufipalpis*, *Pseudoophonus rufipes*)
- b vleugeldimorfe soorten van instabiele en/of overgangsbiotopen of veranderende biotopen (*Calathus fuscipes*, *Pterostichus melanarius*, *Trechus obtusus*)
- 5** Zomer- of najaarsvoortplanters (winterlarven): relatief slecht verbreidende soorten met lage populatie-turnover
- a macroptere soorten van stabiele en/of overgangsbiotopen (*Amara brunnea*, *A. equestris*, *Broscus cephalotes*, *Harpalus latus*, *H. laevipes*, *H. solitarius*, *Nebria salina*, *Pterostichus niger*)
- b vleugeldimorfe soorten van stabiele biotopen (*Calathus erratus*, *C. melanocephalus*, *Cymindis vaporariorum*, *Notiophilus germiny*, *Oxypselaphus obscurus*, *Olisthopus rotundatus*)
- c brachyptere soorten van stabiele biotopen (*Carabus problematicus*, *Cymindismacularis*, *Poecilus lepidus*\*)
- 6** Late najaarssoorten met zomerdiapauze: soorten met slecht verbreidingsvermogen en lage turnover van populaties  
(*Leistus rufomarginatus*, *Leistus terminatus*, *Nebria brevicollis*)
- 7** Winter- of vroege-voorjaarsvoortplanters: soorten van open, zandige biotopen, met een hoge turnover van populaties
- a macroptere soorten met een goed verbreidingsvermogen (*Bradycellus ruficollis*, *Trichocellus cognatus*)
- b vleugeldimorfe soorten met een relatief goed verbreidingsvermogen (*Bradycellus caucasicus*, *B. harpalinus*)
- 8** Winter- of vroege-voorjaarsvoortplanters: soorten van open, zandige biotopen met lage populatieturnover
- a vleugeldimorfe of brachyptere soorten met een slecht verbreidingsvermogen (*Amara infima*, *Bembidion nigricorne*)

\**Poecilus lepidus* plant zich zowel in het voor- als najaar voort (PAARMANN 1990).

Informatie over de ontwikkelingstypen is in dit boek eveneens onder de soortbesprekingen opgenomen, maar waar dat zinvol is zullen de begrippen 'voorjaars- en najaarsvoortplanters' en de typen van Thiele (1977) ook nog gehanteerd worden.

Binnen één soort kunnen in sommige jaren twee reproductiepieken worden waargenomen. In het voorjaar planten zich dan meestal de oude adulten voort, terwijl de 'verse' dieren in de nazomer of het begin van de herfst reproduce-

ren. Goede voorbeelden van soorten, waarvan de meeste imago's vaker overwinteren en voor een tweede keer aan de reproductie kunnen deelnemen ('iteroparous species'), zijn *Calathus melanocephalus* en *Poecilus versicolor* (BAARS 1979A, VAN DIJK 1972, 1979) en de in reproductief opzicht uiterst flexibele *Poecilus lepidus* (PAARMANN 1990). Volgens Den Boer & Van Dijk (1996) zijn er in Nederland relatief weinig soorten die maar in één jaar eieren leggen ('semelparous species'), maar de gegevens waarop zij deze conclusie baseren, betreffen

Drents materiaal, waarin de kleine oeversoorten van de genera *Acupalpus*, *Bembidion*, *Dyschirius* en *Tachys*, die ten dele tot dit type behoren, slecht vertegenwoordigd zijn.

Thermofiele soorten behoren tot het ontwikkelingstype van de mediterrane wintervoortplanters (PAARMANN 1974, 1976). De droge zuidelijke zomers belemmeren zowel de ontwikkeling van ei en larve als waarschijnlijk ook de eirijping. Deze wintervoortplanters wijken wezenlijk af van de wintervoortplanters die we op onze droge heiden kunnen vinden en meestal van noordelijke origine zijn. In een analyse van voortplantingstypen veronderstelde Paarmann (1979) voor de voorjaarsvoortplanters twee evolutionaire typen: 1) die waarvan de voorouders subtropische overbewoners waren, zoals bijvoorbeeld *Limodromus assimilis* en 2) de echte voorjaarsvoortplanters zoals *Poecilus cupreus*, *P. versicolor*, *Pterostichus oblongopunctatus* en *P. quadrifoveolatus*. Paarmann zag de herfstvoortplanters als een afgeleide van bovengenoemde subtropische wintervoortplanters, waaruit op hun beurt weer de voorjaarsvoortplanters van de continentale delen uit de gematigde streken zijn voortgekomen. Diverse andere auteurs (LARSSON 1939, HEYDEMANN 1962B) zijn echter van mening dat de herfst- en wintervoortplanters in de gematigde streken een afgeleide zijn van de voorjaarsvoortplanters die onder druk van klimatologische (met name atlantische) factoren van deze zijn afgescheiden.

Evenals in de werken van Larsson (1939) en Lindroth (1945) wordt bij de soortbesprekingen het aantal vangsten per maand vermeld (zie ook fig. 25). Omwille van de vergelijkbaarheid is hier gekozen voor een weergave van uitsluitend de gegevens van handvangsten, zonder die uit vangpotten. Dat betekent dat deze gegevens niet de activiteit van de dieren weergeven, maar de aanwezigheid van imago's, al dan niet actief. Bij veel winterwaarnemingen zullen de dieren inactief in hun winterschuilplaats zijn aangetroffen; voor verzamelaars niet zelden een lucratieve methode om aan materiaal te komen ('gemeen onder steenen': EVERTS 1903, 1922). De gegevens uit vangpotten wachten nog op een uitgebreide bewerking, waarbij periodiciteiten ook naar biotoop onderscheiden worden. Van terrein tot terrein kan de periodiciteit in het veld verschillen, zodat we moeten voorkomen waarnemingen op één bepaalde plek te zien als model voor de periodiciteit van een soort. Becker (1975) vond in één jaar een groot verschil tussen de reproductieactiviteit van loopkevers in gelijksoortige droge graslanden op hellingen met respectievelijk een zuidwestelijke en een oostelijke expositie. In het eerste geval lag de gemiddelde activiteit van alle soorten in april en mei, in het tweede geval in mei en juni. Dat expositie van invloed kan zijn, is ook te zien bij *Carabus auratus* (blz. 150). Hoewel we kunnen stellen dat gemiddeld de grootste activiteit van de loopkeversoorten in de maanden mei en juni bereikt wordt, kunnen van jaar tot jaar grote verschuivingen optreden, soms van meer dan één maand. Uiteraard is dit in hoofdzaak afhankelijk van de temperatuur. De verhouding in het veld tussen voorjaars- en najaarsvoortplanters kan behalve met de vegetatie ook rechtstreeks samenhangen met bodemtype en klimaat. Kirchner (1960) vond in Duitsland een verhouding van het totaal aantal individuen tussen deze hoofdtypen van 2:1 op zandbodem en van 6:1 op kleibodem.

De jaarperiodiciteit wordt vooral gereguleerd door het juveniel hormoon, afgescheiden door klieren, de corpora allata (THIELE 1977). Over het algemeen zijn deze reguleringsmechanismen veel gecompliceerder bij vrouwtjes dan bij mannetjes.

#### *Rustperioden*

Al naar gelang het ontwikkelingstype van een soort, krijgen larven en/of volwassen dieren te maken met minder aangename perioden in het jaar. Een dergelijke periode wordt vaak overbrugd door een activiteitspauze of rustperiode, ook wel diapauze genaamd. Thiele (1973B) onderscheidde de volgende typen:

#### **Eudiapauze**

Een facultatieve pauze met een duidelijke inductiefase. De pauze treedt in werking als gedurende de inductiefase de omstandigheden teveel gaan afwijken van de voor de betreffende soort optimale omstandigheden.

#### **Quiescence**

Een facultatieve vertraging of stop van de ontwikkeling, als onmiddellijke respons op (tijdelijk) slechte omstandigheden, echter zonder inductiefase.

#### **Parapauze**

Een genetisch vastgelegde, obligate activiteitspauze, die noodzakelijk is voor de verdere ontwikkeling. Als de diapauze (kunstmatig) wordt onderbroken, gaan de dieren meestal dood. In experimentele omstandigheden kan het lukken om, door te manipuleren met de daglengte in combinatie met 'temperatuurstoten', deze diapauze aanmerkelijk te bekorten.

#### *Overwintering van larven*

De langste en meest kritieke periode voor de meeste soorten is natuurlijk de winter. De herfst- of najaarsvoortplanters moeten in eerste instantie in het larvale stadium de winter doorbrengen. Over het algemeen zal dit niet in het (vrij kort durende) eerste larvale stadium zijn, maar in het tweede of derde. De larven zullen over voldoende reserves moeten beschikken om de winter door te komen, of genoodzaakt zijn gedurende de winter actief te blijven. We kunnen, zoals al eerder is opgemerkt, een verband leggen tussen overwinteringstype en biotoop. Soorten die als larve overwinteren leven meestal in stabiele biotopen, zoals bossen. Nu hebben bossen een veel gematigder microklimaat dan de meer open biotopen, met andere woorden, minder scherpe schommelingen van de temperatuur op en in de bodem gedurende het etmaal, en relatief hoge minima in de winter en het voorjaar (BARKMAN & STOUTJESDIJK 1987). Mede door de meestal goed ontwikkelde strooisellaag, waardoor de vorst niet diep in de bodem doordringt, zijn bossen een uitstekende overwinteringsplaats voor loopkevers in het algemeen, maar vooral voor de kwetsbare larven. Geografisch gezien vinden we meer soorten die als larve overwinteren in gebieden met een zeeklimaat dan met een landklimaat (LINDROTH 1949). Dit werd door Lindroth met de volgende percentages voor larvale overwinteraars geïllustreerd: Groenland 50%, Ierland 47%, IJsland 56%, Shetlandeilanden 54%, West-Scandinavië 54%, Zuid-Scandinavië 23% en

Oost-Scandinavië 7%. Heydemann (1962B) vermeldde voor Noord-Duitsland 38% en voor het binnenland van Duitsland 18%. Larvale overwintering lijkt dus een adaptatie aan gebieden met zachte winters te zijn (THIELE 1977). Dit is in overeenstemming met het feit dat in Zuid-Europa de herfstsoorten dominant zijn (LARSSON 1939). Larsson gaf voor Midden- en Noord-Europa een gemiddelde van ca. 70% voorjaarssoorten.

#### *Overwintering van imago's*

Van veel najaarsvoortplanters overwinteren soms aanzienlijke aantallen imago's van de vorige generatie. Deze kunnen in het volgende jaar voor een tweede keer aan de reproductie deelnemen (GILBERT 1956, HURKA, 1973, VLIJM ET AL. 1968). De strikte herfstvoortplanters verpoppen meestal in het voorjaar en komen aan het begin van de zomer uit. Bij sommige soorten vindt echter de ontpopping al in het voorjaar plaats. Bij deze soorten treedt een tweede belangrijke rustperiode in werking: de zomerdiapauze. Deze duurt meestal tot de tweede helft van augustus.

De voorjaarsvoortplanters overwinteren meestal als imago. Bij sommige soorten, zoals *Limodromus assimilis*, *Anchomenus dorsalis*, *Carabus auronitens* en *C. granulatus*, gebeurt dit geaggregeerd in groepen, van soms meer dan 100 exemplaren. Thiele (1977) vermoedde dat deze groepsvorming een functie bij de overwintering kan hebben (zie ook hiervoor onder 'Paarvorming'). Ook binnen een genus kan blijkbaar een zekere vorm van aggregatie optreden, zoals bij een in vochtig terrein liggende boomstam in de omgeving van Winterswijk, waar achter schors maar liefst 14 soorten van het genus *Agonum* samen werden aangetroffen (E. VAN STUIVENBERG PERS. MED.). Een soortgelijke aggregatie is ook bekend van het genus *Dromius*, waarvan in de wintermaanden onder schors aan de voet van bomen tot zes soorten samen gevonden zijn (MARGGI 1992).

Als bewoners van meer instabiele terreintypen, zoals akkers en oevers, zoeken de imago-overwinteraars bij voorkeur beschutte plekken op, waar ze binnen bepaalde afstanden gericht naar toe vliegen of lopen (SCHERNEY 1955). Soorten van rivieroevers en andere uiterwaarbewoners kunnen we dan vaak aantreffen in bosranden in het strooisel of in holle stengels in rietlanden die aan de uiterwaarden grenzen. Als in de omgeving geen bos of struikgewas aanwezig is, worden andere mogelijkheden voor overwintering gezocht. Ingraven in de bodem gebeurt bij voorkeur onder plantenresten of onder een isolerende moslaag, in het open veld tot ca. 30-35 cm en bij een enkele *Carabus*-soort zelfs tot 45 cm diepte (SCHERNEY 1961). Een minderheid van de soorten vinden we op minder grote diepte, bijvoorbeeld *Anchomenus dorsalis* en *Agonum muelleri*. Vertegenwoordigers van zeer uiteenlopende keverfamilies blijken in graspollen te overwinteren: ze werden daar gedurende de wintermaanden in hoge aantallen aangetroffen, maar niet in de zomermaanden (LUFF 1966A, B).

Bij volkomen afwezigheid van een humusrijke bodem, bijvoorbeeld in moerassen en rietlanden, overwinteren veel loopkeversoorten zoals gezegd in de holle oude stengels. In Zuidelijk Flevoland werden kort na de drooglegging verscheidene loopkeversoorten in de winter in rietstengels aangetroffen, maar ook in dode moerasandijvie (*Tephroseria palustris*, syn. *Senecio congestus*), lisdodde (*Typha*) en zulte (=zeeaster, *Aster tripolium*), naast snuitkevers (Curculionidae) en spinnen, vaak bij elkaar (REIMERINK 1972). Tijdens de

winter hebben loopkevers een sterk verhoogde kouderesistentie, dankzij een soort antivries in de vorm van glycerol (THIELE 1977), hetgeen experimenteel werd vastgesteld door Miller (1969) voor *Pterostichus brevicornis* in Alaska. Kevers die in de zomer werden afgekoeld, stierven al bij temperaturen betrekkelijk dicht onder het vriespunt. Dieren die 's winters werden gevangen overleefden alle een afkoeling tot -35°C, terwijl meer dan de helft een vijf uur durende afkoeling tot -87°C overleefde. Dergelijke extreme waarden zullen niet op alle soorten uit de meer gematigde streken van toepassing zijn, maar diverse experimenten bevestigden dat loopkevers in de winter het gedurende langere tijd ingevroren zijn kunnen overleven.

Behalve met gebrek aan voldoende beschutting tegen lage temperaturen, krijgen kevers van rietlanden en dergelijke terreinen ook vaak te maken met korter of langer durende overstromingen van de bodem. Een experiment in Nederland betrof de overleving van loopkevers onder water in een in de zomer drooggevallen gebied in Zuidelijk Flevoland (HAECK 1971, REIMERINK 1972). Hiertoe werd een deel van de bodem in het gebied 'De Knar' in Zuidelijk Flevoland, dat 's winters (opnieuw) onder water kwam te staan, afgedekt met vitrage, opdat geen kevers van buiten dit deel van het terrein de vangsten zouden beïnvloeden. Door in het voorjaar onder de vitrage vangpotten te plaatsen, werden alleen de dieren gevangen die ter plaatse in de bodem hadden overwinterd. Vastgesteld werd, dat in 1969, 1970 en 1971 respectievelijk 382 exemplaren (12 soorten, waarvan 1 larvale overwinteraar), 643 exemplaren (19 soorten, waarvan 3 larvale overwinteraars) en 126 exemplaren (13 soorten, geen larvale overwinteraars) deze winter in de bodem overleefd hadden. We moeten hierbij aannemen dat het gaat om dieren die in de bodem in met lucht gevulde holten gezeten hebben. Volgens Palmén (1945) kunnen dergelijke holten fungeren als een fysische kieuw. Sommige soorten die ook 's winters in een zeer nat milieu leven, zoals de kwelderbewonende *Dicheirotichus*-soorten, creëren een dergelijke kieuw door een zeer dichte beharing op het achterlijf en dekschilden, waardoor direct contact met het (zoute) water vermeden wordt. Bij een zeer kleine zuurstofvoorraad zijn de dieren in staat een zuurstofschuld op te bouwen, die later moet worden ingelost (EVANS 1971). Bij eerdergenoemd onderzoek van holle stengels in de polder, kwamen op natte plaatsen niet minder loopkevers voor dan op droge plaatsen. Zelfs in stengels die onder water lagen, werden loopkevers aangetroffen. Experimenten over de overleving onder water zijn gedaan door Palmén (1944, 1949). De resultaten lieten zien dat direct in het water nagenoeg alle dieren stierven. In contact met een luchtbel overleefde meer dan de helft van de dieren, ook wanneer ze voor langere tijd waren ingevroren. Direct ingevroren in ijs kunnen oeversoorten lange tijd overleven (THIELE 1977). Slechts zeer weinig soorten overleefden een experiment van Palmén, waarbij enkele oeversoorten gedurende 40 dagen werden ingevroren in brak water.

Bij het onderzoek in Zuidelijk Flevoland werden naast de in met vitrage afgedekte bodem ook 'normale' onafgedekte bodemvallen geplaatst en tevens afgedekte vallen in droogblijvende bodem. In de afgedekte vallen werden slechts zeer weinig exemplaren gevonden van soorten met een larvale overwintering, n.l. minder dan 2% van de individuen (REIMERINK 1972). In de vallen op niet afgedekte bodem kwamen ver-

Plaat 1:5

tegenwoordigers van deze soorten talrijk voor; in de jaren 1969, 1970 en 1971 waren dit respectievelijk 32 soorten, waarvan vijf larvale overwintersaars, 33 soorten met eveneens vijf larvale overwintersaars en 28 soorten met twee larvale overwintersaars (ZIE OOK ZULKA 1994).

We kunnen uit de hierboven genoemde onderzoeken concluderen dat in bepaalde terreintypen de populaties van loopkevers 's winters stevige verliezen kunnen lijden, maar dat er althans voor de best aangepaste soorten voldoende 'ontsnappers' zijn die het volgende reproductieseizoen halen. Vooral in kolonisatiegebieden, zoals het drooggeval- len polders en opgespoten land, zal de selectie door de winter bepalen welke soorten als pionier zullen slagen, en welke niet. We gaan daar hieronder bij 'Kolonisatie en vestiging' verder op in.

#### Zomerdiapauze

Ook in de zomer kunnen de omstandigheden voor sommige soorten te ongunstig zijn om op dat moment te reproducen of door te gaan met hun ontwikkeling. Op een aantal thermofiele soorten na, kunnen veel dieren de temperaturen die aan het bodemoppervlak kunnen optreden maar slecht verdragen. Deze temperaturen kunnen op donkere bodem met een slecht geleidend substraat tot ca. 70-80°C oplopen (BARKMAN & STOUTJESDIJK 1987). Bij een onderzoek naar hitte-resistentie bleken de meeste soorten verlamd te raken bij temperaturen van ca. 47-51°C (LINDROTH 1949). Sommige soorten van open terreinen, waar zonbestraling een grote rol speelt, kennen dan ook, vooral als imago, een obligate zomerdiapauze. Bij soorten met een facultatieve diapauze zien we verschillen van plek tot plek. Een diapauze kan dan bijvoorbeeld wel plaatshebben bij dieren die leven op een zuidhelling, maar minder geprononceerd zijn bij dieren op hellingen met andere exposities of op vlak terrein.

#### DISPERSIE: OP WEG NAAR NIEUW LEEFGEBIED

Veel soorten loopkevers blijken, al dan niet onder druk van gebeurtenissen in of buiten de populatie, hun leefgebied regelmatig uit te breiden of te verplaatsen. De oorzaken om zich naar andere plaatsen te begeven in plaats van te blijven in de directe omgeving van de geboorteplaats kunnen legio zijn, bijvoorbeeld:

- 1 Het zit in de aard van de soort om niet honkvast te zijn: zwervers
- 2 Het voedselaanbod is slecht, mogelijk door een te grote populatiedichtheid
- 3 Sterke ingrepen in het habitat van een soort, al dan niet door toedoen van de mens: overstromingen, maaien van grasland, kappen van bos, brand etc.
- 4 Seizoensmigratie naar zomer- of winterverblijfplaats
- 5 Verbreidingsfase van (meestal) jonge dieren

Hierbij komen nog de vaak minder gerichte bewegingen binnen het leefgebied. De verschillende typen van dispersie (= verplaatsing) bij dieren worden door Clarck et al. als volgt (1967) ingedeeld:

- a **Verbreiding:** de (random) verplaatsing naar nieuw leefgebied
- b **Migratie:** de beweging van het ene leefgebied naar het andere. Vaak betreft het hier een seizoensgebonden periodieke verplaatsing van bijvoorbeeld reproductiegebied naar overwinteringsgebied (trekvogels!)
- c **Spreiding:** de normale beweging die het individu uitvoert op zoek naar voedsel of naar een partner, binnen het huidige leefgebied

Den Boer (1983) definieert dispersie als 'alle verplaatsingen vanuit en buiten de habitat', een algemeen verschijnsel, waarvan hij in tal van artikelen het biologisch belang benadrukt (O.A. DEN BOER 1977). Dispersie is enerzijds het zich verplaatsen van individuen van het ene gebied naar het andere maar, belangrijker, ook de aanzet tot het vestigen van nieuwe populaties, of het hervestigen van uitgestorven populaties. Zoals een soort ter plaatse niet kan voortbestaan zonder reproductie, zo kan hij over een groter gebied (dus in de ruimte) niet voortbestaan zonder dispersie. Om deze verplaatsingen te kunnen uitvoeren, kunnen de individuen afhankelijk van hun mogelijkheden gebruik maken van lopen of vliegen. Den Boer (1979) benadrukte dat dispersie niet een actie is van de soort maar van het individu: 'Dispersie is het resultaat van een fysiologische impuls van het individu'. De mogelijkheden om over grotere afstanden te verbreiden, verschillen echter wel van soort tot soort. Daarom zijn sommige soorten in dit opzicht succesvoller dan andere.

#### Loopedrag en loopvermogen

Omdat loopkevers geacht worden goede lopers te zijn, zullen we de kwalitatieve kant van het lopen eerst bekijken. Lopen speelt vooral een rol bij de bewegingen waarbij een soort (nog) niet te maken krijgt met ernstige barrières. Het loopedrag van enkele bodembewoners, waaronder *Elaphrus riparius* werd voor het eerst bestudeerd door Vlijm (1966), die duidelijke regelmatige looppatronen ontdekte. Twee soorten loopedrag kunnen worden onderscheiden, n.l. gericht lopen ('direct movement') en scharrelen ('random walk') (MOLS 1979, 1993). Het gericht lopen treedt op wanneer een dier zo snel mogelijk het gebied wil verlaten, bijvoorbeeld bij voedselschaarste. Uitgehongerde dieren lopen meer dan verzadigde dieren en veranderen daarbij minder vaak van richting. De dieren kunnen hierbij tientallen en zelfs honderden meters in praktisch rechte lijn lopen, ongeacht de structuur van het terrein (BAARS 1982, VAN DER ENT 1990). Wanneer een gunstiger situatie wordt aangetroffen kan, bijvoorbeeld na de consumptie van een prooi, worden overgegaan op scharrelgedrag. Dit vergroot de kans op het vinden van een nieuwe prooi, omdat de prooidieren vaak geclusterd voorkomen (MOLS 1993). De duur van dit zoekgedrag blijkt afhankelijk te zijn van de mate van darmvulling. Hongerige kevers vertonen meer zoekgedrag en lopen sneller dan verzadigde kevers. Baars vond, met behulp van radioactief gemerkte kevers, dergelijke typen loopedrag eerder ook al in het veld, waarbij hij waarnam dat enkele dagen scharrelen werd afgewisseld met enkele dagen gericht lopen. Hij berekende hieruit de afstanden die de dieren in

dagen of langere perioden konden afleggen: kleinere soorten legden geringere afstanden af dan grotere (BAARS 1982). Bij soorten van ca. 16 mm kan deze verplaatsing in 250 dagen, 500 à 600 m zijn, en bij de grote *Carabus* soorten tot over de kilometer. In het laatste geval gaat het weliswaar om ongevleugelde soorten, maar het niet kunnen vliegen wordt in een aantal gevallen dus aanmerkelijk gecompenseerd door het zeer goede loopvermogen. Mols (1993) toonde het nut aan van modellen voor het onderzoeken en verklaren van het complexe samenstel van factoren dat het loopgedrag beïnvloedt.

Thiele (1977) vond geen verband tussen de loopsnelheid van soorten en hun preferentie voor bepaalde vegetatiestructuren. In de praktijk liggen de snelheden uiteraard wel lager bij dichtere vegetaties (HEYDEMANN 1957). Een soort die zich dankzij zijn goede klimvermogen goed kan bewegen in zeer dichte vegetaties is *Carabus granulatus*. Ook in de basistypen die Evans (1990) beschrijft, blijkt er een relatie te bestaan tussen het loop- en duwvermogen, en de 'openheid' van de biotoop. Uit een experiment van Schoones (1973) bleek dat afgelegde afstanden varieerden met de temperatuur en dat, althans bij de soort *Poecilus versicolor*, de jonge dieren sneller lopen dan de adulten van het vorige jaar. In zijn slotconclusie stelde Thiele (1977) dat loopkevers vaak zo goed lopen, dat vliegen meestal niet nodig is. Metingen aan loopsnelheden werden behalve door Evans (1990), voor 48 soorten reeds verricht door Mossakowski & Stier (1983). Bij dit onderzoek werden voor de verschillende taxa soms zeer uiteenlopende verbanden gevonden tussen de loopsnelheden en de lichaamsgrootte. Terwijl bij *Carabus*-soorten naar verhouding lagere snelheden voorkomen bij de grotere soorten, blijkt bij *Pterostichus* en *Harpalus* de snelheid met de lichaamsgrootte juist toe te nemen.

Een vorm van dispersie die niet echt onder lopen of vliegen valt, is rollen. Deze merkwaardige, weinig gerichte vorm van voortbewegen werd meermalen waargenomen door Meijer (1971), die zag dat onder andere de zoutminnende soorten *Dicheirotichus gustavii* en *Pogonus chalceus* over grote afstanden rollend door de sterke (kust)wind werden voortgeblazen over de nog onbegroeide bodem van de jonge Lauwersmeerpolder.

### Barrières en verbindingen

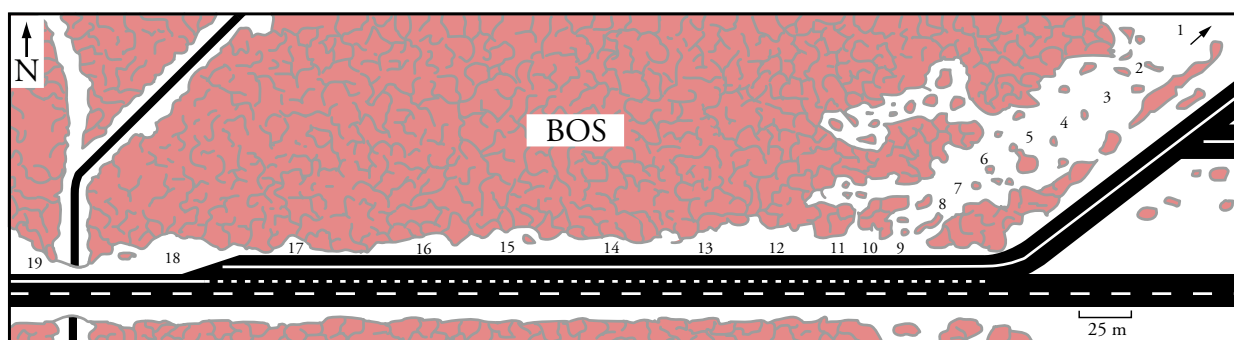
Op weg naar nieuw leefgebied kan een loopkever geconfronteerd worden met barrières, die het dier niet of nauwelijks kan overbruggen. Veel barrières worden gevormd door water. Hoewel veel loopkeversoorten direct aan het water leven, zijn er weinig die het water ingaan. Alleen van *Carabus clatratus* jagen zowel de larve als het imago in het water. Verschillende *Bembidion*-, *Agonum*- en *Chlaenius*-soorten zwemmen uitstekend en kunnen actief kleine plasjes oversteken. Goede zwemmers blijken ook over enige afstand gericht naar land te kunnen zwemmen (HEYDEMANN 1967A). Grotere wateren worden echter over het algemeen slechts vliegend overgestoken. Hierbij kunnen soms grote aantallen dieren in het water terechtkomen en daar nog lange tijd drijvend overleven voordat ze aanspoelen (PALMÉN 1944). Sommige soorten, zoals *Bembidion*, kunnen in betrekkelijk rustig water tot meer dan 30 dagen in leven blijven (HEYDEMANN 1967A). Andere soorten houden het minder lang vol, zoals *Amara*

*convexiuscula* die verblijft in het water maar één tot vijf dagen overleefde. De overlevingskans is het grootst in zoet water, maar ook in zeewater met een laag zoutgehalte zoals de Oostzee kunnen veel soorten het vrij lang volhouden (PALMÉN 1944). Al deze overlevende exemplaren kunnen uiteindelijk na aangespoeld te zijn, nieuwe gebieden koloniseren.

Als grote, door veel water omgeven gebieden, zoals de pas drooggevallen IJsselmeerpolders, beschikbaar komen voor kolonisatie, kunnen door de grote afstand tot de bron-gebieden en de uitgestrekte omringende watergebieden, alleen vliegende dieren het nieuwe land bereiken. (zie bij 'Kolonisatie ...' en in hoofdstuk 5 bij 'Rietlanden, ...'). Barrières kunnen ook gevormd worden door delen van het terrein die niet behoren tot het habitat van de soort. Voor veel bosbewonende soorten is open terrein onbegaanbaar gebied zoals een bos dat kan zijn voor veel veldsoorten. Deze bossoorten kunnen andere bossen pas bereiken als er verbindingen zijn die de omstandigheden in het bos voldoende benaderen, of wanneer de onderlinge afstanden zeer klein zijn. Voor sommige soorten die alleen maar in loofbos leven zijn percelen met naaldbos al onbegaanbaar. Tegenwoordig vormen met name de intensief bewerkte cultuurlanden onoverkomelijke barrières voor soorten van voedselarme terreinen, omdat deze niet tegen zware bemesting bestand zijn. Door al deze oorzaken ontstaan geïsoleerde gebieden, die we wel aanduiden met de term 'oecologische eilanden'. Soorten die van nature in geïsoleerde gebieden, zoals voedselrijke terreinen (vogelpleisterplaatsen langs vennen en meren) en oevers van tijdelijke plasjes voorkomen, hebben een hieraan aangepast dispersievermogen. Tegenwoordig zijn door de moderne landbouw de voedselrijke gebieden echter in de meerderheid terwijl de voedselarme plaatsen meer en meer als oecologische eilanden moeten worden beschouwd. De soorten die hier van nature voorkomen missen het verbreidingsvermogen om adequaat op versnippering van de biotoop te kunnen reageren. In de paragrafen over populatiebiologie (hierna) en natuurbehoud (hoofdstuk 6) zal hierop nader worden ingegaan.

### Verbindingen

Tegenover barrières staan 'verbindingen' en 'stepping-stones'. Deze kunnen ervoor dienen om relatief geïsoleerd liggende delen van een geschikte biotoop te bereiken. Dergelijke verbindingen (fig. 44) kunnen worden gevormd door hekken en houtwallen voor bossoorten (AUKEMA & BRUSSAARD 1976, NELEMANS 1979, SUSTEK 1992B, VAN KUIVENHOVEN & PLAT 1994) of bijvoorbeeld door begroeide sloten in het open veld voor soorten van beschaduwde-vochtige terreintypen (VAN DE LEUR ET AL. 1977). Ook vormen vele andere lintvormige elementen zoals bermen, rivieroevers, kanaalkanten en spoordijken, verbindingswegen voor bepaalde soorten. Wegbermen (fig. 44) zijn erg belangrijk als verbindingen voor loopkevers (VERMEULEN & SZYSKO 1992, VERMEULEN 1993). In een brede berm met een struikheidevegetatie, gelegen tussen een autosnelweg en bosgebied, werden veel soorten uit de schrale heidevegetaties gevonden, zoals *Amara equestris*, *Harpalus servus*, *Masoreus wetterhallii* en *Poecilus lepidus*. De kleine soorten blijken in staat zijn om jaarlijks ca. 50 m in een dergelijke strook te migreren en middelgrote soorten ca. 150 m. Veel soorten, waaronder bovengenoemde, werden hier tot meer



Afstand <sup>1</sup> in meters:	600	550	500	450	400	350	300	250	225	212,5	200	187,5	175	162,5	137,5	125	100	50	0
Monsterpunt <sup>2</sup> :	19	18	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1
<b>Stenotope soorten <sup>3</sup></b>																			
<i>Calathus ambiguus</i>							0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,7	0,3	2,3	2,8	3	11	0,7	9,7
<i>Cymindis macularis</i>										0,3		1	1,7	2,3	3,3	3,3	6,7	1,7	3,3
<i>Miscodera arctica</i>					0,7					0,3	0,3	0,7	1	1,3	1		0,7	1	0,7
<i>Harpalus servus</i>	3	0,3		1	1		2	8,7	7	2,8	0,3	5	55	71,7	34,8	27,7	0,7	20,7	23,7
<i>Cicindela hybrida</i>	0,3													1,3	2,3	0,7	0,7	0,3	
<i>Olisthopus rotundatus</i>	0,3							0,7		0,2		0,3	0,3			0,3	0,7	1	0,3
<i>Masoreus wetterhalii</i>	7	4,7	1	4	4,3		0,3	4,7	8	2,7	0,7	2,3	6	1	2,3	5,3	1	2	7
<i>Poecilus lepidus</i>	9	11,3	2,3	3	13	10	4,7	12	6	9,3	1,3	3	6,3	3,7	3	1	1	0,3	0,7
<i>Amara equestris</i>	2,7	17	14	4	27,3	3	7,3	10,7	9,7	2,8	0,3	1,3	2,7	5,3	2,5	0,7	0,3		
<b>Eurytope soorten <sup>4</sup></b>																			
<i>Calathus erratus</i>	8	4,7	0,3	1	2		2,7	8,7	21,3	4,8	6,3	20,7	42	56,7	35,3	30,7	35,3	35	48,3
<i>Calathus fuscipes</i>	0,7	0,3	0,7		1			0,3		0,5	0,7		0,7	2,3			0,3	0,7	1
<i>Calathus micropterus</i>										0,8	0,3	1,7		0,7	0,5				
<i>Calathus melanocephalus</i>	5,7	9	12,3	1	5	3	6,7	13	8,7	94	1,7	2,7	2,3	2,5	0,7	2	5,7	9,3	

<sup>1</sup> Afstand tot voormalige zandverstuiving

<sup>2</sup> Monsterpunt zoals op bovenstaande kaart aangegeven

<sup>3</sup> Stenotope soorten voor arme open zandige terreinen (VOLGENS TURIN ET AL. 1991)

<sup>4</sup> Eurytope soorten voor arme open zandige terreinen (VOLGENS TURIN ET AL. 1991)

### Figuur 43

Barrières en verbindingen. Verspreiding van enkele soorten van droge heiden en stuifzanden in de berm van een snelweg, met afstanden tot het aansluitende brongebied (dat door de pijl wordt aangegeven). Dat brongebied, een groot heide- en voormalig stuifzandgebied (Caitwicker Zand) wordt beschouwd als hoofd-reproductiegebied van de soorten (vergelijk de schematische weergave in fig. 44). Het plaatje geeft een plattegrond van het onderzoeksgebied, met de genummerde monsterplaatsen. In de tabel staan de gemiddelde vangsten per vangpot (3 vangpotten per monsterplaats) (VERMEULEN 1995).

dan 500 m van het brongebied (een grote oppervlakte met een vegetatie van struikheide (*Calluna vulgaris*) en buntgras (*Corynephorus canescens*) aangetroffen (fig. 43). In de bredere delen van de berm bleken soorten als *Poecilus lepidus* zelfs in staat zich voort te planten. Smalle stroken in de berm (2-4 m) en ook alleenstaande bomen bleken als echte barrières te fungeren. De autosnelweg bleek een absolute barrière voor de kevers: geen van de gemerkte individuen werd in de middenberm van de snelweg teruggevonden (VERMEULEN 1993).

Uit de resultaten van dit bermenonderzoek kon een simulatieprogramma ontwikkeld worden, waarmee aanbevelingen voor de inrichting van oecologische verbindingen gedaan kunnen worden (VERMEULEN & OPSTEEG 1993).

In een complex, kleinschalig landschap met veel verbindingen en kleine afstanden tussen de landschapselementen, zoals in Twente, kon isolatie van kleine bosjes niet aangetoond worden (MABELIS & VAN VELDEN 1992). Hiermee wordt de grote waarde van zo'n kleinschalig landschap nog eens onderstreept.

#### Stepping-stones

'Stepping-stones' (stapstenen) zijn kleine resten van natuurgebieden die geïsoleerd in het cultuurlandschap liggen,

maar over het algemeen wel groot genoeg zijn om populaties loopkevers te herbergen. Afhankelijk van de grootte en de afstand tot de grotere terreinen kunnen ook deze stukjes voor sommige soorten van belang zijn in het proces van dispersie en (her)kolonisatie. Door het zeer efficiënte grondgebruik in Nederland zijn echter veel van deze overhoekjes gedurende de laatste decennia verdwenen. Enkele resten kalkgraslanden in Zuid-Limburg van minder dan 1 hectare bleken nog kenmerken van een verarmde kalkgraslandfauna te bezitten (O.A. TURIN 1983). Bij een herstel van de infrastructuur van het landschap zoals beoogd in het Natuurbeleidplan (MINISTERIE VAN LANDBOUW, NATUURBEHEER & VISSERIJ 1990), zouden juist zulke stepping-stones in de verbindingen moeten worden opgenomen.

#### Vliegvermogen

Uit bovenstaande blijkt overduidelijk dat bepaalde soorten er zeer bij gebaat zijn om over barrières heen te kunnen stappen of om snel te kunnen verhuizen. Hiervoor moet het dier behalve goed kunnen lopen en klimmen, zeer goed kunnen vliegen. Om te kunnen vliegen moet een kever beschikken over volledig ontwikkelde vleugels én over volledig ontwikkelde en operationele vliegspijeren. Bovendien speelt



het gedrag een belangrijke rol. Zo blijkt dat *Anisodactylus signatus* tijdens de dispersie afwisselend vliegt en loopt, terwijl *Senalophus mixtus* gedurende het gehele seizoen een grote voorkeur heeft voor vliegen (MATALIN 1992).

#### Vleugels en vliegspijeren

Bij de loopkevers bestaat een grote variatie in de mate van ontwikkeling en vorm van de vleugels. Hoewel de evolutie van vleugels en vliegvermogen als één van de belangrijkste gebeurtenissen in de evolutie van de insecten wordt gezien, komt het verlies van deze eigenschap bij zeer veel groepen en soorten insecten voor (WAGNER & LIEBHERR 1992). Ook bij de loopkevers zijn soorten met gereduceerd of variabel vliegvermogen ontstaan uit gevleugelde soorten, die oorspronkelijk goed waren aangepast aan sterk wisselende omstandigheden. Dit is vooral gebeurd bij soorten die leven in stabiele biotopen; vaak wordt aangenomen dat dit een reproductief voordeel heeft voor de soort (HIEKE 1990, STEIN ET AL. 1976) (zie onder *Amara plebeja*).

In Nederland is veel onderzoek verricht naar de ontwikkeling en functionaliteit van vleugels van loopkevers (DEN BOER ET AL. 1980). Er zijn soorten die steeds ongevleugeld (brachypteer) zijn, zoals de meeste *Carabus*-soorten, en soorten waarvan alleen exemplaren bekend zijn met volledig ontwikkelde vleugels (macropteer). Daarnaast komt een bonte verzameling van dimorfe en polymorfe soorten voor. Bij dimorfe soorten kennen we slechts twee vormen, namelijk kortvleugelige en volledig gevleugelde exemplaren. Bij polymorfe soorten komen ook overgangen tussen deze twee uitersten voor.

Niet alle volledig gevleugelde individuen kunnen echter ook echt vliegen. Belangrijk voor de vliegactie is het functioneel zijn van de vliegspijeren (fig. 5). Er zijn macroptere soorten waarbij toch aan het vliegvermogen getwijfeld moet worden, omdat aan de voorwaarde van operationele vliegspijeren kennelijk nooit voldaan wordt. Bij periodiek migrerende soorten zoals *Amara plebeja* zijn de vliegspijeren slechts gedurende een deel van het jaar functioneel (VAN HULZEN 1977). Na deze migratiefase worden de vliegspijeren gereduceerd tot dunne draadjes (vliegspierautolyse), waarbij soms een groot deel van het spierweefsel vervangen is door vet (fig. 6). De in de spieren aanwezige voedingsstoffen kunnen worden gebruikt als reservebron om de winter door te komen, of voor de vorming van geslachtscellen. Voorbeelden van deze seizoensgebonden variatie in het functioneel zijn van de vliegspijeren worden gegeven door Desender (1989A), bijvoorbeeld voor *Bradycellus harpalinus*.

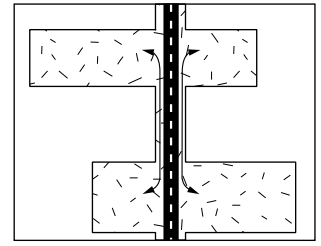
Het verhaal is echter nog gecompliceerder: het blijkt dat er bij macroptere soorten een grote variatie in relatieve afmetingen van ogenschijnlijk volledig ontwikkelde achtervleugels bestaat (DEN BOER ET AL. 1980). Dit kan mogelijk verklaard worden door een natuurlijke selectie op vleugellengte. Individuen die een populatie verlaten nemen daaruit namelijk ook de genen mee voor het goede verspreidingsvermogen (dus de genen voor relatief grote vleugels). Hierdoor verandert de genetische samenstelling van de achterblijvende populatie: het percentage genen voor grote vleugels wordt kleiner. Naarmate de biotoop stabiel wordt, nemen de relatieve vleugelgrootte en de functionaliteit van de vliegspijeren af. Wanneer een soort zowel instabiele als stabiele terreinen bewoont en er uitwisseling is tussen de populaties van deze terreinen, ontwikkelt zich vleugelpolymorfie.

Maar als deze uitwisseling wegvalt (zoals gebeurt is bij *Bembidion tetracolum*), dan kan een soort uiteen vallen in een brachyptere en een macroptere vorm, m.a.w. een vleugeldimorfe soort is ontstaan onder invloed van disruptieve (= uiteenrukkende) selectie (DEN BOER ET AL. 1980, HIEKE 1990). Het bezit van volledige vleugels zonder functionele vliegspijeren is, in evolutionair opzicht, evenals polymorfie, een tussens stadium (BRUNSTING 1983). Ook in berggebieden bestaan veel stabiele biotopen, zoals bergbossen en alpiene steppen. In de bergen van Midden- en Zuid-Europa vinden we dan ook onder de gespecialiseerde bergsoorten relatief veel brachyptere soorten tegenover macroptere generalisten (DARLINGTON 1943). Een paradox vinden we in Scandinavië, waar juist de bergspecialisten voornamelijk macropteer zijn tegenover de ongevleugelde en dimorfe generalisten (NILSSON ET AL. 1993). Dit kan verklaard worden, doordat de generalisten eerder succes hebben gehad bij de herkolonisatie van de noordelijke gebieden na de ijstijden; de alpiene specialisten zijn relatief recente immigranten.

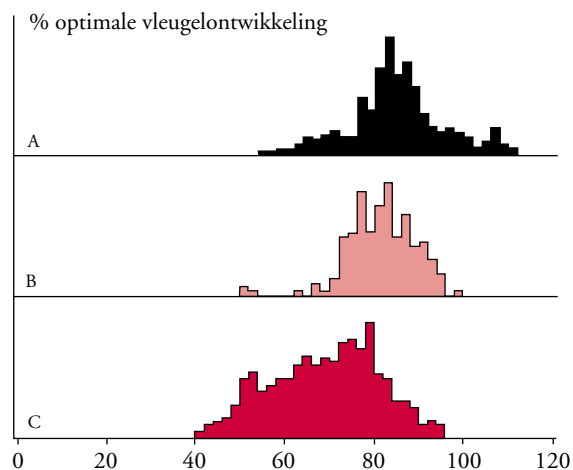
#### Vleugelafmeting en lichaamsgrootte

Desender (1989A) geeft een overzicht van de kwaliteit van vliegspijeren, in samenhang met de afmetingen van de achtervleugels van veel bij ons voorkomende soorten. Hij relateerde de vleugelafmeting aan de lichaamsgrootte: kleinere soorten moeten in verhouding tot hun lichaamslengte grotere vleugels hebben om te kunnen vliegen dan grote soorten. Het blijkt dat bij lang niet alle soorten de optimale vleugelafmetingen gehaald worden. Er is wel een duidelijk verband tussen de relatieve vleugelafmetingen en het aanwezig zijn van operationele vliegspijeren. Exemplaren met volledig ontwikkelde vliegspijeren hebben doorgaans optimale vleugelafmetingen. Binnen een soort correleren de functionaliteit van het vliegapparaat en de relatieve vleugelafmetingen vaak weer met de biotoop (fig. 45-47). Soorten met de best ontwikkelde vliegvermogens worden vooral aangetroffen in jonge en dynamische (instabiele) milieus.

Desender (1989A) illustreerde aan de hand van de soorten *Bembidion properans* en *B. lampros* (fig. 47) (zie de betreffende soortbesprekingen) dat kleinschalig optredende verschillen in vleugelmorffrequenties soms te verklaren zijn als aanpassing (adaptatie) aan de instabiele biotoop (door natuurlijke



**Figuur 44** Schematische weergave van brongebieden (een heideterrein) en corridors (bermen) langs een autosnelweg (VERMEULEN 1993, 1995).



**Figuur 45**

De relatieve vleugelontwikkeling van macroptere soorten van het genus *Agonum* (inclusief *Anchomenus*, *Limodromus* en *Paranchus*), in drie klassen van vliegspeerontwikkeling: Deze grafieken laten zien dat grotere vleugellengte positief gerelateerd is aan ontwikkelde spieren.

A met volledig ontwikkelde vliegspijeren

B met vliegspeerautolyse

C zonder vliegspijeren

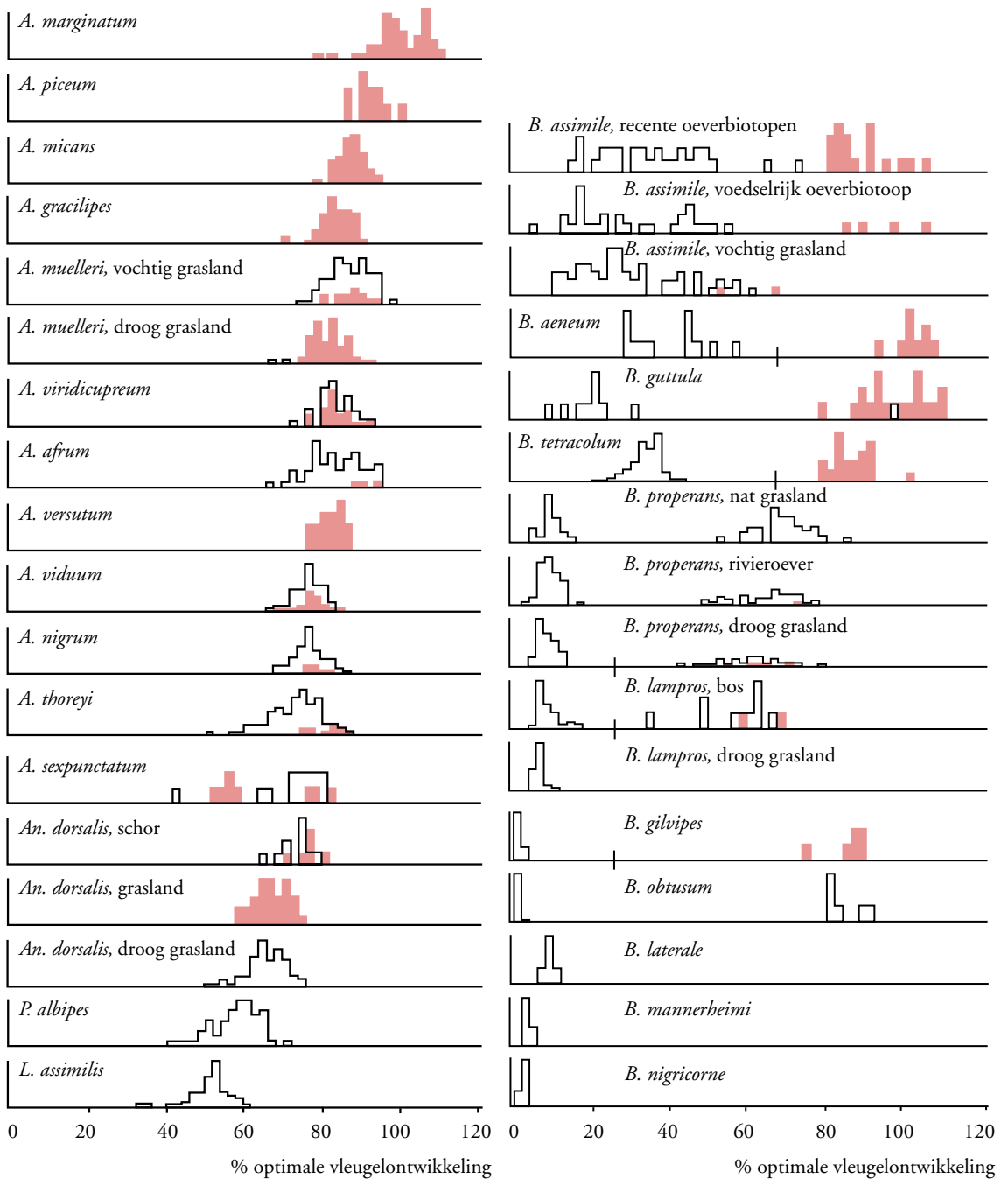
(NAAR DESENDER 1989A)

**Figuur 46** (links)

De relatieve vleugelontwikkeling van de macroptere soorten van het genus *Agonum* (hier sensu lato, d.w.z. inclusief *Anchomenus dorsalis* (*A. dorsalis*), *Limodromus assimilis* (*L. assimilis*) en *Paranichus albipes* (*P. albipes*). De gekleurde staafjes betreffen exemplaren met ontwikkelde vliëgsperen. Zie fig. 45 voor uitleg (NAAR DESENDER 1989A).

**Figuur 47** (rechts)

De relatieve vleugelontwikkeling van de dimorfe en brachyptere soorten van het genus *Bembidion*. De gekleurde balken betreffen exemplaren met ontwikkelde vliëgsperen. Zie fig. 45 voor uitleg (NAAR DESENDER 1989A).



selectie: alleen de best aangepaste vormen overleven). In andere gevallen zijn de verschillen geen aanpassing, maar het directe gevolg van veranderingen in de populatie door migratie en dispersie. Dat laatste is vaak het geval in bijv. stadsparken en ruderaal terreinen. Zo werden in een tot weiland omgevormde akker aanvankelijk tot 60% macroptere individuen aangetroffen terwijl dit percentage na zes jaar gedaald was tot 20%: de daling was een gevolg van het wegvliegen van de macroptere individuen.

Een investering in dispersievermogen hoeft geen negatieve invloed te hebben op het voortplantingssucces, omdat juist de individuen met optimaal ontwikkelde vleugels, tevens de grote en krachtige dieren in de populatie blijken te zijn die ook over een goed reproductief vermogen beschikken (DESENDER 1989A, AUKEMA 1995A).


#### Erfelijkheid

Genetisch is langvleugeligheid een recessieve eigenschap en kortvleugeligheid een dominante. Bij kruising van gevleugelde ouders zullen dan ook - in principe - alle nakomelingen gevleugeld zijn. Bij een onderzoek naar de genetische aspecten van de vleugelvorming bij enkele *Calathus*-soorten kwamen echter enkele interessante verschillen aan het licht (AUKEMA 1995A, B). Bij de soorten *C. cinctus* en *C. melanocephalus* bleek de overerving van de vleugeldimorfie inderdaad via een eenvoudige Mendelsplitsing te verlopen, waarbij het gen voor kortvleugeligheid dominant is. Terwijl bij *C. cinctus* de expressie van het gen voor langvleugeligheid ongeacht de milieuomstandigheden altijd tot uiting kwam, bleek dit bij *C. melanocephalus* sterk beïnvloed te kunnen worden door temperatuur en voedselaanbod. Een relatief hoge temperatuur en

groot voedselaanbod resulteerden in een groter aantal gevleugelde dieren. Omdat homozygoot langvleugelige ouders toch kortvleugelige nakomelingen bleken te kunnen produceren, is er sprake van een extra, zogenoemd modifiergen dat in staat is om de expressie van vleugels bij genetisch langvleugelige dieren te onderdrukken, waarbij de mate van deze onderdrukking beïnvloed wordt door uitwendige omstandigheden.

#### Geografische variatie van vleugellengte

Lindroth (1945, 1949) wees al op het belang van de verhoudingen waarin kort- en langvleugelige exemplaren van dimorfe soorten voorkomen in de verschillende delen van het onderzochte gebied. Het voorkomen van hoge frequenties van langvleugelige individuen, soms zelfs tot 100%, duidt volgens hem op relatief jonge populaties; immers alleen macroptere individuen kunnen snel nieuwe gebieden koloniseren. Populaties met verhoudingsgewijs hoge aantallen brachyptere exemplaren vinden we in de oudere delen van het areaal van een soort. Brachypterie kan slechts door lopende exemplaren, of door bevruchte vliegende vrouwtjes in jonge geïsoleerde populaties worden geïntroduceerd (zie de paragraaf kolonisatie, blz. 59). Mede met behulp van deze gegevens kon Lindroth ten dele de postglaciale geschiedenis van de loopkevers in het Fennoscandische gebied reconstrueren (fig. 48, 49). Ook in andere delen van Europa en zelfs binnen Nederland kunnen dergelijke verschillen worden waargenomen. Het percentage langvleugelige exemplaren van *Calathus rotundicollis* bijvoorbeeld, bedraagt in Drenthe ca. 90% en op de Veluwe 50%. Een verklaring hiervoor is dat de populatie in Drenthe jonger is. Dit is in overeenstemming met het feit dat deze soort zich pas een eeuw geleden in het noorden van ons land en Duitsland gevestigd heeft (HORION 1941). Ook in België zijn zulke verschillen bij deze soort bekend, waarschijnlijk samenhangend met de recente kolonisatie van Noordoost-België (DESENDER 1989A). De frequenties macropterie zijn meestal hoog aan de grens van het verspreidingsgebied van een soort, zoals bij *Calathus erratus*, waarbij we in Noord-Europa en de Pyreneeën hoge percentages gevleugeldheid vinden (> 30%), maar in Midden-Europa zeer lage waarden van minder dan 1%. Daar uit het bovengenoemde onderzoek van Aukema (1995B) bleek dat ook milieuomstandigheden de verhoudingen tussen de vleugelvormen kunnen beïnvloeden, moeten de dimorfiekaarten zoals die door Lindroth (1949) gegeven zijn, voorslagnog met grote voorzichtigheid bekeken worden. Dit werd geïllustreerd door Pearson (1965) die aantoonde dat Lindroth's kaart voor *Bembidion grapei* prachtig correleerde met de isothermen in het betreffende gebied. Anders wordt het wanneer onafhankelijk van het klimaat of andere factoren een rechtstreekse relatie tussen vliegvermogen en geografie is te leggen, zoals bij *Amara quenseli* (HIEKE 1990) (zie soortbespreking).

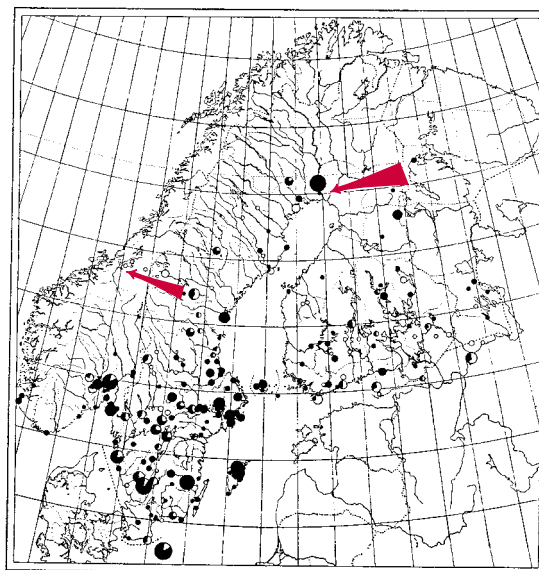
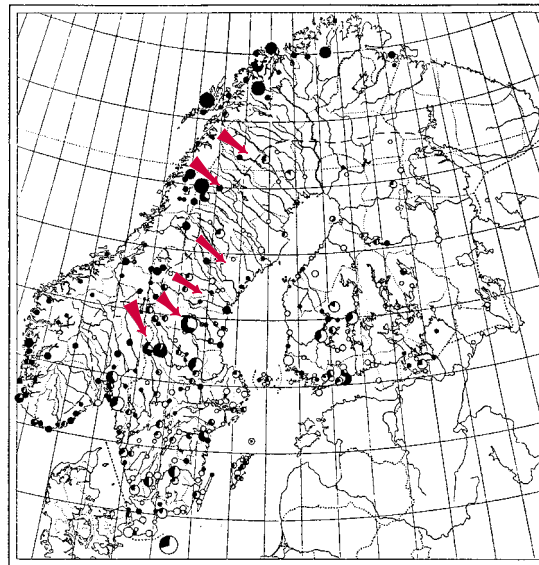
Op de cd-rom  wordt een overzicht gegeven van de literatuur betreffende vleugelontwikkeling en vliegwaarnemingen van de bij ons voorkomende soorten. Als een soort in een bepaald deel van Europa vliegend is waargenomen wil dat nog niet zeggen dat het vliegvermogen ook in Nederland aanwezig is (zie ook tabel 5). Gedetailleerde gegevens worden bij de betreffende soortbesprekingen gegeven.

Volgens Den Boer (1990B) zijn loopkevers over het algemeen

slechte vliegers. Hij baseerde zich hierbij in belangrijke mate op de uitspraken van Lindroth (1949) en Palmén (1944). Uitzondering is slechts een aantal vertegenwoordigers van de genera *Cicindela*, *Calosoma* en *Bembidion*. Vreemd genoeg vertonen juist deze goede vliegers over het algemeen een grote plaats-trouw en hebben weinig neiging zich te verbreiden. De verbreiding van de minder goede vliegers wordt vooral door de wind, of een combinatie van wind en water bepaald. Juist daarom zijn de slechte vliegers in feite betere verbroeders dan de goede vliegers.

#### Dispersiefase, vliegtijd

Zoals de meeste dieren, hebben loopkeversoorten tijdens hun ontwikkeling een min of meer vaste dispersieperiode. Bij sommige soorten kunnen dat ook meer perioden zijn. Veelal zijn het de verse, pas volwassen, dieren, die kort na het uitharden en een korte intensieve periode van voedselopname, waarin de vliegspieren worden opgebouwd, massaal in vlucht gaan en gaan zwermen (MEIJER 1980, MATALIN 1992). Bovendien wordt in dunbevolkte populaties meer gevlogen dan in dichte populaties en vliegen vrouwtjes meer dan



**Figuur 48, 49**

Vleugelmorfrequentie in kaarten: de veronderstelde postglaciale verbreiding van twee soorten. De frequentie van brachyptere exemplaren wordt weergegeven door het aandeel zwart in de stip; de grootte van de stip is maatgevend voor het aantal onderzochte exemplaren. De pijlen geven de veronderstelde migratierichting aan.

48 (boven)

*Notiophilus biguttatus* die waarschijnlijk de laatste ijstijd (het Weichselien) overleefde in refugia aan de Noorse kust en zich van daaruit verbreidde.

49 (onder)

*Pterostichus minor*, voorbeeld van een postglaciale immigrant in Scandinavië (NAAR LINDROTH 1949).

**Tabel 5**  
**Soorten waarvan de vleugelontwikkeling in verschillende delen van hun verspreidingsgebied verschillend getypeerd wordt.**

---

<i>Amara infima</i> , <i>A. quenseli</i>
<i>Bembidion laterale</i> , <i>B. nigricorne</i>
<i>Bradycellus caucasicus</i>
<i>Calathus fuscipes</i> , <i>C. mollis</i>
<i>Carabus clatratus</i> , <i>C. granulatus</i>
<i>Clivina fossor</i>
<i>Cymindis humeralis</i> , <i>C. vaporariorum</i>
<i>Demetrias monostigma</i>
<i>Dyschirius globosus</i>
<i>Epaphius rivularis</i>
<i>Harpalus neglectus</i>
<i>Leistus ferrugineus</i> , <i>L. rufomarginatus</i> , <i>L. terminatus</i>
<i>Licinus depressus</i>
<i>Microlestes maurus</i>
<i>Philorhizus notatus</i> , <i>Ph. sigma</i>
<i>Poecilus lepidus</i>
<i>Pterostichus strenuus</i> , <i>P. vernalis</i>
<i>Stomis pumicatus</i>
<i>Syntomus foveatus</i> , <i>Synuchus vivalis</i>
<i>Trechus obtusus</i>

---

**Figuur 50**

De verdeling van het aantal soorten per maand in de raamvallen van het Biologisch Station te Wijster: in het voorjaar vinden we meer vliegende soorten dan in het najaar (T. VAN HUIZEN PERS. MED.).

**Figuur 51**

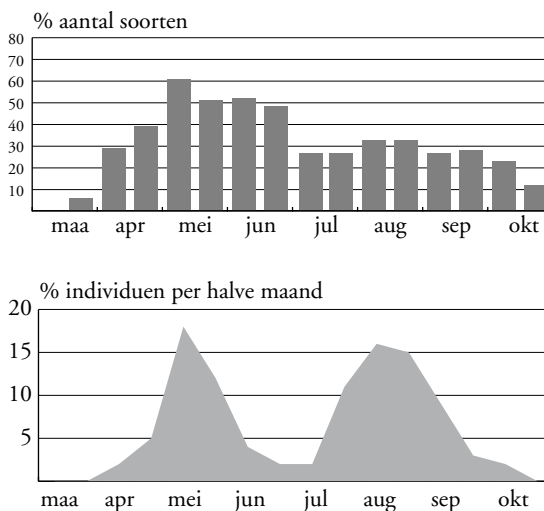
De verdeling van het aantal individuen per maand in de raamvallen van het Biologisch Station te Wijster: een duidelijk tweetoppige curve. In de zomer vertonen slechts weinig loopkeverindividuen vliegactiviteit (T. VAN HUIZEN PERS. MED.).


mannetjes (MEIJER 1980). Daarentegen blijkt dat mannetjes van *Pterostichus oblongopunctatus*, die zich lopend verplaatsen in houtwallen, een belangrijker aandeel in de dispersie hebben dan vrouwtjes (AUKEMA & BRUSSAARD 1976).

In hoeverre loopkevers ook gericht naar nieuwe plekken vliegen is nog onvoldoende bekend. Zoals bij andere insectengroepen, is ook van loopkevers bekend dat de dieren tegen het eind van de dispersiefase als het ware 'overvallen' kunnen worden door vliegspeerreductie ten gunste van de reproductie ('oogenesis flight syndroom') (JOHNSON 1969). De in de vliegspeer aanwezige voedingsstoffen worden dan opgebruikt voor de opbouw en rijping van de ovaria (zie ook boven). Als de dieren op dat moment nog niet het gunstige reproductiebiotoop gevonden hebben, kunnen ze in dat seizoen niet of met zeer weinig succes voortplanten. Dit werd bijvoorbeeld voor *Amara plebeja* gevonden (VAN HUIZEN 1977). Lang niet alle soorten hebben een even complex gedrag. Er zijn echter veel soorten waarbij de verschillende generaties een migratie kennen van zomerbiotoop naar overwinteringsplaatsen. Bij veel overbewonende soorten trekken de volwassen dieren die overwinterden in het voorjaar naar de oevers alwaar ze in de onmiddellijke omgeving reproduceren. De jonge dieren trekken later in het jaar naar hoger gelegen gronden om daar in de bodem of in dood hout te overwinteren. Al naar gelang een soort dus een voorjaar- zomer- of herfstvoortplanter is, kunnen we de dispersiefase vroeger of later in het jaar verwachten. Bovendien zien we bij de oudere imago's van vochtminnende voorjaars- en zomervoortplanters een gemiddelde voorkeur voor vliegen, terwijl we bij eurytope, veldbewonende herfstsoorten, een voorkeur voor lopen zien. Bij deze laatste groep wordt voornamelijk door de jonge niet-reproducerende dieren gevlogen (MATALIN 1992).

Onder de soortbesprekingen is waar mogelijk informatie opgenomen over vliegtijden, met name op grond van gegevens

van Van Huizen (1980, 1990). Het totale aantal soorten dat per maand in zijn raamvallen is aangetroffen over de gehele periode, is weergegeven in figuur 50. Over het algemeen vinden we rond de 'piek' van vliegende individuen nog een aanmerkelijke spreiding in vliegtijd, hetgeen verklaard kan worden door de leeftijdsopbouw binnen de populaties en omdat hier de waarnemingen van meer jaren bij elkaar opgeteld zijn. In het ene jaar kan een vliegperiode weken vroeger of later liggen dan in het andere. De gezamenlijke vliegactiviteit over alle soorten is echter duidelijk twee-toppig (fig. 51), in tegenstelling tot het beeld dat uit de gezamenlijke handvangsten van volwassen dieren verkregen werd (zie fig. 25). In dit geval wordt het beeld niet verstoord door de activiteiten van waarnemers. Van Huizen (1990) vermeldde dat vliegactiviteit voornamelijk kan worden verwacht bij maximum dagtemperaturen boven de 16°C, praktisch droog weer en een windsnelheid van minder dan 7 m/s. Hij vermeldde bovendien dat de windrichting voor een belangrijk deel de vliegrichting bepaalt en dat afgaande op de vangsten in vangpotten ter plaatse, ca. 25% van de soorten die in de raamvallen werden aangetroffen, 'allochtoon' waren. Van veel soorten hadden de vliegende vrouwtjes al rijpe eieren en waren ook bevrucht. Dit gold voor sommige soorten tot 80% van de gevangen individuen en in een aantal gevallen betrof het zelfs vrouwtjes die al eerder gereproduceerd hadden. Veel soorten hebben na de reproductieperiode slechte vliegspeeren (GEIPEL & KEGEL 1987).



In tabel 6 is het aantal soorten mét en zonder vliegwaarnemingen weergegeven per oecologische groep. Op deze wijze konden 369 soorten worden geclassificeerd, de overige zijn wegens onvoldoende gegevens over de oecologie niet ingedeeld. De getallen zijn gebaseerd op de tabel op de cd-rom , en laten zien dat 141 soorten (37,2%) nooit vliegend zijn waargenomen (groepen '-' en '?'). Vliegwaarnemingen zijn bekend van de overige 238 soorten. Van elf soorten (groep '=') zijn er geen vliegwaarnemingen, hoewel macroptere individuen bekend zijn. Tenminste 33 soorten zijn altijd ongevlugeld, en hebben met zekerheid geen vliegvermogen.

Uit tabel 6 kunnen we concluderen dat de meeste langvleugelige soorten ruderaal terreinen en oevers bewonen terwijl het aantal van deze soorten relatief laag is bij de groep

van xerofiele (= droogteminnende) soorten. De meeste brachyptere soorten zijn bosbewoners. Zowel brachyptere soorten als dimorfe soorten met hoge percentages brachyptere individuen komen, behalve in het bos, ook voor in andere stabiele biotopen, zoals hoogvenen en heiden. De dimorfe soorten met veel gevleugelde individuen, vinden we in de meer instabiele biotopen zoals ruderaal terreinen, cultuurlanden en rivieroeveren.

#### Kolonisatie, vestiging en successie

In de natuur komen soms stukken land plotseling voor bebouwing beschikbaar, zoals drooggevallen zandplaten in zee of zandbanken langs rivieren. In Nederland is dat enkele malen op grote schaal gebeurd na het droogmalen van de grote polders in het IJsselmeer en Lauwersmeer. Voor oecologen vormden deze nieuwe terreinen in feite één groot experiment. We hebben al kunnen lezen dat dergelijke gebieden in eerste instantie slechts door vliegende soorten bevolkt kunnen worden (zie verder 'Rietlanden, jonge, drooggevallen gronden', blz. 98). In het klein doen zich dergelijke situaties ook voor bij opgespoten land voor bouwterreinen en bij alle mogelijke vormen van biotoopverstoring. Uit het onderzoek in Flevoland, kan geconcludeerd worden dat de eerste fase van kolonisatie razend snel verloopt (HAECK 1971, MOOK ET AL. 1995). Op enkele zanddepots, die in Zuidelijk Flevoland al voor de drooglegging op aanzienlijke afstand (tot meer dan 10 km.) van de polderdijken waren opgespoten, werden direct na het droogvallen in 1968 enkele typische zandbewoners gevonden (HAECK 1971). Maar ook op de kleibodem wemelde het korte tijd na de drooglegging van de loopkevers.

Behalve in de IJsselmeerpolders, is ook in de Lauwersmeerpolder de ontwikkeling van de loopkever- en spinnenfauna vanaf de drooglegging gevolgd (MEIJER 1980, 1989). Telkens bleek dat in dergelijke nieuwe biotopen in het begin weliswaar al snel een vrij groot aantal soorten kan optreden, maar dat maar een relatief klein aantal daarvan zeer talrijk kan worden, met soms grote aantalsfluctuaties van jaar tot jaar. De meest spectaculaire populatie-explosies doen zich één tot enkele jaren na de drooglegging voor, maar in slechts een enkel geval handhaven soorten zich decennia lang in hoge dichtheden. Dit betreft soms soorten die op het vasteland als zeer zeldzaam bekend staan. Zo is *Blemus discus* al vanaf de ontginning tot op heden op akkers in Zuidelijk Flevoland zeer algemeen en vaak talrijk. Door de enorme reproductie in de polders, werd de soort sedert het droogvallen van Oostelijk Flevoland ook massaal in het omringende gebied waargenomen; een duidelijk geval van 'overflow' (zie fig. 52). Klaarblijkelijk is in de eerste fase het voedsel een niet al te beperkende factor. De hoge aantallen in de eerste jaren kunnen bij nieuwe terreinen mede veroorzaakt worden door het ontbreken van predatoren zoals mollen, spitsmuizen en ook de grotere (ongevleugelde) loopkeversoorten.

In de IJsselmeerpolders is getracht de immigratiestroom aan te tonen. Dit werd onder meer gedaan, door midden in het Veluwemeer en op de omringende dijken raamvallen te plaatsen. Hiermee kon echter niet worden aangetoond dat er gerichte emigratie van het vasteland over de randmeren naar de nieuw drooggevallen gronden plaatsvond.

Meijer (1971) veronderstelde naar aanleiding van de waarnemingen in de Lauwersmeerpolder, dat bepaalde soorten niet

**Tabel 6**

**Aantallen soorten met vliegwaarnemingen per oecologische groep. Overzicht van informatie over vliegvermogen bij 379 soorten (enkele later afgesplitste soorten ontbreken in het overzicht). De getallen geven het aantal soorten per categorie.**

Lindroth = Oecologische groepen volgens Lindroth (1949) (ZIE OOK TURIN ET AL. 1991):

H = hygrofiel, X = xerofiel, N = ubiquist, W = bossoort, A = boombewoner,

1 = in sterke mate (meest stenotoop), 2 = met voorkeur, 3 = zwakke voorkeur (bij H en X betekent 3 een voorkeur voor zeekustbiotopen).

direct = directe vliegwaarnemingen in recente literatuur, d.m.v. raamvallen etc.

indirect = indirecte vliegwaarnemingen, merendeels uit Lindroth (1949)

mogelijk = mogelijk tot vliegen in staat, echter geen waarnemingen

afwezig = ontbreken van vliegvermogen aangetoond

onbekend = gegevens ontbreken

totaal = totaal aantal soorten

Lindroth	direct	indirect	mogelijk	afwezig	onbekend	totaal
H1	62	14	2	1	26	105
H2	15	2	0	3	3	23
H3	13	3	1	0	8	25
X1	16	4	2	5	21	48
X2	29	6	1	2	13	51
X3	4	0	0	0	1	5
N1	26	7	0	2	1	36
N2	1	0	0	0	0	1
HW	7	2	3	3	9	24
WN	3	0	0	3	1	7
HN	7	0	1	1	2	11
XN	3	1	0	1	0	5
W1	4	0	0	8	2	14
W2	0	0	1	4	1	6
WA	7	0	0	0	1	8
??	2	0	0	0	8	10
<b>totaal</b>	<b>199</b>	<b>39</b>	<b>11</b>	<b>33</b>	<b>97</b>	<b>379</b>

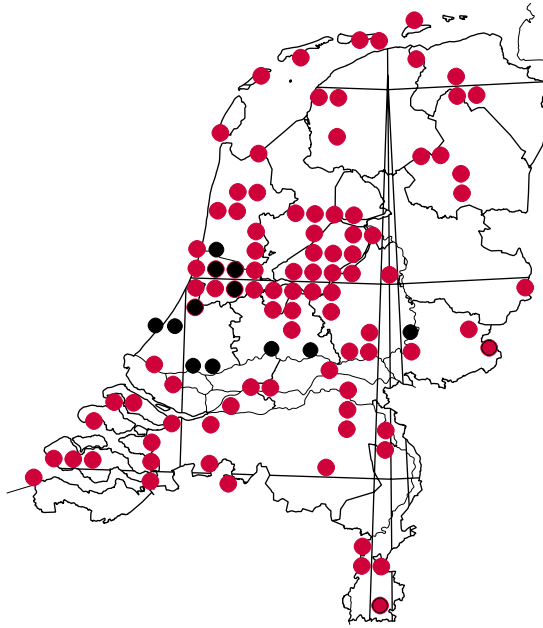
toevallig op bepaalde plekken in een kolonisatiegebied terecht komen en dat sommige soorten kennelijk in staat zijn hun landingsterrein actief uit te kiezen. Dit wordt bevestigd door de stenotope soorten van zandoevers als *Bembidion argenteolum* en *B. velox*, die niet alleen in aantal werden aangetroffen op de zandstorten midden in de polders, maar ook in enkele exemplaren op een zandhoop op straat in Dronten (J. HAECK PERS. MED.). In de jaren die volgden op de drooglegging is gebleken dat veel soorten uit de eerste jaren zich ook permanent wisten te vestigen.

#### *Verlies vliegvermogen na kolonisatie*

In de IJsselmeerpolders werden aanvankelijk alleen macroptere en dimorfe soorten aangetroffen (HAECK 1971, MOOK ET AL. 1995). De meeste dieren die arriveerden hebben vrijwel zeker echt gevlogen. Vanaf de oudere dijken kan aan de randen van de polders ook een klein aantal ongevleugelde individuen de polders binnengekomen zijn, maar dat lijkt verwaarloosbaar. De percentages macroptere individuen waren bij vleugeldimorfe soorten in het begin in verhouding tot het 'oude land' dan ook zeer hoog (zie fig. 53), maar toch kwamen er al snel ongevleugelde individuen in de polders voor, met name in het wat oudere deel van Oostelijk

**Figuur 52**

*Blemus discus*, vóór en na 1950 (rode stippen na 1950); demonstratie van het 'overflow' effect als gevolg van een explosieve uitbreiding op akkers in Zuidelijk Flevoland (TURIN & PETERS 1986).



**Figuur 53**

Verhouding van macroptere en brachyptere individuen in populaties van dimorfe soorten in Drenthe en Oost-Flevoland. De vermelde percentages betreffen de macroptere individuen; tevens is het totaal aantal onderzochte individuen aangegeven (ind.) (DEN BOER 1970A).

Flevoland (HAECK 1971). In de Lauwersmeerpolder werden twee jaar na de drooglegging al brachyptere exemplaren van *Bembidion laterale* en *Pterostichus melanarius* gevonden (MEIJER 1971).

Hoe moeten we het optreden van ongevleugeldheid in de nieuw gevestigde populaties verklaren? Voor veel soorten geldt waarschijnlijk dat ongevleugelde mannetjes langvleugelige vrouwtjes bevrucht hebben, die daarna met rijpe eieren de polders zijn ingevlogen, en pas daar zijn gaan leggen. Maar het is ook mogelijk, dat de vrouwtjes met nog niet ontwikkelde eieren vliegen en vervolgens, omdat het sperma dat in de spermatheca van het vrouwtje bewaard wordt lang goed blijft, nog tot lang na de paring in staat zijn om de eieren te bevruchten. Van Huizen (1977) vond bij verschillende soorten die vlogen gevulde spermathecae. Bij *Trechus quadristriatus* is het vliegen met rijpe eieren aangetoond (THIELE 1977). Ook bij *Bembidion varium* is dit zeer waarschijnlijk mogelijk, omdat deze soort gedurende haar hele leven het vliegvermogen blijft behouden (MEIJER 1980).

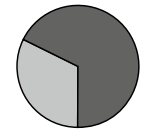
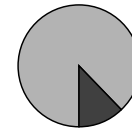
Echter, ook van soorten die de vliegspieren afbreken tijdens de eirijping, zoals *Clivina fossor*, werden kort na de drooglegging al brachyptere exemplaren gevonden. Bij andere soorten, zoals wellicht *Calathus melanocephalus* kan bij nakomelingen uit homozygoot langvleugelige ouders ook brachypterie geïnduceerd zijn door ongunstige omstandigheden (AUKEMA 1995B). Door dominantie van brachypterie, zal deze eigenschap op den duur in de populatie toenemen. In de IJsselmeerpolders was in de jaren tachtig echter nog steeds het percentage gevleugeldheid bij dimorfe soorten veel hoger dan op het vasteland, ook in de oudere polders. Hoewel ook Van Huizen (1990) constateerde dat behalve bovengenoemde soorten nog vele andere soorten met rijpe eieren kunnen vliegen, zelfs vrouwtjes die al eerder gereproduceerd hadden, spelen bij kolonisatieprocessen onbevruichte vliegende dieren toch een hoofdrol.

*Volgorde van vestiging*

Het proces van kolonisatie verliep in het begin bijzonder snel, niettemin kon in Zuidelijk Flevoland in 1970 - twee

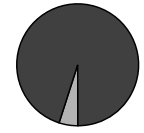
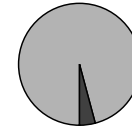
**Drenthe**

**Oost Flevoland**



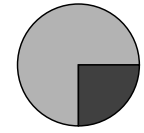
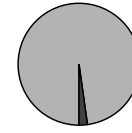
12% 165 ind.  
*Pterostichus strenuus*

68% 153 ind.



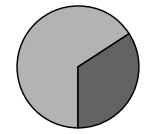
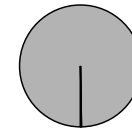
4% 85 ind.  
*Trechus obtusus*

95% 81 ind.



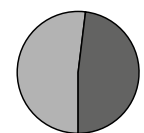
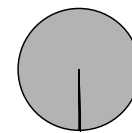
2% 108 ind.  
*Pterostichus melanarius*

25% 24 ind.



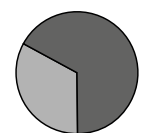
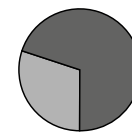
0,06% 1663 ind.  
*Calathus melanocephalus*

34% 152 ind.



0,11% 1774 ind.  
*Dyschirius globosus*

48% 25 ind.



70% 96 ind.  
*Notiophilus biguttatus*

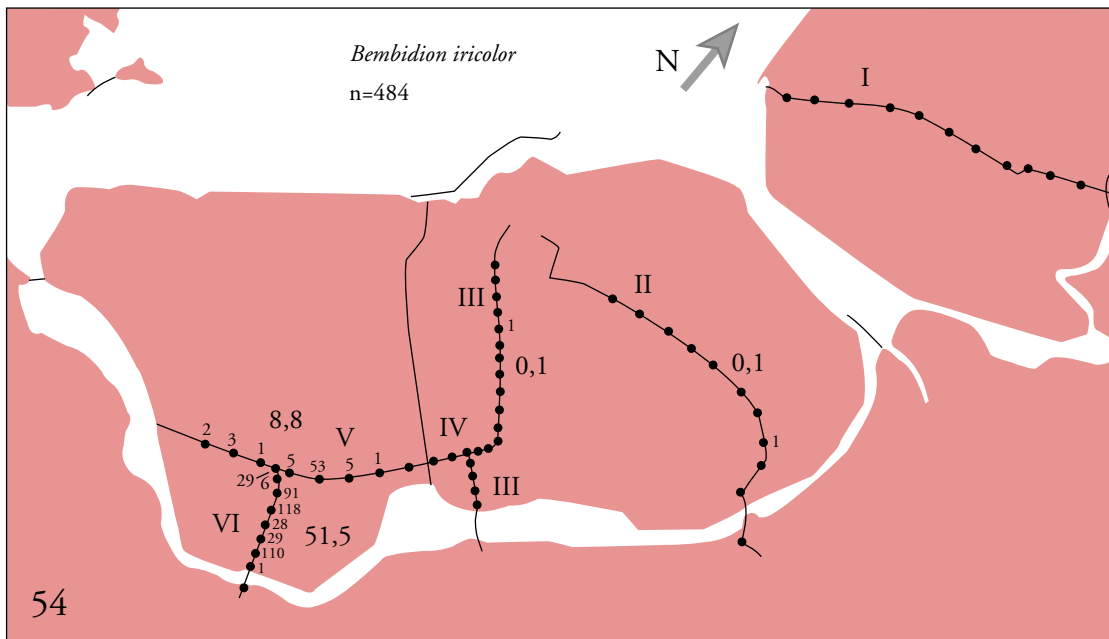
67% 58 ind.



macroptere individuen



brachyptere individuen



**Figuur 54-55**

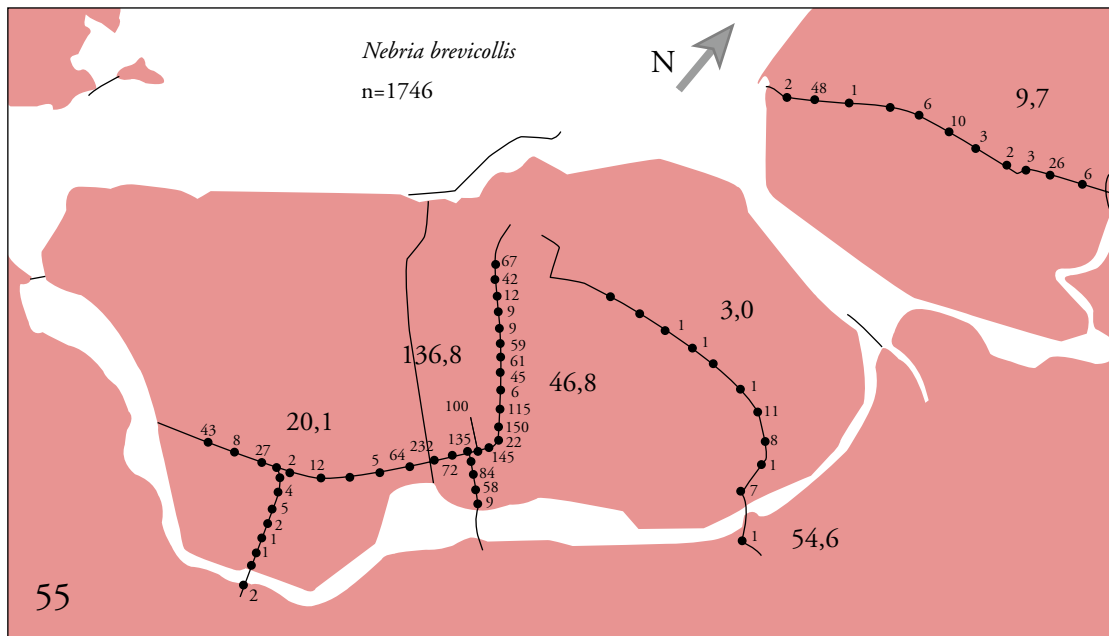
Verspreiding van vier soorten loopkevers in wegbermen van verschillende ouderdom in de IJsselmeerpolders. De jaren van wegaanleg (wegnummers gegeven in fig. 54): I in 1945, II in 1956, III in 1960, IV in 1969 en V in 1973. De stippen geven de monsterplaatsen aan, de kleine cijfers het aantal aangetroffen individuen en de grote cijfers de gemiddelde vangsten per weg (deel).

54

*Bembidion iricolor*, een vroege immigrant die in de jongste delen van het gebied (vooral Zuidelijk Flevoland) werd gevonden maar in de oudere gebieden nagenoeg weer is verdwenen.

55

*Nebria brevicollis*, een intermediaire soort.



jaar na drooglegging - alsnog een indruk van de eerste vestiging worden verkregen door het bemonsteren van een ca. 20 km lange, rechte raai van dijk naar dijk, met om de 1-1,5 km een aantal vangpotten (HAECK 1971). Het grootste deel van Zuidelijk Flevoland, vooral het centrum, stond in die tijd 's winters ongeveer 5-10 cm onder water. De resultaten van deze bemonstering toonden geen zeer duidelijk afstandeffect, maar wel een verschil tussen de delen die onder water stonden en de wat hogere plaatsen. In het centrum van de polder kwamen minder soorten voor dan aan de rand, bij de dijken. Bovendien ging het in het centrum bijna uitsluitend om soorten die als imago overwinteren. Een combinatie van deze gegevens met die uit de vitragevallen waarbij een stuk van de bodem werd afgedekt (zie 'overwintering van imago's', blz. 51), suggereert dat vooral de overwinteringseigenschappen bepalen welke soorten zich het eerst kunnen vestigen.

#### Successie

Op langere termijn treedt bij de loopkeverfauna, net als bij de vegetatie, een successie op. Omdat de verschillende IJsselmeerpolders met relatief grote tussenpozen werden drooggelegd, kon de successie van loopkevers en planten in kaart worden gebracht door plekken te kiezen met bekende ouderdom, die qua vegetatie(structuur) en bodemsoort zoveel mogelijk overeenstemden. De keuze viel hierbij op de bermen van een aantal middelgrote wegen, waarvan de jaren van aanleg nauwkeurig bekend waren. In fig. 54-57 zijn de verspreidingspatronen van enkele soorten uit 1973 weergegeven. De soorten die op het moment van de opname hun zwaartepunt in de jongste bermen hadden, zoals *Amara majuscula*, *Bembidion iricolor* (fig. 54), *B. varium*, *B. minimum* en *B. assimile* behoorden ook tot de eerste immigranten. Deze soorten bleken vooral thuis te horen in oeverbiotopen. In de oudere bermen kwamen ook grasland-

**Figuur 56-57**

Verklaring zie fig. 54.

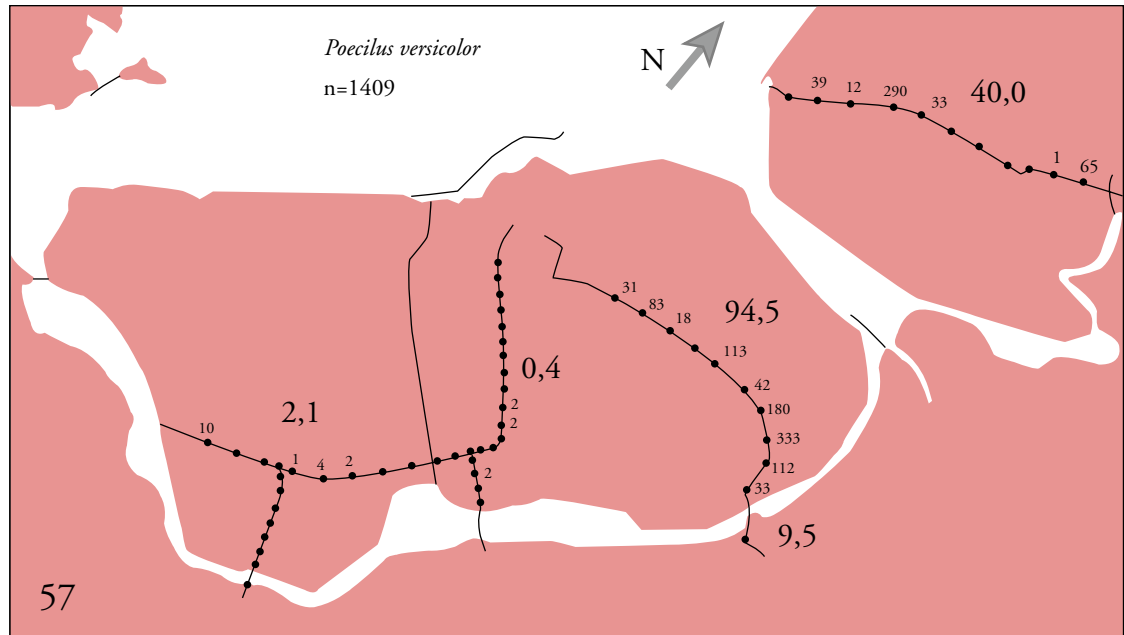
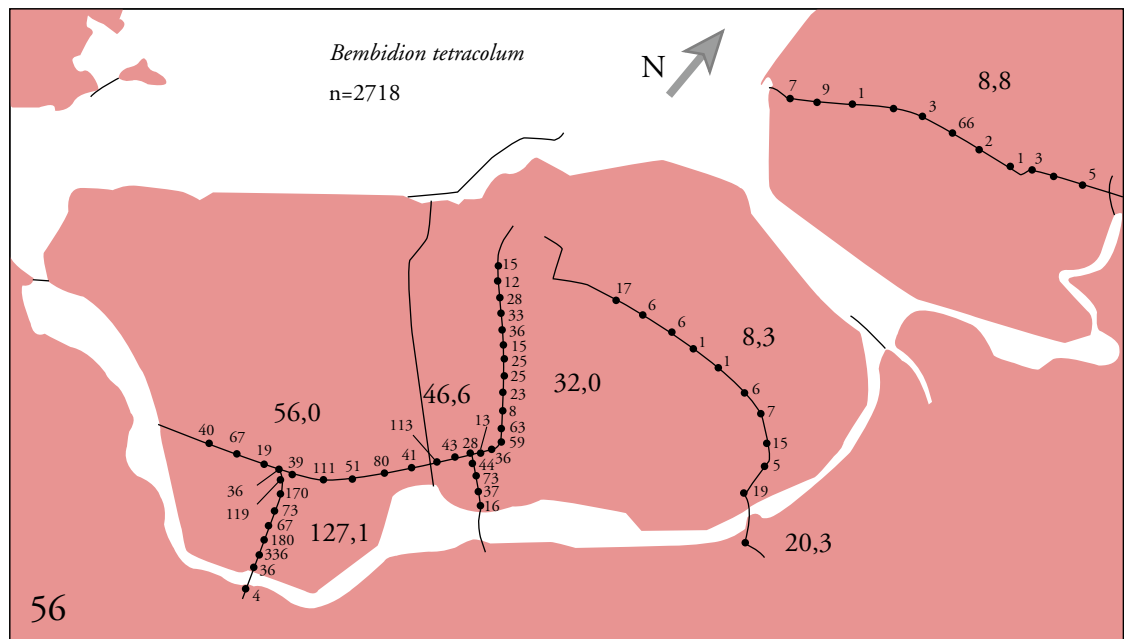
56

*Bembidion tetracolum* een vroege tot intermediaire soort. Evenals *Nebria brevicollis* is het een eurytope soort die na een explosieve immigratie, op veel plaatsen zich in lagere dichtheden stabiliseert.

57

*Poecilus versicolor*, een late immigrant die alleen langs de oudere wegen gevonden is.

(NAAR HAECK ET AL. 1980).



soorten voor, terwijl in een aantal gevallen de eerste pioniers verdwenen waren. Sommige soorten, zoals *Nebria brevicollis* (fig. 55), hadden een heel duidelijk optimum in bermen van een bepaalde ouderdom, maar kwamen verder in bermen van alle leeftijden voor. *Poecilus versicolor* (fig. 57) en *Amara aenea* werden voornamelijk in de oudere bermen gevonden. Vermeldenswaard is voorts dat zelfs in de direct met het oude land in verbinding staande Noordoostpolder, ruim 30 jaar na de drooglegging bijna uitsluitend macroptere en dimorfe soorten werden aangetroffen. De enige uitzondering was de kortvleugelige *Carabus nemoralis*, waarvan één exemplaar werd gevangen op de oudste weg, vrij dicht bij het oude land.

Figuur 58 toont de successie van loopkevers in de Lauwersmeerpolder. Dit was eerst een buitendijks zout terrein, waar later, door de afsluiting met een dijk, de invloed van de zee verdween. Op één van de twee plaatsen die hier vanaf de

drooglegging permanent werden bemonsterd (Schildhoek) ging de ontziltiging zeer langzaam, terwijl op de tweede plaats (Sennerplaat) dit een sneller verloopend proces was. Meijer (1989) gaf een overzicht van de vangsten van 1969-1984, waaruit bleek dat enkele stenotopie zoutminnende (halofiele) soorten zoals *Dicheirotichus gustavii* en *Pogonus chalceus* het op Schildhoek tot ca. 1982 en op Sennerplaat tot ca. 1978 hebben volgehouden. De halofiele *Dyschirius salinus* bereikte de grootste aantallen vier tot zes jaar na de drooglegging en nam daarna weer geleidelijk af, zonder dat de soort in 1984 is verdwenen. Op de Sennerplaat is al vanaf 1973 een geleidelijke vervanging van de 'zoutsoorten' door eurytope cultuurlandsoorten zoals *Pterostichus strenuus* en *Dyschirius globosus* te zien, een vervanging die op Schildhoek zeer beperkt blijft en pas vanaf 1981 iets duidelijker wordt (fig. 58). Van de 63 soorten die uit de aangrenzende Westmeerpolder bekend zijn, waren slechts 33 soorten in de Lauwersmeer-



polder waargenomen (MEIJER 1989). Verondersteld werd dat dit eerder samenhang met de nog niet geschikte biotoop dan met de (on)bereikbaarheid.

In het Markizaat bij Bergen op Zoom, een ander afgesloten zout gebied, verliep het proces van ontzilting veel sneller dan in de Lauwersmeerpolder. Gedurende negen jaar werd zowel de loopkeverfauna als de ontwikkeling van de vegetatie gevolgd (VERSCHOOR & KREBS 1995A, B). Het voormalige slik en schor bleken een eigen, typische ontwikkeling te volgen. Vooral het schor verzoette zeer snel en al na twee jaar waren de meeste halofiele soorten, na aanvankelijke dominantie, gedecimeerd. De veranderingen konden zowel voor de vegetatie als voor de loopkevers primair in verband gebracht worden met de zoutfactor en het droger worden van de bodem, en secundair met microklimatologische factoren die bepaald worden door de structuur van de vegetatie.

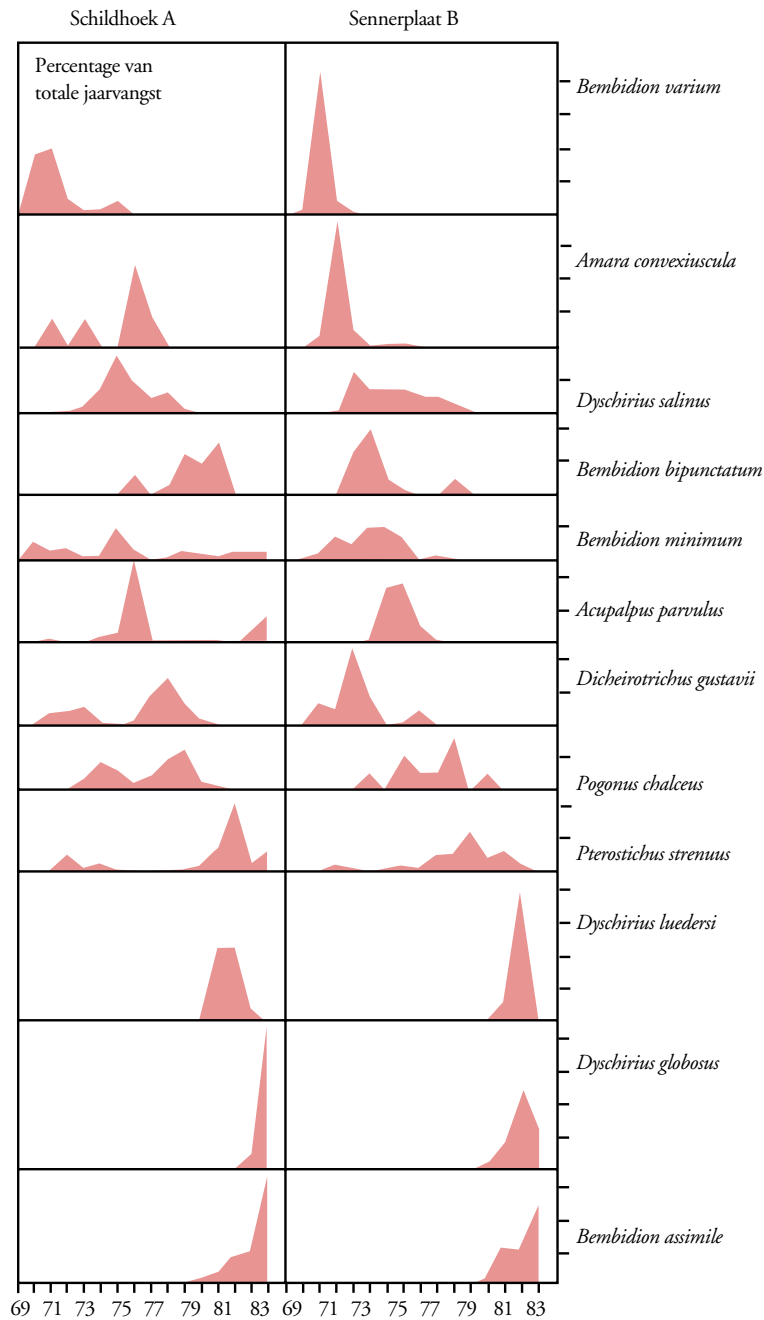
Een ander voorbeeld van successie betreft intensieve landbouwgronden die uit cultuur zijn genomen en omgevormd tot meer natuurlijke terreinen. In de omgeving van Kralo (Drenthe) was na twaalf jaar nog geen sprake van een duidelijke verandering naar een meer natuurlijke loopkeverfauna, zoals die voorkomt in de omringende heide. Zelfs op zandgrond, waar het effect van verschraling op de vegetatie veel sneller merkbaar is dan op zware bodemtypen, blijkt dus het herstel naar een voedselarm milieu met bijbehorende loopkeverfauna slechts zeer langzaam te gaan (VAN DIJK 1986B).

#### POPULATIEBIOLOGIE

De populatiebiologie houdt zich vooral bezig met de vraag op welke wijze het aantal individuen binnen een populatie gereguleerd wordt. Wanneer men gedurende lange tijd een populatie bestudeert, zal in veel gevallen te zien zijn dat er kennelijk mechanismen zijn die de dichtheid van een bepaalde soort op een bepaald niveau stabiliseren. Die mechanismen kunnen invloeden van buitenaf zijn die de dichtheid van de populatie negatief beïnvloeden, zoals mortaliteit (= sterfte) als gevolg van weersomstandigheden, voedselgebrek, concurrentie, ziekten, parasieten en predatie. Of we kunnen mechanismen zoeken binnen de soort zelf en de wijze waarop individuen door middel van verhoogde of verlaagde reproductie en/of dispersie (al dan niet gestuurd door voedselaanbod) reageren op veranderingen binnen de populatie. Hierna zullen we enkele belangrijke factoren bespreken die de populatiedynamiek kunnen beïnvloeden.

#### Concurrentie en coëxistentie

De soorten binnen een genus van loopkevers hebben vaak een grote overeenkomst in oecologie. In bepaalde biotopen vinden we dan ook vaak dat verwante soorten samen voorkomen (DEN BOER 1980). Dit treedt o.a. veel op bij de genera *Abax*, *Agonum*, *Amara*, *Bembidion*, *Calathus*, *Dromius*, *Dyschirius*, *Harpalus* en *Ophonus*. Voor de hand liggend is de vraag of zulke soorten elkaars dichtheden door concurrentie kunnen beïnvloeden. Het lijkt er immers op dat die verwante soorten op dezelfde bronnen voor levensonderhoud zijn aangewezen. Het is niet moeilijk om soortenparen te vinden, zoals *Leistus fulvibarbis* en *L. spinibarbis* die elkaar oecologisch en geografisch zo goed als uitsluiten (zie soortbesprekingen en kaarten). Behalve bij de nauw verwante *Limodromus assimilis* en *Anchomenus dorsalis*, lijkt dit ook het geval te zijn met



*Pterostichus cristatus* en *P. melanarius* en met het duo *P. oblongopunctatus* en *P. quadrifoveolatus* (THIELE 1977). Moeilijker is echter om langs experimentele weg (zeker in het veld) ondubbelzinnig aan te tonen, dat de uitsluiting van nauwverwante soorten inderdaad plaatsvindt, en dat deze uitsluiting een gevolg van concurrentie is, en niet van abiotische factoren als microklimaat, temperatuur of vocht. Thiele (1964A) voerde concurrentie-experimenten uit met enkele soorten met een zekere oecologische overlap. Bij die experimenten werd het mortaliteitsverloop binnen de soortcombinaties die samen in een ruimte moesten leven vergeleken met controleproeven met slechts één van de soorten. Thiele concludeerde dat concurrentie te vaak zonder experimentele ondersteuning wordt aangenomen. Op grond van de proeven bleek dat de verklaring voor uitsluiting of coëxi-

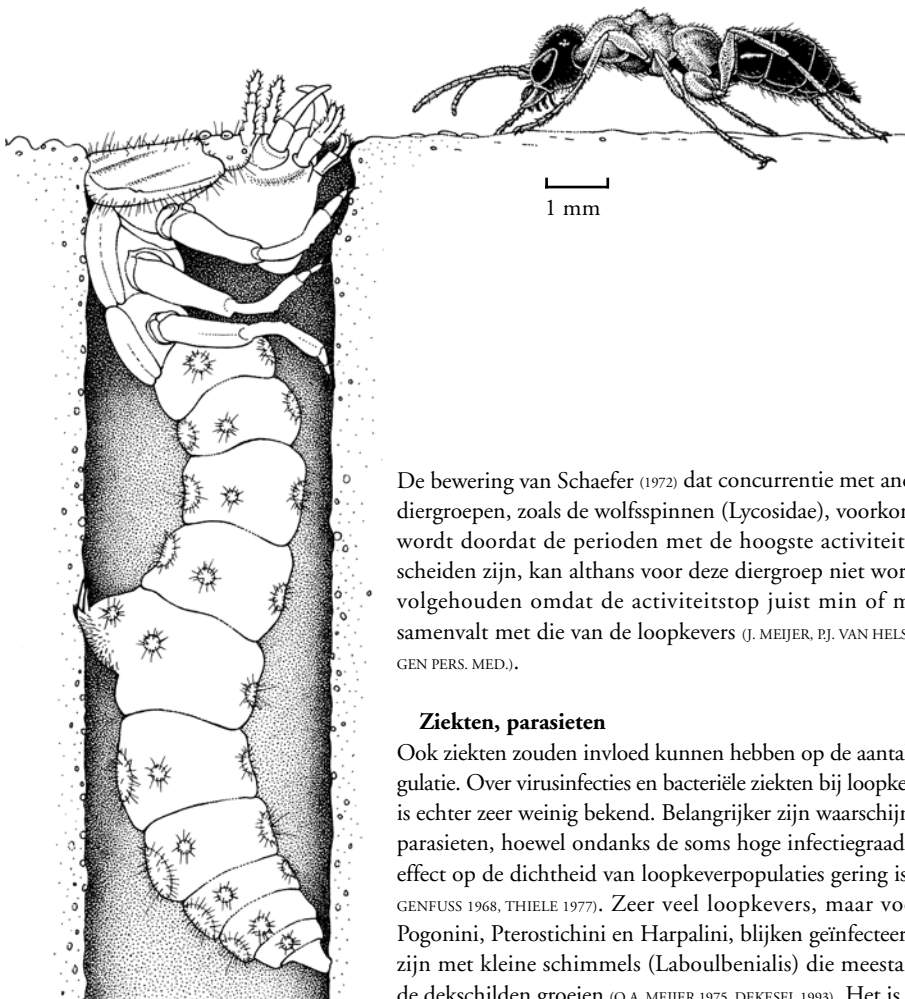
**Figuur 58**

Successie van de loopkeverfauna na ontzilting van de Lauwersmeerpolder vanaf 1969 op twee lokaties. Per soort worden per jaar de percentages van de totale jaarvangst gegeven. De soorten staan gerangschikt van de vroeg aangekomen soorten tot de late (MEIJER 1989).

**Figuur 59**

Larve van een zandloopkever (*Cicindela*) met een vrouwtje van de gladde mierwesp *Methocha ichneumonides* (familie Tiphidae, keverdoders). Let op hoe de *Cicindela*-larve zich schrap zet in zijn gang, en met zijn kop de ingang afsluit: hij wacht zo zijn prooi af. De 4-8 mm lange vrouwelijke wesp klimt op de kop van de larve en laat zich door deze met de kaken vastpakken. Doordat het borststuk te smal is, kan de keverlarve geen grip krijgen, waardoor de wesp de kans krijgt de larve bliksemsnel in de keel te steken. De larve reageert door uit de gang te springen of door zich naar beneden te laten zakken. De wesp sleept zonnig de larve terug de gang in en kruipt in de gang om een ei op de larve te leggen. Daarna sluit ze de gang af met zand (ZIE

BELLMANN 1998).



stentie eerder moet worden gezocht in abiotische factoren dan in concurrentie. Ook Den Boer (1980) vond geen aanwijzingen van concurrentie. Hij stelt dan ook dat er veel eerder sprake is van coëxistentie van taxonomisch nauw verwante soorten dan van uitsluiting. Loreau (1990) die concurrentie bij een aantal bossoorten in België onderzocht, was van mening dat concurrentie wel degelijk een rol kan spelen, zij het in hoofdzaak tussen de dominante soorten in het veld. Niemela (1993) kwam in een samenvatting van dit type onderzoek tot de conclusie dat de resultaten van de meeste onderzoeken, die pleiten voor interspecifieke concurrentie, op meer manieren zijn uit te leggen, maar in geen van de gevallen eenduidig de hypothese ondersteunen. De meeste proeven werden met slechts twee of drie soorten uitgevoerd en niet in het veld, waar ook andere soorten loopkevers hun invloed uitoefenen. Bovendien, zo stelde Niemela, wordt voorbijgegaan aan de invloed van andere belangrijke prederende bodembewoners, zoals de rode bosmier (*Formica rufa*), terwijl de rol van de larven, die wel eens veel gevoeliger kunnen zijn voor concurrentie, ook bijna niet in beeld komt. Wellicht wordt de werkelijke rol van concurrentie verdoezeld door een 'ruis' van allerhande onbekende factoren, hetgeen een verklaring kan zijn voor de weinig duidelijke resultaten in de pogingen om concurrentie aan te tonen. Voorlopig hebben de critici van interspecifieke concurrentie echter een voordeel op punten.

zeker of de dieren hiervan nadeel ondervinden. De overdracht van sporen verloopt bij *Laboulbenia slackensis* die op *Pogonus chalceus* voorkomt, voornamelijk door middel van direct contact met soortgenoten. Autoinfectie en infectie door middel van het substraat, zijn van minder belang (DEKESEL 1993). Merkwaardigwijze blijken Carabini, Cicindelini, en Cychrini nagenoeg vrij te zijn van deze schimmels. Evenals veel andere insecten worden ook loopkevers bezocht door parasitaire aaltjes (nematoden), sluipvliegen (Diptera) en sluipwespen en andere wespen (Hymenoptera) (een voorbeeld in fig. 59). Thiele (1977) gaf een overzicht van deze parasieten.

**Parasitaire mijten**

Een zeer vaak voorkomende groep parasieten zijn de mijten (genera *Dorsipes* en *Utarsopolopes*, familie Podapolipidae) die zich onder de dekschilden op het achterlijf of tussen de vleugels vestigen. Bij het onderzoek in de IJsselmeerpolders werd op de vleugels van geïnfecteerde dieren vaak een dikke bruine smurrie gevonden, die zeker een negatief effect moet hebben gehad op het gebruik van de vleugels. Regenfuss (1968) liet zien dat de hoogste infectiegraad voor voorjaarsvoortplanters met een korte scherpe piek in juni ligt, waarna de jonge dieren tot aan de reproductieperiode van het volgend jaar zo goed als vrij van mijten zijn. Bij de najaarsvoortplanters neemt de infectie gestaag toe vanaf eind juli en blijft vanaf september op een vrij hoog niveau tot aan het einde van het volgend voorjaar, wanneer de jonge dieren verschijnen. Het 'overstappen' van de ene gastheer naar de andere schijnt voornamelijk tijdens de copulatie te gebeuren. Voor de mijten spelen de volwassen loopkevers die overleven tot een tweede reproductiesizoen dus een cruciale rol. Regenfuss vond ook een geografisch effect; de populaties loopkevers in het noorden van Duitsland bleken aanzienlijk minder geïnfecteerd te zijn dan die in Zuid-Duitsland.

**Predatie, vijanden en verdediging**

Een belangrijke externe invloed op de dichtheden van carabiden vormen de predatoren. Loopkevers hebben veel en invloedrijke vijanden, die bij plagen de aantallen met meer dan 30% kunnen reduceren (THIELE 1977).

Onder de zoogdieren zijn de egel en mol belangrijke predatoren. In ongeveer een kwart van de onderzochte mollenmagen werden resten van loopkevers aangetroffen, tot ca. 45% in Schotland (FUNMILAYO 1979). Ook spitsmuizen zijn belangrijke predatoren (KRUMBIEGEL 1932). Sommige vlermuizen consumeren in het begin van het seizoen volgens Kolbe (1958) bijna uitsluitend loopkevers. Dit neemt af naar ongeveer 10% later in het jaar.

Onder de vogels vinden we één van de grootste vijanden van de loopkevers, namelijk de steenuil, wiens voedsel voor bijna de helft uit vooral nachttactieve carabiden bestaat (UTTENDORFER 1939). Verder spelen ook kleine valken en klauwieren een rol. Recent werden in de braakballen van grauwe klauwieren in het Bargerveen in Drenthe grote aantallen dekschilden van *Carabus nitens* aangetroffen. Bij een eerste onderzoek naar het voedsel van ooievaars die zich recent opnieuw in Nederland hebben gevestigd, bleek eveneens dat in alle braakballen loopkevers werden aangetroffen. In één braakbal werden de resten van tenminste 71 exemplaren gevon-

De bewering van Schaefer (1972) dat concurrentie met andere diergroepen, zoals de wolfsspinnen (Lycosidae), voorkomen wordt doordat de perioden met de hoogste activiteit gescheiden zijn, kan althans voor deze diergroep niet worden volgehouden omdat de activiteitstop juist min of meer samenvalt met die van de loopkevers (J. MEIJER, P.J. VAN HELSDINGEN PERS. MED.).

**Ziekten, parasieten**

Ook ziekten zouden invloed kunnen hebben op de aantalsregulatie. Over virusinfecties en bacteriële ziekten bij loopkevers is echter zeer weinig bekend. Belangrijker zijn waarschijnlijk parasieten, hoewel ondanks de soms hoge infectiegraad het effect op de dichtheid van loopkeverpopulaties gering is (REGENFUSS 1968, THIELE 1977). Zeer veel loopkevers, maar vooral Pogonini, Pterostichini en Harpalini, blijken geïnfecteerd te zijn met kleine schimmels (*Laboulbenialis*) die meestal op de dekschilden groeien (O.A. MEIJER 1975, DEKESEL 1993). Het is niet

den, waaronder 43 van *Pterostichus melanarius*, een in veel weilanden dominante soort (T. VAN GIJZEN PERS. MED.). De inhoud van de braakballen bleek bij ooievaarparen uit Twente (Losser) en het rivierenland (Herwijnen), qua soorten-samenstelling en aantallen, een goede indruk te geven van de dominante loopkeverfauna van de cultuurlanden en akkers in het betreffende gebied. Omdat in alle braakballen ook resten van mollen en spitsmuizen werden aangetroffen, is het nog niet zeker of de ooievaars directe dan wel indirecte predatoren van deze loopkevers zijn geweest, temeer daar ooievaars overdag actief zijn en een aanzienlijk deel van de loopkeverresten behoort tot de 's nachts actieve soorten (T. VAN GIJZEN PERS. MED.).

Ook voor kikkers kunnen loopkevers een belangrijke voedselbron vormen. Volgens Thiele (1977) is de predatie-invloed van mieren en spinnen te verwaarlozen. Een grote rol speelt volgens diverse onderzoeken kannibalisme door larven van de eigen soort (zie 'Larven', blz. 41).

#### Verdediging

Ook bij de loopkevers zijn verdedigingsmechanismen ontwikkeld. Naast bijten en zich dood houden (bijvoorbeeld *Brosicus cephalotes*), kunnen sommige soorten snel wegvliegen, zoals *Cicindela*- en sommige *Bembidion*-soorten. Een voorbeeld van optische verdediging, of beter afleiding, vinden we in de structuurkleur en het vlekkenpatroon op de dekschilden van *Cicindela*-soorten. In samenhang met de ondergrond waarop de betreffende soort voorkomt, leidt dit tot verwarring bij de predator, waardoor de aanval bijvoorbeeld wordt afgeleid naar de beter beschermde lichaamsdelen (dekschilden), met als resultaat een betere overleving (KAMOUN 1991, SCHULTZ 1991). Zoals bij veel keverfamilies zijn diverse soorten in staat om geluid te maken, zoals *Cychrus caraboides* en enkele *Elaphrus*-soorten. Dat dit zogenaamde striduleren een betekenis voor de verdediging heeft werd aannemelijk gemaakt door Bauer (1973, 1976), die aantoonde dat sjirpende dieren minder werden gegeten dan de andere. Het mechanisme waarmee geluid wordt gemaakt bestaat meestal uit een soort rasp op het achterlijf en een plectrum aan de binnenkant van de dekschilden. Deze constructie komt bij kevers verreweg het meest voor. Voor de niet-inlandse soort *Carabus irregularis* zijn de constructie en werking van het geluidsmechanisme uitgebreid beschreven door Bauer (1975A). Waarschijnlijk heeft het maken van geluid geen seksuele betekenis, zoals bij tal van andere kevergroepen, bijvoorbeeld snuitkevers (Curculionidae).

De verdediging die we het meest kunnen aantreffen, naast het maken van geluiden, is het uitscheiden van verterings-sappen of geurstoffen. De maagsappen hebben meestal een bijtende werking. Sommige *Carabus*-soorten kunnen deze vloeistof tot meer dan één meter wegsprengen, niet zelden in het oog van de (on)gelukkige verzamelaar die net zijn vangst bewonderend had opgetild. De geurstoffen die kevers afscheiden uit de pygidale klieren (pygidium = het laatste achterlijfssegment), kunnen van soort tot soort sterk verschillen. *Bembidion*-soorten ruiken bijvoorbeeld volkomen anders dan *Panagaeus*-soorten (T. VAN GIJZEN PERS. MED.). Bij *Omophron* is deze verdedigingsstof isovaleriaan- en isoboterzuur, bij *Agonum sexpunctatum*, *Pseudoophonus rufipes* en *Lebia chlorocephala* mierenzuur, bij *Calosoma salicylaldehyde*, bij *Carabus*-soorten metacryl- en tiglinzuren, bij *Cli-*

*vina* m-kresol en bij *Chlaenius*-soorten chinone (MOORE 1979). Het meest bijzondere en ook meest bekende pygidale verdedigingsmechanisme is dat van de bombardeerkevers (*Brachinus*). Door uit een reservoir in een soort verbrandingskamertje in het achterlijf twee chemische stoffen samen te brengen, waaraan enige enzymen worden toegevoegd, ontstaat een felle explosieve reactie die met een grote warmteontwikkeling gepaard gaat (SCHILDKNECHT & KOOB 1969, SCHILDKNECHT ET AL. 1970). De temperatuur kan daarbij oplopen tot 90-100°C. (EISNER 1972). De chemische stoffen bestaan uit ca. 10% (methyl)-hydrochinone en 25% waterstofperoxide (zie ook onder *Brachinus*). Zelfs kikkers en zoogdieren laten zich door deze vorm van verdediging afschrikken. Deze chemische afweer komt wereldwijd voor bij de Brachinini en de chemische stoffen die door de verschillende soorten gebruikt worden, zijn een interessant extra kenmerk bij het bestuderen van de verwantschap van de soorten (fylogenie).

#### K- en r-strategen

Soorten kunnen ook ingedeeld worden naar de wijze waarop ze door middel van reproductie er in slagen de aantallen van hun populatie te reguleren. De strategieën die soorten daarbij gebruiken zijn direct te relateren aan de zeer uiteenlopende leefomstandigheden waaronder ze leven. Populatie-oecologen verdelen soorten daarbij in de zogenaamde K-strategen en r-strategen. De soorten die zich kenmerken door een snelle, relatief kort durende reproductieperiode, waarbij grote aantallen nakomelingen geproduceerd worden, noemen we r-strategen (waarbij de r staat voor **reproductie**). Deze groep wordt ook wel aangeduid met de term 'opportunistische nomaden'. Deze soorten kunnen voor hun overleving grote verliezen aan individuen accepteren. De loopkeversoorten die aan dit beeld voldoen, zijn bij uitstek aangepast aan instabiele milieus, zoals oevers, uiterwaarden, akkers en ruderaal terreinen, en derhalve ook zeer geschikte kolonisatoren van nieuwe, 'lege' biotopen zoals nieuwe polders.

De soorten die aangepast zijn aan stabiele, 'volle' (bewoonde) biotopen, zoals bossen en heiden, hebben doorgaans een langere ontwikkelingsduur en kleinere aantallen nakomelingen. Deze soorten besteden veel zorg aan de kwaliteit van hun nakomelingen en in een aantal gevallen kunnen ze zelfs investeren in broedzorg. Deze noemen we K-strategen (waarbij we de K vrij kunnen vertalen met **kwaliteit**). Niet alle soorten kunnen even gemakkelijk op deze wijze ingedeeld worden. Men vindt duidelijke vertegenwoordigers van beide groepen, maar veel soorten hebben kenmerken van beide groepen. Alle soorten tezamen vormen een vrijwel glijdende schaal van het ene naar het andere type (DEN BOER 1979). Over het algemeen kan men dus hooguit spreken van soorten die in meer of mindere mate r- of K-strategie zijn. Zie voor een kritische bespreking van deze strategieën Den Boer & Van Dijk (1996).

#### Het uitsterven en overleven van populaties

Er bestaan verschillende theorieën over de wijze waarop een populatie haar aantallen reguleert. In het verleden leidde dit vaak tot heftige discussies onder oecologen. De ene theorie (O.A. NICHOLSON 1933, 1954) gaat in hoofdzaak uit van dichtheid-afhankelijke regulatie. Hierbij bepaalt de dichtheid, dus het aantal individuen van een soort op een bepaalde oppervlakte,

**Figuur 60-62**

Grootschalige verdeling in ruimte van enkele soorten in 1976 op het oecologische proefreservaat 'Ellerslenk' in Oostelijk Flevoland. Op een 40 ha groot grasland van 800 x 500 m werd om de 40 m een cirkeltje van 5 vangpotten geplaatst, in totaal 252 monsterpunten met 1260 vangpotten. Deze werden gedurende drie jaar (1974-1976) elke 14 dagen geleegd. De verspreidingen zijn weergegeven op eenvoudige kaartjes, waarin de grondsoort is aangegeven: zand (wit) en klei (rood). De rijen 16-21 liggen in een gedraineerd deel van het reservaat; de verticale zwarte lijn is een sloot met sluisjes om de waterstand te regelen. Het grasland is geheel omgeven door bos.

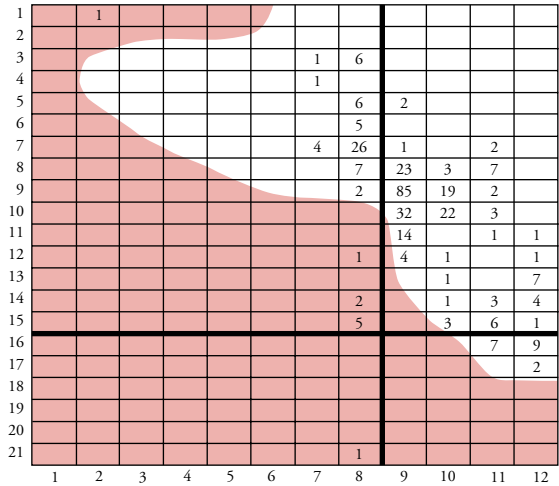
De kaartjes geven elk de verdeling van de jaartotalen (1976) van een soort weer. **60** *Amara spreta*, heeft een duidelijke voorkeur voor het zandige niet-gedraineerde deel **61** *Dyschirius globosus*, een soort met een voorkeur voor het vochtiger deel op klei **62** *Poecilus cupreus*, een soort met een duidelijke voorkeur voor het drogere, gedraineerde deel op klei.

de mate van het reproductiesucces en de mortaliteit. Over het algemeen neemt de invloed van dichtheidafhankelijke factoren toe bij een grotere populatiedichtheid. Die factoren hebben dan een negatieve invloed op de aantallen binnen de populatie (O.A. BRUNSTING 1983).

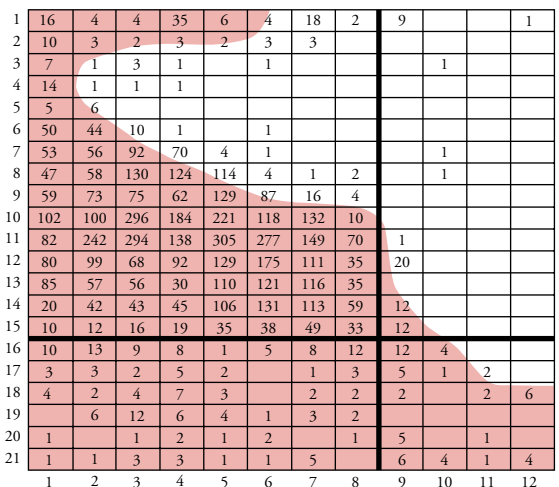
Een andere theorie, die door Den Boer (1970B, 1971A, 1977) ontwikkeld is, gaat uit van het spreiden van het uitsterf risico van een populatie over een groot aantal individuen en (sub-) populaties of interactiegroepen. Bij deze risicospreidings theorie speelt de dichtheidafhankelijke regulatie een ondergeschikte rol. Het uitgangspunt is dat er altijd een zekere genetische variatie bestaat binnen een populatie in een heterogeen en variabel milieu. Subpopulaties zullen daardoor ongelijktijdig fluctueren en verlaging van aantallen op de ene plaats kunnen zo gecompenseerd worden door verhoging van aantallen op andere plaatsen. Hierdoor wordt het risico van uitsterven van de populatie of soort gespreid. Zo kan een periode van slecht weer in het voorjaar in het ene terrein in een bepaald gebied zo catastrofaal zijn dat de betreffende subpopulatie gedecimeerd wordt, omdat dieren sterven die weinig weerstand hebben tegen koude, overstroming of uitdroging. In een ander terrein in dezelfde omgeving, dat kleine verschillen in begroeiing, hoogteligging of bodems

soort heeft, kunnen de individuen met de grootste weerstand mogelijk net aan deze catastrofe ontsnappen. Het succes van deze subpopulatie zal in dat jaar iets beter zijn dan dat van de eerstgenoemde. Duidelijk is dat grotere populaties, door een grotere genetische variatie, meer 'ontsnappers' aan catastrofes zullen hebben dan kleine populaties. Als we de populatie in een groot gebied - ook wel aangeduid als metapopulatie (= meerdelige populatie volgens Den Boer) - zien als een groot aantal subpopulaties, kunnen we ons voorstellen dat deze gezamenlijk het hoofd kunnen bieden aan klimatologische grillen, te weinig voedsel etc. Wel moet er interactie en uitwisseling tussen de subpopulaties mogelijk zijn. Dispersie wordt in dat geval een belangrijke, zo niet de belangrijkste factor voor de stabilisatie van populatiedichtheden. Met jarenlange vangpotbemonsteringen in een groot aantal terreinen kon aangetoond worden dat de aantalschommelingen van een interactiegroep (= subpopulatie) over de jaren plaatselijk zeer groot kunnen zijn (DEN BOER 1977, 1986B). De aantalsfluctuaties van een samengestelde populatie (= combinatie van een groot aantal subpopulaties) zijn daarentegen veel minder hevig door de onderlinge uitwisseling van individuen tussen de lokale eenheden. Dit vergroot de kansen voor het voortbestaan van de meervoudige populatie (of metapopulatie). In het ergste geval kan een subpopulatie van een soort plaatselijk uitsterven. Inmiddels zijn er verschillende gevallen beschreven waar dit (lokaal en tijdelijk) uitsterven ook daadwerkelijk geconstateerd is (DEN BOER 1977).

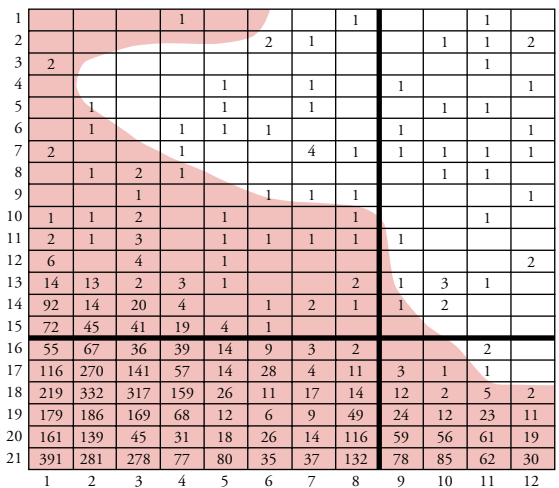
Voor geïsoleerde populaties van *Agonum ericeti* in Drentse hoogveenfragmenten werd een overlevingsduur berekend van 7-44 jaar (DEN BOER 1985, 1986B, DE VRIES & DEN BOER 1990). Het gevolg is dat *A. ericeti*, die niet kan vliegen en lopend hooguit 200 m per jaar aflegt, relatief snel uit geïsoleerde terreinen in Drenthe zal verdwijnen. Den Boer stelde dat het (lokaal) uitsterven van soorten in de natuur een normale en vrij veel voorkomende zaak is. De potentieel geschikte terreinen waar een soort verdwenen is, zouden dus tijdens volgende dispersiefasen van de soort opnieuw gekoloni-



*Amara spreta*



*Dyschirius globosus*

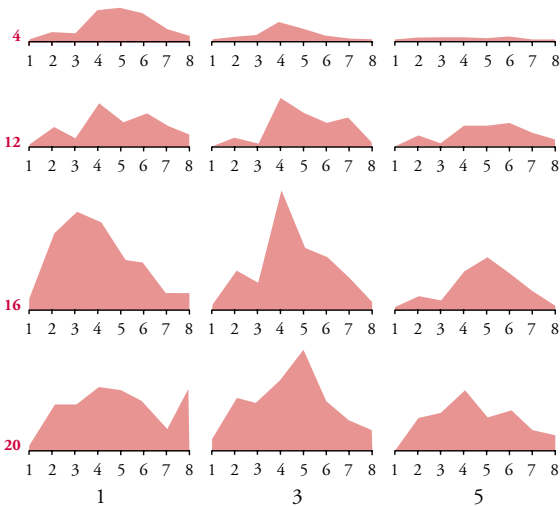


*Poecilus cupreus*

seerd kunnen worden en vaak gebeurt dat ook. Problemen ontstaan wanneer we te maken krijgen met de hierboven (blz. 53) reeds genoemde oecologische eilanden, met name voor soorten die zich alleen lopend kunnen verbreiden en zo slechts kleine afstanden kunnen afleggen. In deze gevallen kunnen in een versnipperd landschap, met grote afstanden tussen de snippers, deze soorten op den duur geheel

*Poecilus versicolor*

1	791	110	26	32	55	27	19	21	5	9	14	6
2	71	38	26	26	24	23	10	35	9	4	6	4
3	125	157	48	108	43	20	13	17	2	1	12	3
4	203	312	55	31	42	26	17	16	2		1	1
5	406	402	262	98	64	21	13	19	1			
6	413	468	436	155	82	24	17	38				1
7	288	371	304	246	146	99	68	84		3		
8	608	349	465	332	189	92	91	67		3	3	1
9	241	376	460	125	164	148	149	139	6	3	2	6
10	121	236	95	100	91	126	54	359	1			
11	204	200	302	240	371	586	224	214	4			
12	768	534	544	459	722	430	254	378	13	1	1	
13	893	700	788	796	576	600	526	682	8	4		
14	942	831	990	760	678	492	527	1060	18	5		
15	940	1012	1186	1261	1068	882	373	888	37	18	1	
16	1288	1304	1080	1350	1167	896	530	708	33	29	9	2
17	1564	1432	1436	917	950	1260	1386	714	42	75	158	11
18	1290	1690	1586	1510	1047	1126	828	601	99	48	1294	73
19	1404	988	870	988	662	610	712	738	205	76	131	74
20	698	1366	1188	882	1551	1142	730	1302	121	239	194	103
21	1260	1692	2381	1553	1187	727	525	1158	111	190	192	85
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12



verdwijnen (ZIE OOK TURIN & DEN BOER 1988). In optimale biotopen is de stabiliteit van een populatie uiteraard groter dan in een minder geschikte omgeving.

De processen van het uitsterven van populaties en de kans van (hernieuwde) vestiging worden samengevat in de theorie van de biogeografie van eilanden. Deze theorie die in eerste instantie door McArthur & Wilson (1967) werd geformuleerd voor echte eilanden, werd later door oecologen ook van toepassing geacht op oecologische eilanden. De theorie is gebaseerd op het verband tussen het aantal soorten en de oppervlakte van een eiland. De kans dat soorten een eiland kunnen bereiken (= kolonisatiekans) hangt vooral samen met de afstand tot het brongebied, maar ook met de grootte van het eiland. De uitsterfkans houdt vooral verband met de grootte van het eiland en in mindere mate met de afstand tot het brongebied. Door een voortdurend proces van immigratie en uitsterven vindt er een zekere vervanging van soorten plaats, waarbij afhankelijk van zijn grootte, afstand tot een 'brongebied' en de aanwezige milieuvariatie, het aantal soorten op zo'n eiland zich binnen zekere grenzen stabiliseert. Een aanvulling op deze theorie komt van Den Boer (1977, 1985, 1990B,C), die de factor dispersie toevoegt en daarbij corrigeert voor het verspreidingsvermogen van de soort. In dit concept komt de vervanging van soorten bijna geheel op rekening van soorten met de eigenschappen van

r-strategen, ofwel de goede verbreiders (DESENDER 1996), die immers door hun beweeglijkheid, hoge reproductie en grote dispersiekracht goede koloniatoren en immigranten zijn. Maar ook zijn het relatief 'snelle' uitstervers, omdat na vestiging, door de massale dispersie, onberekenbare en fatale verdunningen in de populatie kunnen ontstaan (DESENDER 1996). Slechte verbreiders vestigen zich niet snel, maar zijn daarentegen relatief 'langzame' uitstervers. Als dit echter toch gebeurt, is dat ook echt catastrofaal en vaak definitief. Deze soorten zijn niet of slecht in staat om nieuwe populaties te vestigen of verloren gebieden te herkoloniseren. Het belang van de eilandtheorie wordt tegenwoordig ook door veel natuurbeschermers ingezien, met als gevolg dat steeds minder gestreefd wordt naar het veilig stellen van slechts kleine geïsoleerde natuurgebieden, maar meer naar grotere gebieden met veel variatie, onderlinge samenhang en verbindingen tussen landschapselementen met stabiele biotopen (ZIE OOK: DEN BOER & VAN DIJK 1994).

De ideeën van Den Boer worden vooral bekritiseerd door loopkeveronderzoekers die aanhanger zijn van de dichtheidafhankelijke regulatie (O.A. HEESSEN 1981, LOREAU 1989). Ook volgens Brunsting (1983) is de risicospreidings-theorie van weinig betekenis voor de regulatie van aantallen. In de praktijk zal, zoals vaak bij theorieën het geval blijkt, noch het een noch het ander absoluut blijken te gelden. Volgens Krebs (1972) is de invloed van dichtheidafhankelijke factoren ook weer afhankelijk van de biotoop. Naarmate de biotoop geschikter is voor een soort, des te sterker zal de invloed van deze factoren zijn. Dichtheidafhankelijke factoren werken volgens Krebs het sterkst in een marginale omgeving.

#### De verdeling van loopkevers in het veld

De verdeling van loopkevers over het terrein hangt in belangrijke mate samen met abiotische factoren zoals vocht, temperatuur en licht. De complexiteit van de processen in een populatie is echter zo groot dat de verdeling van dieren in het veld bepaald geen statische zaak is. Van jaar tot jaar kan een aanzienlijke variatie in soortensamenstelling en aantallen optreden (DESENDER 1996, LUFF 1996).

Figuur 60-64 geven enkele voorbeelden van de dynamiek in de verdeling van soorten in het veld. De kaartjes in fig. 60-63 laten de verdeling van enkele soorten op een groot proefterrein in Oostelijk Flevoland zien. Hier werd op een grasland op een gradiënt van klei naar zand, een raster van monsterpunten geconstrueerd. Bij deze zeer illustratieve proef werden gedurende ruim twee jaar (1975-1976) de bewegingen van alle loopkeversoorten over het 36 ha grote grasland gevolgd, door middel van 14-daagse bemonsteringen (ZIE HENGVELD & HOGEWEG 1979). In het extreem warme en droge jaar 1976 werkte het weer mee, door voor een continue toenemende uitdroging van het veld te zorgen. We laten hier de zeer uiteenlopende patronen van enkele soorten zien en ook de variatie in de periodiciteitscurven van *Poecilus versicolor* op verschillende delen van het proefveld (fig. 63). Een ander voorbeeld wordt gegeven in figuur 64. In dit zeer kleinschalige geval gaat het om de verdeling van soorten op een kleine verhoging in de randzone van de kort daarvoor drooggevallen polder Zuidelijk Flevoland (HAECK 1971). Het gaat hier om een gradiënt van slechts enkele meters en een hoogteverschil in het terrein van enkele centimeters. In de vegetatie was een duidelijke zonering te zien, die echter en-

#### Figuur 63

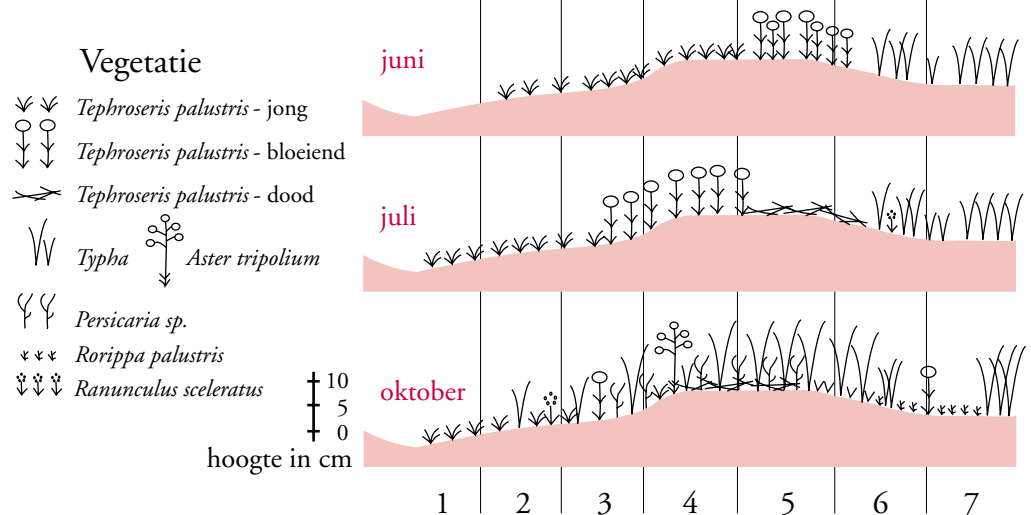
Grootschalige verdeling in ruimte en tijd van *Poecilus versicolor*. Ruimtelijke verdeling als in figuur 60-62.

Verdeling in de tijd wordt gegeven in de grafiekjes onder het kaartje. Ze geven elk het aantalsverloop van één geselecteerd monsterpunt over de eerste 8 vangperiodes van het voorjaar tot het begin van de zomer (x-as: 1=6 april, 2=20 april, 3=3 mei, 4=17 mei, 5=1 juni, 6=14 juni, 7=28 juni en 8=12 juli). De grote cijfers geven de coördinaten van de betreffende (rood gemarkeerde) monsterpunten in het kaartje.

**Figuur 64**

Voorbeeld van kleinschalige verdeling in een raai van minder dan 10 m lang, waarbij de 7 monsterpunten van elk twee vangpotten, dwars op een kleine wal aan de (klei)oever van de Oostvaardersplassen in Zuidelijk Flevoland werden gesitueerd (NAAR HAECK 1970). De successie van de vegetatie is onderin schematisch weergegeven. De aantallen betreffen jaartotalen. Ondanks aanzienlijke verschuivingen in de begroeiing bleken de patronen van de loopkevers zeer vast te liggen en in hoofdzaak bepaald te worden door de vochtverschillen rond de wal. *Tephrosieris palustris* (= *Senecio congestus*) = moerasandijvie; *Typha* = lisdodde; *Aster tripolium* = zulte (zeeaster); *Persicaria maculosa* = perzikkruid (roodbeen); *Rorippa palustris* = moeraskers; *Ranunculus sceleratus* = blaartrekkende boterbloem.

soorten	aantal ex.	1	2	3	4	5	6	7
<i>Nebria brevicollis</i>	11		—	—	—	—	—	
<i>Bembidion varium</i>	58	—	—	—	—	—	—	
<i>Pterostichus niger</i>	100		—	—	—	—	—	—
<i>Pterostichus melanarius</i>	130			—	—	—	—	—
<i>Elaphrus riparius</i>	34			—	—	—	—	—
<i>Bembidion bruxellense</i>	17		—		—	—	—	
<i>Amara plebeja</i>	2				—	—		
<i>Bembidion minimum</i>	2				—	—		
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	2				—	—		
<i>Trechus obtusus</i>	1				—	—		
<i>Amara similata</i>	74				—	—	—	—
<i>Anisodactylus binotatus</i>	156		—	—	—	—	—	—
<i>Agonum marginatum</i>	11				—	—	—	—
<i>Bembidion fumigatum</i>	7				—	—	—	—
<i>Bembidion iricolor</i>	10				—	—	—	—
<i>Bradycellus verbasci</i>	9				—	—	—	—
<i>Dyschirius luedersi</i>	9				—	—	—	—
<i>Acupalpus parvulus</i>	2				—	—		
<i>Poecilus cupreus</i>	24				—	—	—	—
<i>Poecilus versicolor</i>	1				—	—		
<i>Pterostichus vernalis</i>	2				—	—		
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	2				—	—	—	—
<i>Bembidion assimile</i>	72		—		—	—	—	—
<i>Stenolophus mixtus</i>	615	—	—	—	—	—	—	—
<i>Blemus discus</i>	67			—	—	—	—	—
<i>Trechus quadristriatus</i>	33			—	—	—	—	—
<i>Loricera pilicornis</i>	199			—	—	—	—	—
<i>Agonum thoreyi</i>	8				—	—	—	—
<i>Amara bifrons</i>	5				—	—	—	—
<i>Amara majuscula</i>	18			—	—	—	—	—
<i>Bembidion terracolum</i>	5				—	—	—	—
<i>Amara convexuscula</i>	9				—	—	—	—
<i>Dyschirius politus</i>	4				—	—	—	—
<i>Pterostichus nigrita</i>	7				—	—	—	—
<i>Pterostichus strenuus</i>	18				—	—	—	—
<i>Dyschirius globosus</i>	1				—	—	—	—
<i>Amara communis</i>	12				—	—	—	—
<i>Oxypselaphus obscurus</i>	1				—	—	—	—
<i>Bembidion lunatum</i>	1				—	—	—	—
<i>Bembidion properans</i>	1				—	—	—	—
<i>Leistus terminatus</i>	1				—	—	—	—
	1641							
Totaal aantal soorten per vangpot		2	7	11	28	31	24	23



kele maanden later sterk verschoven was. Verschillende voorbeelden van verdelingen in akkers, heggen en bossen worden ook gegeven door Thiele (1977).

#### OECOLOGIE EN BIOLOGIE, EEN SAMENVATTING

In dit hoofdstuk zijn de loopkevers bekeken vanuit hun biologische eigenschappen. Deze leveren een groot aantal mogelijke combinaties op, waarvan er ook veel daadwerkelijk voorkomen. Zo vinden we vleugel-di(poly)morfie binnen vrij veel genera, onafhankelijk van hun taxonomische verwantschap. Deze eigenschappen, in combinatie met de levenswijze van de larve, overwinteringstype en het gedrag van de soort kunnen bepalen waar de kever in staat is om te leven en welke terreinen ongeschikt zijn. Samen bepalen deze eigenschappen uiteindelijk aan welke voorwaarden het habitat van de soort zal moeten voldoen. Het zal bijvoorbeeld duidelijk zijn dat soorten met een slecht verspreidingsvermogen nauwelijks in staat zijn te leven in instabiele biotopen met snel wisselende waterstanden, zoals rivieroeveren en kwelders. Hier vinden we dan ook een selectie van medeels gevleugelde soorten. Andere voorbeelden van instabiele biotopen zijn akkers en tuinen. Voorbeelden van stabiele biotopen zijn hoogvenen, heiden en bossen. Loop-

kevers komen overigens in bijna alle denkbare terreinen voor. Sommige soorten of soortcombinaties zijn zeer karakteristiek voor bepaalde terrein- of vegetatietypen en soms zelfs beperkt tot één goed te definiëren biotoop, bijvoorbeeld kweldergraslanden of stuifzanden. We zeggen dan dat zo'n soort een kleine oecologische amplitude heeft, en noemen hem 'stenotoop'. Andere soorten kunnen in een grote reeks terreintypen leven en hebben een brede oecologische amplitude, we noemen deze soorten 'eurytoop'. Door te werken met grote aantallen gegevens kunnen we regelmatigigheden in de soortcombinaties in een bepaald gebied, in dit geval Nederland, beschrijven en deze in verband brengen met omgevingsfactoren zoals (micro)klimaat (beschaduwing, temperatuurhuishouding), geomorfologie en hydrologie (bodemsoort, bodemvocht) en vegetatie (begroeiing en structuur). Op deze wijze kunnen als het ware loopkeverleefgebieden onderscheiden worden met elk hun typische, stenotope soorten en ook vaak met kenmerkende begeleidende, eurytope soorten. We moeten daarbij wel bedenken dat de natuur zich niet zo gemakkelijk in hokjes laat stoppen en dat de grenzen tussen loopkeverbiotopen niet altijd scherp te trekken zijn omdat ook in het veld alle mogelijke tussenvormen en overgangen van terreintypen voorkomen. Bovendien reageren de afzonder-

Artikel uit de Leeuwarder  
Courant van 4 augustus 1994.

## In de Delleburen bij Oldeberkoop dragen kevers een antenne

Door Fokke Bosker

**OLDEBERKOOP** - Het betreft geen nieuw keversort, wel een bijzonder onderzoek naar het gedrag van de loopkever *Carabis coriaceus*. In de Delleburen bij Oldeberkoop scharen deze dagen twaalf zwarte kevers rond die voorzien zijn van een buigzame antenne, een diode en geleidende verf op het dekschild. Menno van Zuijlen van de Landbouwniversiteit Wageningen volgt de verrichtingen van de krachtpatsers op de voet. De drie tot vier centimeter grote kevers kunnen hun eigen lichaamsgewicht met zich mee torsen. De kleine zendinstallatie op hun rug vormt dus geen probleem. Pas twee jaar geleden werd deze loopkeversort ontdekt. „Hij moet hier al eeuwen voorkomen”, meent de onderzoeker.

Van dichtbij lijkt de matzwarte kever met zijn lange tentakels op een prehistorisch monster. De indrukwekkende scharen haken venijnig in de uitgestoken vinger van Van Zuijlen. Hij houdt zich groot. „Dit is de enige kever die dwars door m'n huid heen bijt.” Even later verspreidt zich bruin sap over de vinger. Het vocht zorgt er voor dat de gevangen insectenlarven snel verteren. De vinger van Van Zuijlen blijkt te taai om een smakelijke hap op te leveren.

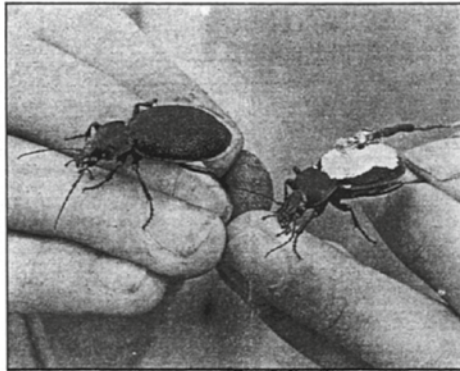
Van Zuijlen behandelt zijn studie-objecten met groot respect. De gepantserde mini-hercules beschikt naast vervaarlijke aanvalswapens over een afweermechanisme aan de achterzijde van het lichaam. De bioloog in opleiding wijst: „Uit het achterlijf kunnen ze met enorm veel

kracht een bijtende doorzichtige vloeistof spuiten. Dat brandt soms op m'n gezicht.” De mannetjesputter heeft zich uitstekend bewaard, maar moet het afleggen tegen de mens. Versnippering en aantasting van het bosgebied gaat ten koste van de kever.

Een medewerker van het biologisch station in Wijster ontdekte de *Carabis coriaceus* bij toeval tijdens een onderzoek naar een van de 297 andere soorten loopkevers. Er lag een dood exemplaar op een zandpad in de Dellebuursterheide. Het insect was tot dan toe alleen gesignaleerd langs de grote rivieren. „Heel bijzonder”, noemt Van Zuijlen die ontdekking. Kort daarop werd ook een omvangrijke populatie in het Steenwijkerwold ontdekt. „Hij kan niet vliegen, dus moet hij hier van oudsher gezeten hebben. Er valt dus nog veel te ontdekken.”

Van Zuijlen sluit niet uit dat ook elders nog levensvatbare groepen zich in natuurgebieden schuil houden. „Wat wij nu willen onderzoeken is aan welke eisen het landschap moet voldoen om aantrekkelijk te zijn voor deze loopkever.” Volgens hem tellen de bossen rondom de heide vele duizenden exemplaren. Bij een warme plek en een dikke humuslaag voelt de vleugellose kever zich het best. „We kijken hoe en over welke afstanden hij zich verplaatst.” Daartoe zijn enkele gevangen kevers uitgerust met een antenne en een diode die sterke signalen uitzendt. Met een handradar kan Van Zuijlen die weer opvangen.

Net als mensen heb je kevers met zeer uiteenlopend gedrag. Om onduidelijke redenen legt de kever met startnummer 12 wel 20 meter op een nacht af terwijl anderen met een minder rusteloze aard het na 1 meter welletjes vinden. „Dat is een heel behoorlijke actieradius voor een kever”, zegt Van Zuijlen bewonderend over de Marti ten Cate onder de loopkevers. Hij vermoedt dat de verschillen in loopvermogen worden beïnvloed door de voedselrijkdom van een bepaalde plek. Bij voldoende eten nemen de meeste kevers niet snel de kuierlatten. Met de radar ontvangt Van Zuijlen hoge tonen. Sommige kevers hebben hun antenne verloren of liepen zo hard dat zij niet meer door de onderzoeker te achterhalen zijn. Tot een straal van 35 meter kan Van Zuijlen zijn gemerkte atleten achterhalen. De kever is in alle eenvoud een prachtig voorbeeld van evolutie. In een snel wisselende omgeving kregen kevers vleugels in een onveranderlijk gebied, zoals de Delleburen, is lopen toereikend. „Nu we de gemiddelde dagafstand weten, gaan we kijken of ze zich langs houtwallen verspreiden of ook de heide kunnen oversteken.” De twaalf met een antenne uitgeruste kevers moeten dan honderden meters afleggen. Een marsroute die weken vergt.



Twaalf loopkevers hebben een buigzame antenne, een diode en geleidende verf op hun dekschild. Zo kan onderzoeker Menno van Zuijlen ze volgen met zijn handradar.  
Foto's Harry Blokzijl