

INHOUD

ABSTRACT .....	3
SAMENVATTING .....	4
1. INLEIDING .....	5
2. MATERIAAL EN METHODEN	
2.1. Materiaal en bemonsteringsplaatsen .....	8
2.2. Allometrie en vleugelontwikkeling .....	9
2.3. Asymmetrie tussen linker en rechter vliesvleugel .....	15
2.4. Ontwikkelingsgraad van de indirecte vliegspieren .....	17
2.5. Loopkeversoorten en hun verspreiding in ons land .....	19
3. RESULTATEN EN DISKUSSIE	
3.1. Inleiding .....	20
3.2. Konstant makroptere loopkeversoorten .....	21
3.3. Vleugelpolymorfe, vleugeldimorfe en konstant brachyptere loopkeversoorten .....	45
3.4. Diskussie .....	64
DANKWOORD .....	68
REFERENTIES .....	69
TABELLEN EN FIGUREN .....	75
INDEX .....	136

ABSTRACT : *Dispersal power and ecology of carabid beetles in Belgium : an evolutionary approach*

---

*In this contribution the evolutionary ecology of variability in dispersal power of Carabid beetles is treated. After outlining the origin of the material used in this study we first try to answer the technical, but important question of how to obtain an unbiased index for the comparison of hind wing development within and between different Carabid species. Therefore, biometric data on beetle size and hind wing development are compared for a large number of constantly macropterous ground beetles. A negative allometric relationship appears to exist between wing size and elytral size. This allometric constraint on wing development is accounted for by the index % MAX ALL (observed wing size as a percentage of the maximal realisable wing size for a beetle of a given size). We have also tried to avoid or to minimize possible errors due to our biometrical approach. In a comparative descriptive way, we then present our results on wing and flight muscle development in about 300 indigenous Carabid species. These data, along with additional information on geographical distribution, commonness or rarity, habitat preference and other aspects of their natural history, allow us to look for adaptive values to explain the observed dispersal power in the different species or populations. Functional flight muscles and thus the capacity for flight, are obviously associated with a minimal degree of wing development : below a value of*

ca. 50 % MAX ALL, flight muscles are almost never functional. Many species possess a high dispersal power, the adaptive value of which lies clearly in the temporal state of their habitat. In many other species, however, it seems impossible to define selective advantages associated with reduced wing development. For some of these species, however, the actual dispersal power may be explained as the result of migration (unidirectional gene flow), an evolutionary process through which flying forms may have been lost in the past. Data on wing polymorphic and dimorphic species particularly support this hypothesis.

key words : dispersal power, hind wing development, flight muscle development, biometry, evolutionary ecology, Carabid beetles

#### SAMENVATTING

In deze bijdrage wordt de evolutionaire ecologie van variatie in dispersievermogen van loopkevers behandeld. Na een uiteenzetting over de oorsprong van het hiervoor gebruikte materiaal, trachten we eerst de volgende technische maar fundamentele vraag te beantwoorden : hoe kan men over een ondubbelzinnige index beschikken om de vliesvleugelontwikkeling te vergelijken binnen en tussen loopkeversoorten ? Om deze vraag te beantwoorden worden voor een groot aantal konstant makroptere soorten biometrische gegevens vergeleken van lichaamsgrootte en mate van vliesvleugelontwikkeling. Er blijkt een negatieve allometrische relatie te bestaan tussen vleugel- en dekschildgrootte. Deze allometrische beperking op de vleugelontwikkeling wordt opgevangen in de index % MAX ALL (d.i. de waargenomen vleugelgrootte als een percentage van de maximaal realiseerbare vleugelgrootte voor een gegevens lichaamsgrootte). We hebben ook getracht mogelijke fouten in deze biometrische benadering uit te sluiten of te minimaliseren. Vervolgens worden dan de vliesvleugel- en vliegspierontwikkeling voor ongeveer 300 inheemse loopkeversoorten beschreven en vergeleken. Deze gegevens en bijkomende informatie over de geografische distributie, algemeenheid of zeldzaamheid, habitatvoorkeur en andere aspecten van de biologie van deze soorten laten toe de adaptieve waarde(n) te zoeken om het waargenomen dispersievermogen van verschillende soorten of populaties te verklaren. Funktionele vliegspieren, en bijgevolg vliegkapaciteit, zijn duidelijk geassocieerd met een minimale graad van vleugelontwikkeling : beneden een waarde van ca. 50 % MAX ALL zijn vliegspieren vrijwel nooit functioneel. Van veel soorten die een groot dispersievermogen bezitten, ligt het selektief voordeel hiervan duidelijk in het tijdelijk bestaan van hun habitat. Voor veel andere soorten lijkt het echter onmogelijk selektieve voordelen te vinden geassocieerd met een gereduceerde vleugelontwikkeling. Bij enkele van deze soorten kan het eigenlijke dispersievermogen echter verklaard worden als het resultaat van migratie (unidirektionele genmigratie), een evolutionair proces waardoor gevleugelde vormen in het verleden kunnen verloren gegaan zijn. Vooral de gegevens m.b.t. vleugelpolymorfe en -dimorfe soorten ondersteunen deze hypothese.

sleutelwoorden : dispersievermogen, vliesvleugelontwikkeling, vliegspierontwikkeling, biometrie, evolutionaire ecologie, loopkevers

## 1. INLEIDING

Loopkevers vertonen veel variatie in vliesvleugelontwikkeling en dus in dispersievermogen. Zij zijn dan ook een bijzonder interessante diergroep voor de studie van de adaptieve waarde(n) en de evolutionaire totstandkoming van variatie in dispersiecapaciteit. Dispersie wordt hier gedefinieerd in zijn meest ruime zin als iedere vorm van mobiliteit die in verband staat met het vliegapparaat. Het begrip dispersie wordt in de recente literatuur vaak als synoniem van migratie gebruikt. Migratie duidt echter meer op verplaatsingen van individuen buiten de grenzen van hun populatie (plaats van geboorte), waardoor ze vaak - maar niet noodzakelijk - ook in andere habitattypes terechtkomen. Zoals verder zal duidelijk worden is het in onze kontekst moeilijk strikte definities te hanteren vermits we vooral onrechtstreekse gegevens betreffende dispersievermogen zullen verzamelen en vergelijken. Bovendien kunnen alle mogelijke overgangen tussen gewone dagelijkse verplaatsingen (vaak triviale bewegingen genoemd) en meer gerichte 'migraties' vastgesteld worden, niet zelden binnen eenzelfde soort. Voor een discussie betreffende de terminologie van dispersie en migratie bij insecten verwijzen we verder naar DEN BOER (1983) en TAYLOR (1986).

Het evolutionair belang van vleugelpolymorfie bij loopkevers werd reeds door verscheidene auteurs onderkend. Tot voor kort werden in deze studies de verschillende soorten meestal enkel op basis van hun vleugelontwikkelingstype ingedeeld in drie grote groepen : konstant makroptere, vleugelpolymorfe en -dimorfe, en konstant brachyptere soorten. Tot omstreeks 1980 werden slechts enkele 'schuchtere' pogingen gedaan tot een gedetailleerde biometrische benadering.

OERTEL (1924) en MARAN (1927) illustreerden in detail de vleugelrudimenten bij soorten van het genus Carabus en Pterostichus en vermeldten enkele maten (vleugellengte en/of vleugelbreedte) van één of enkele exemplaren per soort. Individuele variatie kwam vrijwel niet aan bod en er werden geen korrekties uitgevoerd voor variatie ten gevolge van verschillende lichaamsgrootte. PALMEN (1944) was wellicht de eerste om bij enkele loopkeversoorten een 'relatieve vleugelontwikkelingsindex' te hanteren, nl. de relatieve vleugellengte (vleugellengte/dekschildlengte). Daarmee kon hij voor twee Calathus-soorten onrechtstreeks aantonen dat exemplaren met relatief grotere vliesvleugels meer vliegactiviteit vertonen. Aangespoelde kevers in vloedlijnen langs stranden van de Oostzeekust (waarschijnlijk na vliegactiviteit in zee terechtgekomen) waren in het bezit van relatief grotere vliesvleugels dan elders verzamelde kevers (in de normale habitat).

DARLINGTON (1936, 1943) en LINDROTH (1945, 1946, 1949) werkten ondertussen onafhankelijk van elkaar aan hun belangrijke bijdrage over de evolutionaire waarde van vleugelpolymorfie bij loopkevers. DARLINGTON concentreerde zich op de Noord- en Middenamerikaanse loopkeverfauna en de vleugelreduktie op geïsoleerde eilanden en bergtoppen. LINDROTH hanteerde vleugeldimorfie voor de rekonstruktie van de postglaciale kolonisatie-historiek van loopkevers in Skandinavië. Hoewel deze bijdragen op veel waarnemingen berustten en nog steeds als basiswerken gelden, ontbrak ook hier een biometrisch-kwantitatieve aanpak. Anderzijds hanteerden beide auteurs kwantitatieve gegevens in verband met inter-populatieverschillen in het percentage gevleugelde exemplaren van vleugeldimorfe soorten. Voor LINDROTH vormden dergelijke gegevens met name de basis van zijn theorieën betreffende glaciële refugia en

postglaciale kolonisatie. Niettemin werden bijvoorbeeld alle konstant makroptere soorten meestal onder dezelfde noemer geplaatst. Belangrijk is dat beide auteurs duidelijk de assumpties, waarop hun evolutionaire hypothesen gebaseerd waren, definieerden. LINDROTH deed zelfs verschillende pogingen om ze experimenteel te toetsen. Toen was reeds duidelijk dat de belangrijkste van deze assumpties betrekking heeft op de overervingsmechanismen en de relatieve kontributies van genetische en omgevingsinvloeden bij de determinatie van het dispersievermogen.

Hoewel zowel DARLINGTON als LINDROTH er reeds op wezen dat makroptere loopkevers 'soms' niet in het bezit waren van functionele vliegspieren, duurde het nog ca. 20 jaar vooraleer hierover enkele belangrijke bijdragen gepubliceerd werden. TIETZE (1963a) en SMITH (1964) bestudeerden individuele variatie in vliegspierontwikkeling, vooral vanuit histo-morfologisch en ontogenetisch oogpunt. Dezelfde auteurs wezen ook op belangrijke bouwplanwijzigingen geassocieerd met het optreden van vliesvleugel- en vliegspierreduktie.

GREENSLADE (1968) voerde metingen uit op o.a. Pterostichus nigrita en stelde belangrijke variatie vast in relatieve vleugellengte (vleugellengte/totale keverlengte). SCHNEIDER (1978a,b) bestudeerde vooral de motoriek van vlieggedrag en vleugelopplooiemechanismen bij kevers van diverse families en gaf daarnaast nog enkele gegevens over de relatieve graad van vleugelontwikkeling bij enkele soorten.

DEN BOER (1977) en DEN BOER et al. (1980) waren de eersten om, bij ruim 30 soorten, het dispersievermogen te benaderen op basis van een gedetailleerde biometrische vergelijking van vleugelontwikkeling bij vliegende en niet-vliegende loopkevers. Ook de mogelijke determinatiemechanismen van vleugel- en vliegspierontwikkeling en de variatie in vliegspierontwikkeling bij enkele soorten kwamen aan bod. Op basis van hun resultaten schetsten ze een algemeen beeld van de mogelijke evolutie van vleugelreduktieprocessen en maakten de complexiteit van het onderwerp duidelijk. Konstant makroptere soorten bleken niet langer onder eenzelfde noemer te brengen zodat voor veel meer soorten kwantitatieve gegevens noodzakelijk bleken voor een juistere benadering van het dispersievermogen. Dat er desondanks recent, voor zover ons bekend, geen dergelijke studies uitgevoerd werden, kan te wijten zijn aan de grote tijdsinvestering nodig voor het meten en dissekeren van grote aantallen kevers of voor het uitvoeren van grootschalige kweekexperimenten.

Vooraleer geïnspireerd door DEN BOER en zijn onderzoeksgroep hebben we zelf een aantal facetten van de vleugel- en vliegspierpolymorfie bij inheemse loopkevers bestudeerd. De vraagstellingen die aan bod zullen komen worden hier kort geformuleerd.

Een eerste vraag is van technisch-methodologische aard : hoe kunnen we op een juiste manier vleugelontwikkeling tussen individuen (van eenzelfde soort) of tussen soorten vergelijken (relatieve vleugelontwikkeling) ? Welke fouten kunnen hierbij optreden en hoe zijn deze te minimaliseren of te vermijden ? Het optreden van meet- en berekeningsfouten en het mogelijk optreden van asymmetrie in vleugelontwikkeling worden in hoofdstuk 2. (materiaal en methoden) onderzocht. Hierin zullen naast deze facetten ook de gangbare indices voor relatieve vleugelontwikkeling kritisch geëvalueerd worden.

Van een groot aantal soorten, op uiteenlopende plaatsen in ons land verzameld, worden vervolgens vliesvleugel- en vliegspierontwikkeling beschreven (hoofdstuk 3.). Op basis van gegevens over geografische distributie, algemeenheid of zeldzaamheid, habitatpreferentie en andere aspecten van de biologie van de verschillende soorten enerzijds, en het vastgestelde dispersievermogen anderzijds, zoeken we naar adaptieve waarden en ultieme verklaringen voor de waargenomen vliegkapaciteit.

## 2. MATERIAAL EN METHODEN

---

### 2.1. Materiaal en bemonsteringsplaatsen

---

Om een zo ruim mogelijk beeld te verkrijgen van variatie in vleugel- en vliegspierontwikkeling (zowel inter- als intra-specifiek) hebben we vooral in ons land van zoveel mogelijk loopkeversoorten in uiteenlopende milieus stalen verzameld. Figuur 1 situeert de belangrijkste vangst-lokaliteiten, terwijl tabel 1 een korte habitat-typering geeft. De kevers werden grotendeels verzameld door middel van bodemvallen, gewoonlijk gedurende minstens een jaar opgesteld tussen 1973 en 1986 (vroeger onderzoek door andere personen of eigen studies). Ze werden aangevuld met handvangsten op diverse plaatsen.

In totaal werden metingen uitgevoerd bij iets meer dan 15.000 loopkevers, behorend tot 301 inheemse soorten. Dit is ruim 80 % van de inheemse fauna (cf. DESENDER, 1985a), zodat we een vrij representatief beeld verkrijgen. Om statistische redenen werd gepoogd minstens 30 mannetjes en 30 wijfjes per soort (bij dimorfe soorten ook per morfe) en per bemonsteringsplaats te meten. Van bepaalde soorten met zeer grote beschikbare aantallen werden hieruit toevallige stalen genomen. Vermits de meeste loopkevers in onze streken één reproducerende generatie per jaar vertonen ligt seizoenale variatie in vleugelontwikkeling niet binnen de verwachtingen. We veronderstellen dat het nemen van toevallige stalen uit jaarseries niet merkkelijk de resultaten zal beïnvloeden. Voor enkele soorten (*Clivina fossor*, cf. DESENDER & POLLET, 1985; *Pogonus chalceus*, cf. DESENDER, 1985b)) waarbij we de variatie in de loop van een jaar kontroleerden blijkt inderdaad dat kenmerken in verband met lichaamsgrootte en vleugelontwikkeling binnen één populatie zich niet merkkelijk wijzigen naargelang het seizoen. Voor die soorten, waarbij per lokaliteit slechts lage aantallen beschikbaar waren, werden kevers uit diverse lokaliteiten samengenomen. In deze gevallen moeten de resultaten uiteraard voorzichtiger geïnterpreteerd worden.

Van een groot aantal loopkevers, behorend tot verschillende soorten (meestal verzameld door middel van bodemvallen), werden zowel van linker als rechterzijde vliësvleugelontwikkeling (kort- of langvleugelig) (zie hoofdstuk 2.3.) en/of vliegspierontwikkeling gekontroleerd (zie hoofdstuk 2.4). Frakties of percentages met 95 % konfidentie-intervallen werden steeds berekend volgens WONNACOTT & WONNACOTT (1977).

---

## 2.2. Allometrie en vleugelontwikkeling : biometrie en het interpreteren van vleugelontwikkeling-indices

---

### 2.2.1. Bemonstering en uitgevoerde metingen

Voor een kritische evaluatie van de in de literatuur gebruikte vleugelontwikkelings-indices, werden gegevens verwerkt van 100 soorten (in totaal ca. 4500 individuen), die alle bekend staan als konstant makropteer (zie verder : tabel 3). Deze soorten behoren tot 32 verschillende genera zodat het mogelijk bleek vleugelontwikkeling te vergelijken tussen soorten die min of meer verschillen in uitwendige vorm.

Figuur 2 illustreert de biometrische variabelen. Van 30 mannetjes en 30 wijfjes van iedere soort (indien voorhanden) worden dekschildlengte (DL) en -breedte (DB), totale lengte (TL) en kopbreedte (KB) gemeten door middel van een Wild M5 binokulair mikroskoop met gekalibreerd okulair, voorzien van 120 verdelingen. Voor de metingen zijn de kevers ondergedompeld in alcohol 70 % in een petri-schaaltje met glaspareltjes. Om meetfouten te minimaliseren moet de kever zich in horizontale positie bevinden, zodat op beide meetpunten tegelijk kan worden scherpgesteld. De individuele meetfout op dergelijke metingen is zeer klein (zie tabel 2). Voor ieder kenmerk wordt uiteraard de grootst mogelijke vergroting gebruikt om de meetfouten zo klein mogelijk te houden. Bij de metingen van de totale lengte kunnen evenwel systematische fouten (lichte onderschattingen) optreden door verschillen in kromming van de artikulaties tussen kop, halsschild en achterlijf. Het dekschildoppervlak (DOPP) wordt gedefinieerd als  $DL \times DB$ .

Vleugellengte (VL) en vleugelbreedte (VB) worden bepaald na uitprepareren van de vliesvleugel en na openspreiden ervan in een druppeltje alcohol op een dekseltje van een petri-schaal (vliesvleugels van makroptere Coleoptera zijn meestal zowel transversaal als longitudinaal opgeplooid, cf. CHAPMAN, 1975). De vleugellengte wordt gedefinieerd vanaf het artikulatiepunt aan de basis van de 1e ader (costa) tot aan de vleugeltop. De vleugelbreedte wordt loodrecht hierop genomen op de breedste plaats. DEN BOER et al. (1980) nemen voor VL de grootste lengte van de vleugel, i.e. niet vanaf het genoemde artikulatiepunt maar van een iets verder kaudaal gelegen punt op een, meestal omgeklapt, basaal stukje vliesvleugel (jugale lob, afzonderlijk naar binnen geplooid, cf. CHAPMAN, 1975). We hebben onze meting van vleugellengte om twee redenen niet vanaf dit meetpunt uitgevoerd : (1°) vraagt het omklappen van deze lob bij het openspreiden van de vliesvleugel veel tijd, (2°) zijn dergelijke metingen moeilijker reproduceerbaar en niet zo gestandaardiseerd uit te voeren. De metingen gebeuren steeds nadat de vliesvleugel mooi opengespreid en vastgedroogd is aan het dekseltje. Het vleugeloppervlak (VOPP) wordt berekend als  $VL \times VB$ . Door DEN BOER et al. (1980) werd de relatieve vleugellengte (RVL) gedefinieerd als  $VL/DL$  en het relatief vleugeloppervlak (RVO) als  $VOPP/DOPP$ .

Voor de bepaling van het werkelijke oppervlak van de vliesvleugel werden voor de meeste soorten met behulp van een tekenspiegel detailtekeningen gemaakt en het oppervlak bepaald door integratie na digitizeren met een computer-digitizeer-tablet. De fout op dergelijke oppervlakte-berekeningen is klein : bij 10 onafhankelijke bepalingen van

eenzelfde oppervlak treedt een maximale afwijking op van ca. 1 % ten opzichte van het gemiddelde.

Tenslotte werd bij alle exemplaren de ontwikkelingsgraad van de indirecte vliegspieren genoteerd (zie hoofdstuk 2.4.); hier maakten we enkel onderscheid tussen volledig ontwikkelde vliegspieren (funktioneel) en alle stadia van vliegspierreduktie (afunktioneel).

Voorafgaand aan de analyse van de gegevens werden gemiddelde waarden berekend met hun respektievelijke 95 % konfidentie-intervallen voor alle gemeten en berekende variabelen.

### 2.2.2. Groeperen van de data voorafgaand aan regressie-analyses

Als een referentie-groep (= standaard-groep) voor het bepalen van de relatieve vleugelontwikkeling selekteerden we de biometrische gegevens van soorten die zeer goed kunnen vliegen. Hiervoor werden soorten weerhouden die steeds in het bezit bleken te zijn van functionele vliegspieren en waarvan het daarenboven bekend is (literatuur en eigen waarnemingen) dat ze regelmatig en goed vliegen.

Vervolgens werden de 100 konstant langvleugelige loopkeversoorten, betrokken in deze allometrie-analyse, ingedeeld in drie groepen :

1e groep : soorten steeds in het bezit van functionele vliegspieren (althans in de gekontroleerde stalen); van de meeste is bekend dat ze regelmatig en goed kunnen vliegen, b.v. verschillende Bembidion-soorten, Cicindela-soorten, ... Alle soorten van de standaard-groep behoren tot deze eerste groep samen met nog enkele andere. Van deze laatste zijn m.a.w. gegevens over vliegactiviteit schaars of ontbreken ze zelfs.

2e groep : soorten die variatie in vliegspierontwikkeling vertonen; van de meeste van deze soorten is minstens een gedeelte van de individuen tot vliegen in staat, maar waarnemingen van vlieggedrag zijn eerder schaars. Deze tweede groep bevat dus loopkevers waarbij sommige individuen functionele, andere individuen niet-functionele vliegspieren bezitten. Verdere studie is noodzakelijk om uit te maken of hierbij autolyse/aanmaak van vliegspieren gedurende bepaalde periodes van hun adult leven en/of vliegspier-dimorfie optreedt (cf. DEN BOER et al., 1980; DESENDER, 1988, NELEMANS, 1983, in druk; TIETZE, 1963a; VAN SCHAICK ZILLESSEN & BRUNSTING, 1984).

3e groep : soorten waarbij we tot nu toe nooit ontwikkelde vliegspieren waargenomen hebben; uiteraard zouden grotere monsters of stalen uit andere populaties eventueel wel individuen kunnen opleveren met ontwikkelde vliegspieren (voor enkele soorten is dit gebleken uit de studie van bijkomende stalen); voor vrijwel alle soorten in deze groep ontbreken vliegwaarnemingen.

Enkele van de 100 soorten worden tweemaal vermeld, vermits stalen van twee verschillende populaties in twee groepen dienden geklassificeerd te worden. Bij veel andere soorten leverden stalen uit verschillende populaties geen wezenlijke verschillen op zodat hier slechts de resultaten van één staal gebruikt werden.



### 2.2.3. Regressie-analyse voor allometrie-onderzoek

Vermits de distributie van lichaamsgrootte van deze 100 loopkeversoorten een duidelijke scheefheid vertoont naar links (relatief meer kleine dan grote soorten; dit is ook het geval voor de distributie met alle inheemse loopkeversoorten) werden de gegevens vooraf getransformeerd naar neperiaanse logaritmen om de spreiding van de data te normaliseren.

De volgende lineaire regressieanalyse werd uitgevoerd :

$$\ln(Y) = a + b \cdot \ln(X) \text{ met}$$

$\ln(Y)$  = de getransformeerde waarde voor vleugeloppervlak,

$\ln(X)$  = de getransformeerde waarde voor dekschildoppervlak.

Argumenten voor het gebruik van een model I-type regressie bij allometrie-onderzoek worden samengevat door SEIM (1983).

Deze vergelijking kunnen we terugtransformeren tot  $Y = e^a \cdot X^b$ , dit is het kurvetype dat gebruikt wordt om allometrische relaties op te sporen (cf. PETERS, 1983). Indien de beschouwde variabelen isometrisch covariëren mag de helling-waarde (b) niet beduidend van 1 verschillen. Deze regressie-analyse werd uitgevoerd met berekening van a, b en hun respectieve 95 % konfidentie-intervallen samen met de determinatie-coëfficiënt  $r^2$  en de F-statistiek. Dit gebeurde voor :

- de bovenvermelde drie groepen apart en voor alle groepen samen :
  - voor iedere sexe afzonderlijk :
    - met alle gemiddelde data-paren
    - met enkel de gemiddelde data-paren voor soorten waarvan minstens 15 individuen per sexe gemeten werden;
- de standaard-groep :
  - voor iedere sexe afzonderlijk :
    - met alle gemiddelde data-paren
    - met 6 random-data-paren voor iedere soort.

### 2.2.4. Kontrole van de variabelen gebruikt in de regressie-analyse

Willen we vleugeloppervlak en dekschildoppervlak zoals hier gedefinieerd bij soorten van verschillende grootte gebruiken om na te gaan of er tussen het echte vleugeloppervlak en de lichaamsgrootte een allometrisch verband bestaat, dan moeten die op een isometrische manier een reflectie zijn van reëel vleugeloppervlak en reële lichaamsgrootte.

Van een groot aantal soorten hebben we daartoe reëel vleugeloppervlak (berekend na oppervlakte-integratie van computer-gedigitiseerde tekeningen) vergeleken met berekend vleugeloppervlak (VL x VB). Regressies werden berekend op dezelfde manier als hierboven uiteengezet. Een eerste analyse met gegevens voor 83 soorten (uit de 100 hier behandelde soorten, cf. tabel 3) levert een zeer goede ( $r^2 = 0.9985$ ,  $F = 595.916$ ,  $p < 0.001$ ) en isometrische ( $b = 0.9907 + 0.0105$ ) relatie op (weergegeven in figuur 3(A)), waarbij reëel vleugeloppervlak - ongeacht de grootte van de soort - steeds ongeveer 80 % bedraagt van het berekende vleugeloppervlak. Na uitbreiden van de data-set tot 183 konstant makroptere soorten vinden we nog steeds hetzelfde zeer goede ( $r^2 = 0.9988$ ,  $F = 852.934$ ,  $p < 0.001$ ) en isometrische verband ( $b = 0.9950 + 0.0060$ ; cf. figuur 3(B)). Dit betekent dat de algemene 'design' van vliesvleugels bij konstant makroptere loopkeversoorten niet wezenlijk verschilt bij kleinere en bij grotere soorten. Anders uitgedrukt : vliesvleugelvorm bij makroptere soorten is konstant. De vliesvleugelvorm wordt voor een aantal soorten geïllustreerd in figuur 4.

Vervolgens vergelijken we dekschildoppervlak met lichaamsgrootte (totale lengte x grootste breedte). Opnieuw blijkt dat dekschildoppervlak isometrisch varieert met de grootte van de kevers ( $r^2 = 0.9985$ ,  $F = 539.449$ ,  $p < 0.001$ ,  $b = 0.9891 + 0.0426$ ; zie figuur 5). Dit betekent dat soorten die een verschillende uĳwendige vorm vertonen (b.v. Omophon sp. in vergelijking met Bembidion sp. of Elaphrus sp. of Dyschirius sp., cf. figuur 6) zonder stelselmatige fouten kunnen vergeleken worden door middel van hun dekschildoppervlak.

#### 2.2.5. Relatieve vleugelontwikkeling en allometrie

De gemiddelde biometrische gegevens die in de hogervermelde analyses gebruikt werden zijn samengevat in tabel 3 en dit voor mannetjes en wijfjes afzonderlijk. Ook worden per soort eventuele vluchtwaarnemingen vermeld. Tabel 4 vat de resultaten samen van de uitgevoerde regressie-analyses.

Eerst worden, binnen iedere soort en tussen de beide sexen, de gemiddelde waarden voor VOPP (vleugeloppervlak), DOPP (dekschildoppervlak) en RVO (relatief vleugeloppervlak) vergeleken. De verschillen tussen beide sexen voor de 92 soorten waarvoor vergelijking mogelijk is worden samengevat in tabel 5. Mannetjes zijn blijkbaar in de meeste gevallen, vaak statistisch significant, kleiner dan wijfjes. Dit is reeds voor minder soorten het geval wanneer we vleugeloppervlak vergelijken tussen de sexen. Relatief vleugeloppervlak is echter veelal groter voor de mannetjes dan voor de wijfjes. Zou dit kunnen betekenen dat er een sexuele dimorfie optreedt in relatieve vleugelontwikkeling, m.a.w. dat één of ander evolutionair mechanisme de relatieve vleugelontwikkeling bij wijfjes gereduceerd heeft, of zijn andere verklaringen mogelijk ?

Vergelijken we de regressie-lijnen tussen vleugeloppervlak in functie van dekschildoppervlak voor mannetjes en wijfjes afzonderlijk dan blijkt duidelijk hun zeer sterke overeenkomst (cf. figuur 7, tabel 4). Dit wijst nu juist niet op sexuele dimorfie in relatieve vleugelontwikkeling. De helling-waarden ( $b$ ) zijn significant kleiner dan 1 en stemmen bovendien telkens goed overeen.

Er bestaat dus een negatieve allometrische relatie tussen vleugeloppervlak en dekschildoppervlak; m.a.w. grotere loopkeversoorten, zelfs soorten die regelmatig vlieggedrag vertonen en steeds functionele vliegspieren bezitten (standaard-groep), hebben relatief kleinere vliesvleugels dan kleinere loopkeversoorten. Dit betekent dat de hogervermelde 'sexuele dimorfie' in relatieve vleugelontwikkeling waarschijnlijk grotendeels de weergave is van deze allometrie. Samengevat kunnen we besluiten dat er een 'design'-beperking (b.v. fysiologische (energetische) beperking en/of fysische (mechanische) beperking) lijkt te opereren die de relatieve vleugelontwikkeling bij grotere loopkeversoorten beperkt, zelfs bij die soorten waarbij niet verwacht wordt dat er een 'selectie' zou zijn opgetreden voor kleinere vliesvleugels of minder dispersiekracht. Mogelijke oorzaken van deze allometrie kunnen te maken hebben met vleugelopplooi-mechanismen (cf. D'ORCHYMONT, 1921; HAMMOND, 1979; SCHNEIDER, 1978a,b) of eventuele turbulentie- of oververhittings-problemen wanneer grotere soorten vliegen; nog een mogelijkheid is dat kleinere soorten relatief grotere vleugels nodig hebben om nog tot vliegen in staat te zijn. Een analyse van deze problematiek laten we over aan functioneel-morfologen en/of ecofysiologen (zie b.v. PENNYCUICK, 1972). Een gelijkaardige negatieve allometrie hebben we ook

vastgesteld bij water- en oppervlaktewantsen (MERCEN et al., 1986) en volgt eveneens uit de resultaten van HAMMOND (1979) bij waterkevers en uit kweek van *Aedes aegypti* (L.) (Diptera, Nematocera) bij verschillende temperaturen (VAN DEN HEUVEL, 1963) : bij hogere temperaturen werden kleinere muggen bekomen, terwijl de vleugellengte niet evenredig gewijzigd werd. Deze resultaten wijzen erop dat negatieve allometrie in de vleugelontwikkeling mogelijk een algemeen verschijnsel is bij diverse insekten-groepen.

De standaard-groep voor vergelijking geeft vermoedelijk de bovenste limiet aan van vleugelontwikkeling voor loopkevers en kan nu verder gebruikt worden om andere soorten te klassificeren. Hiervoor wordt de procentuele waarde gebruikt die het vleugeloppervlak (of het relatief vleugeloppervlak) van een bepaald individu met bepaalde grootte vertoont in vergelijking met wat 'maximaal' mogelijk is volgens onze referentielijn (de allometrie-lijn die deze waarden beschrijft voor de standaard-groep van goed vliegende soorten). De nieuwe index zullen we benoemen als :  $\frac{1}{2}$  MAX ALL.

De Y-snijding-waarden in de regressies voor soorten van de tweede groep (+ en - funktionele vliegspieren) en de derde groep (zonder funktionele vliegspieren) liggen telkens lager, vaak zelfs in beduidende mate, dan deze voor de standaard-groep en de eerste groep (cf. figuur 7, tabel 4). Blijkbaar gaat het optreden van reductie in vliegspierontwikkeling (vliegspier-dimorfie of autolyse) gemiddeld samen met een reductie in relatieve vleugelontwikkeling. Dit kan een weergave zijn van een evolutionair mechanisme waardoor de dispersiekracht afneemt. Hoewel we hierop in detail terugkomen in hoofdstuk 3.3. is het nuttig te vermelden dat minstens voor een aantal soorten (zie ook DEN BOER et al., 1980) werd gerapporteerd dat individuen met funktionele vliegspieren gemiddeld relatief grotere vliegvleugels bezitten dan individuen zonder funktionele vliegspieren. Tenminste bij een aantal soorten zou dus de mogelijkheid om funktionele vliegspieren te ontwikkelen op de één of andere manier moeten verbonden zijn met de relatieve vliegvleugelontwikkeling (DEN BOER et al., 1980) of zouden beide fenomenen het gevolg van eenzelfde oorzaak kunnen zijn.

Tenslotte is het opvallend dat de regressie-lijnen voor de soorten die steeds funktionele vliegspieren bezitten (standaard-groep en groep 1) steeds zeer hoge determinatiecoëfficiënten tonen : dit zou er inderdaad kunnen op wijzen dat deze gegevens een bovenste limiet voorstellen. Ook dit moet genuanceerd worden : in principe kunnen voor andere loopkeversoorten (niet in deze analyse betrokken) op twee manieren nog iets hogere individuele waarden van relatieve vleugelontwikkeling verkregen worden. Ten eerste is niet uit te sluiten dat er reeds een zekere reductie in vleugelontwikkeling zou kunnen plaatsgegrepen hebben zonder dat het vliegvermogen (of minstens de vliegspierontwikkeling) daarbij veranderd zou zijn; ten tweede is er uiteraard individuele variatie rond gemiddelde waarden.

Hoewel natuurlijke selectie of andere evolutionaire mechanismen de hoofdoorzaak kunnen zijn van de waargenomen vleugelontwikkeling en vleugelreductieprocessen bij loopkevers en bijgevolg van waargenomen dispersiekracht, is vleugelontwikkeling ook beïnvloed en beperkt door andere factoren die wellicht van functioneel-morfologische aard zijn. Met de door ons voorgestelde index denken we voor deze laatste te corrigeren. Uiteraard kan evolutie van vliegvermogen enkel op(ge)treden

(zijn) als de determinatie van vleugelontwikkeling verder vooral genetisch is, m.a.w. wanneer omgevingsinvloeden slechts beperkt dit kenmerk zouden beïnvloeden. Dit hebben we recent kunnen aantonen voor de vleugelpolymorfe loopkeversoort Pogonus chaldeus (DESENDER, in druk).

#### 2.2.6. Variatie in vleugelvorm bij vleugeldimorfe, vleugelpolymorfe en konstant brachyptere soorten

Bij loopkeversoorten met sterke variatie in (cf. vleugelpolymorf of -dimorf) of reductie van de vleugelgrootte (cf. brachypteer), kunnen we niet zonder meer veronderstellen dat de vleugelvorm konstant blijft.

Van een aantal polymorfe soorten vergelijken we daarom het berekende vleugeloppervlak (VOPP) met het echte oppervlak, bekomen na digitizeren van getekende vleugels bij een groot aantal individuen. De resultaten van de regressie-analyses zijn samengevat in tabel 6. Telkens volgt uit deze analyses een statistisch beduidend en isometrisch verband. Het reële vleugeloppervlak wijkt gemiddeld bij geen enkele soort beduidend af van een waarde van 80 % van het berekende VOPP wat overeenstemt met onze resultaten bij konstant makroptere soorten (zie hoger).

Tenslotte hebben we van een groot aantal individuen ( $n = 465$ ), behorend tot een groot aantal vleugeldimorfe, vleugelpolymorfe of brachyptere soorten ( $n = 42$ ) berekend welk percentage het reële vleugeloppervlak uitmaakt van het berekende VOPP. Deze waarden worden geregresseerd (lineaire regressie) op de bekomen waarden van onze index voor de relatieve vleugelontwikkeling, gekorrigeerd voor het allometrie-maximum (zie hoger: % MAX ALL). Een zeer zwak verband wordt tussen deze percentages gevonden ( $r^2 = 0.0244$ ,  $F = 1.078$ ,  $n. sign.$ ). Een zeer zwakke helling wordt in de regressielijn waargenomen ( $b = 0.0175 + 0.0100$ ). Het reële vleugeloppervlak is gemiddeld ongeveer 79 % van het  $\bar{V}OPP$ . Het percentage wordt gemiddeld een weinig naar beneden getrokken door brachyptere exemplaren van deze soorten ( $a = 77.3855 + 0.8271$ , cf. figuur 8). M.a.w., de grootte van gereduceerde vliesvleugels wordt gemiddeld iets overschat in de index % MAX ALL. Tevens bemerken we dat de vorm van de vliesvleugel bij brachyptere soorten, of bij brachyptere exemplaren van vleugelpolymorfe en -dimorfe soorten, relatief iets meer variatie vertoont. Dit is een gevolg van de verschillende reductieprocessen die bij vleugelontwikkeling optreden (verkleinde weergave van de oorspronkelijke vliesvleugel, gedeeltelijke weergave van de oorspronkelijke vliesvleugel - meestal ontbreekt het deel lateraal van het pterostigma - , verdere reductie tot enkel een rudiment overblijft). Zulke gereduceerde vliesvleugels met duidelijk gewijzigde vorm worden voor enkele vleugeldimorfe en vleugelpolymorfe loopkeversoorten geïllustreerd in figuur 9 in vergelijking met de normaal ontwikkelde vliesvleugels binnen dezelfde soort.

Samengevat is de betrouwbaarheid van de index-waarden voor relatieve vleugelgrootte iets kleiner voor individuen met sterk gereduceerde vleugels. De interpretatie van onze waarnemingen zal hierdoor echter niet sterk bemoeilijkt worden, vermits ze vooral betrekking heeft op individuen en/of soorten waarbij de vleugels nog relatief groter zijn. Bovendien blijkt uit figuur 8 dat het grootste aandeel van de 456 waarnemingen nog zeer dicht ligt bij de lijn waarbij reële vleugeloppervlak 80 % is van het berekende vleugeloppervlak. Sterk gereduceerde vleugels zijn soms apikaal nog een weinig opgeplooid, wat nauwkeurig meten bemoeilijkt; dit kan een bijkomende reden zijn voor de

vermelde onnauwkeurigheden.

We kunnen dus besluiten dat onze index van relatieve vleugelgrootte (% MAX ALL), resulterend uit een allometrische analyse, ook bij dimorfe en polymorfe loopkeversoorten bruikbaar blijft, maar dat hij omzichtiger moet geïnterpreteerd worden voor brachyptere individuen. Deze index stelt ons in staat op een nauwkeuriger manier nul-hypothesen te formuleren waartegen observaties van sterk in grootte verschillende kevers kunnen getoetst worden (cf. GOULD, 1966, 1971; HINES, 1982).

---

2.3. Asymmetrie tussen linker en rechter vliesvleugel : in welke mate zijn epigenetische effecten bij de determinatie van vliesvleugelontwikkeling binnen het individu aantoonbaar ?

---

Een mogelijke bijkomende bron van variatie in de vliesvleugelontwikkeling van loopkevers is het eventueel optreden van asymmetrische ontwikkeling binnen het individu. Om praktische overwegingen werd bij het verzamelen van de biometrische gegevens (zie hoofdstuk 2.2.1) bij ieder exemplaar steeds de linker vliesvleugel gemeten. De interpreteerbaarheid van de bekomen gemiddelde waarden voor vleugelontwikkelingsindices zal des te groter zijn wanneer links/rechts verschillen in vliesvleugelontwikkeling kleiner zijn.

Het mogelijk optreden van dergelijke asymmetrie hebben we op twee manieren getoetst : 1<sup>o</sup>) door controle van grote aantallen exemplaren van dimorfe loopkeversoorten, waarbij we enkel opvallende links/rechts verschillen noteren, 2<sup>o</sup>) door het meten van de linker- en rechtervleugel bij de kortvleugelige morfe van Bembidion properans (dit is een soort waarbij de kortvleugelige morfe een behoorlijke individuele variatie vertoont). Volledigheidshalve moeten we nog opmerken dat we nooit duidelijke links/rechts verschillen hebben vastgesteld bij konstant makroptere of konstant brachyptere soorten, ondanks het feit dat ook van dergelijke soorten zeer grote aantallen individuen gecontroleerd werden op hun vliesvleugelontwikkeling.

In totaal werden van ongeveer 80.000 individuen, behorend tot ruim 40 loopkeversoorten die bekend staan als vleugeldimorf of -polymorf, telkens de linker en de rechter vliesvleugel vergeleken. Bij twee soorten werden in een klein aantal gevallen duidelijke links/rechts verschillen vastgesteld. Het betreft 1 wijfje van Bradycellus harpalinus en 8 mannetjes en 12 wijfjes van de soort Calathus melanocephalus. De gegevens, samen met het aantal onderzochte exemplaren van vleugeldimorfe soorten (waarvan minstens 400 exemplaren werden gecontroleerd) en de ons bekende literatuurmeldingen voor deze soorten zijn terug te vinden in tabel 7 en 8. Hoewel deze links/rechts verschillen in vliesvleugelontwikkeling slechts bij een zeer laag percentage van de onderzochte kevers worden aangetroffen, zijn ze toch bijzonder opvallend (cf. figuur 10). Het is eigenaardig dat bij Calathus melanocephalus het aantal gevallen relatief groter is dan bij andere soorten en dat dergelijke individuen in verschillende onderzochte populaties voorkwamen. De asymmetrie in de vleugelontwikkeling werd voor Calathus melanocephalus ook vastgesteld door TIETZE (1963a).

Voor deze vleugeldimorfe soort werd aangetoond dat de vleugelgrootte weliswaar duidelijk (enkelvoudig Mendeliaans) overerft, maar dat de expressie van het kenmerk 'langvleugelig' afhankelijk is van omgevingsfactoren zoals temperatuur en voedselaanbod tijdens de ontwikkeling (AUKEMA, 1986). Dezelfde auteur bekam tijdens kruisingsexperimenten één mannetje van Calathus melanocephalus met asymmetrie in de vleugelontwikkeling : het betrof een exemplaar in een reeks mannetjes (met kortvleugelig fenotype maar langvleugelig genotype), gekweekt bij een laag voedselaanbod en bij verschillende temperaturen. Onder deze omstandigheden kwam het langvleugelig genotype dus niet of slechts uitzonderlijk tot expressie. Daartegenover staat dat bij de andere loopkeversoorten waarvoor dergelijk onderzoek reeds verricht werd, de expressie van vleugelontwikkeling steeds onafhankelijk blijkt te zijn van uitwendige factoren. Het sporadisch optreden van asymmetrie in de vleugelontwikkeling zou derhalve relatief frekwenter bij deze soort kunnen optreden omdat vleugelontwikkeling op zich 'gemakkelijker' beïnvloedbaar is door omstandigheden.

Het optreden van asymmetrie in vleugelgrootte is bij verschillende insektenordes en -families bekend (b.v. bij Heteroptera : LESTON, 1952, 1955; bij Ptinidae, Coleoptera : SMITH, 1964). De laatstvermelde auteur stelde bij een exemplaar van Ptinus tectus vast dat de asymmetrie reeds zichtbaar was gedurende het popstadium : cel-degeneratie trad slechts op in één vleugelaanleg. Voor loopkevers zijn nog enkele andere gevallen van asymmetrie in vliesvleugelgrootte bekend : DARLINGTON (1936) vermeldt een exemplaar van de Noordamerikaanse soort Platynus retractus LEC., LINDROTH (1949) een exemplaar van de vleugeldimorfe soort Agonum obscurum (links volledig ontwikkelde vleugel, rechts een rudiment dat echter groter is dan de normale vleugel bij brachyptere exemplaren) en LARSEN (1949) een exemplaar van Carabus clathratus uit Zweden. Globaal kunnen we besluiten dat asymmetrie zeer weinig optreedt en waarschijnlijk geen belangrijke invloed heeft op onze resultaten.

Van de vleugeldimorfe soort Bembidion properans werden van 30 mannetjes en 30 wijfjes uit eenzelfde populatie telkens linker en rechter vliesvleugel gemeten. De gemiddelde waarden bekomen voor linker- of rechtervleugels tonen, zoals te verwachten, geen beduidende verschillen (cf. tabel 9). Linker en rechter vliesvleugelgrootte zijn echter sterk positief gekorreleerd (tabel 10 geeft de bekomen produkt-moment korrelatiecoëfficiënten weer voor de kenmerken VL, VB en VOPP). Regressie-analyses (model II - regressie vermits linker of rechter vleugelgrootte beide met vergelijkbare fout bepaald zijn en moeilijk als afhankelijk of onafhankelijk kenmerk te evalueren zijn) tonen aan dat de covariatie tussen linker en rechter vleugelgrootte groot is (zie figuur 11 en tabel 11). Het best passend verband is steeds isometrisch (lineair) en er kunnen bijgevolg geen duidelijke epigenetische effecten binnen het individu aangetoond worden, te meer daar een deel van de weinig overblijvende niet-verklaarde variatie te wijten kan zijn aan meetfouten (zie hoger).

---

#### 2.4. Ontwikkelingsgraad van de indirecte vliegspiers

---

De metingen stonden vooral in functie van het bepalen van de (gecorrigeerde) relatieve vleugelgrootte en de relatie tussen de waarden van deze index en de dispersiecapaciteit bij loopkevers. Daarom was het eveneens wenselijk om te controleren of de vliegspiers al dan niet functioneel waren (cf. TIETZE, 1963a, DEN BOER et al., 1980).

Insekten bezitten enkel dwarsgestreept spierweefsel (SMIT, 1986). Bij kevers bestaan de indirecte vliegspiers (die het belangrijkste zijn voor het vliegvermogen) meestal uit zeer grote cilindrische myofibrillen (diameter tot 5  $\mu\text{m}$ ) die omgeven worden door veel grote mitochondria. Dit houdt verband met het zeer hoge metabolisme van de spiers (CHAPMAN, 1975; SMIT, 1986). Meestal zijn deze spiers van het asynchrone type (d.w.z. de kontraktiefrekwentie is veel hoger dan deze van de motorneuron-impulsen). Dergelijk spiertype wordt enkel waargenomen bij fibrillaire indirecte vliegspiers (die o.a. bij veel Coleoptera worden waargenomen). De krachten uitgeoefend door vliegspiers zijn niet ongewoon groot, maar deze spiers zijn wel uitzonderlijk voor hun zeer hoge kontraktiefrekwentie tijdens het vliegen en bijgevolg voor hun totale gegenereerde kracht (CHAPMAN, 1975). Deze vereist een enorme uitgave aan energie en het metabolisme van actieve vliegspiers bereikt de hoogste gekende waarden van alle dierlijke weefsels (CHAPMAN, 1975).

Indirecte vliegspiers bij Carabidae, waarvan de voornaamste tergo-sternale bundels lateraal, de voornaamste longitudinale bundels medio-dorsaal in de metathorax liggen, onderscheiden zich duidelijk van de andere dwarsgestreepte lichaamsspiers (cf. TIETZE, 1963a; SMITH, 1964). De prestaties die ze moeten leveren, met name het verwezenlijken van een zeer hoge kontraktiesnelheid, hebben tot een verregaande specialisatie geleid. Mikromorfologisch uit zich dit in een sterke dwarsstreping, fysiologisch ondermeer in de aanwezigheid van veel, soms bijzonder grote, mitochondria. Hoge concentraties van cytochromen in de mitochondria van functionele vliegspiers, geven deze spiers vaak een roze of gele kleur in tegenstelling met het wit van andere spiers (CHAPMAN, 1975). De dorsale longitudinale spiers doen bij kontraktie het metatergum in de lengterichting bol staan en brengen zo het neerwaarts bewegen van de vleugels tot stand. De dorsoventrale spiers hebben een antagonistische werking en vlakken het metatergum weer af waardoor de vleugels opwaarts bewegen. Deze twee groepen van indirecte spiers (zie verder) zijn voor de vliegbeweging essentieel en bij individuen die tot vliegen in staat zijn sterk ontwikkeld.

Lateraal in de metathorax, in het gebied dat de overgang vormt naar het episternum, bevinden zich de pleurale schijven waaraan de directe vliegspiers zijn gehecht. Deze spiers zorgen voor de oriëntatie van de vliesvleugels, maar staan eveneens gedeeltelijk in voor pootbewegingen.

De indirecte vliegspiers kunnen in mindere of meerdere mate gereduceerd zijn. Deze reductieprocessen gaan gepaard met een continu verkleinen van de diameter van de spiervezels, het verschijnen van vetweefsel tussen de spierbundels en tussen de spiervezels en uiteindelijk de volledige vervanging van het spierweefsel door vetweefsel. Ons basierend op de resultaten van TIETZE (1963a) en SMITH (1964) hebben

we zelf een beperkt aantal types onderscheiden :

- (1) duidelijke spierbundels aanwezig (funktioneel) : + vliegspieren;
- (2) duidelijke spierbundels met tussenliggend vet : vliegspieren in aanmaak of bij het begin van resorptie of autolyse (cf. SMITH, 1964);
- (3) spierbundels na resorptie of autolyse (cf. SMITH, 1964). Enkel wanneer binnen een populatie adulten van een soort vastgesteld wordt dat het aandeel exemplaren met functionele vliegspieren zich beduidend kan wijzigen in de loop van het jaar, wordt het bestaan van resorptie aangetoond. Dergelijke resorptie gebeurt bij loopkevers niet door fagocytose en wordt autolyse genoemd, hoewel er weinig bekend is van de mechanismen die de autolyse-processen initiëren en controleren (SMITH, 1964). Deze laatste auteur toonde aan dat autolyse niet gepaard gaat met reductie in exoskeletale metathoracale structuren (zie verder) en dat duidelijke afgevlakte stroken spierweefsel (met gereduceerde diameter van de vezels) bijna steeds aanwezig blijven, zij het omgeven door vetweefsel.
- (4) spierweefsel sterk gereduceerd (hoogstens nog slechts enkele rudimenten van vezels) of volledig vervangen door vet : afgevlakte stroken spierweefsel, die wijzen op autolyse van de spieren, ontbreken; meestal zijn de hogervermelde bifunctionele spieren nog aanwezig.

Het is duidelijk dat de 'intermediaire' stadia van vliegspierreductie arbitrair zijn (cf. SMITH, 1964). We zullen bij de evaluatie van onze resultaten dan ook omzichtig de gegevens moeten interpreteren en ze afwegen tegen de gegevens bekomen voor de uiterste types, namelijk type (1) en (4). Zo wijst het samen optreden binnen een soort van zowel type (1), als type (2) en/of (3) op aanmaak en autolyse in de loop van het adulte leven, terwijl het samen optreden van zowel type (1) (en/of (2) en/of (3)) als type (4) wijst op een dimorfie van de graad van vliegspierontwikkeling binnen de soort.

De vleugelgewrichtsspieren, die instaan voor het uitvouwen van de vleugels vóór het vliegen en voor het richten ervan tijdens de vlucht, vertonen een histologische bouw (cf. TIETZE, 1963a) die op deze van de andere dwarsgestreepte lichaamsspieren lijkt (ze hoeven immers niet snel te kontraheren). Ze worden niet in het vliegspierreductieproces betrokken. Makroptere kevers kunnen dus steeds hun vleugels ontvouwen, ongeacht de toestand van de indirecte vliegspieren. Zelfs bij brachyptere individuen van poly- en dimorfe soorten zijn deze gewrichtsspieren functioneel. Hetzelfde geldt voor de dekschildgewrichtsspieren (cf. TIETZE, 1963a). Dit verklaart waarom in onze gefixeerde bodemvalmonsters ook van niet-konstant gevleugelde soorten vaak individuen werden gevonden met opgeklapte dekschilden en uitgevouwen vliesvleugels. Alleen bij konstant brachyptere soorten start de reductie van deze beide groepen spieren, samen met de reductie van de metathoracale tergo-pleurale structuren (TIETZE, 1963a).

De mogelijkheid de vleugels te ontvouwen, zelfs bij extreme vliegspierreductie laat misschien de veronderstelling toe dat passieve migratie (transport) met de wind kan gebeuren. MEIJER (1971) konstateerde dat individuen van de konstant gevleugelde Dicheirotrichus gustavii en zelfs brachyptere individuen van Pogonus chalceus door de wind werden meegenomen. De kans meegevoerd te worden door de wind is reëler bij makropteren, daar hun opengevouwen vleugels een groter



draagoppervlak betekenen (THIELE, 1977).

DARLINGTON (1943), KAVANAUGH (1985), LINDROTH (1949), MARAN (1927), OERTEL (1924), SMITH (1964) en TIETZE (1963a) brengen alle een aantal exoskelet-modifikaties in verband met reducties in het vliegapparaat. De eerste, tevens grootste, wijzigingen bij niet-vliegende kevers treden op in het metatergum, het pleurum en de pleurale schijven en zijn vooral het gevolg van de reductie van aanhechtingsplaatsen voor vliegsperen. In een verdere fase treden veranderingen op in de rest van de metathorax, terwijl nu ook de vleugels reduceren in lengte of volledig verloren gaan. De schouder van het elytrum bijvoorbeeld is bij een gevleugelde kever meestal hoekig om er de rand van het metatergum en de vleugel-artikulationen onder te brengen; dit gebied kan meer afgerond worden bij vleugellose soorten en in extreme situaties leiden tot bolvormige elytra en abdomen. Bij konstant brachyptere loopkevers kunnen de elytra langs hun mediale sutuur vastzitten d.m.v. een ingewikkeld slot (ankylosis, cf. BAEHR, 1980; LINDROTH, 1949). Aan dergelijke bouwplan-wijzigingen t.g.v. vliegsperen- en/of vliesvleugelreductie hebben we vooralsnog weinig aandacht besteed.

Het vlieggedrag (waarbij de dekschilden opgeklapt worden en de kevers vaak hogere plaatsen in hun milieu opzoeken) blijft bij veel soorten behouden zelfs wanneer de vliegsperen of zelfs de vliesvleugels sterk gereduceerd zijn (RAYNAUD, 1968; STEIN, 1973; THIELE, 1977).

---

## 2.5. Loopkeversoorten en hun verspreiding in ons land

---

Om de gegevens over relatieve vleugelontwikkeling van inheemse loopkevers beter te kunnen evalueren, leek het bijzonder nuttig te kunnen beschikken over informatie betreffende de verspreiding van deze soorten in België, de algemeenheid of zeldzaamheid en recente wijzigingen hierin (relatieve vooruitgang of achteruitgang). Eerst en vooral bleek het noodzakelijk een geactualiseerde naamlijst van alle soorten uit ons land op te stellen. Hiervoor werd zoveel mogelijk beschikbaar materiaal (in museum- en/of private kollekties) gecontroleerd en/of geïdentificeerd. Niet-bevestigde oude meldingen hebben we voorlopig niet erkend. Voor meer informatie in dit verband verwijzen we naar de recent gepubliceerde naamlijst (DESENDER, 1985a) en de verspreidingsatlassen waarin ook alle vermelde morfologische en ecologische gegevens zijn samengebracht (DESENDER, 1986b-e). We zullen bij de soortbespreking telkens naar de kaartnummers verwijzen van deze atlassen.

### 3. RESULTATEN EN DISKUSSIE

---

#### 3.1. Inleiding

---

Hierna beschrijven we de variatie in vliesvleugelontwikkeling bij de inheemse soorten waarvoor biometrische gegevens verzameld werden. Hiertoe worden de frekwentiedistributies voor % MAX ALL van een groot aantal soorten en/of verschillende stalen per soort weergegeven. In deze figuren worden twee mogelijke ontwikkelingsgraden van de indirecte vliegsplieren onderscheiden : zwarte histogrambalkjes stemmen overeen met exemplaren die over functionele vliegsplieren beschikken; de andere kolommen groeperen de overige klassen van vliegsplierontwikkeling, dus ook de vermoedelijke gevallen van 'vliegsplierautolyse'. Het merendeel van de biometrische en dissektie-gegevens werd verzameld gedurende de belangrijkste jaarlijkse reproductieperiode van de respectieve loopkeversoorten. Tijdens deze periode is de kans op tijdelijke afbouw van de indirecte vliegsplieren ook het hoogst (cf. DESENDER, 1988). Het aantal exemplaren met functionele vliegsplieren geeft in onze resultaten dan ook eerder een ondergrens weer voor het aandeel kevers dat in een populatie in het bezit kan zijn van functionele vliegsplieren. Omgekeerd betekent dit dat voor soorten waarvan alle exemplaren over vliegsplieren beschikken, de kans groot is dat dit voor hun volledige levensloop geldt.

Binnen ieder genus hebben we de resultaten geordend naar dalende gemiddelde vliesvleugelontwikkeling, wat een bondiger bespreking toelaat. We behandelen enkel de gegevens van soorten waarvan minstens een tiental exemplaren gemeten werden. De frekwentiedistributies voor % MAX ALL worden slechts voor de sexen afzonderlijk besproken indien er grote verschillen optreden; in de andere gevallen worden de distributies gesommeerd voor beide sexen weergegeven.

Van veel vleugeldimorfe soorten is de makroptere vorm vaak slechts in lage proporties te vinden. Bij de grafische voorstelling van de frekwentiedistributies maken we in zulke gevallen gebruik van een verschillende schaal op de linker en rechter ordinaat en scheiden we de distributies van brachyptere en makroptere exemplaren door het symbool 'X'. Voor een aantal soorten werden makroptere exemplaren uit zeer grote stalen geselecteerd en wordt daarenboven een verschillende schaal op een linker en rechter ordinaat gekombineerd. Op dergelijke frekwentiedistributies is het symbool 'XX' aangebracht tussen de resultaten voor brachyptere en makroptere exemplaren. Voor alle dimorfe soorten tabelleren we tevens de vastgestelde morfefrekwenties. Indien binnen een soort tussen populaties grote verschillen werden waargenomen, worden deze frekwenties afzonderlijk vermeld.

Loopkevers die konstant ongevleugeld zijn bezitten meestal zeer kleine vleugelrudimenten die in de laagste klassen van % MAX ALL vallen. In zulke gevallen geven we geen frekwentiedistributies weer. Bij de uiteindelijke vergelijking van vliegsplier- met vliesvleugelontwikkeling werden deze gegevens wel geïncorporeerd. Bij konstant brachyptere soorten hebben we nooit ontwikkelde vliegsplieren of vliegsplierrudimenten aangetroffen.

Voor een beperkt aantal genera, waarvan een groot aantal soorten en individuen gemeten en gedissekeerd werd, groeperen we de gegevens

van vliegspierontwikkeling in drie aparte klassen : (1) met functionele vliegsieren of beginstadia van reductie (zeer weinig waargenomen), (2) vliegsieren na resorptie of autolyse of (3) vliegsieren sterk gereduceerd of volledig vervangen door vet. Deze werkwijze moet ons toelaten de vliegspierontwikkeling te vergelijken met de waargenomen vliesvleugelontwikkeling voor het geheel van soorten in een genus. Wanneer voor een soort voldoende dergelijke gegevens beschikbaar zijn is zulke vergelijking ook intraspecifiek mogelijk.

De resultaten worden vergeleken met kenmerken van de geprefereerde habitaten, de geografische verspreiding van de soorten en hun algemeenheid/zeldzaamheid in ons land (cf. DESENDER, 1986b-e). Zulke analyse kan op zijn minst suggereren in hoeverre de waargenomen vliesvleugelontwikkeling als adaptief te interpreteren is.

Het zal spoedig duidelijk worden dat vergelijkbare kwantitatieve literatuur-gegevens vrijwel onbestaand zijn : enkel het werk van DEN BOER et al. (1980) laat voor een aantal soorten (doch op basis van de onjuiste vleugelontwikkelingsindex RVO) een ruwe vergelijking toe. LINDROTH (1945) geeft voor zeer veel soorten een typering van de vleugelontwikkeling (materiaal uit Zweden) : hoewel deze informatie niet gebaseerd is op metingen, is ze soms bruikbaar als controle voor de konstantie van vleugelontwikkeling in verschillende gedeelten van het geografisch areaal van een bepaalde soort. Informatie m.b.t. morfefrekwenties van vleugeldimorfe soorten komt in de literatuur meer aan bod.

In dit beschrijvend overzicht worden onze resultaten dadelijk getoetst aan de literatuurmeldingen, terwijl de discussie aan het einde van dit hoofdstuk kort en samenvattend is.

---

### 3.2. Konstant makroptere loopkeversoorten

---

#### (a) Vertegenwoordigers van het genus Acupalpus

In ons land komen 8 kleine (ca. 2.5-5 mm) soorten voor (*A. transversalis* werd echter slechts éénmaal geregistreerd), alle bekend als konstant makropteer.

In figuur 12 worden de frekwentiedistributies voor % MAX ALL vergeleken van 5 soorten. Deze komen alle in matig tot zeer vochtige situaties voor, met uitzondering van *A. meridianus* die ook talrijk is op akkers. Hun geografische distributie in ons land (DESENDER, 1986 e : kaarten 273-280) is min of meer beperkt tot laag-België, behalve opnieuw *A. meridianus* die overal vrij algemeen voorkomt. De andere soorten kennen inderdaad een Atlantisch-Europese verspreiding (cf. TURIN et al., 1977). *Acupalpus*-soorten reproduceren tijdens het voorjaar.

*A. consputus* en *A. dorsalis* blijken in onze stalen steeds in het bezit van functionele vliegsieren, wat overeenstemt met hun vrijwel maximaal ontwikkelde vliesvleugels (cf. figuur 12) en de talrijke

vliegwaarnemingen (cf. o.a. LINDROTH, 1945). Beide soorten hebben een uitgesproken voorkeur voor zeer vochtige oeversituaties (vaak met een tijdelijk karakter). De adaptieve waarde van het vliegvermogen ligt dus voor de hand. De overige soorten vertonen reeds een duidelijke reductie van het vliegapparaat hoewel de meeste exemplaren zonder functionele vliegsieren nog in vliegsierautolyse zijn. Bij A. flavicollis kunnen we seizoensale variatie in vliegsierontwikkeling aantonen (zie DESENDER, 1988), voor de overige soorten werd dit niet nagegaan. Volgens LINDROTH (1945) zijn de vliesvleugels bij alle Acupalpus soorten goed ontwikkeld. Van A. dubius zijn geen, van A. meridianus slechts enkele vliegwaarnemingen gekend. Deze laatste is duidelijk de meest eurypote soort van het genus en vertoont gemiddeld de laagste waarden voor % MAX ALL. Van een sterke reductie is echter geenszins sprake (zie verder).

(b) Vertegenwoordigers van het genus Agonum

Van het genus Agonum zijn 23 inheemse soorten gekend, waarvan 2 vleugeldimorfe en 1 konstant brachyptere. Van de 20 konstant gevleugelde soorten zullen we er 15 behandelen. Het zijn alle middelgrote (ca. 6-11 mm) soorten met voorjaarsreproductie.

Figuur 13 vergelijkt de frekwentiedistributies voor % MAX ALL van deze soorten. Ze komen in uiteenlopende habitaten voor, doch overwegend in open milieutypes. Enkel Agonum assimile is gebonden aan vochtige bossen. De geografische distributie van deze soorten (kaarten 194-216) is meestal niet beperkt tot bepaalde regio's, wel zijn de soorten A. piceum, A. micans, A. gracile, A. viridicupreum, A. versutum en A. nigrum als matig tot zeer zeldzaam te beschouwen. Van enkele soorten werden verschillende populaties bemonsterd : wanneer er geen duidelijke verschillen in % MAX ALL optreden, zijn de gegevens voor één staal weergegeven. Dit is het geval voor A. viridicupreum en A. thoreyi.

A. marginatum is een vrij algemene soort van oevers met weinig vegetatie; ze is vooral talrijk langs recent gegraven vijvers. A. piceum, A. micans, A. gracile en A. versutum komen slechts op een beperkt aantal plaatsen voor die alle als zeer vochtige oeversituaties te typeren zijn. De twee laatstvermelde soorten worden bijna uitsluitend in hoogveenbulten aangetroffen, het meest in bulten die volledig door water omringd zijn. In overeenstemming daarmee hebben we bij deze vijf soorten dan ook steeds exemplaren met functionele vliegsieren en goed tot zeer goed ontwikkelde vliesvleugels aangetroffen. Voor het eerst in onze bespreking stellen we vast dat een zekere reductie in vliesvleugelontwikkeling kan opgetreden zijn zonder dat het aandeel exemplaren met vliegsieren zich wijzigt. Van de vijf genoemde soorten zijn verschillende vliegwaarnemingen gekend (cf. LINDROTH, 1945).

A. muelleri, die zowel in droge als vochtige graslanden leeft, vertoont reeds variatie in vliegsierontwikkeling die zich, tenminste bij een gedeelte van de individuen, wijzigt in de loop van het jaar. Deze wijziging is met habitat-wisseling in verband te brengen. Vergelijking van de vliesvleugelontwikkeling in een staal uit een vochtig grasland met deze uit een droge graasweide toont een duidelijke (statistisch significante) verschuiving naar lagere waarden in de droge situatie. We kunnen ons voorstellen dat er in de vochtige situatie een selectie voor grotere vliesvleugels (hoogste overlevingskansen) optreedt, terwijl dit in de populatie van het droger milieu wellicht niet het geval is. Hier zou de

graad van vliesvleugelontwikkeling gemiddeld kunnen afnemen door het geleidelijk verdwijnen (wegvliegen) van exemplaren met grotere vliesvleugels. Dit houdt in dat de populatie in de graasweide vrij 'oud' zou moeten zijn. Van deze soort zijn slechts enkele vliegwaarnemingen gekend (cf. LACMAN, in druk; LAROCHELLE, 1973).

De overige soorten in figuur 13 worden vaak zonder functionele vliegspieren gevonden. A. thoreyi is vooral abundant in verruigde rietlanden, A. sexpunctatum op zandgrond met weinig vegetatie (zowel droge als natte situaties), terwijl de zeer algemene A. dorsale op kultuurgrond (akkers, weilanden) maar eveneens in schorren te vinden is. Bij A. thoreyi en de daarop volgende soorten treffen we bijna geen exemplaren meer aan die ontwikkelde of in autolyse zijnde vliegspieren vertonen : slechts ca. 10 % met vliegspieren bij A. thoreyi en bij A. sexpunctatum (alle met relatief grote vliesvleugels : waarden steeds hoger dan 70 %) en slechts enkele exemplaren met vliegspieren bij Agonum dorsale (vooral in een schorre-populatie). Een dertig individuen met vliegspieren werden geselecteerd uit ruim 500 exemplaren van Agonum dorsale, afkomstig uit een graasweide (de overige exemplaren vertoonden zelfs geen duidelijke vliegspierrudimenten meer). Zowel vliesvleugelontwikkeling als de lichaamsgrootte van de exemplaren met functionele vliegspieren was gemiddeld, doch niet significant, groter dan van de overige exemplaren. DEN BOER et al. (1980) vergelijken RVO-waarden van A. dorsale exemplaren gevangen in venstervallen en in bodemvallen : ook in hun studiegebied (Kralo-heide, Drente) blijken vliegende exemplaren over gemiddeld grotere vliesvleugels te beschikken. Onze resultaten voor A. thoreyi en A. sexpunctatum wijzen in dezelfde richting : individuen met functionele vliegspieren bezitten duidelijk gemiddeld relatief grotere vliesvleugels. Anders uitgedrukt : wegvliegende exemplaren zullen de gemiddelde vleugelontwikkeling van de achterblijvende populatie naar lagere waarden doen verschuiven. DEN BOER et al. (1980) vinden voor de laatstvermelde soort bovendien duidelijk hogere RVO waarden bij exemplaren gevangen in venstervallen. Hoewel A. thoreyi een soort is die vooral in rietmoerassen voorkomt kan ze aan winteroverstromingen ontsnappen door in lisdodde-stengels en -bladschijven te aggregeren; een aantal exemplaren kan ook lopend hogergelegen randzones opzoeken en daar, b.v. onder boomschors, overwinteren. A. sexpunctatum toont een opvallend grote variatie in vleugelontwikkeling (op een relatief klein aantal gemeten exemplaren, weliswaar verzameld op verschillende plaatsen) en lijkt bijgevolg op weg naar vleugelpolymorfie.

Bij A. ruficorne, een soort met relatief sterk gereduceerde vliesvleugels (ook opgemerkt door LINDROTH, 1945), hebben we in een staal, genomen op de stenige, beschaduwde oever van een vijver, geen enkel exemplaar met vliegspieren of met vliegspierautolyse aangetroffen. Op andere plaatsen (o.a. een stenige oever van een snelstromende rivier) hebben we daarentegen in totaal 4 exemplaren met vliegspieren gevonden die beschikten over vliesvleugelwaarden van ca. 80 %. Tijdens de winter wordt A. ruficorne vaak op dijken aangetroffen, die ze mogelijk lopend opzoekt. Van A. assimile hebben we tot nu toe enkel exemplaren zonder vliegspieren waargenomen. Deze soort komt in vrij vochtige bossen voor, maar overwintert in grote aantallen onder boomschors. De habitat moet hier dus evenmin noodzakelijkerwijze vliegend verlaten worden om de winter te kunnen overleven. Het is opvallend dat de drie Agonum-soorten met de geringste vliesvleugelontwikkeling (A. dorsale, A. ruficorne en A. assimile) tevens zeer algemene soorten zijn (cf. distributiekaarten).

LINDROTH (1945) merkte reeds op dat A. assimile kleine vliesvleugels bezit, waarvan het omgeslagen apikaal gedeelte relatief kleiner is dan bij andere soorten. Dit werd bevestigd door DEN BOER et al. (1980). Deze auteurs vermelden RVO waarden die nog lager liggen dan deze berekend uit onze stalen. In overeenstemming met deze bevindingen zijn er van A. assimile geen vliegwaarnemingen bekend. Volgens THIELE (1977) zijn bij deze soort in laboratorium-omstandigheden zeer korte 'sprong-vluchten' (enkele centimeters) waargenomen. In deze proeven werd het gedrag, verbonden met de aanzet tot vliegen, ook duidelijk vertoond : spreiden van de elytra en ontplooiën van de vliesvleugels.

Het is niet steeds eenvoudig om de relatie te leggen tussen vliesvleugelontwikkeling en habitat-kenmerken van een soort, vooral niet bij die soorten waarbij reeds een behoorlijke vleugelreduktie is opgetreden. We vermoeden dat dit mede kan te wijten zijn aan verschillende en niet-gekende leeftijden van de populaties. De adaptieve waarde van vliesvleugelontwikkeling is met andere woorden enkel duidelijk bij soorten met goed ontwikkelde vleugels en vliegspieren. Bij enkele soorten met variatie in vleugelontwikkeling tussen populaties blijkt deze variatie wel overeen te stemmen met verschillen in habitat-kenmerken.

Vergelijken we voor dit genus de vliesvleugelontwikkeling met de vliegspierontwikkeling van alle gemeten individuen (figuur 14) dan blijkt duidelijk dat funktionele vliegspieren of rudimenten die wijzen op autolyse bijna steeds ontbreken vanaf een % MAX ALL waarde lager dan ca. 60 %. Tussen de distributie voor exemplaren in vliegspierautolyse en exemplaren met ontwikkelde vliegspieren is er slechts een gering verschil, waarbij de laatste een iets hoger gemiddelde voor % MAX ALL toont. Zowel voor A. muelleri als A. dorsale werd seizoenale variatie in vliegspierontwikkeling vastgesteld, maar het maximaal aandeel exemplaren in het bezit van funktionele vliegspieren was gering.

#### (c) Vertegenwoordigers van het genus Amara

Voor ons land werden reeds 35 vertegenwoordigers van dit genus gemeld; slechts één hiervan is als niet- konstant gevleugeld te typeren. Het zijn middelgrote soorten (ca. 6-13 mm), die vaak morfologisch zeer goed op elkaar lijken en bijgevolg niet gemakkelijk te identificeren zijn (cf. HIEKE, 1970, 1973, 1975, 1978, 1983).

In figuur 15 worden voor 20 soorten frekwentiedistributies van % MAX ALL weergegeven waarbij de soorten geordend zijn naar dalend gemiddelde % MAX ALL. Wegens gelijkaardige distributies in verschillende stalen, vermelden we voor A. convexiuscula, A. bifrons en A. communis slechts één staal. Geografische distributies in ons land zijn weergegeven op de kaarten 218-252. De meeste Amara-soorten komen in vrij droge tot zeer droge habitaten voor, niet zelden echter ook op akkers en ruderaal terreinen. Een aantal soorten is in ons land schaars tot zeer zeldzaam met een beperkte geografische verspreiding : A. convexiuscula wordt vooral in schorren aangetroffen en is bijgevolg, op enkele waarnemingen op kalkhellingen in Zuid-België na, beperkt tot de kuststreek; A. famelica wordt vrijwel uitsluitend in heidegebieden aangetroffen (vooral in de Kempen), terwijl A. lucida en A. tibialis slechts in kustduinen, vooral in kortgrazige duingraslanden, talrijk zijn; A. montivaga is een soort van kalkhellingen en kent een zuidelijke verspreiding; A. anthobia tenslotte toont een min of meer Atlantische verspreiding (cf. Westeuropees-Atlantisch-Mediterraan areaal, HORION, 1938).

Opvallend zijn de frekwentiedistributies van de drie soorten met grootste vliesvleugelontwikkeling : telkens heeft slechts een gering aantal exemplaren functionele vliegspieren. Alle andere exemplaren, minstens van A. convexiuscula en A. aulica en gedeeltelijk van A. bifrons, vertoonden vliegspierautolyse. TIETZE (1963a) vermeldt eveneens individuele variatie in vliegspierontwikkeling in een staal van A. aulica en A. bifrons. Samen met de niet afgebeelde gegevens voor de soort A. apricaria (met sterk overeenkomstige resultaten), tonen deze soorten aan dat seizoensale variatie in vliegspierontwikkeling niet noodzakelijk uitsluitend optreedt wanneer evolutief reeds een zekere vleugelreduktie zou doorgemaakt zijn. Opvallend is echter dat deze soorten zonder uitzondering uitsluipen tijdens de zomer, vervolgens vlieggedrag vertonen (vaak massaal, cf. LINDROTH, 1945) en reproduceren tijdens zomer-najaar, in tegenstelling tot alle andere hier behandelde Amara-soorten (behalve A. fulva en A. equestris), die typische voorjaarssoorten zijn.

De figuur aflopende, vertonen alle soorten tot en met A. plebeja vrijwel uitsluitend ontwikkelde vliegspieren of vliegspierautolyse. In overeenstemming hiermee verschilt de vleugelontwikkeling van vliegende en niet-vliegende exemplaren gemiddeld vaak niet, wat DEN BOER et al. (1980) reeds vaststelden voor A. plebeja. De vrij goed ontwikkelde vliesvleugels zijn voor de meeste soorten als een adaptatie aan een niet-kontinu bewoonbaar habitat te begrijpen : A. convexiuscula prefereert schorren, A. aulica vochtige graslanden, A. bifrons en A. fulva stuifzandgebieden, A. famelica vochtige, soms ook droge heide, A. eurynota en A. similata ruderales situaties. Van dezelfde soorten zijn meestal ook veel vliegwaarnemingen gekend (cf. DEN BOER et al., 1980; LINDROTH, 1945). De gegevens voor A. ovata en A. fulva kunnen een verkeerde indruk van vliegspierontwikkeling geven : in beide gevallen beschikten we enkel over een staal van pas uitgeslopen adulten, waarbij de ontwikkelingsgraad van vliegspieren moeilijk te evalueren is.

A. aenea vertoont seizoensale variatie in vliegspierontwikkeling die in verband te brengen is met habitat-wisseling tussen reproductie- en hibernatie-gebieden. Een groot aantal individuen (proportie sterk verschillend naargelang de populatie) ontwikkelt echter nooit functionele vliegspieren. VAN HUIZEN (1977) toonde eveneens seizoensale variatie aan voor populaties van A. plebeja die reproduceert in graslanden en overwintert in bossen. Bij deze soort treedt autolyse en heropbouw van vliegspieren op bij alle individuen (tot driemaal toe tijdens de ganse levenscyclus). Dit is niet het geval voor A. familiaris, waarbij vliegperiode en reproductieperiode vrijwel volledig overlappen (cf. DESENDER, 1988). DEN BOER et al. (1980) vinden bij vliegende exemplaren van A. familiaris beduidend hogere RVO waarden dan bij niet-vliegende. Zelf vergeleken we een staal verzameld in een schorre (enkele dagen na het optreden van vlieggedrag en 'kolonisatie' van de schorre) met een staal van een vermoedelijk oude populatie in duindoornstruwelen van binnenduinen : in het laatste geval vinden we een statistische beduidend lagere vliesvleugelontwikkeling, wat overeenkomt met de resultaten van DEN BOER et al. (1980); de kevergrootte verschilt niet duidelijk tussen beide monsters. TIETZE (1963a) toonde voor deze soorten reeds het optreden van variatie in vliegspierontwikkeling aan.

A. lunicollis en A. communis zijn eurytope soorten die zowel in droge tot vrij vochtige situaties kunnen voorkomen. Van de eerste soort werden grote aantallen onderzocht in Drente (DEN BOER, 1981; DEN BOER et

al., 1980; VAN HUIZEN, 1979). Net als uit onze stalen, bleek ook uit dit onderzoek dat slechts een beperkt aantal individuen nog vliegspieren kunnen ontwikkelen. De vleugelontwikkeling van vliegende exemplaren was bovendien beduidend groter dan van niet-vliegende. Een vergelijking tussen individuen met vliegspieren (geselecteerd uit een groot aantal) en een staal individuen zonder functionele vliegspieren (waarvan nog ca. 25 % in 'vliegspierautolyse') leverde gelijkaardige resultaten op. Exemplaren met vliegspieren zijn daarenboven gemiddeld groter. TIETZE (1963a) vond geen enkel exemplaar met vliegspieren in een staal (begin juli) van 20 kevers van beide soorten.

Alle resterende soorten onderscheiden zich van de voorgaande door hun bijzonder duidelijke preferentie voor zeer droge en goed gedraineerde habitaten : A. lucida en A. tibialis b.v. leven vooral in droge duingraslanden; A. montivaga op kalkhellingen en A. curta op zeer droge, vaak stenige, graslanden. Slechts weinig individuen van deze soorten hebben nog functionele vliegspieren; vaak bezitten dergelijke exemplaren gemiddeld relatief grotere vliesvleugels (b.v. A. tibialis, A. curta). Vliegwaarnemingen zijn schaars of ontbreken (cf. LINDRÖTH, 1945). Van A. curta (nooit vliegende exemplaren waargenomen) vermeldt JEANNEL (1942) voor Zuid-Frankrijk 'niet-gevleugelde' kevers : of dit slaat op echte brachypterie of, zoals in onze stalen, reductie tot minder dan 40 % MAX ALL, kunnen we niet evalueren.

Tenslotte vergelijken we voor dit genus de vliesvleugel- en vliegspierontwikkeling (figuur 16). Zoals voor het genus Agonum (zie hoger), blijken exemplaren met een vleugelontwikkeling onder ca. 60 % MAX ALL nooit ontwikkelde vliegspieren te bezitten. Wel vertoont de klasse van exemplaren met vliegspierautolyse gemiddeld hogere waarden van vleugelontwikkeling dan de klasse met functionele vliegspieren : de eerstbesproken soorten, die vaak vliegspierautolyse vertonen ondanks zeer goed ontwikkelde vliesvleugels, geven hierin de doorslag.

#### (d) Vertegenwoordigers van het genus Anisodactylus en Asaphidion

Van het genus Anisodactylus worden slechts 4 soorten in ons land aangetroffen, die alle vrij groot zijn (ca. 9-11.5 mm) en konstant gevleugeld. Figuur 17 toont enkel de frekwentiedistributie voor % MAX ALL van A. binotatus. Deze vrij algemene soort komt in ons land vooral in vochtige habitaten voor (vochtige heide, rivieroever), soms ook op kultuurgronden (distributiekaart 254). Het is een soort die vaak in pioniersituaties te vinden is, wat overeenstemt met zijn goed vliegvermogen.

Bij een klein aantal exemplaren kunnen de vliegspieren tijdens de reproductieperiode (voorjaar) afgebouwd worden. DEN BOER et al. (1980) vingen grote aantallen van deze soort in venstervallen en stelden geen verschil vast in de RVO waarden tussen deze exemplaren en die verzameld in bodemvallen; volgens deze auteurs vertoonden rijpe (of reeds bevruchte) wijfjes vaak ook vlieggedrag; vliegspieren werden pas afgebouwd wanneer de eieren klaar waren om afgezet te worden.

Het genus Asaphidion is bij ons slechts met twee konstant gevleugelde en ca. 5 mm-grote soorten vertegenwoordigd, die tijdens het voorjaar reproduceren. A. pallipes is zeldzaam (kaart 82) en is in zand- of kalkgroeven op vegetatie-arme plaatsen te vinden. Ze bezit waarschijnlijk een goed vliegvermogen (vliegwaarnemingen, cf.



LINDROTH, 1945), hoewel de vliesvleugels een weinig gereduceerd zijn (figuur 18). A. flavipes daarentegen is zeer algemeen (kaart 81) en komt in diverse open milieutypes voor (zeereepduinen, akkers en weiden, graslanden, vaak tot midden in steden, soms ook in oeversituaties); daarnaast wordt ze in behoorlijke aantallen in bossen, vooral op lichtrijke plaatsen, aangetroffen. Volgens LINDROTH (1945) zijn de vliesvleugels van deze soort goed ontwikkeld en bestaan vliegwaarnemingen. BAUER (1971) stelde daarentegen nooit vliegende exemplaren vast, hoewel de vliesvleugels 'goed ontwikkeld' waren.

Van A. flavipes hebben we metingen verricht voor verschillende populaties (figuur 18) : een eerste is van onze kust (zeereepduinen), waar bij zwoel voorjaarsweer in vrij grote aantallen vliegende exemplaren werden ingezameld. De overige stalen zijn afkomstig van drie boshabitaten en een grasweide. Opvallend is de grote variatie in vleugelontwikkeling en dit zowel tussen als binnen populaties; vliegende exemplaren beschikken bovendien over gemiddeld veel grotere vliesvleugels dan niet-vliegende exemplaren. In de grasweide werden bijna geen individuen met functionele vliegspijeren aangetroffen : vlieggedrag werd evenmin vastgesteld en de kevers met vliegspijeren beschikten over gemiddeld relatief grotere vliesvleugels. Van één populatie (uit het Zoniënbos) werd de seizoenale variatie in vliegspierontwikkeling onderzocht : uit deze resultaten bleek echter geen duidelijk patroon naar voor te komen (cf. DESENDER, 1988).

A. flavipes is een voorbeeld van een soort die in sterk verschillende habitaten kan voorkomen en een duidelijke variatie van vleugelontwikkeling naargelang de habitat vertoont. We zouden A. flavipes dan ook kunnen typeren als een soort die goed op weg is naar vleugelpolymorfie.

#### (e) Vertegenwoordigers van het genus *Badister*

In ons land komen van dit genus 7 konstant gevleugelde soorten voor, waarvan 6 soorten werden onderzocht. Het zijn middelgrote kevers (ca. 4-7.5 mm) met voorjaarsreproductie. B. anomalus, B. dilatatus, B. lacertosus en B. unipustulatus komen vooral in laag-België voor (kaarten 330-336) en vertonen waarschijnlijk een Atlantisch-Europese geografische verspreiding. De arealen zijn echter onvoldoende gekend wegens identifikatieproblemen in dit genus.

De drie eerstgenoemde soorten in figuur 19 komen in zeer vochtige oeversituaties met een rijke vegetatie voor, B. unipustulatus vooral in elzenbroekbossen. De vleugelontwikkeling is behoorlijk tot zeer goed; exemplaren zonder functionele vliegspijeren waren in vliegspierautolyse. Van deze schaarse tot zeer zeldzame soorten zijn vliegwaarnemingen gekend (LINDROTH, 1945).

De andere soorten in figuur 19 zijn eurytoper en vrij algemeen in lichte loofbossen (droog tot matig vochtig, B. bipustulatus), in droge loofbossen of struwelen (B. lacertosus) en in vrij vochtige bossen tot moerasbos (B. sodalis). Enkel B. bipustulatus heeft nog exemplaren met functionele vliegspijeren. Toch zijn slechts enkele vliegwaarnemingen van deze soort gekend (LINDROTH, 1945; VAN HUIZEN, 1980). Dergelijke waarnemingen ontbreken voor beide andere soorten. We vonden in onze stalen van B. lacertosus en B. sodalis eveneens uitsluitend exemplaren zonder vliegspijeren (zelfs niet in autolyse). LINDROTH (1945) vermeldt

dat bij B. bipustulatus de vleugels een relatief kort apikaal gedeelte bezitten (zeker in vergelijking met B. unipustulatus). Hij komt tot dezelfde bevinding voor B. sodalis (materiaal uit Zweden) en konkludeert dat deze soort vermoedelijk niet meer tot vliegen in staat is. Hoe deze soort erin slaagt het mogelijk optreden van overstromingen in haar habitat (o.a. moerasbos) te overleven, is niet bekend.

#### (f) Vertegenwoordigers van het genus Bembidion

Dit genus telt in ons land niet minder dan 59 soorten en is dan ook het meest soortenrijke loopkever-genus. Van de 46 soorten die als konstant makropteer te typeren zijn, hebben we bij 39 soorten metingen uitgevoerd; van een 25tal soorten zullen we de frekwentiedistributies voor vliesvleugelontwikkeling (% MAX ALL) illustreren (figuur 20). Alle Bembidion-soorten lijken in onze streken voorjaarsreproductie te vertonen en hebben een zeer gelijkaardig bouwplan (ca. 2.5-6 mm) (determinatieproblemen!).

Van een aantal soorten worden wegens de gelijkaardige frekwentiedistributies voor vleugelontwikkeling slechts resultaten van één staal uitgezet (B. articulatum, B. minimum, B. semipunctatum, B. tibiale, B. varium). Geografische distributies in ons land worden weergegeven op de kaarten 83-141. Hoewel Bembidion-soorten overwegend in allerhande oeversituaties voorkomen, kunnen ze ook strikt aan een bepaald type oeverhabitat gebonden zijn. Deze laatste soorten kennen vaak een beperkte geografische distributie. Voorbeelden hiervan vinden we in slikken en schorren (B. ehippium, iricolor en normannum) of op kiezel- en grind-oevers langs snelstromende waterlopen (B. ascendens, B. atrocoeruleum, B. decorum, B. elongatum, B. fluviatile, B. millerianum, B. monticola, B. prasinum, B. punctulatum en B. tibiale). Ook binnen deze groep zijn voor vrijwel iedere, in detail onderzochte soort subtiële mikro-habitatpreferenties aantoonbaar, die soms gepaard gaan met mikro-morfologische adaptaties (cf. ANDERSEN, J., 1978, 1985a, 1985b; DESENDER et al., 1986). De verspreidingskaarten voor ons land tonen voor de schorrebewonende soorten een exclusieve kustverspreiding, voor de tweede groep soorten een min of meer Middeneuropees-submontaan distributie-areaal (zie ook TURIN et al., 1977). Enkele andere soorten (o.a. B. maritimum en B. octomaculatum) hebben een Atlantisch-Europees areaal of kennen een zuiver fluviatiele verspreiding in Europa langs de grote rivieren (b.v. B. testaceum).

De frekwentiedistributies voor % MAX ALL zijn geordend in figuur 20 weergegeven. Er zijn geen duidelijke verschillen tussen de waarden voor beide sexen van een soort (slechts in 3 stalen hebben de mannetjes een iets hogere, en statistisch significante, gemiddelde waarde; voor de index RVO zijn er 12 dergelijke gevallen, wat een weerspiegeling is van het negatief allometrisch verband tussen VO en DO).

In overeenstemming met het tijdelijke en onvoorspelbare karakter van de habitat van de meeste Bembidion-soorten, bezitten deze inderdaad zeer goed ontwikkelde vliesvleugels en zijn vaak ook continu in het bezit van functionele vliegspieren. Vliegwaarnemingen zijn vrijwel van iedere soort gekend (cf. LINDROTH, 1945; VAN HUIZEN, 1980) : een aantal soorten worden als bijzonder 'vlieglustig' gekarakteriseerd (B. varium, B. punctulatum en B. obliquum). De adaptieve waarde van vliegvermogen is bij veel soorten waarneembaar in het veld : met water begieten van oeverzones doet veel Bembidion-soorten hogerop vluchten, vaak gebeurt

de vluchtreactie vliegend; verschillende soorten kunnen, drijvend op een wateroppervlak, gemakkelijk opstijgen en wegvliegen (cf. DESENDER & SEGERS, 1985; LEHMANN, 1965). PALMEN (1944) beschrijft hoe exemplaren van B. doris, die vaak aan kleine plassen te vinden is, bij het uitdrogen van hun habitat zich vliegend wisten te redden. Veel oeverbewonende Bembidion-soorten overwinteren op plaatsen die niet vlakbij hun oever-habitaten gelegen zijn en vertonen dus eveneens vlieggedrag in functie van habitat-wisseling (cf. MEISSNER, 1983).

B. quadrimaculatum is de laatste soort op de lijst waarbij alle exemplaren over functionele vliegspieren beschikten : opvallend is echter dat dit de meest algemene en eurytope, konstant makroptere Bembidion uit de reeks is (niet alleen op oevers, vaak ook op akkers te vinden). Slechts bij de drie laatstgerangschikte soorten hebben we individuen (bij B. stomoides zelfs alle) aangetroffen die niet meer over vliegspieren beschikten (zelfs niet meer in autolyse). B. bruxellense en B. maritimum, beide reeds met een weinig reductie in de vliesvleugels, vertoonden exemplaren in vliegspierautolyse of met vliegspieren. B. maritimum werd begin april (helaas in lage aantallen) verzameld op een dijk naast een schorre : misschien wijst dit op een vliegspierautolyse tijdens de winter-diapauze. B. nitidulum, B. milleri en B. stomoides hebben duidelijk gereduceerde vliesvleugels. B. nitidulum en B. stomoides komen vooral voor op vochtige plaatsen in bossen, hoewel de laatste sporadisch ook op beschaduwde oevers gevonden is. Vliesvleugelreductie komt hier in ieder geval weer duidelijk met de graad van continuïteit van de habitat overeen. Van B. milleri is de habitat-keuze nog niet goed gekend : vermoedelijk prefereert ze plaatsen met kwelwater op lemige hellingen. Bij B. stomoides is de weergegeven distributie gebaseerd op materiaal uit de Franse Pyreneeën (laagland-gemengd loofbos). Enkele exemplaren, in ons land verzameld, toonden zelfs een geringere relatieve vleugelontwikkeling. Deze soort kan misschien getypeerd worden als vleugelpolymorf, maar meer (inlandse) gegevens zijn noodzakelijk.

Een vergelijking van de vliegspier- en vliesvleugelontwikkeling in dit genus (figuur 21) toont dat de frekwentiedistributies voor de verschillende vliegspierontwikkelingsklassen beduidend verschillen. De distributie voor exemplaren met functionele vliegspieren vertoont een lichte scheefheid naar links, wat er ook op wijst dat een zekere reductie van vliesvleugelontwikkeling kan optreden vooraleer de vliegspierontwikkeling beïnvloed wordt. We kunnen hier ook nog vermelden dat bij alle gedissekeerde soorten waarvan wijfjes met rijpe eieren werden onderzocht (niet bij B. maritimum, B. normannum en B. quadrimaculatum) functionele vliegspieren werden aangetroffen, behalve bij B. stomoides.

#### (g) Vertegenwoordigers van het genus Blethisa, Bradycellus, Broscus en Calathus

Blethisa multipunctata (11.5 mm) en Broscus cephalotes (20 mm) zijn de enige vertegenwoordigers in ons land van hun respectieve genera. Van Bradycellus zijn 7 soorten (ca. 3-5 mm) gemeld, waarvan er 5 reductie vertonen of dimorf zijn. Het genus Calathus is vertegenwoordigd met 8 soorten, waarvan slechts 2 konstant makropteer zijn (ca. 7.5-10.5 mm). De verspreiding van de hier behandelde soorten is te vinden op kaarten 47, 268, 266, 70, 182, 188. De frekwentiedistributies voor % MAX ALL zijn weergegeven in figuur 22.

Blethisa multipunctata is een zeer zeldzame soort die aan oligotrofe vennen, vaak in veenmossen, voorkomt. Vliegwaarnemingen zijn bekend (LINDROTH, 1945) en de soort bezit een behoorlijke vleugelontwikkeling en steeds funktionele vliegspijeren. Dit dispersievermogen is duidelijk adaptief.

Bradycellus verbasci wordt vaak talrijk in lichtvallen gevangen (het afgebeelde staal van eind juli; alle wijfjes met onrijpe ovaria) en bezit eveneens sterk ontwikkelde vliesvleugels. Ze komt meestal voor op zandgrond, vaak in ruderale situaties, ook op kapvlaktes. Een goed vliegvermogen is voor een bewoner van dergelijke tijdelijke situaties eveneens als adaptief te beschouwen. Bradycellus ruficollis daarentegen is een zeldzame soort, die vrijwel exclusief in droge heidevelden met een sterk ontwikkelde strooisellaag voorkomt. In Drente is deze soort vrij talrijk in venstervallen gevangen (DEN BOER et al., 1980), ondanks de reeds behoorlijk gereduceerde vliesvleugels (RVO waarden nog lager dan in onze resultaten !). Deze auteurs interpreteren vlieggedrag bij deze soort als een adaptatie voor klimatologische instabiliteit tijdens het reproductieseizoen (bij deze soort vermoedelijk de winterperiode). Ze maken hierbij echter geen melding of de exemplaren effectief over vliegspijeren beschikten. Het lijkt ons een onwaarschijnlijke verklaring : tijdens de winter is het noodzakelijke gunstige vliegweer slechts uitzonderlijk voorhanden; daarenboven zijn de vliesvleugels behoorlijk gereduceerd (in de buurt van ca. 60 % MAX ALL) wat de vliegcapaciteit wellicht sterk reduceert. Dissektie van exemplaren gevangen in venstervallen kan deze paradox oplossen. Misschien zijn exemplaren van deze kleine soort (die overigens uitstekend op de vegetatie kan klimmen) zelfs niet vliegend in de venstervallen terechtgekomen. Volgens LINDROTH (1945) is B. ruficollis makropteer, terwijl JEANNEL (1942) ze als 'apteer' typeert. Of dit een eventuele variatie van vleugelontwikkeling in verschillende gedeelten van het geografische areaal van deze soort weerspiegelt, kunnen we wegens het ontbreken van kwantitatieve gegevens nog niet beoordelen.

Brosicus cephalotes is een grote loopkeversoort die diepe gangen graaft in zandgrond. Ze komt vooral voor in open milieu's (o.a. gefixeerde duinen, oude zandgroeven, droge heidegebieden). Opvallend zijn de relatief grote vliesvleugels in combinatie met niet ontwikkelde vliegspijeren (bij 2 exemplaren vermoedelijk 'autolyse'). TIETZE (1963a) kon evenmin exemplaren met funktionele vliegspijeren vinden (n = 20). LINDROTH (1945) wees er reeds op dat de dekschilden van deze soort aan de basis sterk verankerd zijn; hij vermoedt zelfs dat ze niet meer kunnen geopend worden. Dit is mogelijk een adaptatie aan de gravende levenswijze (cf. BAEHR, 1980). Als gevolg van deze verankering zou het vliegen sterk belemmerd worden of zelfs niet meer mogelijk zijn. Van B. cephalotes zijn in ieder geval geen vliegwaarnemingen gekend. De relatief grote vleugels zijn dan misschien te beschouwen als een neutraal kenmerk zonder adaptieve waarde (ook niet negatief !). Verspreiding en kolonisatie van nieuwe gebieden kan bij deze grote soort wellicht lopend gebeuren.

De twee vermelde Calathus-soorten tenslotte vertonen in zekere mate gereduceerde vliesvleugels. Tot nu toe hebben we bij beide soorten, die uitsluitend op zandgrond voorkomen (C. mollis bijna exclusief in helmduinen langs de kust), nooit exemplaren met funktionele vliegspijeren of in vliegspierautolyse opgemerkt. Voor C. ambiguus komt TIETZE (1963a) tot eenzelfde besluit na dissektie van 30 kevers. Van C. mollis werden grote aantallen (972 ind.), verzameld gedurende een volledige

jaarcyclus, door ons gecontroleerd. Metingen op kevers uit verschillende populaties leverden geen verschillen op. Deze afbouw van het vliegspier-apparaat staat misschien in verband met de aktivitetsperiode van deze soorten : de nieuwe generatie verschijnt aan het einde van de zomer en reproductie grijpt plaats gedurende de herfst-vroege winter.

C. ambiguus wordt door TIETZE (1963a) bij vleugeldimorfe soorten geklasseerd, hoewel hijzelf nooit brachyptere exemplaren vond. Deze auteur vermoedt trouwens dat brachyptere exemplaren (in oudere literatuur) misschien tot de verwante en vleugeldimorfe C. erratus behoren en foutief gedetermineerd waren. C. mollis wordt door LINDROTH (1945) als vleugeldimorf gekarakteriseerd : hij maakte echter niet het onderscheid tussen C. mollis en C. erythroderus. Voor deze laatste werd recent aangetoond (AUKEMA, in litt.) dat het wel degelijk een aparte (vleugeldimorfe) soort is. C. mollis is daarentegen waarschijnlijk steeds makropteer.

#### (h) Vertegenwoordigers van het genus Calosoma, Chlaenius en Cicindela

Voor ons land zijn 4 Calosoma-soorten (waarvan voor twee slechts enkele zeer oude meldingen voorliggen), 6 Chlaenius-soorten en 6 Cicindela-soorten bekend. Het zijn alle konstant gevleugelde soorten. Hun verspreiding in België wordt weergegeven op de kaarten 24-27, 337-342 en 1-6. De frekwentiedistributies voor % MAX ALL zijn van één Calosoma-, drie Chlaenius- en twee Cicindela-soorten weergegeven in figuur 23. Van geen enkele, hier behandelde soort, beschikten we echter over veel gegevens.

Calosoma inquisitor en C. sycophanta zijn zeldzame soorten die zich vrijwel uitsluitend voeden met rupsen, die ze op loofbomen (vooral op zomereik) bemachtigen. De vleugelontwikkeling van C. inquisitor (een soort van ca. 17 mm) is maximaal en alle gecontroleerde exemplaren waren in het bezit van vliegspieren (klein aantal waarnemingen !). Dit is vermoedelijk een adaptatie aan de gespecialiseerde levenswijze. De kevers verschijnen gewoonlijk met onregelmatige intervallen gedurende de late lente in jaren met zeer veel rupsen (vooral Geometridae), waarna de adulten in een ondergrondse aestivatie gaan (LINDROTH, 1974). Vliegwaarnemingen zijn gekend (LINDROTH, 1945). Deze resultaten tonen aan dat naargelang de levenswijze van een soort de vleugelontwikkeling al dan niet kan afgenomen zijn : bosbewonende soorten die op het bodemoppervlak leven vertonen meestal vleugelreduktieprocessen (zie verder), terwijl dit voor Calosoma-soorten, die meer op de bomen zelf leven en zich snel moeten kunnen verplaatsen op zoek naar meer voedselrijke bomen, niet het geval is.

De aangehaalde Chlaenius-soorten (ca. 10-14 mm) komen alle in matig tot zeer vochtige situaties voor : C. vestitus is bekend van vegetatielose oevers en is dikwijls aan recent ontstane plassen met zuiver, vaak voedselarm water te vinden; C. nigricornis komt in zeer vochtige graslanden voor die meestal winteroverstromingen kennen, terwijl C. nitidulus in matig vochtige graslanden te vinden is. De vleugel- en vliegspierontwikkeling neemt in dezelfde volgorde af (figuur 23). Van de twee eerste soorten zijn vliegwaarnemingen gekend (LINDROTH, 1945) ; C. vestitus vliegt zelfs vaak en LINDROTH (1945) vermeldt dat verplaatsingen over korte afstanden tijdens het jagen op prooien ook dikwijls vliegend gebeuren. Enkele kevers in onze stalen vertoonden vliegspierautolyse maar de distributie van hun vleugelontwikkeling wijkt

niet af van deze voor de kevers met functionele vliegsieren. Bij deze laatste bevonden zich ook enkele wijfjes met rijpe eieren. Ook bij C. nigricornis werd een rijp wijfje met functionele vliegsieren opgemerkt. Bij C. nitidulus werd geen enkel exemplaar met vliegsieren aangetroffen, wel vertoonden een aantal kevers vliegsierautolyse.

Cicindela-soorten tenslotte ('zandloopkevers', ca. 9-17 mm) zijn algemeen bekend als goed en zeer vaak vliegende soorten : de meeste zandloopkevers voeren dagelijkse activiteiten (b.v. het verwerven van prooi) zelfs overwegend vliegend uit. In de resultaten zijn biometrische gegevens van C. campestris (algemeen op droge plaatsen met weinig vegetatie) en C. hybrida (vooral op zandgrond, talrijk op stuifzanden in heidegebieden) opgenomen, hoewel we metingen van alle inheemse soorten uitgevoerd hebben (minstens op één of enkele exemplaren). De vleugelontwikkeling is maximaal (figuur 23), terwijl alle individuen steeds over functionele vliegsieren beschikken. Enkel voor C. germanica (een zeldzame soort van graslanden met schaarse vegetatie) vonden we een iets lager % MAX ALL, terwijl twee gecontroleerde exemplaren vliegsierautolyse vertoonden. Volgens LINDROTH (1974) is op de Britse eilanden C. germanica de enige zandloopkever die niet vaak vliegt.

(i) Vertegenwoordigers van het genus Clivina, Demetrias en Diachromus

Twee Clivina-soorten (waarvan één konstant makropter), drie Demetrias-soorten (waarvan één vleugeldimorf) en één Diachromus-soort (konstant makropter) komen in ons land voor (distributiekaarten 68-69, 358-360 en 258). Beide Demetrias-soorten zijn beperkt tot laag-België. Diachromus germanus kent eerder een Zuideuropese verspreiding en bereikt de noordgrens van zijn areaal in Nederland. Frekwentiedistributies voor % MAX ALL worden voor deze 4 makroptere soorten in figuur 24 weergegeven.

Clivina collaris is een algemene soort (ca. 5 mm) van vochtige habitaten, die echter soms op akkers en in ruderalesituaties aangetroffen wordt. Ze heeft een gravende levenswijze. Op de figuur worden gegevens vergeleken uit drie populaties, verzameld op (a) een recente, ruderales autosnelwegberm, (b) een lemige oever langs een rivier en (c) een raaigras-akker. Hoewel de distributies van vleugelontwikkeling (figuur 24) slechts subtiel verschillen, heeft de akker-populatie gemiddeld iets lagere waarden. Slechts één exemplaar was in het bezit van functionele vliegsieren (cf. gravende levenswijze?). Vliegwaarnemingen zijn gekend (LINDROTH, 1945). Een adaptieve verklaring voor de relatief ver gevorderde reductie van vleugelontwikkeling en de subtiel verschillende verschillen tussen vleugelontwikkeling in verschillende populaties ligt niet voor de hand, temeer daar deze soort toch in vrij tijdelijke situaties leeft.

Demetrias atricapillus en D. imperialis zijn kleine soorten (ca. 5 mm) die beide in matig tot zeer vochtige situaties leven. D. atricapillus kent een algemene verspreiding en wordt meestal op de vegetatie aangetroffen. D. imperialis is veel zeldzamer in ons land; ze is vrijwel beperkt tot rietmoerassen en leeft eveneens op de vegetatie (vooral riet en lisdodde). Niettemin zijn de vliegvleugels bij deze soort vrij sterk gereduceerd (cf. LINDROTH, 1945). DAVID & MARCHAL (1963) vermelden van D. imperialis een 'brachypter' exemplaar in een rietmoeras in Frankrijk. Mogelijk betekent 'brachypter' hier een gelijkaardige vleugelontwikkeling als in onze resultaten. Van D. imperialis is slechts één vliegwaarneming gekend, terwijl er zeer veel voorliggen van D. atricapillus. Dit stemt overeen met

onze resultaten : alle exemplaren van D. atricapillus waren in het bezit van functionele vliegsperen, terwijl slechts enkele exemplaren van D. imperialis hoogstens vliegsperautolyse vertoonden. De laatste soort wordt vaak in eenzelfde habitat (rietmoeras) aangetroffen als Agonum thoreyi (zie hoger) en Odacantha melanura (zie verder) : opvallend is dat deze soorten alle vrij sterk gereduceerde vliesvleugels bezitten. Net als Agonum thoreyi overwintert D. imperialis vaak in bladschijven van moerasvegetatie en kan op deze manier de hogere waterstanden tijdens de winter overleven. Vliesvleugelreduktie lijkt hier opnieuw niet als adaptief te interpreteren.

Diachromus germanus (ca. 9 mm) is in ons land zeldzaam en wordt op oevers of op droge plaatsen met schaarse vegetatie aangetroffen. De vleugels zijn goed ontwikkeld, de vliegsperen functioneel (figuur 24). Het bestudeerde staal werd echter gedurende augustus verzameld; er werden geen wijfjes met rijpe eieren opgemerkt. De levenscyclus en juiste habitatpreferentie van deze soort zijn niet goed gekend.

(j) Vertegenwoordigers van het genus Dicheirotichus

Twee soorten komen hiervan in ons land voor : D. gustavii (ca. 6.5 mm) en D. obsoletus (ca. 7 mm) : het zijn uitgesproken halobionte (schorrebewonende) loopkevers met bijgevolg een kustverspreiding (cf. kaarten 269, 270). D. gustavii komt langs de kusten van Scandinavië tot West-Frankrijk voor. D. obsoletus is eerder Zuideuropees-Mediterraan verspreid en bij ons beduidend zeldzamer dan D. gustavii. Dit volgt ook uit Nederlandse distributie-gegevens (cf. TURIN et al., 1977) en weerspiegelt zich eveneens binnen afzonderlijke schorregebieden : in het 'Zwin' b.v. komen beide soorten samen slechts op een beperkt aantal plaatsen voor, terwijl D. gustavii overal verspreid, ook in randzones, te vinden is. D. obsoletus stelt bijgevolg, althans in ons land, nog striktere eisen aan haar voorkeurshabitat dan D. gustavii. Beide soorten reproduceren tijdens het najaar en zijn hoofdzakelijk nachtactief.

Van bovengenoemde soorten zijn verschillende schorre-populaties bestudeerd (zie figuur 25). Opvallend is de veel betere vleugelontwikkeling van D. obsoletus in vergelijking met D. gustavii. De meeste exemplaren vertonen echter vliegsperautolyse. Van beide soorten hebben we ook exemplaren met functionele vliegsperen aangetroffen, hoewel de proportie bij D. obsoletus duidelijk hoger ligt en bij deze soort sommige rijpe wijfjes eveneens over functionele vliegsperen beschikken. De schaarse exemplaren van D. gustavii, in het bezit van functionele vliegsperen, vertonen gemiddeld veel grotere vliesvleugels dan de andere exemplaren, waarbij zelfs geen vliegsperirrudimenten meer werden opgemerkt. Kevers van beide soorten met functionele vliegsperen komen daarenboven slechts in een beperkte periode voor (juli-september) tijdens dewelke de nieuwe kevergeneratie verschijnt en vlieggedrag kan vertonen (cf. MEIJER, 1973, 1974). Vliegwaarnemingen (vooral vangsten in lichtvallen) zijn van beide soorten gekend, hoewel in ons land veel frekwenter van D. obsoletus (eigen waarnemingen). D. obsoletus werd in België ook sporadisch verder in het binnenland gevangen met lichtvallen (cf. distributiekaart 270).

(k) Vertegenwoordigers van het genus Dromius

In ons land komen 11 Dromius-soorten (ca. 3-6 mm) voor : 8 zijn konstant makropter. Metingen werden bij 7 soorten uitgevoerd. De

frekwentiedistributies voor % MAX ALL worden voor 3 soorten geïllustreerd in figuur 26. De geografische verspreiding in ons land is weergegeven op kaarten 361-371.

Een aantal Dromius-soorten zijn predatoren met een arboreale levenswijze : in verband daarmee beschikken ze vrijwel alle over goed ontwikkelde vliegvleugels (D. agilis, D. fenestratus, D. quadrimaculatum). Enkel D. quadrinotatus vertoont reeds een vrij sterke reductie (figuur 26), terwijl een gedeelte van de exemplaren zonder functionele vliegspieren in vliegspierautolyse is. Van deze boombewonende soorten zijn vliegwaarnemingen gekend (zie o.a. LACMAN, in druk; LINDROTH, 1945). D. melanocephalus is de enige makroptere soort (die we hier behandelen) die niet arboreaal is en droge graslanden prefereert, waar ze vaak op grassen klimt (b.v. vaak talrijk op helmgras in duinen). De vliegvleugels zijn hier nog meer gereduceerd (metingen voor twee populaties toonden geen verschillen, vliegspieren waren bij geen enkel exemplaar ontwikkeld). Ook van deze soort liggen echter vliegwaarnemingen voor (cf. VAN HUIZEN, 1980).

Wegens hun speciale levenswijze zijn Dromius-soorten vaak moeilijk te bemonsteren en worden ze dikwijls over het hoofd gezien : gegevens in verband met algemeenheid of zeldzaamheid kunnen in ieder geval dan ook onderschattingen zijn.

#### (1) Vertegenwoordigers van het genus Dyschirius

Dyschirius-soorten zijn gemakkelijk herkenbaar aan hun afwijkend bouwplan dat sterk gewijzigd is in functie van een gravende levenswijze. Het zijn kleine loopkevers (ca. 3-5.5 mm) die meestal geassocieerd leven met Bledius-soorten (kortschildkevers), waarmee ze zich voeden (FREUDE et al., 1976). Voor ons land zijn 16 Dyschirius-soorten gemeld, die wegens hun sterk gelijkaardige morfologie en hun kleine afmetingen de nodige determinatieproblemen kunnen opleveren. Slechts één soort vertoont vleugeldimorfie, tevens de algemeenste soort van het genus, is niet gebonden aan Bledius-soorten en is in allerhande vochtige milieu's te vinden. Metingen van 7 konstant gevleugelde soorten werden verzameld; frekwentiedistributies voor % MAX ALL worden van 5 soorten weergegeven in figuur 27.

Een groot gedeelte van deze Dyschirius-soorten is zeer zeldzaam in ons land en komt vrijwel uitsluitend in vegetatievrije (tijdelijke) oeversituaties voor waar de kevers hun leefgangen graven (b.v. in slikken en schorren of op zandige oevers aan brakwaterplassen) : de geografische distributie van verschillende soorten (cf. kaarten 53-67) is dan ook beperkt tot de kuststreek (b.v. D. chalceus, D. extensus, D. impunctipennis, D. laeviusculus, D. obscurus, D. salinus); D. luedersi is vooral talrijk op klei-oevers en is het meest abundant dichtbij de kust.

De vleugels (figuur 27) zijn bij de meeste soorten zeer goed ontwikkeld, vliegspieren zijn vrijwel steeds functioneel (ook bij wijfjes met rijpe ovaria) en er bestaan vliegwaarnemingen (cf. LINDROTH, 1945; VAN HUIZEN, 1980). Slechts van D. aeneus (een algemene soort van lemige oevers aan traagstromend water; ook op vochtige zandgrond) vonden we een aantal exemplaren in vliegspierautolyse. Toch werden ook hier veel wijfjes met tegelijk rijpe ovaria en functionele vliegspieren aangetroffen.

D. thoracicus wijkt af van alle andere gevleugelde soorten (cf.



figuur 27) : de vliesvleugels zijn behoorlijk gereduceerd, terwijl ook de vliegspiereen niet ontwikkeld waren bij de onderzochte kevers. Deze soort is gekend van fijnzandige oeverzones, hoewel we ze zelf soms op een grote afstand van water op matig vochtige zandgrond hebben aangetroffen. Het onderzochte staal bestond echter vooral uit pas uitgesloten exemplaren van de nieuwe generatie, waarbij vliegspierontwikkeling moeilijker te evalueren is.

Samengevat lijkt de adaptieve waarde van een goed dispersievermogen voor de meeste Dyschirius-soorten duidelijk, behalve voor één soort die opnieuw een zekere mate van reductie vertoont ondanks het feit dat ze in een gelijkaardig milieu leeft als de andere soorten.

#### (m) Vertegenwoordigers van het genus Elaphrus

In ons land komen slechts vier Elaphrus-soorten (ca. 6-8 mm) voor : ze zijn alle konstant gevleugeld en komen in uiteenlopende oeversituaties voor. De distributies in ons land worden geïllustreerd op de kaarten 48-51. E. riparius en E. cupreus zijn algemeen : de eerste op open, weinig begroeide oevers, vaak aan recent ontstane plassen, de tweede op meer beschaduwde oeverzones, niet zelden ook in elzenbroekbossen. E. uliginosus is veel zeldzamer en handhaaft zich vooral in zure graslanden of venige gebieden (waar veel mossen groeien, cf. LINDROTH, 1945). E. aureus tenslotte is bijzonder zeldzaam : zeer recent hebben we een populatie van deze soort (waarvan slechts enkele zeer oude meldingen gekend waren) aangetroffen langs de Maas. E. aureus kent een fluviatiele verspreiding (submontaan Europees, cf. FRÉUDE et al., 1976) en wordt bijna uitsluitend gemeld van lemige oevers aan stromend water (grote rivieren). Van alle Elaphrus-soorten werden metingen uitgevoerd en de bekomen frekwentiedistributies zijn weergegeven in figuur 28.

De vliesvleugels zijn bij alle soorten vrij goed ontwikkeld, behalve bij E. aureus, die een duidelijke reductie vertoont. Tevens is dit de enige soort waarvan slechts een klein gedeelte van de kevers in onze stalen funktionele vliegspiereen had. Eén mannetje van E. uliginosus en een groot gedeelte van de kevers van E. aureus waren in het bezit van geautolyseerde vliegspiereen. Alle wijfjes van E. riparius, E. cupreus en E. uliginosus waren tegelijk in het bezit van rijpe ovaria en funktionele vliegspiereen. Van de vier soorten liggen vliegwaarnemingen voor (LINDROTH, 1945). Volgens BAUER (1974) vliegt E. riparius beter en regelmatiger dan E. cupreus. Dit stemt overeen met een gemiddeld iets betere vleugelontwikkeling bij E. riparius (zie figuur 28).

We weten niet in hoeverre de populatie van E. aureus als een reliktpopulatie te beschouwen is : in dat geval zou isolatie aan de basis kunnen liggen van de waargenomen vliesvleugelreductie; deze zou mogelijk door in het verleden opgetreden emigratie van exemplaren met beter ontwikkelde vliesvleugels geleidelijk verlaagd zijn tot het nu vastgestelde niveau. Een andere verklaring (adaptatie) ligt in ieder geval niet voor de hand.

#### (n) Vertegenwoordigers van het genus Harpalus

Dit soortenrijk genus is in ons land vertegenwoordigd met 42 soorten, waarvan er 37 konstant gevleugeld zijn. Het zijn middelgrote tot grote soorten (ca. 7-15 mm). Verspreidingskaarten voor ons land tonen opnieuw een behoorlijk aantal zeldzame soorten (kaarten 281-322).

Metingen werden verricht op exemplaren van 25 soorten. In figuur 29 illustreren we frekwentiedistributies voor % MAX ALL van 14 soorten. Een groot gedeelte van deze soorten is in mindere of meerdere mate karakteristiek voor droge, open habitaten op zandgrond. Veel soorten vertonen zomer-najaar-reproductie en zijn uitsluitend nachtaktief. Bij een aantal soorten is de cyclus wellicht gespreid over twee jaren (cf. LUFF, 1980), waarbij de nieuwe generatie verschijnt tijdens het late voorjaar of de zomer, maar waarschijnlijk zelf slechts het volgende jaar gedurende zomer-najaar zal reproduceren (vermoedelijk bij o.a. H. puncticeps, H. rufipes, H. smaragdinus, H. rubripes, H. tardus). Onderzoek van een groter aantal soorten is echter noodzakelijk om dit te bevestigen. Van enkele andere soorten is bekend dat ze eerder een voorjaarsreproductie vertonen (o.a. H. distinguendus, H. aeneus, H. serripes, H. servus).

Opvallend is dat de drie eerstvermelde soorten in figuur 29 (met maximaal ontwikkelde vliesvleugels) tijdens zomer-najaar reproduceren en bij een groot aantal exemplaren vliegspierautolyse vertonen (zoals bij enkele Amara-soorten, zie hoger). H. puncticeps komt talrijk voor in open en droge milieu's, niet zelden kultuurgronden of ruderaal terreinen. H. rufipes is zeer algemeen op akkers, vooral waar een goed ontwikkelde kruidlagen voorhanden is. H. smaragdinus is vrij schaars op gefixeerde zandgronden met een vleksgewijze vegetatie. Geschikte habitaten moeten door deze soorten vermoedelijk regelmatig (opnieuw) gekoloniseerd worden. Van alle soorten zijn veel vliegwaarnemingen gekend (cf. LINDROTH, 1945), maar ze blijken gedurende een korte periode in de loop van het jaar gekoncentreerd te zijn (vooral de zomerperiode, minstens bij enkele soorten vooral post-teneraal). Voor H. rufipes vergelijken we de vleugelontwikkeling voor kevers verzameld tijdens vliegactiviteit (met lichtvallen) met deze voor kevers verzameld in bodemvallen. Deze laatste tonen gemiddeld iets lagere waarden. DEN BOER et al. (1980) maken een soortgelijke vergelijking van RVO voor kevers verzameld in venstervallen en in bodemvallen en vinden geen opvallende verschillen in vliesvleugelontwikkeling. Hun bekomen RVO-waarden (ca. 2.8-2.9) komen goed overeen met onze resultaten. TIETZE (1963a) onderzocht de vliegspierontwikkeling van een klein aantal individuen van H. rufipes en kwam tot het besluit dat de vliegspieren vermoedelijk bij ouder wordende kevers geleidelijk degenereren.

Tot en met H. aeneus (figuur 29) vertonen de meeste soorten een groter aandeel van exemplaren met functionele vliegspieren (vaak tegelijk ook met rijpe eieren), terwijl de overige kevers meestal in vliegspierautolyse zijn (alleen bij H. rufibarbis heeft een vrij groot aantal kevers geen vliegspierresten). Bij H. rufibarbis (een soort van schorren en ruderaal situaties in het binnenland) is de vliesvleugelontwikkeling gemiddeld duidelijk hoger voor de vliegende exemplaren (gevangen in venstervallen) dan voor de kevers uit handvangsten.

Vanaf H. serripes (figuur 29) komen we bij soorten terecht van droge tot zeer droge situaties. Enkele zijn in ons land zeldzaam: H. serripes b.v. houdt zich bijna uitsluitend op in oude binnenduinen, H. anxius in grote aantallen in duingraslanden, H. servus in duinen (zowel aan de kust als in de Kempen). H. tardus is een algemene soort in verschillende vegetatietypes (graslanden of struwelen) op droge zandgrond. H. latus tenslotte is vrij algemeen in allerlei droge situaties.

Vanaf H. serripes neemt de vliesvleugelontwikkeling af tot gemiddelde waarden van nog slechts ca. 60 % MAX ALL (figuur 29).

Kevers met functionele vliegspieren (of in vliegspierautolyse) zijn bijzonder schaars. Voor H. rubripes en H. latus bestaan er enkele vliegwaarnemingen (VAN HUIZEN, 1980); LINDRÖTH (1945) vermeldt één vliegwaarneming voor H. tardus. Enkele soorten vertonen seizoenale variatie in vliegspierontwikkeling waarbij reproductie en vliegvermogen meestal niet samen optreden (cf. DESENDER, 1988; o.a. H. attenuatus en H. rubripes). Bij H. tardus vertonen geselecteerde individuen, in het bezit van vliegspieren, beter ontwikkelde vliesvleugels dan kevers zonder vliegspieren. DEN BOER et al. (1980) vinden voor H. latus RVO-waarden van ongeveer 1.5 (bodenvallen), wat hoger is dan in onze resultaten (1.3). Dit kan misschien verklaren waarom DEN BOER et al. (1980) enkele exemplaren in venstervallen gevangen hebben (met RVO-waarde van gemiddeld ca. 1.7 !). In hoeverre deze algemene soort elders in ons land een betere vleugelontwikkeling bezit dan in de bestudeerde, vermoedelijk oude, populatie (oud en sterk ontkalkt binnenduin), hebben we niet onderzocht.

In een globale vergelijking van de vliesvleugel- en vliegspierontwikkeling voor het genus Harpalus (figuur 30), blijken, net als bij Agonum, Amara en Bembidion (zie hoger), exemplaren met een vliesvleugelontwikkeling onder ca. 60 % MAX ALL nooit ontwikkelde vliegspieren te bezitten. De klasse van exemplaren met vliegspierautolyse vertoont gemiddeld hogere waarden van vleugelontwikkeling dan de klasse met functionele vliegspieren : dit wordt vooral in de hand gewerkt door de eerstbesproken soorten die vaak autolyse vertonen, ondanks zeer goed ontwikkelde vliesvleugels. Hetzelfde hebben we vastgesteld bij het genus Amara.

#### (o) Vertegenwoordigers van het genus Lebia en Leistus

Het genus Lebia is in ons land vertegenwoordigd met 4, als konstant makropteer bekende, soorten. De lichaamsgrootte varieert van 4.5 tot 7 mm; hun verspreiding is weergegeven op kaarten 353-356. De biologie van deze soorten is merkwaardig : zeker in het geval van L. chlorocephala (de enige soort waarvan we biometrische gegevens hebben verzameld) is de larve een ektoparasiet van Chrysomeliden-poppen (haantjes) (LINDRÖTH, 1974). Het adult vertoont trouwens een grote gelijkenis (mimicry) met bepaalde haantjes. L. chlorocephala wordt in bloemrijke graslanden, vaak op de vegetatie, aangetroffen.

De frekwentiedistributie voor % MAX ALL (slechts een klein aantal kevers beschikbaar) toont een vrij ver doorgedreven vleugelreductie met veel variatie (figuur 31). Alle gedissekeerde exemplaren vertoonden volledig afgebouwde vliegspieren. Op basis van deze schaarse gegevens is de soort misschien beter als vleugelpolymorf te karakteriseren. Volgens LINDRÖTH (1945) is ze makropteer met goed ontwikkelde vleugels, hoewel geen vliegwaarnemingen voorhanden zijn. Deze auteur slaagde er niet in om onder glas in zonlicht exemplaren tot vliegen te dwingen (een techniek die nochtans bij vliegvaardige kevers meestal een positieve reactie oplevert).

Zes Leistus-soorten komen in ons land voor (ca. 6-8.5 mm). Daarvan is één soort konstant brachypteer. De overige soorten worden hier behandeld. De geografische verspreiding in ons land (kaarten 30-35) verschilt naargelang de soort. L. spinibarbis is een zeldzame soort van lichtrijke bossen op zandgrond en is soms ook op droge heidevelden te vinden. L. fulvibarbis komt vooral in laag-België voor en kent een

Atlantisch-Europese verspreiding op vochtige plaatsen, meestal in bossen (vaak moerasbos). L. rufomarginatus is een vrij algemene bossoort (vaak in vochtige situaties) en heeft een Euro-Kaukasisch areaal. Laatstgenoemde soort zou slechts relatief recent naar West-Europa uitgebreid zijn (cf. FREUDE et al., 1976; HORION, 1938). Ons land kent in ieder geval relatief meer recente dan oude waarnemingen (cf. kaart 34). L. rufescens is vooral talrijk in moerasbossen. L. ferrugineus tenslotte is de meest droogteminnende soort van het genus en is in verschillende habitaten (vooral op zandgrond) algemeen (o.a. in lichtrijke bosbestanden, in droge graslanden, in helmduinen). Vermelden we tenslotte dat de levenscyclus van Leistus-soorten bijzonder is : de nieuwe generatie verschijnt tijdens het voorjaar en reproduceert in het najaar na een aestivatie-periode.

De frekwentiedistributies voor % MAX ALL worden geordend weergegeven in figuur 32. Metingen in twee populaties van L. fulvibarbis leverden geen verschillen op. De zeldzaamste soort (L. spinibarbis) heeft tevens de beste vleugelontwikkeling (en vermoedelijk in relatie daarmee ook het grootste aandeel kevers met funktionele vliegspieren). Van deze soort is ook bekend dat ze goed vliegt (LINDROTH, 1945). De adaptieve waarde van een goed vliegvermogen is niet duidelijk. Leistus-soorten (zeker L. fulvibarbis en L. rufomarginatus, cf. BAUER, 1985) zijn gespecialiseerde predatoren op springstaarten : in hoeverre jaarlijkse schommelingen in voedselaanbod eventueel korreleren met het optreden van vlieggedrag, is niet bekend. Behalve L. spinibarbis vertonen alle overige soorten slechts weinig exemplaren met funktionele vliegspieren, terwijl vliegwaarnemingen ontbreken. Bij L. fulvibarbis en L. rufomarginatus treedt een duidelijke seizoenale variatie in vliegspierontwikkeling op : het grootste aandeel exemplaren met funktionele vliegspieren vindt men steeds tijdens het voorjaar (dus vóór de reproductieperiode, cf. DESENDER, 1988). Wijfjes met funktionele vliegspieren hebben nooit rijpe eieren in de ovaria. DEN BOER et al. (1980) bekomen voor L. rufomarginatus RVO-waarden die goed overeenstemmen met onze resultaten. LINDROTH (1945) vermeldt nog dat deze soort in Midden- en Zuid-Europa vleugeldimorf zou zijn. Dit is in ons land niet het geval. Van L. rufescens, die behoorlijk gereduceerde vliesvleugels heeft (ook opgemerkt door LINDROTH (1945) voor materiaal uit Zweden, zie DEN BOER et al., 1980) vonden we in het bestudeerde staal één exemplaar met vliegspieren (tegelijk de relatief grootste vleugels). Alle andere kevers vertoonden zelfs geen vliegspierrudimenten meer. Bij L. ferrugineus werden evenmin nog vliegspierrudimenten aangetroffen; de vleugels waren gemiddeld nog iets minder goed ontwikkeld. LARSON (1978) controleerde de vliegspieren bij vier exemplaren en stelde geen enkele ontwikkeling vast. Ook LINDROTH (1945) en LARSON (1978) onderstrepen de relatief zwak ontwikkelde vliesvleugels met opvallend zwakke beadering van L. ferrugineus.

Opnieuw zijn in dit genus de selektieve voordelen verbonden met de vastgestelde vleugelontwikkeling niet gemakkelijk te begrijpen.

(p) Vertegenwoordigers van het genus Lionychus, Loricera, Nebria, Notiophilus en Odacantha

Lionychus quadrillum (ca. 3.5 mm) is een zeldzame verschijning in ons land. De soort bevindt zich hier aan de noordgrens van haar Zuideuropees areaal (kaart 376) (TURIN et al., 1977). Het is een thermofiele kever die op grindoevers langs stromend water te vinden is.

Wellicht zijn vooral de korrelgrootte van het substraat in combinatie met een hoge temperatuur sleutelfactoren bij de habitatkeuze : L. quadrillum wordt immers eveneens tussen grind van spoorwegbermen aangetroffen (zie ook LINDROTH, 1949). Metingen, uitgevoerd op twee populaties (van een grindoever en een spoorwegberm), tonen geen opvallende verschillen tussen de frekwentiedistributies voor % MAX ALL (figuur 33; slechts lage aantallen beschikbaar) : de vliesvleugels zijn vrij sterk gereduceerd, terwijl vliegspieren steeds ontbreken. Vliegwaarnemingen zijn onbekend (LINDROTH, 1949).

Loricera pilicornis (ca. 7 mm) kent een Circumpolaire distributie en is algemeen in uiteenlopende, meestal vochtige, habitaten (kaart 52). Vliesvleugels en vliegspieren zijn maximaal ontwikkeld (figuur 34); er zijn talrijke vliegwaarnemingen voorhanden (ALLEN, 1955; DEN BOER et al., 1980; LINDROTH, 1945). Grote aantallen van deze soort, verzameld in een graasweide werden gecontroleerd op vliegspierontwikkeling : alle exemplaren bleken in het bezit van functionele vliegspieren, behalve enkele pas uitgeslopen kevers. Vleugelontwikkeling verschilt niet tussen vliegende en niet-vliegende exemplaren (DEN BOER et al., 1980). L. pilicornis kent een min of meer 'nomadische' levenswijze en kan plots uit een habitat verdwijnen of ergens anders algemeen verschijnen. Misschien is dit adaptief in verband te brengen met de sterk gespecialiseerde predatie op springstaarten.

Het genus Nebria is in ons land met drie soorten vertegenwoordigd (waarvan één slechts éénmalig werd waargenomen) (kaarten 36-38). Het zijn vrij grote, makroptere soorten (ca. 10-12 mm) met een gelijkaardige levenscyclus als de hogervermelde Leistus-soorten. N. salina (die in droge graslanden en heidevelden voorkomt) is minder algemeen dan N. brevicollis, die zowel in vrij droge bossen als in allerlei graslanden talrijk kan zijn. Het geografisch areaal van N. salina is beperkt (Atlantisch-Westeuropes). De vleugelontwikkeling (figuur 34) is bij N. brevicollis een weinig (statistisch beduidend) zwakker dan bij N. salina. Bij N. salina werd een groot aantal exemplaren met vliegspieren aangetroffen, de overige individuen vertoonden vliegspierautolyse, zoals ook de meeste exemplaren van N. brevicollis. Vermoedelijk treedt bij N. brevicollis seizoensale variatie in vliegspierontwikkeling op : rijpe wijfjes zijn vrijwel nooit in het bezit van functionele vliegspieren. Voor N. salina werd dit niet onderzocht. Vliegwaarnemingen zijn van beide soorten gekend (cf. LACMAN, in druk; NELEMANS, 1983). Volgens NELEMANS (1983) is N. brevicollis in ieder geval geen regelmatig vliegende soort. Biometrische gegevens verzameld door DEN BOER et al. (1980) leveren voor N. brevicollis gelijkaardige RVO-waarden op als in onze studie.

Onder de 8 inheemse Notiophilus-soorten (ca. 4.5 mm) bevinden zich slechts 3 konstant gevleugelde; de overige vertonen vleugeldimorfie. N. substriatus komt algemeen voor in droge graslanden, niet zelden op kultuurgronden (b.v. graasweiden, recent aangelegde autosnelwegbermen)(kaart 46). De vleugels zijn vrij goed ontwikkeld. Slechts één exemplaar (een wijfje met rijpe ovaria) was in het bezit van functionele vliegspieren. Van N. substriatus zijn enkele vliegwaarnemingen gekend (LINDROTH, 1945). N. rufipes is een vrij zeldzame stenotope bossoort (gemengd loofbos op zandgrond) (kaart 45). De vliesvleugels zijn vrij sterk gereduceerd (figuur 34), terwijl we bij geen enkele kever vliegspieren hebben aangetroffen. Dit komt overeen met de biometrische gegevens verzameld door DEN BOER et al. (1980) en met het ontbreken van vliegwaarnemingen.

Odacantha melanura tenslotte is een ca. 7 mm grote soort die typisch is voor rietmoerassen, vooral in laag-België (kaart 347). De vleugels zijn sterk gereduceerd, wat LINDROTH (1945) ook in Zweden opmerkte; vliegspieren zijn niet ontwikkeld; 3 exemplaren behoorden tot de vliegsperautolyse-klasse en beschikten tevens over de grootste vliesvleugels. Vliegactiviteit werd bij deze soort nooit waargenomen. O. melanura klimt zeer goed en vertoeft vaak op riet en lisdodde waardoor overleven in een rietmoeras blijkbaar mogelijk is zonder regelmatig te vliegen (zie ook Demetrias imperialis).

(q) Vertegenwoordigers van het genus Omophron, Oödes, Panagaeus, Perileptus en Pogonus

Omophron limbatum (5.5 mm) heeft een typische bolvormige habitus en behoort tot een aparte subfamilie van de Carabidae (LINDROTH, 1974). Ze wordt vooral in laag-België op vegetatieloze, zandige oevers van krekken of oligotrofe plassen aangetroffen (kaart 7) wat in overeenstemming is met een behoorlijke vleugelontwikkeling (figuur 35). Niettemin werden slechts een beperkt aantal exemplaren met functionele vliegspieren gevonden. De meeste kevers vertoonden vliegsperautolyse. LINDROTH (1945) vermeldt één vliegwaarneming.

Oödes helopioides (8.5 mm), aan stilstaand water gebonden, komt voor in rietmoerassen of op oevers met rijke vegetatie (kaart 344). De vleugels (figuur 35) zijn hier tot ca. 50 % MAX ALL gereduceerd. Ook LINDROTH (1945) konstateerde relatief kleine vliesvleugels; vliegwaarnemingen ontbreken. O. helopioides klimt vaak langs stengels onder water en heeft dus een gedeeltelijk subaquatische levenswijze (veldwaarnemingen, zie ook LINDROTH, 1974). Vleugelreduktie lijkt dus tengevolge van andere aanpassingen geen bezwaar te zijn voor de overleving van individuen van deze soort.

Het genus Panagaeus is met twee soorten (7-8 mm) vertegenwoordigd. Ze komen verspreid in ons land voor (kaarten 345-346) : P. cruxmajor vooral in vochtige hooilanden, P. bipustulatus in droge habitaten (vooral talrijk in struwelen van onze kustduinen, ook op droge (kalk)hellingen). De eerstvermelde soort toont beginstadia van vleugelreduktie (figuur 35), terwijl de schaarse exemplaren met functionele vliegspieren tevens over de grootste vliesvleugels beschikken. Bij P. bipustulatus zijn de vleugels en vliegspieren nog verder gereduceerd. Van beide soorten zijn geen vliegwaarnemingen bekend.

Perileptus areolatus is een kleine (2.5 mm) en in ons land zeldzame (kaart 72) loopkever, strikt gebonden aan fijne grind-afzettingen langs snelstromende rivieren. De vleugel- en vliegsperontwikkeling zijn maximaal, en vormen vermoedelijk een adaptatie aan de onvoorspelbaarheid van waterstanden. Ook rijpe wijfjes hebben steeds functionele vliegspieren. Van P. areolatus zijn veel spontane vlucht-waarnemingen gekend (cf. LINDROTH, 1945; eigen waarnemingen).

Het genus Pogonus tenslotte is met drie soorten (ca. 5-7 mm) vertegenwoordigd, die alle strikt aan slikken en schorren gebonden zijn en bijgevolg een exclusieve kustverspreiding kennen (kaarten 23-25). P. chalceus is vleugelpolymorf (zie DESENDER, 1985b). Van P. litoralis beschikken we over biometrische gegevens. Deze soort bereikt in onze streken de noordgrens van haar distributie-areaal en is in ieder geval veel zeldzamer dan de sterk verwante P. chalceus. Metingen verzameld in

een populatie te Oostende en aan de Somme-monding (Frankrijk) tonen geen grote verschillen : gemiddeld zijn de exemplaren van de Somme (meer naar het centrum van het areaal van de soort) iets groter. In beide gevallen is de vliesvleugel- en vliegspierontwikkeling maximaal (figuur 35). Wijfjes met rijpe ovaria bezitten eveneens functionele vliegsperen. P. litoralis is gemiddeld duidelijk groter dan P. chalceus.

(r) Vertegenwoordigers van het genus Pterostichus

Van het soortenrijk genus Pterostichus werden in ons land reeds 23 soorten aangetroffen, die een bijzonder grote variatie in grootte (ca. 5-18 mm), in algemeenheid (cf. kaarten 154-176) en geprefereerde habitaten, in levenscycluskenmerken en in vliesvleugelontwikkeling tonen. Slechts 11 soorten zijn konstant makropter; metingen en dissekties werden uitgevoerd bij 9 van deze soorten; frekwentiedistributies voor % MAX ALL worden van 6 soorten in dalende orde van gemiddeld % MAX ALL weergegeven (figuur 36).

Slechts enkele soorten vertonen een maximale vleugelontwikkeling en tegelijk een groot aandeel exemplaren met functionele vliegsperen. P. gracilis is een zeldzame, oeverbewonende soort, die op zeer vochtige plaatsen met een rijke vegetatie voorkomt. Meestal overstromen deze plaatsen regelmatig, tenminste tijdens de winter. Een goed dispersievermogen is voor een soort van een dergelijk milieu duidelijk adaptief. Hetzelfde geldt voor P. aterrimus, een zeer zeldzame soort van veenmosbulten in of langs oligotrofe vennen. Bij beide soorten werden enkele exemplaren in vliegspierautolyse aangetroffen. Niettemin bezitten veel rijpe wijfjes functionele vliegsperen. LINDROTH (1945) merkte reeds op dat de vleugels van P. gracilis in verhouding tot die van andere verwante soorten relatief groter zijn en signaleerde van beide soorten vliegwaarnemingen.

De overige soorten vertonen een duidelijke afname in de vleugelontwikkeling; exemplaren met functionele vliegsperen zijn schaarser. Enkel voor P. cupreus, die vochtige graslanden verkiest, maar niet zelden ook aan oevers of zelfs in vrij droge situaties voorkomt, is er nog geen verschil in de vleugelontwikkeling van exemplaren met of zonder vliegsperen; de kevers zonder functionele vliegsperen vertonen hier nog vliegspierautolyse. Verder is bij P. cupreus de grote variatie in vleugelontwikkeling opvallend : misschien vormt deze een beginstadium naar vleugelpolymorfie (cf. uiteenlopende habitaten waar de soort gevonden wordt). LINDROTH (1945) vermeldt relatief veel vliegwaarnemingen.

P. niger komt vooral in bossen voor op vrij vochtige plaatsen; de vleugels zijn verder gereduceerd, hoewel DEN BOER et al. (1980) nog merkkelijk lagere RVO-waarden aanhalen : ca. 1.3 ten opzichte van 1.8 in onze stalen. Ook LINDROTH (1945) merkt op dat de vleugels van deze grote soort relatief klein zijn en geeft slechts enkele vliegwaarnemingen op. WITZKE (1973) beschouwt P. niger als een vleugeldimorfe soort met overgangsvormen tussen beide morfen (opm. : vleugelpolymorfie ?). Wegens het ontbreken van biometrische gegevens kunnen we dit niet verder uitdiepen. Volgens WITZKE (1973) zijn er van P. niger slechts weinig vliegwaarnemingen.

P. versicolor is een zustersoort van P. cupreus, die op veel drogere graslanden, vooral op zandgrond, algemeen is. Individuen met functionele

vliegspieren (geselecteerd uit een jaarcyclus) bereiken voor vliesvleugelontwikkeling en gemiddelde lichaamsgrootte statistisch beduidend hogere waarden dan exemplaren zonder functionele vliegspieren uit dezelfde reeks. Onze RVO-waarden vertonen een goede overeenkomst met de resultaten van DEN BOER et al. (1980) : volgens deze laatste bezitten exemplaren gevangen in venstervallen gemiddeld beter ontwikkelde vliesvleugels. De laatste frekwentiedistributie voor % MAX ALL van deze soort komt voort uit de studie van een vermoedelijk oude populatie (oude heide, Houthalen) : de waarden voor vliesvleugelontwikkeling zijn hier nog iets lager, terwijl één exemplaar met functionele vliegspieren en enkele exemplaren in vliegspierautolyse gemiddeld opnieuw grotere vliesvleugels hadden. Het is mogelijk voor P. versicolor seizoensvariëteit in vliegspierontwikkeling aan te tonen : maximaal bezit slechts 10-20 % van de kevers de mogelijkheid vliegspieren te ontwikkelen, en dit vooral vóór of na de jaarlijkse reproductieperiode (voorjaar - vroege zomer). Individuele variëteit in vliegspierontwikkeling werd voor P. versicolor reeds door TIETZE (1963a) opgemerkt.

P. oblongopunctatus tenslotte heeft nog kleinere vliesvleugels (cf. DEN BOER et al., 1980 en LINDROTH, 1945). Van de ca. 500 gecontroleerde exemplaren van deze bosbewonende soort bleken slechts enkele individuen (waaronder enkele wijfjes met rijpe ovaria) in het bezit van functionele vliegspieren (zie ook BRUNSTING, 1981). De % MAX ALL-waarden van dergelijke kevers zijn opnieuw groter dan van exemplaren zonder vliegspieren, wat overeenkomt met resultaten van DEN BOER et al. (1980) : één individu werd in een vensterval gevangen en was in het bezit van relatief grotere vliesvleugels. Een populatie van deze soort uit bossen in de 'Hoge Venen' toont nog iets lagere waarden van vliesvleugelontwikkeling en nooit exemplaren met functionele vliegspieren. TIETZE (1963a) dissekeerde 17 exemplaren en vond bij geen enkele kever nog vliegspierrudimenten.

Een goede vleugelontwikkeling blijkt bij slechts enkele Pterostichus-soorten selektief voordelig te zijn. Reduktie is bij verschillende 'makroptere' soorten vrij ver doorgedreven. Opvallend is opnieuw het gemiddeld samengaan van goed ontwikkelde vliesvleugels en vliegspieren. Dit wordt samengevat in figuur 37. Beneden een waarde van ca. 60 % MAX ALL beschikken weerom slechts zeer weinig kevers over functionele vliegspieren. De distributie van de vleugelontwikkeling voor kevers in vliegspierautolyse valt binnen dezelfde range als voor exemplaren met vliegspieren.

#### (s) Vertegenwoordigers van het genus Stenolophus en Synuchus

Drie Stenolophus-soorten, alle makropteer, komen in ons land voor (5.5-6.5 mm). Geografische distributies worden geïllustreerd op de kaarten 259-261. Metingen werden uitgevoerd bij S. mixtus, een minder algemene soort van eutrofe oevers (soms aan tijdelijke plassen en vennen), die vooral in laag-België aangetroffen wordt, en bij S. teunus, een algemene soort van vochtige habitaten, tijdelijke ruderaal situaties of akkers. Bij beide soorten hebben alle kevers (o.a. rijpe wijfjes) functionele vliegspieren (figuur 38) wat als adaptief te interpreteren is. De vleugelontwikkeling is maximaal voor S. mixtus, maar lager voor de algemenere S. teunus. Deze verlaging is opnieuw niet gemakkelijk te begrijpen.

Synuchus nivalis (7.5 mm), een soort van vooral droge graslanden,



kent een algemene verspreiding (kaart 192) en reproduceert gedurende de herfst. De vleugelontwikkeling vertoont een grote variatie (figuur 38), maar stemt grofweg overeen voor materiaal uit ons land met dit afkomstig uit de Franse Pyreneeën. Alle gedissekeerde kevers vertoonden niet-ontwikkelde vliegsperen. LINDROTH (1945, 1956) vermoedt dat S. nivalis een vleugeldimorfe soort is, hoewel de grens tussen beide vormen moeilijk te leggen zou zijn (opm. : vleugelpolymorfie ?). Vliegwaarnemingen ontbreken voor deze soort. TIETZE (1963a) stelde nochtans wel bij twee kevers (op 17) bijna volledig ontwikkelde vliegsperen vast. Ook hij stelt het optreden van vleugeldimorfie in vraag.

(t) Vertegenwoordigers van het genus Tachys en Trechus

Zes Tachys-soorten, alle bijzonder klein (ca. 1.9-2.9 mm) en makropter, komen in ons land voor. De geografische verspreiding wordt geïllustreerd op de kaarten 142-147. Voor alle soorten zijn slechts een beperkt aantal vindplaatsen gekend. Gezien de kleine afmetingen van Tachys-soorten kan hun algemeenheid relatief onderschat zijn. Frekwentiedistributies voor % MAX ALL worden voor drie soorten weergegeven in figuur 39.

De vleugel- en vliegsperontwikkeling is maximaal (ook bij rijpe wijfjes) voor T. bistriatus, een exclusieve oeverbewonende soort langs stromend water. Van T. bistriatus zijn vliegwaarnemingen gekend (cf. LINDROTH, 1945). Volgens JEANNEL (1941) zou in de Pyreneeën een brachyptere vorm van deze soort voorkomen. T. parvulus en T. quadrisignatus kennen beide een Euro-Mediterrane verspreiding, de eerste langs grindoevers, maar ook vaak vrij ver van de waterlijn op zeer droge en warme plaatsen of in spoorwegberm-grind (zie hoger, Lionychus quadrillum), de tweede op zandige oevers langs stromend water. T. quadrisignatus bereikt in ons land de noordelijke grens van haar geografisch areaal. Van T. parvulus hebben we twee stalen vergeleken, respectievelijk van een grindoever langs stromend water en een spoorwegberm : de resultaten stemmen goed overeen; in beide gevallen zijn de vliegvleugels een weinig gereduceerd, hoewel de vliegsperen nog functioneel zijn. Van deze soort bezitten we ook vliegwaarnemingen. T. quadrisignatus heeft nog kleinere vliegvleugels terwijl een groot gedeelte van de exemplaren vliegsperautolyse vertoonde. Het staal werd echter begin september verzameld, zodat het vooral exemplaren van de nieuwe generatie bevatte. De lagere ontwikkelingsgraad van de vleugels is hier misschien op eenzelfde manier uit te leggen als voor E. aureus (zie hoger). Een adaptieve verklaring lijkt niet voor de hand te liggen.

Trechus-soorten, waarvan er 7 in ons land voorkomen (kaarten 74-80), zijn alle vrij klein (ca. 3.5-5.5 mm). Van de 4 konstant gevleugelde soorten werden biometrische gegevens verzameld. Frekwentiedistributies voor % MAX ALL van 3 soorten staan afgebeeld in figuur 39. Trechus-soorten reproduceren vooral tijdens het najaar, eventueel ook tijdens de gehele winterperiode tot het volgende voorjaar.

T. quadristriatus is een droogteminnende soort die in open milieutypes (vooral akkers, ook ruderales situaties) algemeen is. De vleugelontwikkeling is maximaal, hoewel een groot gedeelte van de gedissekeerde kevers vliegsperautolyse vertonen. Seizoensale variatie in vliegsperontwikkeling is bij T. quadristriatus bijzonder duidelijk : het vlieggedrag treedt bijna uitsluitend post-teneraal op tijdens de zomer,

waarna de vliegspijeren geleidelijk worden afgebouwd (cf. DESENDER, 1988). Vlieggedrag komt veel voor en gebeurt over grote afstanden (eksemplaren werden tot 30 km uit de kust op lichtscheperen gevangen, cf. HEYDEMANN, 1967; zie ook MEIJER, 1974).

T. discus (en T. rubens) staan eveneens bekend als gemakkelijk vliegende soorten (HÄECK, 1971; LINDROTH, 1945; MEIJER, 1974). T. discus komt vooral op leem-klei-oeveren voor (sporadisch op opgespoten terreinen, soms massaal in pas drooggelegde polders), T. rubens daarentegen zou in veenmosbulten te vinden zijn (cf. distributie in hoog-België) en een Noordeuropees areaal bezitten. T. micros tenslotte leeft gewoonlijk in gangen van knaagdieren en in grotten, hoewel een aantal waarnemingen gesignaleerd zijn van oeversituaties (in krimpscheuren en holten in de bodem). De gedeeltelijk ondergrondse levenswijze kan misschien een verklaring zijn voor de relatief kleine ogen van deze soort (cf. JEANNEL, 1926; LINDROTH, 1949). De vliesvleugels tonen een sterke reductie (cf. LINDROTH, 1945, die beweert dat deze soort 'volledig ontwikkelde' vleugels bezit); slechts enkele exemplaren vertoonden functionele vliegspijeren en tevens de relatief grootste vliesvleugels.

#### (u) Vertegenwoordigers van het genus Trichocellus

Slechts twee, bovendien zeldzame, soorten van het genus Trichocellus komen in ons land voor (grootte : 4.5 mm) (kaarten 271-272). T. cognatus kent een Circumpolaire verspreiding en bereikt in ons land de zuidelijke grens van haar areaal : enkel in Noord-Oost-België wordt ze aangetroffen in heidevelden met een uitgesproken strooisellaag. T. placidus kent eveneens een noordelijke geografische verspreiding (TURIN et al., 1977) en komt meestal in moerassige, sterk beschaduwde milieus voor (b.v. tussen rietstrooisel). Recent (na 1950) is de soort in ons land veel talrijker waargenomen wat echter niet noodzakelijk wijst op een uitbreiding (zie verder). Beide soorten worden door DEN BOER et al. (1980) winterreproducerend genoemd; we vermoeden dat hun reproductietype niet afwijkt van dit van voorjaarssoorten, alleen zijn de kevers reeds zeer vroeg in het voorjaar actief (cf. noordelijke distributie ?). Het toenemend aantal recente waarnemingen zou misschien gedeeltelijk te verklaren zijn door het sterk toegenomen gebruik van bodemvallen (m.a.w. het kontinu bemonsteren gedurende volledige jaarcyclus); vroegere verzamelaars zochten uiterst zelden naar kevers gedurende de winter en het vroege voorjaar.

De graad van vleugelontwikkeling is voor beide soorten gelijk (figuur 40) en zou gevoelig hoger liggen dan in Wijster (Noord-Nederland) : DEN BOER et al. (1980) signaleren RVO-waarden van ca. 2.1 tot 2.4, terwijl onze biometrische gegevens RVO-waarden opleveren van ca. 2.8. Niettemin hebben we slechts enkele exemplaren met functionele vliegspijeren aangetroffen, daar waar beide soorten in Wijster relatief veel in venstervallen gevangen werden. Volgens VAN HUIZEN (1979) werden vliegende exemplaren van T. cognatus vooral in september-oktober (nieuwe generatie ?), minder in april-mei gevangen. Het door ons bestudeerde staal van T. cognatus is van begin april : in hoeverre tijdens het najaar hier wel exemplaren met functionele vliegspijeren kunnen worden aangetroffen, is ons niet bekend.

---

### 3.3. Vleugelpolymorfe, vleugeldimorfe en konstant brachyptere loopkeversoorten

---

#### (a) Vertegenwoordigers van het genus Abax, Agonum en Amara

Het genus Abax is met 4, konstant brachyptere soorten (ca. 13-18.5 mm) in ons land vertegenwoordigd. Hun verspreiding wordt weergegeven op de kaarten 177-180. Het zijn alle uitgesproken bodembewonende bossoorten met een Middeneuropees areaal. A. parallelepipedus is zeer algemeen en als eurytope bosbewoner te beschouwen. Deze soort wordt inderdaad in vrijwel het ganse land aangetroffen, niet zelden in hoge aantallen. De overige soorten kennen een meer beperkte verspreiding, met als extreem de beperkte (relikt-?) verspreiding van A. carinatus in de bossen van de 'Hoge Venen'. De vliesvleugels zijn bij alle soorten gereduceerd tot vleugelstompjes die gemiddeld een % MAX ALL waarde hebben van nog minder dan 1 %.

Het genus Agonum (23 soorten) kwam reeds aan bod : A. fuliginosum en A. obscurum vertonen vleugeldimorfie, terwijl A. ericeti konstant brachypteer is. Beide dimorfe soorten zijn eurytoop en hygroofiel. Men treft ze vooral op sterk beschaduwde en vochtige plaatsen in hoge aantallen aan (moerasbossen, vochtige bossen, vaak in veengebieden). Soms komen ze voor in vochtige graslanden met een goed ontwikkelde strooisellaag. In veel lagere aantallen worden ze eveneens in vrij droge situaties gevonden (b.v. duinstruwelen). A. ericeti is een zeldzame soort van hoogveengebieden : ze kent in ons land een relikt-verspreiding in de 'Hoge Venen' (Sphagnum-vegetaties rond pingo's), terwijl ze verder een Boreo-Alpien areaal heeft.

Frekwentiedistributies voor % MAX ALL worden voor de drie genoemde Agonum-soorten geïllustreerd in figuur 41. Voor A. fuliginosum werden biometrische gegevens in verschillende populaties verzameld; de resultaten werden geordend naar dalend aandeel makroptere exemplaren in de verschillende populaties en tevens naar stijgende densiteit (bodemvalreeksen met omgerekende gelijkaardige vangstinspanning). De frakties makropteren worden vergeleken in tabel 12. In tegenstelling tot A. obscurum zijn deze frakties voor A. fuliginosum sterk variabel en vaak vrij hoog (gemiddeld ca. 25 % , variërend van 1 tot 80 %). In een verruigd rietland b.v. werden zeer hoge dichtheden vastgesteld, terwijl de meeste exemplaren ongevleugeld waren, niettegenstaande de hoge vochtigheidsgraad en het inundatierisico op deze plaats. Dispersievermogen lijkt dus niet aangepast aan de instabiliteit van de habitat in termen van overstromingsgevaar. Was dit wel het geval dan zouden we verwachten dat b.v. in een droog duinstruweel een laag percentage gevleugelde exemplaren zou optreden : het tegenovergestelde wordt echter waargenomen. Uiteraard kunnen andere componenten hier meer van belang zijn (b.v. beschikbaarheid van geschikt voedsel). Het dispersievermogen lijkt wel gemiddeld meer te zijn afgenomen in hoog-dense ('oudere' ?) populaties.

LINDROTH (1945) vermeldt voor Zweden slechts één gevleugelde A. fuliginosum op een totaal van 150 individuen; GROSSESCHALLAU (1979) konstateert globaal 32.8 % makropteren (op 240) in Duitsland, BANGSHOLT (1983) vermeldt 18 % makropteren (op 201) voor Denemarken,

DEN BOER (1981) tenslotte vindt slechts 0.12 % makropteren in Drente (Nederland). Deze verhoudingen geven geen duidelijke geografische trend weer. Dit is ook niet meteen te verwachten vermits tussen verschillende (soms dicht bij elkaar voorkomende) populaties zeer grote verschillen optreden. Volgens GROSSESCHALLAU (1979) liggen populaties met lage proporties makropteren sterk geïsoleerd en zijn vermoedelijk oud.

Uit onze resultaten volgt verder dat het aandeel gevleugelde kevers gemiddeld ca. 10 % hoger is voor wijfjes dan voor mannetjes, terwijl ook de vleugelontwikkeling in geringe mate (doch statistisch beduidend) verschilt tussen de sexen : makroptere mannetjes en brachyptere wijfjes bezitten hogere waarden. Dit laatste resultaat berust echter op biometrische gegevens verzameld in slechts drie populaties.

Bij enkele gevleugelde wijfjes hebben we zowel functionele vliegspieren als rijpe ovaria aangetroffen. Exemplaren met functionele vliegspieren bezitten tevens de grootste % MAX ALL waarden (zie figuur 41), terwijl de meeste overige exemplaren met een vleugelontwikkeling van minstens 60 % MAX ALL vliegspierautolyse vertoonden. De gemiddelde vliesvleugelontwikkeling binnen elke morfe toont een behoorlijke variatie voor verschillende populaties : dit kan erop wijzen dat de determinatie van vliesvleugelontwikkeling niet enkel op één kenmerk ('makropteer' of 'brachypteer') berust maar dat sekundaire modifieerders kunnen opereren. A. fuliginosum is dan misschien te beschouwen als een soort die van vleugelpolymorfie geëvolueerd is naar een beginstadium van dimorfie (cf. de grote variatie, ook binnen elke morfe en de relatief geringe verschillen tussen beide morfes). Ook volgens LINDROTH (1945) is het vleugelrudiment van A. fuliginosum variabel en bestaan niet zelden overgangsvormen tussen beide morfes. Volgens GROSSESCHALLAU (1979) is er geen variatie in de vorm van het vleugelrudiment, is de soort bijgevolg vleugeldimorf en wijzigen zich de proporties makropterie in de loop van het jaar niet.

Experimenteel onderzoek naar de determinatie van vleugel- en vliegspierontwikkeling (eventueel geslachtsgebonden ?) is bij deze soort dus noodzakelijk om de vermelde hypothesen te toetsen.

Voor A. obscurum worden slechts hoogst zelden makroptere exemplaren vastgesteld (gemiddeld in ons land amper 2.7 %). Zowel in Zweden (LINDROTH, 1945) als in Denemarken (BANGSHOLT, 1983) werden nog geen makropteren gevonden; in Finland vond PALMEN (1944) 17 makroptere exemplaren in vloedlijnaanspoelsel. Opvallend bij deze soort zijn de bijzonder sterk gereduceerde vliesvleugels van de brachyptere morfe in tegenstelling tot de beter ontwikkelde vliesvleugels van de gevleugelde vorm (in vergelijking met makroptere A. fuliginosum) (figuur 41). Dit wijst op een doorgedreven graad van dimorfie. Van A. obscurum bestaan vliegwaarnemingen (VAN HUIZEN, 1980). Dat de makroptere vorm in zulke lage fracties voorkomt, kan een reflectie zijn van de genetische determinatie (enkelvoudig Mendeliaans, brachypteer wellicht dominant) : zelfs wanneer elk jaar gevleugelde kevers uit een dimorfe populatie zouden verdwijnen duurt het bijzonder lang vooraleer allefrekwenties van het kenmerk makropterie volledig tot nul herleid worden, vermits ieder jaar uit heterozygote (brachyptere) ouders opnieuw makropteren kunnen gevormd worden (zie ook LINDROTH, 1949). HAECK (1971) signaleert 11 % makropterie bij A. obscurum in ca. 15 jaar 'jonge' polders na drooglegging.

Van A. ericeti tenslotte vonden we enkel brachyptere exemplaren (met relatief grote vliesvleugels : ca. 30 % MAX ALL). Dit houdt misschien verband met de relict-verspreiding (isolatie) die deze soort in ons land kent. MOSSAKOWSKI (1970) komt tot gelijkaardige resultaten voor geïsoleerde relict-populaties in het Harz-gebergte. LINDROTH (1945) vindt in Zweden eveneens uitsluitend kortvleugelige exemplaren, maar hij wijst erop dat de rudimenten van variabele grootte kunnen zijn. Hij sluit niet uit dat makropteren zouden bestaan, hoewel ze dan wel zeer zeldzaam zouden zijn. DEN BOER et al. (1980) vermelden ook uitsluitend brachyptere kevers met een RVO-waarde goed vergelijkbaar met onze resultaten.

Hoewel de hier behandelde Agonum-soorten in zeer vochtige situaties vaak hoge densiteiten bereiken, blijkt dus in het algemeen dat de vleugel- en vliegspierredukcie vrij ver tot zeer ver gevorderd is.

Van het soortenrijk genus Amara komt slechts één brachyptere soort, A. infima (ca. 5 mm), bij ons voor. Het is een zeldzame soort van droge heidevelden, die enkel in het Noord-Oosten van ons land waargenomen is (kaart 237). De vliesvleugels zijn gereduceerd tot stompjes (ca. 1.5 % MAX ALL). Deze soort wordt door LINDROTH (1945) en BANGSHOLT (1983) als vleugeldimorf getypeerd, hoewel het percentage makropteren bijzonder laag zou zijn. In ons land werden totnogtoe geen makropteren vastgesteld (op 468 gecontroleerde exemplaren).

#### (b) Vertegenwoordigers van het genus Bembidion

Naast de talrijke, konstant gevleugelde, inheemse vertegenwoordigers van het genus Bembidion komen nog 13 soorten in ons land voor die vleugelpolymorf, -dimorf of konstant ongevleugeld zijn. Voor alle soorten werden gegevens verzameld; 12 hiervan worden in figuur 42 weergegeven. Distributies zijn te vinden op kaarten 83-141. Voor enkele vleugeldimorfe soorten worden fracties makroptere kevers in verschillende populaties vergeleken in tabel 12.

Sterk samengevat kunnen we zeggen dat de 9 eerstvermelde soorten (figuur 42) vleugeldimorf (tot -polymorf : cf. grote variatie) zijn; B. laterale (een kustgebonden soort van de lage schorre), B. unicolor (een vrij zeldzame soort op vochtige plaatsen in bossen) en B. nigricorne (zeldzaam en uitsluitend op droge heide) zijn konstant ongevleugeld, althans in onze stalen. B. laterale wordt door sommige auteurs als dimorf bestempeld (o.a. in Denemarken, cf. BANGSHOLT, 1983; in Duitsland, cf. TOPP, 1975) hoewel in andere landen enkel brachyptere kevers werden aangetroffen (cf. ELLIOTT et al., 1983). B. laterale kan lang overleven in zout water (cf. TOPP, 1975) en volgens ELLIOTT et al. (1983) zou kortvleugeligheid misschien een aanpassing zijn om meer zuurstof onder de dekschilden vast te kunnen houden bij submersie met zeewater. Dit lijkt ons een aannemelijke hypothese hoewel we ons kunnen afvragen waarom de vliesvleugels dan niet volledig gereduceerd zijn (cf. figuur 42). Ook B. nigricorne wordt vaak als vleugeldimorf beschouwd (o.a. in Nederland en Denemarken, waar nochtans nog geen makropteren waargenomen werden, cf. BANGSHOLT, 1983; TURIN et al., 1977); enkel LINDROTH (1945) zegt één gevleugeld exemplaar te hebben gezien in Göteborg.

B. harpaloides wordt in de literatuur als een konstant gevleugelde soort aanzien; we hebben echter een klein aantal exemplaren met een

sterke reductie van de vliesvleugels opgemerkt zodat we vermoeden op zijn minst met een vleugelpolymorfe of -dimorfe soort te doen te hebben. Meer gegevens zijn echter noodzakelijk.

B. assimile, B. aeneum, B. guttula en B. tetracolum zijn in mindere of meerdere mate vleugeldimorf hoewel een grote variatie in vliesvleugelontwikkeling merkbaar is, samen met hoge gemiddelde % MAX ALL-waarden van zowel brachypteren (ca. 40 %) als makropteren (ca. 80-100 %) (zie figuur 42). Bij de vier genoemde soorten hebben vrijwel alle individuen met een vliesvleugelontwikkeling van meer dan 60 % MAX ALL tegelijk ook functionele vliegspieren (zie hoger). Bij iedere soort werden ook minstens enkele rijpe wijfjes met functionele vliegspieren opgemerkt.

B. assimile sluit het dichtst aan bij vleugelpolymorfie (grote variatie in vleugelontwikkeling), hoewel toch telkens twee min of meer gescheiden distributies zichtbaar zijn. Uit een vergelijking van drie populaties ((a) oevers aan recente autosnelweg-vijvers, (b) een oever van een eutrofe kleiput en (c) een vochtig, sterk verruigd, duingrasland) blijkt duidelijk de afname in gemiddelde vliesvleugelontwikkeling; deze afname wordt vooral teweeggebracht door een afname van kevers met de grootste vleugels.

B. aeneum is een halofiele schorrebewoner die langs onze kust en het Scheldebekken (o.a. ook aan de 'zoetwaterschorren' langs de Durme) gevonden is. Exemplaren van B. aeneum van een schorre langs de Durme te Waasmunster waren alle gevleugeld en in het bezit van vliegspieren; exemplaren van het 'Zwin' vertoonden alle sterke reductie; we kunnen dit niet verklaren in termen van adaptatie. Een mogelijke alternatieve verklaring kan liggen in een verschillende mate van eerder opgetreden migratie in populaties van een verschillende leeftijd (veel oudere populatie(s) in het 'Zwin'?). Meer veldgegevens zijn noodzakelijk. Volgens LINDROTH (1979) worden van B. aeneum, geïsoleerd langs de Noorse Westkust, enkel brachypteren aangetroffen, terwijl in Zuid-Zweden de meeste populaties dimorf of brachypteer zijn: hij wijt deze verschillen aan de post-glaciale kolonisatiehistoriek in het Zuiden en het voorkomen van refugia in het Westen tijdens glaciaties (m.a.w. aan de verschillende leeftijd van de populaties).

B. guttula komt voor in allerhande vrij vochtige habitaten, vooral in graslanden: figuur 42 toont een duidelijke vleugeldimorfie; één exemplaar van de makroptere morfe vertoonde vliegspierautolyse. TWINN (1958) vermeldt dat deze soort vooral tegen de avond vlieggedrag kan vertonen.

B. tetracolum tenslotte is een zeer algemene soort die grofweg in twee milieutypes wordt aangetroffen: enerzijds in voedselrijke oeversituaties (met vaak een relatief hoger aandeel gevleugelde exemplaren, cf. tabel 12), anderzijds op kultuurgronden (akkers en weiden; vrijwel uitsluitend kortvleugelige exemplaren). LINDROTH (1945) noemt deze soort nitrofiel (vaak aan voedselrijk water) en synanthroop (vaak op cultuurgrond). B. tetracolum toont als eurytope soort toch een duidelijke dualiteit in de geprefereerde habitaten, die zich reflecteert in verschillende proporties van de twee vleugelvormen. Onze resultaten komen overeen met deze van DEN BOER et al. (1980), hoewel in Drente de dualiteit in habitatpreferentie onduidelijk is. Deze auteurs stellen tevens vast dat makroptere exemplaren tot vliegen in staat zijn en

suggereren dat vleugelpolymorfe soorten zouden kunnen geëvolueerd zijn tot dimorfie wanneer de geprefereerde habitaten zowel instabiele als stabiele situaties zouden zijn : in instabiele situaties zou vooral de makroptere vorm overheersen, in stabiele situaties de brachyptere. B. tetracolum vertoont over het algemeen lage fracties makropterie. Ze is vooral vroeg tijdens het voorjaar actief.

De overige vleugeldimorfe Bembidion-soorten vertonen alle verder gereduceerde vleugels bij de brachyptere morfe; zulke trend bestaat niet noodzakelijk voor de makroptere morfe. De proporties makroptere exemplaren zijn gemiddeld veel lager (respektievelijk 0.4 %, 16.3 %, 1.3 %, 0.7 % en 4 % voor B. clarki, B. properans, B. lampros, B. gilvipes en B. obtusum, cf. tabel 12; zie ook TRITTELVITZ & TOPP, 1980).

Van B. properans wordt het % MAX ALL vergeleken voor drie populaties : (a) in zeer vochtige graslanden (met jaarlijks optredende winterinundaties), (b) op een lemige oever van een eiland in de Ourthe (onregelmatige winteroverstromingen) en (c) in een vrij droge graasweide te Melle. De proporties exemplaren met vliegspieren bedroegen respektievelijk 62 %, 36 % en 4 %. Enkel in de populatie te Melle was de vliesvleugelontwikkeling van de makroptere morfe gemiddeld iets lager dan bij de andere populaties. Slechts weinig exemplaren waren in het bezit van functionele vliegspieren hoewel de meeste makropteren vliegspierautolyse vertoonden. Van deze soort vonden we in twee (wellicht jonge) hoog-dense populaties in recent aangelegde grasperken in de stad Gent eveneens ca. 36 % makropteren. Daarenboven bleek seizoensvariëteit in vliegspierontwikkeling op te treden (in verband met habitat-wisseling, cf. DESENDER, 1988). Deze resultaten wijzen erop dat niet alleen instabiliteit van de habitat (b.v. regelmatige overstroming van zeer vochtige graslanden en van een eiland in de Ourthe) maar ook een recent opgetreden kolonisatie (b.v. populaties in de stad Gent) allebei kunnen resulteren in hoge fracties makroptere exemplaren : in het eerste geval is vleugelontwikkeling als adaptief te interpreteren (als een gevolg van natuurlijke selectie), in het tweede geval niet (gevolg van migratie). We hebben van B. properans ook gedurende enkele jaren de kolonisatie gevolgd op een akker te Melle die omgeschakeld werd naar een graasweide. De proportie gevleugelde exemplaren was aanvankelijk zeer hoog (ca. 60 %) en nam in enkele jaren gevoelig af (cf. figuur 43). Na 6 jaren werden nog slechts ca. 20 % makropteren vastgesteld.

B. lampros tenslotte is een duidelijk voorbeeld van een zeer eurytope soort (wellicht de meest algemene Bembidion) die in uiteenlopende habitaten te vinden is. In laag-België wordt ze vooral op akkers, weilanden en ruderaal terreinen gevonden (die trouwens zeer veel voorhanden zijn), terwijl ze in hoog-België veel meer in bossen voorkomt, doch met een preferentie voor lichtrijke zones (o.a. recent gekapte plaatsen). In analogie hiermee vinden we in akkers en weiden vrijwel uitsluitend hoog-dense brachyptere populaties (overwintering gebeurt in randzones die lopend bereikt worden en van waaruit in het voorjaar b.v. akkers opnieuw gekoloniseerd worden), terwijl in lichtrijke bossen meer makropteren voorkomen (nochtans in sterk variërende fracties, cf. tabel 12). B. lampros is taxonomisch zeer verwant aan B. properans (zie ook DESENDER & CRAPPE, 1983) : deze laatste is minder algemeen, komt in gemiddeld vochtiger milieus voor, is gemiddeld groter en vertoont hogere fracties makropteren.

Zoals reeds eerder uit een vergelijking van vleugel- en

vliegspierontwikkeling is gebleken, beschikken opnieuw zeer weinig kevers met een vleugelontwikkeling lager dan 60 % MAX ALL nog over functionele vliegspiers (figuur 44). Exemplaren in vliegspierautolyse tonen zowel gemiddeld als wat de uitersten betreft relatief iets kleinere vliesvleugels dan exemplaren met functionele vliegspiers.

(c) Vertegenwoordigers van het genus *Bradycellus*

Van dit genus komen in ons land vijf vleugeldimorfe soorten voor (zie hoger en o.a. LINDROTH, 1945). Van twee zeldzame soorten (*B. collaris* en *B. csikii*) hebben we tot op heden enkel brachyptere exemplaren aangetroffen. Van de overige soorten worden frekwentiedistributies voor % MAX ALL weergegeven in figuur 45. Distributies worden afgebeeld op kaarten 262-268.

*B. harpalinus* is een zeer algemene soort die in vrij droge graslanden (meestal op zandgrond, vaak in heidegebieden) maar ook (in lagere aantallen) in vochtige veengebieden wordt aangetroffen. Er zijn dus opnieuw twee types van geprefereerde habitaten van deze algemene en vleugeldimorfe soort. Van *B. harpalinus* beschikten we, naast bodemvalgegevens verzameld in een hoogveengebied (Mont Rigi), eveneens over een staal kevers, 's nachts verzameld door middel van een lichtval. Figuur 45 toont dat de vliesvleugelontwikkeling bij vliegende exemplaren maximaal is en gemiddeld iets groter dan bij kevers, verzameld in bodemvallen. In deze laatste reeks is een aantal gevleugelde kevers reeds niet meer in het bezit van functionele vliegspiers : ze vertonen vliegspierautolyse. Ook DEN BOER et al. (1980) stelden vast dat de vleugelontwikkeling (RVO) van vliegende exemplaren een weinig groter was dan van niet-vliegende. Voor *B. harpalinus* kunnen we ook duidelijk seizoensale variatie in vliegspierontwikkeling aantonen : het ontwikkelen van vliegspiers (met hiermee gekoppeld het optreden van vlieggedrag) gebeurt typisch post-teneraal en pre-reproductief door vrijwel alle makroptere exemplaren (cf. oögenese-vlucht syndroom). Van *B. harpalinus* zijn veel vliegwaarnemingen gekend, terwijl meestal hoge percentages makroptere individuen worden vastgesteld (cf. tabel 12). In Denemarken zou *B. harpalinus* bijna uitsluitend makropteer zijn (BANGSHOLT, 1983). DEN BOER et al. (1980) wijzen er nochtans op dat de brachyptere vorm van *B. harpalinus* moeilijk te onderscheiden is van *B. collaris*. Dit is inderdaad het geval voor de wijfjes; de mannetjes van beide soorten zijn vrij duidelijk te onderscheiden (cf. LINDROTH, 1974).

We hebben bij *B. harpalinus* gedetailleerde dissekties naar de ovariën- en vliegspierontwikkeling uitgevoerd in een populatie van een schraal heidegrasland. Volgens verschillende auteurs zouden kortvleugelige exemplaren van dimorfe soorten selektief in het voordeel zijn in situaties waar vliegen de overlevingskansen niet verhoogt. Deze hypothese berust op de veronderstelling dat brachyptere exemplaren meer nakomelingen zouden hebben en/of langer overleven ('vitaler' zijn); op deze manier zou in ouder wordende populaties door natuurlijke selektie een verschuiving optreden naar meer kortvleugelige exemplaren. We gingen voor *B. harpalinus* na wanneer en hoeveel rijpe eieren in makroptere en brachyptere wijfjes worden aangetroffen en hoeveel wijfjes overleven tot een volgende reproductieseizoen.

(1°) Beperken we ons tot gegevens van periodes waarbinnen zowel brachyptere als makroptere wijfjes gevangen werden, dan blijkt dat het



gemiddeld aantal rijpe eieren per individu 2.43 (95 % k.i.: + 0.31) voor makropteren en 2.26 (95 % k.i.: + 0.36) voor brachypteren bedraagt. We verwachten dus eerder een hogere eiproductie bij makroptere kevers.

(2°) Interpolatie van de seizoensale aktiviteitsdistributies van wijfjes met rijpe eieren in de ovaria toont dat we (gerekend vanaf het begin van de jaarcyclus (juli)) 50 % van de brachyptere, respektievelijk makroptere, exemplaren gemiddeld op 19 januari, respektievelijk 30 januari, bekomen hebben. Van de rijpe wijfjes worden 95 % tussen 18 augustus en 24 mei, respektievelijk 21 augustus en 1 juni, gevangen. Er zijn bijgevolg geen duidelijke verschillen in de 'timing' of duur van de reproductieperiode tussen beide morfen.

(3°) In een poging om de overleving van makropteren en brachypteren te vergelijken, berekenden we het percentage overjarige wijfjes dat tijdens het begin van de cyclus voor een tweede maal aan de reproductie deelneemt (zulke wijfjes worden gekenmerkt door zeer duidelijke corpora lutea aan de basis van de ovariolen) : voor makropteren vinden we 13.63 % dergelijke wijfjes (18 op 132), voor brachypteren 13.04 % (12 op 92). Er is bijgevolg geen duidelijk verschil in overleving.

Deze resultaten impliceren dat veranderingen in de morfefrekwenties van populaties van deze soort vermoedelijk niet het gevolg zijn van een verschillende reproductieve capaciteit of overleving. Tevens blijkt dat brachyptere exemplaren van deze soort duidelijk kleiner zijn dan makroptere (zie ook HAMMOND, 1969, en MENDEL, 1980); dit is wellicht een weerspiegeling van een gewijzigd bouwplan ten gevolge van het niet meer opbouwen van een functioneel vliegapparaat (verkorting van metathorax, cf. hoofdstuk 2). Men hoeft dan ook niet meteen te verwachten dat brachyptere exemplaren meer eieren zouden produceren dan makropteren.

Van de zeldzame soort B. distinctus (Euro-Mediterrane soort van zeestranden, zeereepduinen en vochtige duinpannen) en de vrij zeldzame B. sharpi (vooral uit vochtige bossen) beschikten we slechts over een klein aantal waarnemingen. Niettemin vonden we enkele makroptere exemplaren van B. distinctus met functionele vliegspieren (figuur 45), wat laat vermoeden dat deze kunnen vliegen (vliegwaarnemingen zijn nochtans niet gekend). Van B. sharpi bestaat één vliegwaarneming (GREENSLADE & SOUTHWOOD, 1962).

De literatuurmeldingen m.b.t. vleugelontwikkeling bij vertegenwoordigers van dit genus zijn vaak tegenstrijdig. HAMMOND (1969) b.v. typeert B. distinctus als konstant makropteer, B. sharpi als apteer of brachypteer en B. harpalinus als vleugeldimorf. JEANNEL (1942) karakteriseert B. harpalinus als konstant makropteer en B. sharpi als apteer. Volgens MENDEL (1980) is B. sharpi vleugeldimorf (de makroptere exemplaren waren tevens groter dan de brachyptere). Deze tegenstrijdigheden doen de laatste auteur het taxonomisch nut van vliesvleugelontwikkeling bij loopkevers in vraag stellen (LINDROTH, 1974, gebruikt b.v. vaak dergelijke gegevens in determinatiesleutels). We menen echter dat deze verwarring een bijkomende reden is om vleugelpolymorfie beter en op zoveel mogelijke plaatsen te bestuderen.

Terloops merken we hier nog op dat de term 'apter' (volledig ontbreken van enig vleugelrudiment) vaak ongegrond gebruikt werd om vliesvleugelontwikkeling bij loopkevers te typeren : zelf hebben we nooit

apterie vastgesteld bij loopkevers (zie ook LINDROTH, 1949).

(d) Vertegenwoordigers van het genus Calathus

We behandelden eerder reeds 2 makroptere soorten van dit genus; daarnaast komen in ons land nog 5 vleugeldimorfe en 1 konstant ongevleugelde soort voor (distributiekaarten : 182-189). Het zijn alle middelgrote (ca. 7.5-11.5 mm) en eerder droogteminnende soorten die tijdens de herfst reproduceren. Van alle soorten werden biometrische gegevens verzameld en de frekwentiedistributies voor % MAX ALL worden geïllustreerd in figuur 46. Bij een aantal soorten worden resultaten voor verschillende populaties vergeleken.

De konstant brachyptere soort C. micropterus, een zeldzame en stenotope bossoort (preferentieel in naaldbossen op zandgrond), bereikt slechts ca. 3 % MAX ALL.

Opvallend bij alle vleugeldimorfe Calathus-soorten zijn de meestal bijzonder lage frakties gevleugelde exemplaren (respektievelijk 0.3 %, 3.8 %, 1.2 % en 1.6 % voor C. erratus, C. erythroderus, C. fuscipes en C. melanocephalus, zie ook tabel 12) en de meestal sterk gereduceerde vleugelontwikkeling van de brachyptere morfe (cf. figuur 46). Dit komt overeen met de preferentie van de soorten voor droge graslanden (bij voorkeur op zandgrond en met vleksgewijze vegetatie). Bovendien worden bij de schaarse makroptere exemplaren slechts zelden functionele vliegspieren aangetroffen, terwijl dergelijke kevers vaak tegelijk over de relatief grootste vliesvleugels beschikken.

PALMEN (1944) voerde metingen uit bij C. erratus in Zuid-Finland (noordelijke grens van het areaal) : de soort bleek vleugelpolymorf te zijn met een groot aandeel gevleugelde kevers, die vlieggedrag vertoonden. Onze resultaten tonen voor ons land ook enkele exemplaren met intermediaire vleugelontwikkeling. Volgens PALMEN (1944) beschikten exemplaren die vlieggedrag vertoonden tevens over de grootste vliesvleugels. Volgens LINDROTH (1979) zou bij C. erratus de vleugeldimorfie duidelijk de postglaciale koloniatiehistoriek van Skandinavië vanuit het Zuiden illustreren. Net als in ons land (cf. tabel 12), worden in Noord-Nederland nog slechts zeer lage frekwenties makropteren (0.2 %) vastgesteld. Dit wijst er volgens DEN BOER et al. (1980) eveneens op dat Finland recent gekoloniseerd werd : wellicht is regelmatige herkolonisatie nodig vermits de soort zich daar aan de grens van haar areaal bevindt. Een door ons bestudeerd staal van de Spaanse Pyreneeën (dicht bij de zuid-westelijke grens van het areaal) leverde eveneens een hoog aandeel makropteren (ca. 29 %, n = 34) op. Daar bleek C. erratus echter een duidelijker dimorfie te vertonen dan in ons land (cf. figuur 46). Sommige brachyptere exemplaren zouden aan de basis van de elytra ankylosis vertonen (cf. LINDROTH, 1945).

Bij C. melanocephalus kan de vleugelontwikkeling sterk beïnvloed worden door omstandigheden tijdens de ontogenie (zie o.a. AUKEMA, 1986); ook worden bij deze soort vaker kevers aangetroffen met sterk asymmetrische vleugelontwikkeling (zie hoofdstuk 2.3.) : de distributie van % MAX ALL wordt voor dergelijke exemplaren apart weergegeven (figuur 46) doch wijkt niet sterk af van de resultaten bij normale gevleugelde of ongevleugelde individuen. Ondanks de lage frakties makropteren die uit onze studie blijken, vermeldt HAECK (1971) ca. 34 % voor recent ontstane polders. AUKEMA (1986) telde in veldstalen relatief

meer makroptere wijfjes dan mannetjes en vermoedt dat dit te verklaren is door verschillen in kritische waarden tussen de sexen voor de expressie van vleugelontwikkeling. Hij ziet hierin een mogelijke adaptatie voor kolonisatie. In onze stalen zijn eveneens relatief iets meer wijfjes makropteer (2.9 % versus 0.9 %, cf. tabel 12).

C. piceus wordt, in tegenstelling tot hogervermelde vleugeldimorfe soorten, in vrij droge, gemengde loofbossen aangetroffen en vertoont sterke schommelingen van morfefrekwenties naargelang de onderzochte populaties. Niet zelden hebben we hoge frakties makropteren vastgesteld (zie verder). C. piceus kent een Atlantisch-Europees areaal en wordt in ons land vrijwel uitsluitend in laag-België aangetroffen (cf. distributiekaart 189). BLISS et al. (1981), DEN BOER (1962) en HORION (1938) beschreven reeds hoe C. piceus sedert het begin van deze eeuw gestadig zijn areaal zou uitgebreid hebben naar het Oosten, vermoedelijk vanuit West-Frankrijk tot Midden-Nederland. Op deze plaatsen zouden overwegend brachyptere populaties aangetroffen worden. Zelf hebben we een staal uit een laagland-gemengd loofbos van de Franse Pyreneeën bestudeerd; hierin werden inderdaad weinig makropteren aangetroffen (3.8 %, n = 314). In West- en Centraal-Nederland is deze soort voor ca. 30-45 % gevleugeld (n = 109), terwijl in Drente (Noordoost-Nederland) 93 % (n = 235) gevleugeld is (DEN BOER, 1962). In Zuid-Zweden, Denemarken en de omgeving van Hamburg trof LINDROTH (1945) enkel gevleugelde kevers aan.

Voor C. piceus hebben we een dimorfie-kaart gemaakt voor ons land (figuur 47): populaties met een zeer hoog aandeel brachypteren worden eerder in het Westen, populaties met hoge frakties makropteren eerder in het Noordoosten aangetroffen, m.a.w. op plaatsen die dicht bij de vermoedelijke areaalgrens van deze soort gelegen zijn (cf. distributiekaart). De morfefrekwenties kunnen dan geïnterpreteerd worden als het gevolg van de vrij recente kolonisatie-historiek van deze soort en niet noodzakelijk als aanpassingen aan verschillende habitatomstandigheden. Vermits makropteren van deze soort blijkbaar slechts uitzonderlijk functionele vliegspieren ontwikkelen (zie ook verder), verwachten we geen snelle verschuivingen in populaties naar meer brachyptere exemplaren (door jaarlijks 'wegvliegen' van makropteren). De vleugelontwikkeling van makropteren is gereduceerd tot ca. 60 % MAX ALL; enkel in het Zoniënbos (populaties met een groot aandeel makropteren) vinden we gemiddeld iets hogere waarden (zie figuur 46). Van C. piceus zijn enkele vliegwaarnemingen gekend (LINDROTH, 1945; VAN HUIZEN, 1980). De makroptere morfe van deze soort vertoont een seizoenale variatie in vliegspierontwikkeling, hoewel maximaal slechts weinig kevers in het bezit zijn van functionele vliegspieren (zie DESENDER, 1988). Volgens DEN BOER et al. (1980) worden functionele vliegspieren bij adulten het meest frequent gevonden bij de aanvang van (of juist vóór) de reproductie (juli-augustus). Verder tonen volgens deze auteurs exemplaren van C. piceus met of zonder functionele vliegspieren geen verschillende distributies voor vliesvleugelontwikkeling. Ook dit stemt overeen met onze resultaten.

#### (e) Vertegenwoordigers van het genus Carabus

In ons land komen 16 Carabus-soorten voor: het zijn grote tot zeer grote kevers (ca. 15-35 mm), die vooral in verschillende boshabitaten gevonden worden. Verspreidingsgegevens zijn te vinden op kaarten 8-23. Geen enkele van deze soorten is konstant gevleugeld. Ze vertonen alle

een sterke reductie in vliesvleugelontwikkeling. Enkel C. granulatus en C. clathratus zouden vleugeldimorf zijn, doch met een zeer lage frekwentie aan makroptere individuen. We verzamelden biometrische gegevens van 14 Carabus-soorten; voor een aantal soorten beschikten we slechts over weinig exemplaren. Op figuur 48 worden de frekwentiedistributies voor % MAX ALL voor slechts twee soorten weergegeven. Bij de andere, konstant ongevleugelde soorten bereiken de % MAX ALL-waarden slechts zeer lage waarden.

De meeste Carabus-soorten zijn bosbewonend en het algemeen optreden van brachypterie hangt hiermee samen : natuurlijke bossen zijn meestal permanent bewoonbare en stabiele milieus, vooral door de nivellerende werking van bossen op wisselende milieu-omstandigheden en het meestal ontbreken van overstromingen. Bosbewonende soorten moeten bijgevolg niet op een bepaald ogenblik van de levenscyclus over een volledig uitgebouwd en functioneel vliegapparaat beschikken. Bovendien betreft het grote tot zeer grote soorten waarvan bekend is dat ze zich gemakkelijk lopend over grote afstanden kunnen verplaatsen. Toch komen enkele, konstant ongevleugelde soorten meer in open milieutypes voor : b.v. C. auratus, C. nitens, C. convexus, C. monilis en C. nemoralis.

C. clathratus wordt samen met C. granulatus als meest hygrofiele soort van het genus beschouwd : beide leven in moerassige milieus, de eerste vooral aan oligotrofe vennen, de tweede vooral in wilgen- of elzenbroekbossen, maar ook op andere vochtige plaatsen.

Van C. clathratus hebben we in ons land tot nu toe enkel brachyptere exemplaren aangetroffen : deze vertonen echter nog duidelijk grotere vliesvleugeldrudimenten (cf. figuur 48) dan de hogervermelde brachyptere soorten. Vliegwaarnemingen zijn uit Oost-Europa gekend (LINDROTH, 1945). Interessant is dat exemplaren van C. clathratus bij gevaar onder water vluchten : een dergelijk gedrag doet vermoeden dat vlieggedrag minder noodzakelijk is om te overleven in een vochtig milieu. Zelfs voedselzoeken gebeurt vaak onder water : in het veld werden onafgebroken submersie-periodes van bijna 20 minuten vastgesteld. Hierbij wordt zuurstof onder de dekschilden aan het uiteinde van het abdomen gestockeerd (cf. THIELE, 1977).

C. granulatus kent een zeer algemene verspreiding in ons land. Ze wordt vooral in moerasbossen in grote aantallen aangetroffen. Na controle van een groot staal (ca. 1500 kevers, verzameld in een rietmoeras met wilgenopslag) werden enkele exemplaren (minder dan

0.5 %) met vliesvleugels van ca. 50-60 % MAX ALL aangetroffen. Geen enkel exemplaar vertoonde enige vliegspierontwikkeling. Opvallend is dat de vliesvleugels van de brachyptere vorm bij deze soort nog relatief groot zijn (en dit voor verschillende onderzochte populaties). Zowel OERTEL (1924) als BOUIX (1961) merkten dit reeds op. TIETZE (1963a) stelde bij 17 onderzochte exemplaren in geen enkel geval nog vliegspierontwikkeling vast. Wel bleken volgens deze auteur bij alle onderzochte exemplaren de dekschildgewrichtsspieren nog functioneel te zijn. Ook in onze bodemvalmonsters waren niet zelden exemplaren met opgeklapte dekschilden gefixeerd. Volgens LINDROTH (1945) is C. granulatus vleugelpolymorf; hij vermeldt ook enkele vliegwaarnemingen. In Denemarken werden nog geen 'makroptere' exemplaren aangetroffen (BANGSHOLT, 1983).

HUBENTHAL (1923) oordeelde reeds dat C. clathratus en C. granulatus van de (Duitse) Carabus-soorten het meest uitgebreide geografische areaal bezitten en soms makropteer zijn, terwijl de brachypteren relatief grotere rudimenten vertonen dan de andere soorten. Deze auteur konkludeerde dan ook dat het vleugelreduktieproces bij deze soorten nog niet voleindigd was.

(f) Vertegenwoordigers van het genus Clivina, Cychrus, Cymindis, Demetrius, Dromius, Dyschirius, Harpalus, Leistus, Licinus, Masoreus, Metabletus, Microlestes, Molops

Clivina fossor is vleugeldimorf (of -polymorf) en vertoont een gedeeltelijk gravende levenswijze. Deze eurytope, vrij kleine soort (ca. 6 mm) is talrijk in uiteenlopende, vrij droge milieus (o.a. verschillende graslandtypes). Ze komt echter ook, zij het in lagere aantallen, in vochtige situaties voor (schorren, oever-habitaten). De graad van permanente bewoonbaarheid van deze voorkeurshabitaten loopt opnieuw sterk uiteen en weerspiegelt zich in de verschillen in vastgestelde morfefrekwenties (cf. tabel 12) en de biometrische gegevens voor vliesvleugelontwikkeling (figuur 48) : overwegend makropteren in een schorre en vrijwel uitsluitend brachypteren in matig vochtige tot droge graslanden. De vleugelontwikkeling van 'brachypteren' is variabel en verschilt gemiddeld tussen populaties; % MAX ALL-waarden lager dan 8 worden niet waargenomen; de frekwentieverdeling voor % MAX ALL van de resultaten in een graasweide toont een duidelijke scheefheid naar rechts (scheefheid = 2.5338 (mannetjes) en 2.1299 (wijfjes),  $p < 0.01$ ). TIETZE (1963b) dissekeerde 28 makropteren en 26 brachypteren : slechts 4 makropteren waren in het bezit van functionele vliegspieren (cf. figuur 48). Van C. fossor zijn vliegwaarnemingen gekend (KADAR & SZENTKIRALYI, 1983; LINDROTH, 1945; VAN HUIZEN, 1980). MEIJER (1974) stelde vliegspierautolyse vast bij een aantal makroptere exemplaren in juli (maar onderzocht slechts zeer lage aantallen).

DEN BOER et al. (1980) en TIETZE (1963b) vinden eveneens brachypteren in Nederland, respectievelijk Duitsland. In Skandinavië zou de soort echter konstant makropteer zijn (LINDROTH, 1945); we weten niet of dit op onnauwkeurige observaties wijst dan wel op een relatief recent opgetreden kolonisatie in Skandinavië. Een argument voor de laatste mogelijkheid vinden we bij vleugelmetingen die DEN BOER et al. (1980) uitvoerde in Noord-Nederland : hij vindt slechts weinig 'brachyptere' exemplaren; daarenboven bezitten ze duidelijk hogere RVO-waarden (ca. 1) dan in onze stalen (RVO gemiddeld 0.5). C. fossor zou dus een geografische variatie vertonen in vleugelontwikkeling van meer brachypterie (in het centrum van het areaal) naar meer makropterie (naar de noordgrens van het areaal, cf. postglaciale koloniatiehistoriek, LINDROTH, 1949). De interpretatie van dergelijke geografische verschillen in morfefrekwenties wordt bemoeilijkt door het feit dat ook op korte afstanden, naargelang de karakteristieken van de bemonsterde habitat, grote verschillen in deze frekwenties worden vastgesteld (cf. tabel 12 !). In ieder geval bestaan een aantal tussenvormen tussen 'makropteren' (ca. 100 % MAX ALL) en 'brachypteren' (ca. 10-20 % MAX ALL) : C. fossor is dan ook korrekter als een vleugelpolymorfe soort te typeren (cf. DEN BOER et al., 1980).

Twee Cychrus-soorten (ca. 15 mm) komen in ons land voor; het zijn relatief zeldzame (distributiekaarten 28-29), bosbewonende soorten die zich bijna uitsluitend met slakken voeden en hiervoor morfologische

aanpassingen vertonen. Hun vliesvleugels zijn zeer sterk gereduceerd tot een schubje (ca. 0.3 % MAX ALL); de dekschilden vertonen een hoge graad van ankylosis.

Van het genus Cymindis worden in ons land 4 soorten aangetroffen (ca. 8-9 mm). Het zijn alle zeldzame soorten, die bijna uitsluitend op droge heidevelden voorkomen (distributiekaarten 349-352) : drie vertonen vleugeldimorfie, hoewel we van C. vaporariorum en C. humeralis (weliswaar op een klein aantal kevers) tot nu toe slechts brachypteren hebben aangetroffen. Uit de schaarse biometrische resultaten volgt dat brachyptere exemplaren sterke vliesvleugelreduktie vertonen, terwijl makropteren blijken nooit in het bezit te zijn van functionele vliegsperen.

Demetrius monostigma (4.8 mm) vertoont vleugeldimorfie; ze kent een beperkte verspreiding (zie kaart 360) die duidelijk in verband staat met een 'dubbele' ecologie : de soort is bijzonder talrijk in de eerste duinenrij van onze kust (zeereepduinen) waar ze tussen helmgras en zandhaver leeft; in het binnenland wordt ze vrijwel uitsluitend, zij het in lagere densiteiten, in zeggemoerassen aangetroffen. Daarenboven is de distributie in het binnenland beperkt tot Oost-Limburg, de omgeving van Couvin en de Gaume (dit zijn alle streken, gekenmerkt door warme mikrohabitaten). De dubbele habitatpreferentie uit zich duidelijk in het vliegvermogen : konstante brachypterie in de kustduinen (als permanent bewoonbaar habitat te beschouwen ?), vleugeldimorfie in zeggemoerassen. Het is echter nog de vraag in hoeverre ook in deze situaties vliegen belangrijk is voor overleving : Demetrius-soorten kunnen goed op de vegetatie klimmen (D. monostigma wordt vaak in sleepvangsten aangetroffen, zie ook LINDROTH, 1945). DAVID & MARCHAL (1963) signaleren de vondst van één makropteer exemplaar van D. monostigma in een rietmoeras in Frankrijk (daar waar eerder in Frankrijk uitsluitend brachypteren gemeld waren). LINDROTH (1949) sluit voor deze soort toevallig transport door vogels als verbreidingsmanier niet uit.

Van het genus Dromius hebben twee soorten sterk gereduceerde (ca. 2 % MAX ALL) vliesvleugels (D. notatus en D. sigma). LINDROTH (1945) beschouwt ze echter beide als vleugeldimorf, hoewel van D. sigma slechts één makroptere kever gekend is (LINDROTH, 1949). Beide soorten zijn zeldzaam. D. notatus leeft in kustduinen, D. sigma slechts in enkele vochtige habitaten. D. linearis is eurytoop maar komt vooral in droge graslanden voor; deze soort is vleugeldimorf (figuur 48) met opnieuw een zeer lage fraktie makropteren. LINDROTH (1945) vermeldt wel enkele vliegwaarnemingen.

Van het genus Dyschirius (zie hoger) vertoont slechts één soort, D. globosus, vleugeldimorfie; de overige soorten zijn makropteer en meestal exclusief oeverbewonend. D. globosus is tegelijk de algemeenste en kleinste soort van het genus in ons land en komt voor in diverse, niet te droge milieus. Tot nu toe hebben we op ca. 2500 kevers geen enkel makropteer exemplaar aangetroffen. Tot voor kort waren van deze soort ook elders geen makropteren bekend; onderzoek naar de kolonisatie door loopkevers van de drooggelegde IJsselmeerpolders bracht echter de aanwezigheid van makropteren aan het licht. Dit wees er dus op dat dimorfe soorten met bijzonder lage frekwenties aan makropteren toch nog voor kolonisatie kunnen zorgen (cf. DEN BOER, 1970, 1971; HAECK, 1971). In figuur 48 wordt de vleugelontwikkeling voor een staal uit Oost-Flevoland weergegeven (1980, leg. B. AUKEMA, biologisch station Wijster). Slechts enkele kevers waren in het bezit van functionele

vliegspieren. De frekwentie gevleugelde exemplaren bedroeg nog ca. 20 %. Op dezelfde plaats bedroeg dit percentage ongeveer 10 jaar eerder nog 50 % (DEN BOER, 1981). Na kolonisatie blijkt de frekwentie makropteren opnieuw snel te dalen (zie hoger Bembidion properans). Dit, samen met de bijzonder lage frekwentie gevleugelde exemplaren in normale situaties, wijst er eens te meer op dat vleugelontwikkeling overerft en dat kortvleugeligheid wellicht dominant is.

De meeste Harpalus soorten kwamen reeds bij de makroptere loopkevers aan bod. Slechts 6 soorten tonen reductie van de vliesvleugels: H. honestus is vleugelpolymorf, H. atratus en H. azureus dimorf, terwijl van H. autumnalis, H. neglectus en H. vernalis in ons land vooralsnog enkel brachypteren werden aangetroffen met sterk gereduceerde vliesvleugels. We bezitten van deze soorten slechts een klein aantal waarnemingen. Het betreft immers zonder uitzondering zeldzame, thermoen xerofiele soorten: H. honestus, H. atratus en H. azureus leven vooral op droge hellingen, o.a. kalkgraslanden, de andere soorten verkiezen droge zandgrond-habitaten (zie kaarten 281-322). Enkele makroptere exemplaren (cf. figuur 48) waren in het bezit van vliegspieren: één exemplaar van H. atratus werd trouwens overdag vliegend gevangen. Literatuurgegevens ontbreken voor H. honestus, en H. autumnalis. LINDROTH (1945) vermeldt vleugeldimorfie voor de andere soorten, behalve H. vernalis, die hij als brachypteer karakteriseert. HEJKAL (1985) is de enige die H. atratus typeert: hij noemt de soort vleugelpolymorf. Van H. neglectus zou in Skandinavië de makroptere vorm overwegen (LINDROTH, 1949).

Leistus piceus is een zeldzame bosbewonende loopkever die een Middeneuropese (submontane) verspreiding kent (kaart 32). De vliesvleugels zijn konstant gereduceerd (amper 1 % MAX ALL). Alle andere, reeds behandelde soorten van dit genus, zijn konstant gevleugeld.

Licinus depressus is een xerofiele en zeldzame soort, die zowel op kalkhellingen als in duinen (struwelen) wordt aangetroffen (kaart 326), waar ze zich bijna uitsluitend met huisjesslakken voedt (cf. BRANDMAYR & BRANDMAYR, 1986). In de literatuur wordt ze als konstant brachypteer beschouwd (BANGSHOLT, 1983; LINDROTH, 1945). Uit figuur 48 blijkt echter dat de soort bij ons vleugeldimorf is. L. depressus bereikt in ons land de rand van zijn areaal (cf. TURIN et al., 1977). Eén makropteer wijfje was tegelijk in het bezit van functionele vliegspieren en rijpe eieren.

Masoreus wetterhalli is eveneens een zeldzame xerofiele soort, die op zandgrond voorkomt, vrijwel uitsluitend in droge duingraslanden. Van deze vleugeldimorfe soort (figuur 48) hebben we tot nu toe slechts één makropteer exemplaar gevonden.

Het genus Metabletus is vertegenwoordigd met twee xerofiele soorten, beide klein (3-3.5 mm) en vleugeldimorf met een bijzonder lage frekwentie aan makropteren (cf. tabel 12). De geografische distributie in ons land wordt weergegeven op de kaarten 372-373. Biometrische gegevens van vleugelontwikkeling in verschillende populaties van M. foveatus worden in één grafiek geïllustreerd (figuur 48). Makroptere kevers waren in het bezit van functionele vliegspieren of vertoonden vliegspierautolyse. Van deze soort bestaan ook vliegwaarnemingen (GREENSLADE & SOUTHWOOD, 1962).

Microlestes maurus (3 mm) leeft vooral op droge graslanden en stenige hellingen (kaart 374). Zoals ook door LINDROTH (1945) beschreven, vertoont ze vleugeldimorfie (of -polymorfie). We beschikten echter over weinig materiaal van deze soort.

Molops piceus tenslotte is een konstant ongeveugelde en bosbewonende loopkever (gemengd loofbos) die bijgevolg in laag-België bijna niet voorkomt (kaart 181). De vleugelrudimenten zijn bijzonder sterk gereduceerd.

(g) Vertegenwoordigers van het genus Notiophilus

Acht Notiophilus-soorten komen in ons land voor : drie konstant gevleugelde soorten werden reeds eerder beschreven; de overige soorten zijn alle vleugeldimorf. Figuur 49 vergelijkt de resultaten voor % MAX ALL bij deze soorten (van N. germinyi werden geen makroptere exemplaren gemeten). Enkel voor N. quadripunctatus bevindt ons land zich marginaal ten opzichte van het voor deze soort relatief kleine Atlantisch-Europees-Mediterraan areaal (cf. TURIN et al., 1977) (cf. kaart 44).

N. aquaticus komt evenals N. germinyi voor op droge heide en graslanden op zandgrond maar is veel algemener dan laatstgenoemde. In overeenkomst met de hoge graad van permanente bewoonbaarheid van deze voorkeurshabitaten zijn de fracties gevleugelde exemplaren bij beide soorten laag (cf. tabel 12). BANGSHOLT (1983) vermeldt voor N. aquaticus 8 % makropterie (n = 125) in Denemarken. LINDROTH (1945) geeft één vliegwaarneming op. Op basis van vleugeldimorfiekaarten komt LINDROTH (1949, 1979) tot het besluit dat N. aquaticus in een aantal refugia (Westkust van Noorwegen) in Skandinavië de laatste glaciatie(s) zou overleefd hebben, van waaruit nadien weer andere plaatsen zouden gekoloniseerd zijn; hij stelde immers naar het Oosten toe veel meer makropterie vast, terwijl de Westelijke populaties vrijwel uitsluitend brachypteer waren. Zowel BANGSHOLT (1983) als LINDROTH (1945) vinden telkens één makropteer exemplaar van N. germinyi op een totaal van 75, respectievelijk 42 kevers.

De overige soorten vertonen hogere fracties makropterie. Literatuurmeldingen over de vleugelontwikkeling of andere aspecten van de biologie van N. quadripunctatus ontbreken. In een populatie van een gemengd loofbos op zandige bodem vinden we een hoog aandeel brachyptere exemplaren en tevens overgangsvormen tussen brachypterie en makropterie (figuur 49). Deze soort kan dan ook best als vleugelpolymorf getypeerd worden. Slechts één exemplaar was in het bezit van zowel functionele vliegspijeren als relatief grote vliesvleugels. Sporadisch hebben we N. quadripunctatus ook in vochtige graslanden aangetroffen : deze exemplaren hadden maximaal ontwikkelde vliesvleugels (cf. tabel 12). De eurytope en algemene soort N. palustris komt vooral op vochtige schaduwrijke plaatsen voor. In Zweden (LINDROTH, 1945) en Denemarken (BANGSHOLT, 1983) worden nog lagere frekwenties makropterie gemeld dan bij ons (cf. tabel 12). We kontroleerden echter slechts een beperkt aantal exemplaren.

N. biguttatus tenslotte is een eurytope bossoort die vooral in jonge bossen (na recente kap) in grotere aantallen voorkomt. Ze wijkt af van alle andere dimorfe soorten door de relatief zeer hoge fracties makropterie (gemiddeld voor ons land ca. 90 %, cf. tabel 12). Dit stemt overeen met de bevindingen van DEN BOER et al. (1980) (Nederland : 70 %, n = 168)



en van BANGSHOLT (1983) (Denemarken : 75 %, n = 93). Van *N. biguttatus* bestaan vliegwaarnemingen (LACMAN, in druk; LINDROTH, 1945; VAN HUIZEN, 1980). In onze stalen hebben we slechts enkele exemplaren met functionele vliegsieren aangetroffen. HONEK (1981) vindt bij deze soort op basis van gegevens uit een groot aantal populaties in Tsjechoslovakije een positieve korrelatie tussen gemiddelde hoogteligging en het aandeel brachypteren. In het gebergte werden minder makropteren aangetroffen, terwijl in het laagland minder dan 15 % brachypterie werd vastgesteld. Dit komt overeen met onze waarnemingen in België (cf. tabel 12, 'Hoge Venen'). Een staal van de Pyreneeën toont eveneens opvallend lage frakties gevleugelde exemplaren (zie figuur 49). Uiteraard geeft een dergelijke korrelatie geen kausale verklaring voor het verschijnsel. Interessant is nog dat HONEK (1981) vaststelde dat overwegend brachyptere populaties meestal in de omgeving van gebergte-hoogveen-habitaten aangetroffen worden. Op verschillende plaatsen bleek volgens HONEK (1981) de ratio makropteren in de loop der seizoenen nooit te verschuiven. HONEK (1981) beweert verder dat er geen vliegwaarnemingen van deze soort bekend zijn, wat onjuist is (zie hoger). Op basis daarvan redeneert hij dat verschuivingen in morfiefrekwenties door migratie 'dus' niet zouden kunnen opgetreden zijn en dat er een andere oorzaak moet gezocht worden : welke deze zou kunnen zijn, wordt niet vermeld. Bij ons lijkt de gemiddeld hoge fraktie gevleugelde exemplaren een aanpassing te zijn in verband met de noodzaak regelmatig de zich wijzigende (dichtgroeiende) habitat te verlaten en de geprefereerde habitat (jong en lichtrijk bos) op te zoeken.

(h) Vertegenwoordigers van het genus *Olisthopus*, *Patrobus* en *Pogonus*

*Olisthopus rotundatus* is niet zo algemeen (kaart 193), vrij klein (ca. 6.5 mm) en wordt bijna uitsluitend in heidevelden aangetroffen; opvallend is de lage fraktie gevleugelde exemplaren van deze vleugeldimorfe soort (tabel 12). Aan de rand van zijn verspreidingsareaal worden van deze soort in Denemarken tot 40 % makropteren vastgesteld. De frekwentiedistributie voor % MAX ALL (zie figuur 49) toont makropteren en brachypteren met gemiddeld sterke vleugelreduktie en tevens een exemplaar met intermediair ontwikkelde vleugels; geen enkele kever was in het bezit van vliegsieren. LINDROTH (1945) trekt de vliegkapaciteit van deze soort in twijfel.

*Patrobus atrorufus* (ca. 8 mm) is een stenotope bossoort (distributiekaart 71). Ze is konstant ongeveugeld en bezit nog slechts kleine rudimenten (ca. 3 % MAX ALL).

De vleugelpolymorfe soort *Pogonus chalceus* kwam reeds uitgebreid aan bod in DESENDER (1985b).

(i) Vertegenwoordigers van het genus *Pterostichus*

Niet minder dan 12 *Pterostichus*-soorten (op een totaal van 23 soorten, waarvan de konstant makropteren reeds hoger behandeld werden) vertonen verschillende vormen van vliegvleugelreduktie : er zijn 3 vleugelpolymorfe soorten (*P. nigrita*, *P. vernalis* en *P. strenuus*) die daarenboven zeer algemeen en eurytoop zijn. Daarnaast zijn 5 soorten vleugeldimorf (of bevinden zich op de grens van de overgang van vleugelpolymorfie naar -dimorfie, cf. *P. minor*) en tenslotte 4 soorten konstant ongeveugeld (*P. aethiops*, *P. cristatus*, *P. madidus* en *P.*

ovoideus). Enkel van P. aethiops werden geen biometrische gegevens verzameld. Voor de 3 vleugelpolymorfe soorten en P. minor worden telkens frekwentiedistributies voor % MAX ALL van verschillende populaties vergeleken. Alle frekwentiedistributies worden in figuur 50 (P. nigrita, P. vernalis en P. strenuus) en in figuur 51 (overige soorten, behalve de konstant brachyptere) weergegeven.

De konstant brachyptere soorten bezitten nog slechts kleine vleugelrudimenten (0.5 - 2 % MAX ALL). P. cristatus is een vrij algemene bossoort met een Middeneuropese submontane verspreiding (kaart 158). De algemene soort P. madidus is eveneens vooral talrijk in bossen. Daarnaast wordt ze, vooral in laag-België, in verschillende andere droge habitaten aangetroffen. P. ovoideus is een zeldzame soort van stenige hellingen en kalkgraslanden.

Voor de algemene, vrij hygrofiele, P. nigrita werden gegevens verzameld in 5 populaties (alle in vochtige graslanden) : opvallend is de bijzonder grote variatie die binnen iedere populatie vastgesteld wordt. GREENSLADE (1968) kwam tot hetzelfde besluit op basis van een biometrisch onderzoek op een klein aantal exemplaren van deze soort. Duidelijk is dat enkel exemplaren met relatief goed ontwikkelde vliesvleugels in het bezit van vliegspieren kunnen zijn : beneden ca. 80 % MAX ALL blijken alle exemplaren in vliegspierautolyse en dit tot ca. 50 % MAX ALL. Een behoorlijk aantal wijfjes met functionele vliegspieren bleek tevens rijpe eieren in de ovaria te hebben. De verschillen in vleugelontwikkeling tussen de verschillende populaties zijn moeilijker te interpreteren : alle betreffende habitaten kennen een zeker inundatierisico. De laatstvermelde populatie leeft in een zeer vochtig grasland (Bornem), dat 's winters overstroomt. Niettemin is hier een duidelijke reductie in de vliesvleugelontwikkeling merkbaar. Het onderzochte hooiland is klein en omgeven door hoger gelegen wallen : deze zones zijn gemakkelijk lopend te bereiken en als winterkwartieren te gebruiken. Hibernatie en jaarlijkse reproductie is hier wellicht continu mogelijk zonder dat vliegactiviteiten moeten ontwikkeld worden. Recent is aangetoond dat P. nigrita twee zustersoorten groepeert. Morfologisch zijn beide soorten slechts te onderscheiden door hun karyotype en kleine details in de genitalia (KOCH, 1984, 1986). Deze auteur voerde metingen uit op beide soorten, verzameld in Duitsland en Skandinavië, en kwam tot het besluit dat ze ook in hun vleugelontwikkeling gemiddeld verschillen. De door haar vastgestelde range van relatieve vleugelgrootte is echter veel kleiner dan in onze data-set. De hier gepresenteerde meetresultaten kunnen betrekking hebben op de twee soorten (die in Duitsland blijkbaar ook gemengde populaties vormen) en verdere studie van ons materiaal is dan ook vereist.

P. vernalis is samen met P. strenuus de algemeenste Pterostichus in ons land. Het zijn beide middelgrote soorten (6-7 mm) die tijdens het voorjaar reproduceren en een hoge graad van vleugelpolymorfie vertonen. P. vernalis komt vooral in verschillende types graslanden voor, terwijl P. strenuus in de meest uiteenlopende milieutypes kan aangetroffen worden. Bij P. vernalis treffen we een wijde range van mogelijke vliesvleugelontwikkeling aan (van ca. 20 % MAX ALL tot ca. 100 % MAX ALL) (figuur 50). Voor P. strenuus zijn de uitersten 0 % MAX ALL tot iets meer dan 80 % MAX ALL. Bij deze laatste kan men min of meer een 'brachyptere' morfe onderscheiden (zie ook tabel 12).

Voor P. vernalis vergelijken we de vliesvleugelontwikkeling van

enkele kevers uit venstervallen met exemplaren van een recent gekoloniseerde graasweide (een vijftal jaren eerder was deze nog een akker, waar de soort niet voorkwam). Daarnaast illustreren we de frekwentiedistributies voor % MAX ALL van een vochtig grasland en van een droge graasweide. Voor dit laatste biotoop vergelijken we tevens een staal geselecteerde kevers met functionele vliegspieren en een staal met exemplaren zonder functionele vliegspieren. Sterk samengevat blijken opnieuw vooral kevers met grotere vliesvleugels over functionele vliegspieren te beschikken en vlieggedrag te vertonen. Anderzijds is de fraktie exemplaren met functionele vliegspieren in de graasweide bijzonder laag en varieert ze naargelang het seizoen. Kevers met reeds sterk gereduceerde vliesvleugels en toch ontwikkelde vliegspieren zijn uitzonderlijk. De gemiddelde lichaamsgrootte verschilt niet duidelijk tussen exemplaren met of zonder functionele vliegspieren. LINDROTH (1945) en TIETZE (1963a) beschouwen P. vernalis als vleugeldimorf. In onze resultaten zijn de morfen echter niet duidelijk te scheiden en op basis daarvan suggereren we eerder vleugelpolymorfie. Eigen resultaten en literatuurmeldingen (GREENSLADE & SOUTHWOOD, 1962; VAN HUIZEN, 1979) bevestigen het bestaan van vliegmeldingen.

De vleugelontwikkeling van P. strenuus wordt in figuur 50 voor 6 populaties vergeleken. Slechts enkele kevers bleken functionele vliegspieren te bezitten. DEN BOER (1971, 1981) vermoedt dat deze soort oorspronkelijk bosbewonend was. Dit leidt hij af uit het overwicht aan brachyptere exemplaren in oude bossen. In weiden daarentegen vindt hij vooral 'makropteren', terwijl jonge loofbossen een intermediaire positie innemen. Deze resultaten interpreteert hij in termen van de stabiliteit van de onderzochte habitaten : veel brachypterie in stabiele situaties, minder in onstabiele situaties. Onze resultaten wijzen niet op zulke relatie tussen vleugelontwikkeling en habitat-kenmerken : vergelijk b.v. de overwegend makroptere populaties in het Zoniënbos met de vrijwel konstant ongevleugelde populatie in een graasweide. We vermoeden dat vleugelontwikkeling eerder een reflectie is van verschillen in leeftijd en/of densiteit tussen populaties. Gemiddeld vinden we meer makropterie in laag-dense populaties (jonger en/of regelmatig herkolonisatie noodzakelijk ?). De vrij droge graasweide kent nooit een volledige inundatie; hibernatie en continue jaarlijkse reproductie is bijgevolg mogelijk zonder het noodzakelijk optreden van vlieggedrag. Bovendien lijkt het landschap, waarin deze weide ligt, zich in de laatste 200 jaar weinig te hebben gewijzigd (cf. kaarten van Ferraris, 1787). De gemiddelde vleugelontwikkeling kan hier dus reeds gedurende lange tijd (opeenvolgende generaties) jaarlijks afgenomen zijn door herhaaldelijk wegvliegen van 'makroptere' kevers. Van deze vleugelpolymorfe soort bestaan vliegwaarnemingen (LINDROTH, 1945; VAN HUIZEN, 1980).

P. minor is eveneens een eurytope soort die vooral talrijk voorkomt in moerassige milieus en vochtige graslanden. LINDROTH (1945) onderscheidt drie vleugeltypes : (1) vleugels korter dan 2/3 van de dekschildlengte, (2) vleugels van variabele grootte, met een omgeslagen uiteinde, maar wellicht te klein om tot vliegen in staat te zijn, (3) volledig ontwikkelde vliesvleugels en vermoedelijk vliegvermogen. Onze resultaten (zie figuur 51), bekomen voor 4 populaties (waarvan 3 in rietmoerassen en 1 in een vochtig, sterk verruigd duingrasland), komen hiermee grofweg overeen, hoewel de definitie van een intermediaire klasse moeilijk is. Van deze laatste klasse worden trouwens weinig kevers aangetroffen : de vleugelpolymorfie lijkt dus bij deze soort goed op weg

naar dimorfie. Zelfs binnen eenzelfde milieutype bestaan opnieuw grote verschillen in de gemiddelde vleugelontwikkeling : nochtans lijkt het inundatierisico in de drie bemonsterde rietmoerassen even hoog te zijn. In het laatste geval (rietmoeras, Blankaartreservaat) overwintert P. minor talrijk in randzones (onder schors, vaak zelfs hoog in bomen). Het vliegvermogen lijkt eens te meer niet noodzakelijk in termen van adaptiviteit interpreteerbaar. Anderzijds is de gemiddelde vleugelontwikkeling in de rietmoerassen hoger dan in een relatief 'droger' duingrasland. In totaal waren slechts enkele 'makroptere' exemplaren in het bezit van functionele vliegspijeren; de meeste andere exemplaren met vleugels van minstens 60 % MAX ALL vertoonden vliegspierautolyse. Vliegwaarnemingen zijn ook van deze soort gekend (LINDROTH, 1945; VAN HUIZEN, 1980).

De overige Pterostichus-soorten worden gekenmerkt door een duidelijker vleugeldimorfie (figuur 51), hoewel opnieuw bij alle vermelde soorten de variatie in vleugelontwikkeling, vooral bij de 'makroptere' morfe, groot is. Dit geldt ook voor de soort P. anthracinus, die vooral in vegetatierijke oeversituaties, vaak op beschaduwde plaatsen, voorkomt. LINDROTH (1946) toonde voor deze soort de enkelvoudig Mendeliaanse overerving van vleugelontwikkeling aan (met brachypterie dominant). De variatie van vleugelontwikkeling in onze gegevens wijst eventueel op sekundaire genetische modifieerders die bovenop deze overerving opereren, hoewel de variatie uiteraard ook door omgevingsinvloeden zou kunnen bepaald worden. Dit lijkt ons een interessante vraagstelling voor verder experimenteel onderzoek. Verschillende van de hier vermelde Pterostichus-soorten zijn voor de hand liggende proefdieren voor verder populatie-genetisch onderzoek, zowel door de grote inter- en intraspecifieke variatie in vleugelontwikkeling als door hun algemeen voorkomen (uitgangsmateriaal is gemakkelijk te vinden, vermoedelijk geen moeilijke kweek vermits het eurytope soorten met middelgrote tot grote afmetingen betreft).

Van de 4 laatstvermelde vleugeldimorfe soorten treden in ons land vrij lage tot zeer lage frakties makropterie op (cf. tabel 12). Daarenboven werden functionele vliegspijeren slechts bij een klein aantal kevers vastgesteld. LINDROTH (1949) nam bij een aantal brachyptere exemplaren van P. lepidus basale ankylosis van de dekschilden waar. In onze data-set vertoonde één wijfje van P. diligens tegelijk functionele vliegspijeren, rijpe eieren en tevens de relatief grootste vliesvleugels. Van P. anthracinus, P. melanarius en P. diligens bestaan slechts schaarse vliegwaarnemingen (LINDROTH, 1945). Van P. melanarius werden niettemin in jonge populaties in de nieuwe IJsselmeerpolders hoge percentages makropterie vastgesteld (DEN BOER, 1970; HAECK, 1971). POWELL & WATERHOUSE (1985) signaleren eveneens hoge frakties makropteren voor een (wellicht recent) gekoloniseerd eiland voor de Noordamerikaanse kust. Volgens LINDROTH (1945) bezitten brachyptere exemplaren van P. anthracinus en P. melanarius vaak kortere, meer afgeronde, dekschilden wat in functioneel verband zou staan met het afgenomen vliegvermogen.

In figuur 52 vergelijken we tenslotte globaal vleugel- en vliegspierontwikkeling bij alle hier behandelde Pterostichus-soorten. Opvallend is de grote range voor % MAX ALL van exemplaren met functionele vliegspijeren of in vliegspierautolyse. Uitzonderlijk worden zelfs enkele kevers met vliegspijeren en bijzonder lage vleugelontwikkelingswaarden aangetroffen. Anderzijds worden bij een

aantal kevers met nog vrij grote vliesvleugels soms geen vliegspierrudimenten meer aangetroffen.

(j) Vertegenwoordigers van het genus Stomis en Trechus

Stomis pumicatus (7.5 mm) komt veelal in vochtige graslanden, soms ook in bossen voor. Ze kent een vrij algemene verspreiding (kaart 153). Tot nu toe hebben we in ons land van deze soort enkel kortvleugelige kevers teruggevonden. Ook BANGSHOLT (1983) vond enkel brachypteren (Denemarken). De soort is nochtans vleugeldimorf. Makroptere exemplaren komen b.v. in verhoogde frekwenties voor in recent drooggelegde polders (Flevoland). S. pumicatus is dus wellicht een dimorfe soort met normaal een zeer lage fraktie makropteren, die niettemin nog steeds kolonisatiemogelijkheden bezit.

Drie makroptere Trechus-soorten kwamen reeds eerder aan bod. Van dit genus vinden we in ons land nog twee brachyptere (T. rivularis en T. secalis) en één vleugeldimorfe soort (T. obtusus) (distributiekaarten 76-80). Deze kleine soorten (ca. 4 mm) reproduceren alle tijdens het najaar, T. obtusus echter ook gedeeltelijk tot het vroege voorjaar.

T. rivularis kent een relict-verspreiding in de 'Hoge Venen' (cf. DESENDER, 1983) terwijl het continue areaal zich uitstrekt vanaf Noord-Duitsland tot in Noord-Skandinavië. De soort wordt uitsluitend in hoogveen aangetroffen. Het exoskelet is relatief zwak gechitiniseerd (in verband met de 'tyrphobionte' levenswijze tussen veenmossen ?, cf. LINDROTH, 1945). Alle kevers die we van de Hoge Venen controleerden (n = 51) waren ongeveugeld (ca. 0.6 % MAX ALL). BANGSHOLT (1983) vermeldt één makropteer exemplaar (n = 44) voor Denemarken.

T. secalis komt zowel in hoogveen als in zeer vochtige bossen voor en bereikt lokaal soms bijzonder hoge densiteiten. Deze soort wordt gewoonlijk als konstant ongeveugeld getypeerd. Ook in ons land is dit het geval (n = 1560, ca. 0.5 % MAX ALL). Vaak treedt bij deze soort daarenboven ankylosis van de dekschilden op.

T. obtusus is een eurytope loopkever van meestal vrij droge milieus. Ze komt echter ook in bossen en vochtige graslanden voor. Van deze vleugeldimorfe soort werden biometrische gegevens in verschillende populaties verzameld (figuur 53). De morfefrekwenties verschillend sterk en variëren van ca. 1 tot 70 % makropterie. Het aandeel makropteren is gemiddeld opnieuw zeer laag. Dit aandeel is duidelijk hoger in laag-dense populaties en neemt in dezelfde volgorde af als waarmee de densiteit toeneemt (de data voor de 5 eerstvermelde populaties (tabel 12) zijn alle verzameld op basis van twee continue jaarcyclus met 6 bodemvallen en zijn bijgevolg vergelijkbaar). DEN BOER (1970) stelde in Drente 4 % makropterie vast in een oud heidegebied, terwijl in recent ontstane polders (jonge habitaten) tot 95 % gevleugeld was (zie ook HAECK, 1971). KAVANAUGH & ERWIN (1985) bespreken de recente introductie en uitbreiding van deze soort in Noord-Amerika. Volgens hen is het belang van vlieggedrag moeilijk in te schatten bij de rekonstruktie van de recente uitbreiding van de soort.

Uit figuur 53 zijn slechts geringe verschillen tussen de gemiddelde % MAX ALL waarden voor verschillende populaties af te leiden en dit zowel voor de 'brachyptere' als 'makroptere' morfen. Een gering aantal

makropteren was in het bezit van functionele vliegspijeren, hoewel veel gevleugelde kevers vliegspierautolyse vertoonden. Eén makropteer wijfje met rijpe eieren had tegelijk functionele vliegspijeren. Er zijn van T. obtusus vliegwaarnemingen gekend (VAN HUIZEN, 1980).

(k) Vertegenwoordigers van het genus Trichotichnus

T. nitens en T. laevicollis (ca. 7.5 mm) komen vooral in hoog-België in loof- of naaldbossen voor (kaarten 323-324). In tegenstelling tot alle andere inheemse loopkevers bestaat hier een sexgebonden vleugeldimorfie : in ons land zijn mannetjes van beide soorten steeds gevleugeld, wijfjes steeds ongevleugeld. Deze sexuele vleugeldimorfie werd ook door RAVIZZA (1972) en BRANDMAYR (1983) opgemerkt. Het verschijnsel is tot nu toe slechts bij één - niet-inheemse - loopkeversoort van een ander genus, Leistus nitidus, beschreven (BRANDMAYR, 1983). T. laevicollis is een iets eurytopere bossoort dan T. nitens, wordt soms aan bosranden, zelfs sporadisch op akkers aangetroffen en kent in Midden-Europa een grotere geografische verspreiding dan T. nitens. RAVIZZA (1972) trof deze soorten aan in de Italiaanse Alpen : van zowel T. laevicollis als T. nitens waren de mannetjes steeds gevleugeld; de wijfjes van T. laevicollis waren konstant ongevleugeld, terwijl echter een kleine fractie van T. nitens gevleugeld was. Een analoge sexgebonden vleugeldimorfie (met uitzondering van een zeer klein aantal makroptere wijfjes) werd ook bij de niet-inheemse T. knauthi vastgesteld (RAVIZZA, 1972). Voor T. rimanus (de enige andere Europese soort van dit genus), werden enkel brachyptere mannetjes en brachyptere wijfjes gemeld. De laatstvermelde soort wordt echter nog enkel in reliktpopulaties ten Zuiden van de Apennijnen aangetroffen (RAVIZZA, 1972).

Hoe een dergelijk sexgebonden vleugeldimorfie evolutief zou kunnen tot stand gekomen zijn blijft een open vraag. Studie van het overervingsschema en het verzamelen van aanvullende kwantitatieve gegevens over de vleugelontwikkeling van deze soorten op andere plaatsen van hun areaal zijn noodzakelijk om dit te onderzoeken.

Van onze inheemse Trichotichnus-soorten werden in telkens twee verschillende populaties biometrische gegevens verzameld. De vleugelontwikkeling verschilt niet tussen deze populaties en wordt per soort op één grafiek weergegeven (figuur 53). De vliesvleugels worden in figuur 54 voor beide sexen van beide soorten geïllustreerd. Frekwentiedistributies voor % MAX ALL tonen voor T. nitens (in vergelijking met T. laevicollis) gemiddeld minder ontwikkelde vliesvleugels bij de brachyptere morfe, respectievelijk beter ontwikkelde vliesvleugels bij de makroptere morfe. In analogie daarmee werden van T. nitens veel meer makroptere mannetjes met functionele vliegspijeren aangetroffen; de overige mannetjes vertonen vliegspierautolyse.

---

### 3.4. Diskussie

---

We komen hier nog even terug op het beschrijvend aspekt van de inter- en intraspecifieke variatie in vliesvleugel- en vliegspierontwikkeling van onze inheemse loopkeversoorten. Daarnaast zullen we de mogelijke adaptieve waarden bespreken en ultieme verklaringen suggereren die tot de waargenomen dispersiecapaciteiten zouden kunnen geleid hebben.

Het is duidelijk dat de variatie in de bestudeerde kenmerken zowel binnen als tussen de soorten vaak bijzonder groot is. Voor de 'konstant makroptere' soorten blijkt tussen en vaak zelfs binnen de soorten (naargelang de populaties) een grote variatie op te treden in de vliesvleugelontwikkeling (van ca. 40 tot 110 % MAX ALL !) en in het functioneel zijn van de vliegspiers (bij 0 tot 100 % van de individuen). Een eerste konklusie ligt dan ook voor de hand : een evaluatie van het dispersievermogen zonder het uitvoeren van een biometrische benadering (en zonder het inkorporeren van voldoende grote stalen) levert slechts oppervlakkige informatie op, die niet noodzakelijk een soort juist karakteriseert.

Het detailonderzoek van de ontwikkelingsgraad van de indirecte vliegspiers speelt in de typering van de dispersiecapaciteit een belangrijke bijkomende rol. Bij veel (zelfs konstant makroptere) soorten zijn de lage tot zeer lage frakties exemplaren met functionele vliegspiers opvallend. De complexiteit van vliegspiersontwikkeling ligt in het mogelijk optreden van autolyse en de redifferentiatie van vliegspiers gedurende de individuele levensgeschiedenis, maar ook zijn er exemplaren die blijkbaar nooit functionele vliegspiers ontwikkelen (vliegspiersdimorfie ?, cf. VAN HUIZEN, 1979; DEN BOER et al., 1980). Het mogelijk optreden van seizoensale variatie in vliegspiersontwikkeling hebben we reeds vroeger behandeld.

Het staat zonder meer vast dat, naast het optreden van vliegspiersautolyse, zeker nog andere (genetische ?) processen een rol moeten spelen : een vergelijking van de vleugelontwikkeling bij vliegende en niet-vliegende exemplaren of tussen kevers met en zonder functionele vliegspiers (doch niet in vliegspiersautolyse) toont dat bij zeer veel soorten (1°) beneden een bepaalde grens van vleugelontwikkeling vliegspiers nooit aangemaakt worden en (2°) vliegende exemplaren over de relatief grootste vliesvleugels beschikken. Dit is naar onze mening een bijzonder belangrijke vaststelling die de resultaten van DEN BOER et al. (1980) onderschrijft (zie verder). De ontwikkelingsgraad van de vliesvleugels en vliegspiers vormen dus een behoorlijke weergave van het vliegvermogen.

Uit de vastgestelde inter- en intraspecifieke variatie blijkt dat definiëring van vleugelontwikkelingstypes (konstant makropteer, vleugeldimorf, vleugelpolymorf, konstant brachypteer, apteer) voor verschillende soorten moeilijk is. Dit verklaart wellicht waarom naargelang de auteur sommige soorten hetzij als brachypteer, hetzij als makropteer of als vleugelpolymorf getypeerd worden (b.v. soorten met reeds een behoorlijke reductie : Leistus ferrugineus, Badister sodalis, Synuchus nivalis, Pterostichus vernalis). Tussen vrijwel alle vermelde categorieën bestaan overgangsvormen. Apterie stelden we bij geen enkele loopkever vast.

De continue variatie in vliesvleugelontwikkelingstypes suggereert dat verschillende van deze reductiestadia door individuele soorten in de loop van hun evolutie doorlopen werden, m.a.w. dat de variatie die we nu tussen (soms zelfs gedeeltelijk binnen) soorten waarnemen de mogelijkheden weergeeft van wat zich binnen soorten tijdens (of sedert) hun evolutieve wording zou hebben afgespeeld.

Dat wijzigingen in de vleugelontwikkeling in de loop van soortvormingsprocessen verschillende malen onafhankelijk moeten zijn

opgetreden is duidelijk : bij de 39 hier besproken loopkevergenera (met meer dan 1 soort) zijn er 20 waarbij voor inheemse soorten zowel makropterie als duidelijke reductieprocessen waargenomen worden. Op een totaal van 64 genera vertonen er 31 tenminste gedeeltelijk brachypterie. Slechts twee daarvan (met meer dan 1 soort) zijn exclusief brachypteer. Daarenboven zijn er een aantal van deze genera waarvoor bij inheemse soorten geen variatie in vleugelontwikkelingstypes optreedt, maar waarvoor bij uitheemse soorten wel variatie is vastgesteld. Het genus Nebria bijvoorbeeld kent bij ons slechts drie, konstant gevleugelde soorten. KAVANAUGH (1985) bestudeerde de Nearctische vertegenwoordigers van dit genus en besluit dat de resultaten van een fylogenetische analyse suggereren dat vleugelreductie 17 keer onafhankelijk in dit genus zou zijn opgetreden. Ook DARLINGTON (1936, 1943), DEN BOER et al. (1980), ERWIN (1979) en LINDROTH (1949) zijn het erover eens dat vleugelreductieprocessen in vrijwel alle evolutieve lijnen van loopkevers onafhankelijk zijn opgetreden. Volgens dezelfde auteurs is makropterie een ancestraal kenmerk.

Toch zijn er een aantal genera waarbij het grootste deel van de soorten een gelijkaardig vleugelontwikkelingstype vertonen : de soortenrijke genera Amara, Bembidion en Harpalus kennen bij ons vooral gevleugelde soorten, het genus Carabus vooral brachyptere, het genus Abax uitsluitend brachyptere soorten. Dit houdt naar onze mening verband met het min of meer gelijkaardig habitatype dat door een groot gedeelte van de soorten binnen ieder genus bewoond wordt : het overgrote deel van de Bembidion-soorten komt in oeversituaties voor, de meeste Amara- en Harpalus-soorten zijn in graslanden te vinden; veel Carabus-soorten komen in boshabitaten voor, alle Abax-soorten zijn exclusief bosbewonend. Taxonomische verwantschap stemt bij loopkevers veelal overeen met ecologische verwantschap, ook in dispersievermogen.

In veel gevallen liggen de selectieve voordelen verbonden aan een functioneel vliegapparaat en dus een goed vliegvermogen voor de hand. Dit is bijzonder duidelijk bij soorten die in een habitat leven die zeer tijdelijk is en aan plotse nefaste omstandigheden onderhevig kan zijn (b.v. oeverbewonende soorten worden vaak gekonfronteerd met het risico van overstroming of uitdroging). Hierbij zijn aspecten van de biologie van een soort niet onbelangrijk : b.v. boombewonende soorten die meestal over een goed vliegvermogen beschikken, Cicindela-soorten die hun prooien vliegend vangen.

Er zijn echter een groot aantal gevallen waarbij vleugel- en vliegspierontwikkeling vrij sterk tot zeer sterk afgenomen zijn, zonder dat dit op het eerste zicht als adaptief te interpreteren is. Dit is bijzonder duidelijk voor een aantal soorten van zeer vochtige milieus. Enkele soorten van dergelijke habitaten vertonen dan weer andere aanpassingen waardoor ze er blijkbaar toch in slagen te overleven zonder vliegend te moeten ontsnappen (b.v. gedeeltelijk subaquatische levenswijze, (ecofysiologische?) aanpassingen om te overleven in zout water). Loopkevers, die in min of meer voorspelbaar 'instabiele' milieus voorkomen, kunnen hoger gelegen randzones lopend opzoeken om er te overwinteren en aan winterinundaties te ontsnappen. Bij nog andere soorten liggen geen adaptieve verklaringen voor de hand : in die gevallen suggereren de resultaten dat afname van het vliegvermogen louter het gevolg kan zijn van opgetreden migratie. Migratie hoeft niet uitsluitend een konservatieve evolutieve rol te vervullen. Bidirektionele genmigratie daarentegen zal enkel voor die soorten gelden die (noodzakelijkerwijze)



veel vliegen en niet direkt een verhoogde mortaliteit tijdens deze dispersie ondervinden. In dergelijke situaties is de evolutieve rol van migratie inderdaad konservatief; telkens weer wordt een mogelijke isolatie doorbroken en genetisch materiaal uitgewisseld. Vermits nu van de meeste loopkevers gekend is dat ze slecht kunnen vliegen, lijkt het waarschijnlijk dat tijdens vliegactiviteiten (vaak door individuen met relatief grotere vliesvleugels) veel individuen verloren gaan. Als gevolg hiervan ondergaat de achterblijvende populatie geleidelijk een verlaging van de graad van vliesvleugelontwikkeling : migratie heeft in een dergelijk geval een creatieve rol (cf. SLATKIN, 1985). Door de moeilijkheden met en het gebrek aan (historische) informatie, kunnen we slechts in uitzonderlijke gevallen met enige zekerheid een dergelijk unidirektioneel genmigratie-proces vooropstellen als het onderliggende evolutionaire mechanisme. Het impliceert echter niet dat zulk proces niet veel zou optreden. Informatie over de vermoedelijke leeftijd van verschillende populaties is hiervoor bijzonder interessant, helaas slechts uitzonderlijk voorhanden (zie b.v. Bembidion properans, Pogonus chalceus, en recente kolonisatie van drooggelegde polders in Nederland).

Voor de meeste van de ca. 40 onderzochte vleugeldimorfe soorten stellen we gemiddeld lage tot zeer lage frakties makropterie vast. Dit wijst er eveneens op dat brachypterie meestal een dominant kenmerk is, zoals bij experimenteel genetisch onderzoek voor een beperkt aantal soorten werd vastgesteld. Zulke vaststelling werd reeds door andere auteurs gedaan (o.a. LINDROTH, 1949; DEN BOER et al., 1980). Bij de vleugeldimorfe soorten zijn ons geen gevallen bekend waarbij binnen eenzelfde populatie seizoenale variatie in morfefrekwenties optreedt (zie ook SHUTE, 1980). Niettemin vertonen een aantal vleugeldimorfe soorten naargelang de onderzochte habitat een grote variatie in deze proporties. In enkele gevallen zou uit onze resultaten zelfs een negatieve relatie blijken tussen het aandeel makropterie en de densiteit (als maat voor de 'geschiktheid' van de habitat (?); tegelijk een maat voor de leeftijd van de populatie sedert kolonisatie (?)). Dit betekent meteen dat het interpreteren van geografische variatie in deze frakties (zie b.v. LINDROTH, 1949, 1979 : postglaciale koloniatiehistoriek; zie POPE, 1977) minstens bij deze soorten moeilijk is. Kenmerken van verschillende habitaten kunnen dan misschien verward worden met kenmerken van dynamische aspecten van geografische distributies. Mogelijke verbanden tussen dispersievermogen enerzijds en habitatpreferentie, algemeenheid en zeldzaamheid anderzijds hebben we reeds elders behandeld (DESENDER, 1986a).

DARLINGTON (1936) verklaarde het verhogen van de fraktie brachypteren in ouder wordende loopkeverpopulaties door te veronderstellen dat brachyptere individuen een hogere levensvatbaarheid hebben (betere overleving, hogere eiproduktie) dan makropteren en dus in oudere, geïsoleerde populaties door selectie de overhand kregen. We vergeleken bij enkele soorten reproductie-kapaciteit en overleving van brachypteren en makropteren : hieruit blijkt dat makroptere loopkevers zelfs eerder verwacht worden een hoger aantal nakomelingen te hebben en langer te overleven (cf. ook AUKEMA, in druk, voor Calathus erythroderus). Dit zou op zijn beurt kunnen een reflectie zijn van het feit dat vaak makropteren binnen een soort gemiddeld groter zijn dan brachypteren. AUKEMA (in druk) ziet in de grotere reproductie-kapaciteit van makropteren zelfs een mogelijke adaptatie voor verhoogde koloniatiekansen. We vermoeden dat ook dit niet noodzakelijk een adaptatie is maar louter een gevolg kan zijn van bouwplanwijzigingen

verbonden met de reductie van het vliegapparaat. De verklaring van de verlaging van het aandeel makropteren in ouder wordende populaties kan, ons inziens, eenvoudiger zijn dan door DARLINGTON (1936) verondersteld : we vermoeden dat in geïsoleerde situaties de kans groter is dat vliegende exemplaren (die, zoals aangetoond, meestal over grotere vliesvleugels beschikken) emigreren dan immigreren. Het gevolg is een gemiddelde verlaging van de vleugelontwikkeling van de geïsoleerde en ouder wordende populatie. Het evolutionair mechanisme dat de verschuivingen in morfefrekwenties zou teweegbrengen is dan migratie en niet natuurlijke selectie.

Bij een aantal sterk verwante soorten (koppels zustersoorten) is de grootste soort vaak zeldzamer en beschikt veelal over een beter dispersievermogen dan de andere (kleinere) soort. De verschillen die binnen loopkeversoorten worden vastgesteld (kevers met relatief grotere vleugels soms groter, exemplaren met functionele vliegspieren vaak groter dan kevers zonder vliegspieren) lijken tussen dergelijke, vermoedelijk 'jonge' soorten in dezelfde richting op te treden : vergelijk bijvoorbeeld de konstant makroptere soortenkoppels Bembidion quadripustulatum/quadrimaculatum, Dicheirotichus obsoletus/gustavii, Nebria salina/brevicollis, Pterostichus cupreus/versicolor, en de koppels Bembidion properans/lampros, Dyschirius semistriatus/globosus en Pogonus litoralis/chalceus.

#### DANKWOORD

*Dit onderzoek zou nooit tot stand gekomen zijn zonder de medewerking van alle personen die toelieten keverkollekties te controleren of op naam brengen of die meehielpen bij onze bodemvalbemonsteringen: we verwijzen naar vroegere bijdragen voor een uitgebreide lijst van deze medewerkers (cf. DESENDER, 1986b-e). In het bijzonder willen we hier nog de volgende personen danken voor hun praktische hulp bij het verrichten van talloze metingen en dissekties van kevers : Marc Van Kerckvoorde, Mario Vaneechoutte en Peter De Wetter. Tenslotte zijn we Dr. J. Van Goethem erkentelijk voor de goedkeuring om dit werk uit te geven in het K.B.I.N en Dr. P. Grootaert voor de revisie van het manuscript.*

REFERENTIES

- ALLEN, A.A. - 1955 - Loricera pilicornis F. (Col., Carabidae) on the wing by day; and a question of the mode of flight-termination in the family. Entomologist's mon. Mag. 91 : 200.
- ANDERSEN, J. - 1978 - The influence of the substratum on the habitat selection of Bembidiini (Col. Carabidae). Norsk. ent. Tidsskr. 25 : 119-138.
- ANDERSEN, J. - 1985a - Low thigmo-kinesis, a key mechanism in habitat selection by riparian Bembidion (Carabidae) species. Oikos 44 : 499-505.
- ANDERSEN, J. - 1985b - Ecomorphological Adaptations of Riparian Bembidiini species (Coleoptera : Carabidae). Entomol. Gener. 11 : 41-46.
- AUKEMA, B. - 1986 - Winglength Determination in Relation to Dispersal by Flight in Two Wing Dimorphic Species of Calathus Bonelli (Coleoptera, Carabidae). In : DEN BOER, P.J., M.L. LUFF, D. MOSSAKOWSKI & F. WEBER (eds). Carabid Beetles. Their Adaptations and Dynamics. Gustav Fischer, Stuttgart, pp. 91-99.
- AUKEMA, B. - in druk - Differences in Egg Production and Egg-Laying Period Between Long and Shortwinged Calathus erythroderus (Coleoptera, Carabidae) in relation to Wingmorph Frequencies in Natural Populations. (Communication No. 321 of the Biological Station, Wijster).
- BAEHR, M. - 1980 - Zur Funktionsmorphologie und evolutiven Bedeutung der elytralen Sperrmechanismen der Scaritini (Coleoptera : Carabidae). Entomol. Gener. 6 : 311-333.
- BANGSHOLT, F. - 1983 - Sandspringernes og løbebillernes udbredelse og forekomst i Danmark ca. 1830-1981 (Coleoptera : Cicindelidae og Carabidae). Dansk Faunistik Bibliotek. Bind 4. Scandinavian Science Press Ltd., København, 271 pp.
- BAUER, Th. - 1971 - Zur Biologie von Asaphidion flavipes L. (Col., Carabidae). Ent. Z. 81 : 154-164.
- BAUER, Th. - 1974 - Ethologische, autökophysiologische Untersuchungen an Elaphrus cupreus Dft. und Elaphrus riparius L. (Coleoptera, Carabidae). Zum Lebensformtyp des optisch jagenden Räubers unter den Laufkäfern. Oecologia (Berl.) 14 : 139-196.
- BAUER, Th. - 1985 - Beetles which use a setal trap to hunt springtails : The hunting strategy and apparatus of Leistus (Coleoptera, Carabidae). Pedobiologia 28 : 275-287.
- BLISS, P., S. HEIMER & F. TIETZE - 1981 - Zur Arthropodenfauna eines Flurgehölzes bei Halle/Saale (Arachnida : Opiliones, Aranea; Coleoptera : Carabidae). Hercynia (N.F.) 18 : 434-440.
- BOUIX, G. - 1961 - Sur l'aile d'Eutelocarabus alysidotus Ill., subsp. Stagmalis-aequalis Lap. (Col. Car.). Vie Milieu 12 : 191-194.
- BRANDMAYR, P. - 1983 - The main axes of the coenoclinal continuum from macroptery to brachyptery in carabid communities of the temperate zone. Report 4th Symp. Carab. '81 : 147-169.
- BRANDMAYR, P. & T.Z. BRANDMAYR - 1986 - Food and feeding behaviour of some Licinus species (Coleoptera, Carabidae, Licinini). Monitore zool. ital. 20 : 171-181.
- BRUNSTING, A.M.H. - 1981 - Distribution patterns, life cycle and phenology of Pterostichus oblongopunctatus F. (Col., Carabidae) and Philonthus decorus Grav. (Col., Staphylinidae). Neth. J. Zool. 31 : 418-452.
- CHAPMAN, R.F. - 1975 - The Insects. Structure and Function. 2nd Ed. The English Universities Press, London, 819 pp.
- DARLINGTON, P.J. - 1936 - Variation and atrophy of flying wings of some Carabid beetles. Ann. ent. Soc. Am. 29 : 136-179.
- DARLINGTON, P.J. - 1943 - Carabidae of Mountains and Islands : Data on the Evolution of Isolated Faunas and on Atrophy of Wings. Ecol. Monogr. 13 : 38-61.
- DAVID, J. & P. MARCHAL - 1963 - Les Coléoptères Carabiques du marais des Echets (département de l'Aim) : contribution à l'étude d'un peuplement paludicole. Bull. Soc. linn. Lyon 32 : 109-125.
- DEN BOER, P.J. - 1962 - Vleugeldimorfisme bij loopkevers als indicator bij zoögeografisch onderzoek. Vakbl. Biol. 42 : 110-119.
- DEN BOER, P.J. - 1970 - On the Significance of Dispersal Power for Populations of Carabid-Beetles (Coleoptera, Carabidae). Oecologia (Berl.) 4 : 1-28.

DEN BOER, P.J. - 1971 - On the dispersal power of carabid beetles and its possible significance. In : Dispersal and dispersal power of carabid beetles. Misc. Papers L.H. Wageningen 8 : 119-137.

DEN BOER, P.J. - 1977 - Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. Misc. Papers L.H. Wageningen 14 : 1-190.

DEN BOER, P.J. - 1981 - Evolutie van het vliegvermogen bij carabiden en de gevolgen voor het overleven van soorten. Vakbl. Biol. 61 : 122-129.

DEN BOER, P.J. - 1983 - Het verschijnsel dispersie. Vakbl. Biol. 63 : 310-314.

DEN BOER, P.J., T.H.P. VAN HUIZEN, W. DEN BOER-DAANJE, B. AUKEMA & C.F.M. DEN BIEMAN - 1980 - Wing Polymorphism and Dimorphism in Ground Beetles as Stages in an Evolutionary Process (Coleoptera, Carabidae). Entomol. Gener. 6 : 107-134.

DESENDER, K. - 1983 - Trechus rivularis Belg. n. sp. (Coleoptera, Carabidae), une espèce subarctique des Hautes Fagnes (Mont Rigi, Belgique). Bull. Annl. Soc. r. ent. Belg. 119 : 177-183.

DESENDER, K. - 1985a - Naamlijst van de loopkevers en zandloopkevers van België (Coleoptera, Carabidae). Studiedocumenten Kon. Belg. Inst. Natuurwet., Brussel 19 : 36 pp.

DESENDER, K. - 1985b - Wing polymorphism and reproductive biology in the halobiont carabid beetle Pogonus chalceus (Marsham) (Coleoptera, Carabidae). Biol. Jb. Dodonaea 53 : 89-100.

DESENDER, K. - 1986a - Ecology, distribution and dispersal power of endangered carabid beetles in Belgium. In : VELTHUIS, H.H.W. (ed.). Proc. 3rd European Congress of Entomology. Part 3, Amsterdam, pp. 429-437.

DESENDER, K. - 1986b - Distribution and Ecology of Carabid Beetles in Belgium (Coleoptera, Carabidae). Part 1. Species 1-80. Studiedocumenten Kon. Belg. Inst. Natuurwet., Brussel 26 : 30 pp.

DESENDER, K. - 1986c - Distribution and Ecology of Carabid Beetles in Belgium (Coleoptera, Carabidae). Part 2. Species 81-152. Studiedocumenten Kon. Belg. Inst. Natuurwet., Brussel 27 : 24 pp.

DESENDER, K. - 1986d - Distribution and Ecology of Carabid Beetles in Belgium (Coleoptera, Carabidae). Part 3. Species 153-217. Studiedocumenten Kon. Belg. Inst. Natuurwet., Brussel 30 : 23 pp.

DESENDER, K. - 1986e - Distribution and Ecology of Carabid Beetles in Belgium (Coleoptera, Carabidae). Part 4. Species 218-379. Studiedocumenten Kon. Belg. Inst. Natuurwet., Brussel 34 : 48 pp.

DESENDER, K. - 1988 - Flight muscle development and dispersal in the life cycle of carabid beetles. Annl. Soc. r. zool. Belg. 118 : 78-79.

DESENDER, K. & D. CRAPPE - 1983 - Larval and adult morphology and biometry of two sibling species Bembidion lampros (Herbst) and Bembidion properans Stephens (Coleoptera, Carabidae). Biol. Jb. Dodonaea 51 : 36-54.

DESENDER, K. & M. POLLET - 1985 - Ecological data on Clivina fossor (Coleoptera, Carabidae) from a pasture ecosystem. II. Reproduction, biometry, biomass, wing polymorphism and feeding ecology. Rev. Ecol. Biol. Sol 22 : 233-246.

DESENDER, K. & R. SEGERS - 1985 - A simple device and technique for quantitative sampling of riparian beetle populations with some carabid and staphylinid abundance estimates on different riparian habitats (Coleoptera). Rev. Ecol. Biol. Sol 22 : 497-506.

DESENDER, K., M. VAN KERCKVOORDE, A. DE KIMPE & J.P. MAELFAIT - 1986 - The influence of the substratum on the habitat selection of riparian carabid beetles in Belgium. In : VELTHUIS, H.H.W. (ed.). Proc. 3rd European Congress of Entomology. Part 3, Amsterdam, p. 524.

D'ORCHYMONT, A. - 1921 - Aperçu de la nervation alaire des Coléoptères. Annl. Soc. ent. Belg. 61 : 256-278.

ELLIOTT, P., P.E. KING & M.R. FORDY - 1983 - Observations on Cillenus laterale Samouelle, an Intertidal Carabid (Col.). Entomologist's mon. Mag. 119 : 85-88.

- ERWIN, T.L. - 1979 - Thoughts on the Evolutionary History of Ground Beetles: Hypotheses Generated from Comparative Faunal Analyses of Lowland Forest Sites in Temperate and Tropical Regions. In : ERWIN, T.L., G.E. BALL & D.R. WHITEHEAD (eds). Carabid Beetles : Their Evolution, Natural History, and Classification. W. Junk Publishers, The Hague, pp. 539-592.
- FREUDE, H., K.W. HARDE & G.A. LOHSE - 1976 - Die Käfer Mitteleuropas. Bd.2. Adephaga 1. Goecke & Evers Verlag, Krefeld, 302 pp.
- GOULD, S.J. - 1966 - Allometry and size in ontogeny and phylogeny. Biol. Rev. 41 : 587-640.
- GOULD, S.J. - 1971 - Geometric similarity in allometric growth. A contribution to the problem of scaling in the evolution of size. Am. Nat. 105 : 113-136.
- GREENSLADE, P.J.M. - 1968 - Habitat and altitude distribution of Carabidae (Coleoptera) in Argyll, Scotland. Trans. R. ent. Soc. Lond. 120 : 39-54.
- GREENSLADE, P.J.M. & T.R.E. SOUTHWOOD - 1962 - The Relationship of Flight and Habitat in some Carabidae (Coleoptera). Entomologist 95 : 86-88.
- GROSSESCHALLAU, H.H. - 1979 - Beitrag zur Kenntnis des Flügeldimorphismus bei Agonum fuliginosum Panzer 1809 (Col. : Carabidae). Ent. Z. 89 : 49-54.
- HAECK, J. - 1971 - The immigration and settlement of carabids in the new IJsselmeer-polders. In : DEN BOER, P.J. (ed.). Dispersal and Dispersal Power of Carabid Beetles. Misc. Papers L.H. Wageningen 8 : pp. 33-52.
- HAMMOND, P.M. - 1969 - A note on wing-development, etc., in British Bradycellus s. str. (Col., Carabidae). Entomologist's mon. Mag. 105 : 155-156.
- HAMMOND, P.M. - 1979 - Wing-folding Mechanisms of Beetles, with Special Reference to Investigations of Adephaga Phylogeny (Coleoptera). In : ERWIN, T.L., G.E. BALL & D.R. WHITEHEAD (eds). Carabid Beetles : Their Evolution, Natural History, and Classification. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, pp. 113-180.
- HEJKAL, J. - 1985 - The development of a carabid fauna (Coleoptera, Carabidae) on spoil banks under conditions of primary succession. Acta ent. bohemoslov. 82 : 321-346.
- HEYDEMANN, B. - 1967 - Der Überflug von Insekten über Nord- und Ostsee nach Untersuchungen auf Feuerschiffen. Dtsch. Ent. Z. 14 : 185-215.
- HIEKE, F. - 1970 - Die paläarktischen Amara-Arten des Subgenus Zezea CSIKI (Carabidae, Coleoptera). Dtsch. Ent. Z. 17 : 119-214.
- HIEKE, F. - 1973 - Beitrag zur Synonymie der paläarktischen Amara-Arten (Coleoptera, Carabidae). Dtsch. Ent. Z. 20 : 1-126.
- HIEKE, F. - 1975 - Beitrag zur Kenntnis der Gattung Amara BON. (Coleoptera, Carabidae). Dtsch. Ent. Z. 22 : 257-342.
- HIEKE, F. - 1978 - Revision der Amara-Untergattung Percosia ZIMM. und Bemerkungen zu anderen Amara-Arten. Dtsch. Ent. Z. 25 : 215-326.
- HIEKE, F. - 1983 - Revision der Amara-Untergattung Camptocelia Jeannel, 1942, und taxonomische Bemerkungen zu Arten anderer Subgenera (Coleoptera, Carabidae). Dtsch. Ent. Z. 30 : 249-371.
- HINES, A.H. - 1982 - Allometric Constraints and Variables of Reproductive Effort in Brachyuran Crabs. Mar. Biol. (Berl.) 69 : 309-320.
- HONEK, A. - 1981 - Wing polymorphism in Notiophilus biguttatus in Bohemia (Coleoptera, Carabidae). Vest. cs. Spol. zool. 45 : 81-86.
- HORION, A. - 1938 - Studien zur deutschen Käferfauna. II. Die periodischen Klimaschwankungen und ihr Einfluss auf die Thermophilen Käfer in Deutschland. Ent. Bl. 34 : 127-131.
- HUBENTHAL, W. - 1923 - Kleine Coleopterologische Mitteilungen. Ent. Bl. 19 : 46.
- JEANNEL, R. - 1926 - Monographie des Trechinae. 1. Abeille, Paris 32 : 221-550.
- JEANNEL, R. - 1941 - Faune de France 39. Coléoptères Carabiques. Première Partie, Librairie de la Faculté des Sciences, Paris, pp. 1-571.
- JEANNEL, R. - 1942 - Faune de France 40. Coléoptères Carabiques. Deuxième Partie, Librairie de la Faculté des Sciences, Paris, pp. 572-1173.

- KADAR, F. & F. SZENTKIRALYI - 1983 - Analyse der Lichtfallenfänge der Laufkäfer (Col., Carabidae) in verschiedenen Apfelanlagen und Maisbeständen. Verh. SIEEC X : 150-154.
- KAVANAUGH, D.H. - 1985 - On wing atrophy in carabid beetles (Coleoptera : Carabidae), with special reference to Nearctic Nebria. In : BALL, G.E. (ed.). Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of beetles and ants. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 408-431.
- KAVANAUGH, D.H. & T.L. ERWIN - 1985 - Trechus obtusus Erichson (Coleoptera : Carabidae), a European Ground Beetle, on the Pacific Coast of North America : Its Distribution, Introduction, and Spread. Pan-Pacif. Ent. 61 : 170-179.
- LACMAN, E. - in druk - Carabidae récoltés par un piège à suction à 12 m au-dessus du niveau du sol. (Bull. Rech. agron. Gembloux)
- LAROCHELLE, A. - 1973 - Ground-beetles flying under an electric light (Coleoptera : Carabidae). Proc. ent. Soc. Wash. 75 : 424-427.
- LARSEN, O. - 1949 - Ein Carabus clathratus mit hochgradig asymmetrischen Entwicklung der Alae. Opusc. ent. 14 : 113-119.
- LARSON, J.L. - 1978 - Leistus ferrugineus (L.) (Coleoptera : Carabidae), new to North America. Coleopt. Bull. 32 : 307-309.
- LEHMANN, H. - 1965 - Ökologische Untersuchungen über die Carabidenfauna des Rheinuferes in der Umgebung von Köln. Z. Morph. Ökol. Tiere 55 : 597-630.
- LESTON, D. - 1952 - Unilateral brachypterism in Drymus brunneus Sahlb. (Hem., Lygaeidae). Entomologist's mon. Mag. 88 : 206-207.
- LESTON, D. - 1955 - Unilateral microptery in Nabis ericetorum Scholtz (Hem., Nabidae). Entomologist's mon. Mag. 91 : 90-91.
- LINDROTH, C.H. - 1945 - Die Fennoskandischen Carabidae I. Göteborgs K. Vetensk.-o. VitterhSamh. Handl. Serie B, 4(6) : 1-709.
- LINDROTH, C.H. - 1946 - Inheritance of wing dimorphism in Pterostichus anthracinus Ill. Hereditas 32 : 37-40.
- LINDROTH, C.H. - 1949 - Die Fennoskandischen Carabidae III. Allgemeiner Teil. Göteborgs K. Vetensk.-o. VitterhSamh. Handl. Serie B4, 1 : 1-911.
- LINDROTH, C.H. - 1956 - A Revision of the Genus Synuchus Gyllenhal (Coleoptera : Carabidae) in the Widest Sense, With Notes on Pristosia Motschulsky (Eucalathus Bates) and Calathus Bonelli. Trans. R. ent. Soc. Lond. 108 : 485-574.
- LINDROTH, C.H. - 1974 - Handbooks for the Identification of British Insects. Vol. IV, part 2 : Coleoptera, Carabidae. Royal Entomological Society of London, 148 pp.
- LINDROTH, C.H. - 1979 - The Theory of Glacial Refugia. In : ERWIN, T.L., G.E. BALL & D.R. WHITEHEAD (eds). Carabid Beetles : Their Evolution, Natural History, and Classification. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, pp. 385-394.
- LUFF, M.L. - 1980 - The biology of the ground beetle Harpalus rufipes in a strawberry field in Northumberland. Ann. appl. Biol. 94 : 153-164.
- MARAN, J. - 1927 - The study of the rudiments of the wings by the genus Pterostichus, Poecilus, Abax and Molops. (Col. Carabidae). Acta entom. Mus. Pragae 45 : 121-139.
- MEIJER, J. - 1971 - Immigration of arthropods into the new Lauwerszee Polder. In : DEN BOER, P.J. (ed.). Dispersal and Dispersal Power of Carabid Beetles. Misc. Papers L.H. Wageningen 8 : pp. 53-64.
- MEIJER, J. - 1973 - Die Besiedlung des neuen Lauwerszeepolders durch Laufkäfer (Carabidae) und Spinnen (Araneae). Faun.-ökol. Mitt. 4 : 169-184.
- MEIJER, J. - 1974 - A comparative Study of the Immigration of Carabids (Coleoptera, Carabidae) into a New Polder. Oecologia (Berl.) 16 : 185-208.
- MEISSNER, R. - 1983 - Zur Biologie und Ökologie der ripicolen Carabiden Bembidion femoratum STURM und B. punctulatum DRAP. 1. Vergleichende Untersuchungen zur Biologie und zum Verhalten beider Arten. Zool. Jb. Syst. 110 : 521-546.
- MENDEL, H. - 1980 - Full-winged specimens of Bradycellus sharpi Joy (Col., Carabidae). Entomologist's mon. Mag. 116 : 176.

- MERCKEN, L., K. DESENDER & J.-P. MAELFAIT - 1986 - Characterization and ecological interpretation of morphological traits related to size and dispersal power in Corixidae and Gerridae. In : VELTHUIS, H.H.W. (ed.). Proc. 3rd European Congress of Entomology, part 1, Amsterdam, p. 183.
- MOSSAKOWSKI, D. - 1970 - Das Hochmoor - Okoareal von Agonum ericeti (Panz.) (Coleoptera, Carabidae) und die Frage der Hochmoorbindung. Faun.-ökol. Mitt. 3 : 378-392.
- NELEMANS, M.N.E. - 1983 - Flight-muscle development of the carabid beetle Nebria brevicollis (F.). In : BRANDMAYR, P., P.J. DEN BOER & F. WEBER (eds). Ecology of Carabids: The Synthesis of Field Study and Laboratory Experiment. Report 4th Symp. Carab. '81, pp. 45-51.
- NELEMANS, M.N.E. - in druk - Possibilities for flight in the Carabid beetle Nebria brevicollis (F.). The importance of food during larval growth. (Oecologia (Berl.))
- OERTEL, R. - 1924 - Studien über Rudimentation, ausgeführt an den Flügelrudimenten der Gattung Carabus. Z. Morph. Okol. Tiere 1 : 38-121.
- PALMEN, E. - 1944 - Die Anemohydrochore Ausbreitung der Insekten als Zoogeographischer Faktor. Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 10 : 1-262.
- PENNYCUICK, C.J. - 1972 - Animal Flight. Studies in Biology 33, Edward Arnold, London, 68 pp.
- PETERS, R.H. - 1983 - The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge, 329 pp.
- POPE, R.D. - 1977 - Brachyptery and wing-polymorphism among the Coccinellidae (Coleoptera). Syst. Entomol. 2 : 59-66.
- POWELL, J.E. & J.S. WATERHOUSE - 1985 - A Comparison of Ground Beetle (Coleoptera : Carabidae) Faunas of Valcour Island in Lake Champlain, New York and the Adjacent Mainland. Proc. ent. Soc. Wash. 87 : 834-842.
- RAVIZZA, C.A. - 1972 - Contributo alla conoscenza dei Trichotichnus Mor. italiani (Coleoptera, Carabidae). Boll. Soc. ent. ital. 104 : 68-74.
- RAYNAUD, P. - 1968 - Archicarabus Seidlitz (Coléoptères Carabidae). Sur leurs ailes membraneuses. Entomologiste 24 : 100-104.
- SCHNEIDER, P. - 1978a - Eine geniale Erfindung der Natur : Flugmotor der Käfer. Umschau 78 : 683-688.
- SCHNEIDER, P. - 1978b - Die Flug- und Faltungstypen der Käfer (Coleoptera). Zool. Jb. Anat. 99 : 174-210.
- SEIM, E. - 1983 - On Rethinking Allometry : Which Regression Model to Use ? J. theor. Biol. 104 : 161-168.
- SLATKIN, M. - 1985 - Gene Flow in Natural Populations. Ann. Rev. Ecol. Syst. 16 : 393-430.
- SMIT, W.A. - 1986 - Insect Muscle Redifferentiation. Doctoraatsproefschrift V.U. Amsterdam, 139 pp.
- SMITH, D.S. - 1964 - The Structure and Development of Flightless Coleoptera : A Light and Electron Microscopic Study of the Wings, Thoracic Exoskeleton and Rudimentary Flight Musculature. J. Morph. 114 : 107-184.
- STEIN, W. - 1973 - Zur Vererbung des Flügel dimorphismus bei Apion virens Herbst (Col., Curculionidae). Z. ang. Ent. 74 : 62-63.
- TAYLOR, L.R. - 1986 - The Four Kinds of Migration. In : DANTHANARAYANA, W. (ed.). Insect Flight. Dispersal and Migration. Springer-Verlag, Berlin, pp. 265-280.
- THIELE, H.U. - 1977 - Carabid beetles in their environments. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 369 pp.
- TIETZE, F. - 1963a - Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Flügelreduktion und Ausbildung des Metathorax bei Carabiden unter besonderer Berücksichtigung der Flugmuskulatur (Coleoptera : Carabidae). Beitr. Ent. 13 : 88-167.
- TIETZE, F. - 1963b - Zur Flügelausbildung und Flugfähigkeit von Clivina fossor L. (Carabidae). Dtsch. Ent. Z. 10 : 175-179.

- TOPP, W. - 1975 - Zur Besiedlung einer neu entstehenden Insel. Untersuchungen am "Hohen Knechtsand". Zool. Jb. Syst. 102 : 215-240.
- TRITTELVITZ, W. & W. TOPP - 1980 - Verteilung und Ausbreitung der epigäischen Arthropoden in der Agrarlandschaft. I. Carabidae. Anz. Schädlingssk. 53 : 17-20.
- TURIN, H., J. HAECK & R. HENGEVELD - 1977 - Atlas of the carabid beetles of the Netherlands. Kon. Acad. Wetensch. Verh. Afd. Natuurk., 2e reeks, deel 68, 288 pp.
- TWINN, D.C. - 1958 - The evening flight period of Coleoptera. Entomologist's mon. Mag. 94 : 233.
- VAN DEN HEUVEL, M.J. - 1963 - The effect of rearing temperature on the wing length, thorax length, leg length and ovariole number of the adult mosquito, Aedes aegypti (L.). Trans. R. ent. Soc. Lond. 115 : 197-216.
- VAN HUIZEN, T.H.P. - 1977 - The significance of flight activity in the life cycle of Amara plebeja Gyll. (Coleoptera, Carabidae). Oecologia (Berl.) 29 : 27-41.
- VAN HUIZEN, T.H.P. - 1979 - Individual and environmental factors determining flight in carabid beetles. Misc. Papers L.H. Wageningen 18 : 199-211.
- VAN HUIZEN, T.H.P. - 1980 - Species of Carabidae (Coleoptera) in which the occurrence of dispersal by flight of individuals has been shown. Ent. Ber., Amst. 40 : 166-168.
- VAN SCHAICK ZILLESSEN, P.G. & A.M.H. BRUNSTING - 1984 - The Influence of Food Quantity and Photoperiod During the Pre-adult Stages on Flight Muscle Development in Adult Philonthus decorus (Coleoptera : Staphylinidae) and Pterostichus oblongopunctatus (Coleoptera : Carabidae). Entomol. Gener. 9 : 143-147.
- WITZKE, G. - 1973 - Beitrag zur Kenntnis des Laufkäfers Pterostichus (Platysma) niger Schaller 1783 und seiner Semispecies planipennis Sahlberg 1944 (Col., Carabidae). Ent. Z. 83 : 17-27.
- WONNACOTT, T.H. & R.J. WONNACOTT - 1977 - Introductory Statistics (Third Edition). John Wiley & Sons, New York, 650 pp.



Tabel 1. Overzicht van de belangrijkste lokaliteiten waar loopkevers verzameld werden voor de biometrische studie van vleugelontwikkeling met vermelding van de nummers zoals vermeld op figuur 1, een korte typering van de bemonsterde habitat(en) en de bemonsteringsmethode : BV = bodemvallen, HV = handvangsten, LV = lichtval, VV = venstervallen.

lokaliiteit	nr (kaart)	biotoop-typering	methode
Amonimes	65	spoorweg-grind-berm	HV
Arbre	73	gemengd loofbos, onder schors	HV
Baasrode	48	wilgenbos	HV
Baraque Fraiture	75	hoogveen (veenmosvegetatie aan pingo)	BV
Barvaux sur Ourthe	4	stenige oever Ourthe	HV
Beernem	76	vochtige heide	BV, HV
Berg, 'Torfbroek'	33	beboste knobbiesweide	BV
Bornem, 'Moer'	21	vochtige graslanden	BV
Bornem, 'Orchis reservaat'	26	vochtig hooiland	BV
Brugge	77	spoorweg-grind-berm	HV
Buzenol	3	gemengd loofbos / zeggenmoeras	BV
De Haan, 'Kijkuit'	6	helmduinen/duindoornstruweel/duingrasland	BV
Denderbelle	5	vochtige graslanden	BV
De Panne, 'De Westhoek'	37	station A : helmduinen zeereep	BV
		station B : vochtig verruigd duingrasland	BV
		station C,D : duindoorn-liguster-struweel	BV
		station E : helmduinen (binnenduinen)	BV
Doel	7	schorre, Schelde-oever	HV
Drongen, 'Bourgoyen'	2	vochtige graslanden	BV
Etikhove	43	zandige oever aan recente vijver	HV
Ferrières	8	gemengd loofbos	BV
Flostoy	53	vochtig, beekbegeleidend grasland	HV
Galmaarden	9	vochtig grasland	BV
Genk, 'De Maten'	10	droge heide/oever van vennen	BV
Gent	11	ruderaal terrein	HV
Gistel	12	oever recente autosnelwegvijver	HV
Gontrode, 'Aalmoezeneiebos'	78	beukebos	BV
Groenendaal, 'Zoniënbos'	64	station A : zomereik-haagbeuk-bestand	BV
		station B:zomereik-beuk met adelaarsvaren	BV
Haccourt	54	droog, kortgrazig grasland	HV
Happart	57	kalkgroeve, onder stenen aan vijver	HV
Hepnumont	79	vochtige graslanden met struikenopslag	HV
Heule, 'Heulebos'	13	gemengd loofbos	BV
Heure en Famenne	80	eikebos	BV
Honelle	58	stenige oever beek (in gemengd loofbos)	HV
Houthalen, 'Ten Haagdoornheide'	14	heischraal grasland / droge heide	BV
Houthulst, 'Houthulstbos'	15	eikeberkebos	BV
Kalmthout, 'Kalmthoutse heide'	17	droge en vochtige heide	BV
Kastel	46	sterk verruigde rivieroever	HV
Keerbergen	45	vochtig grasland met struikenopslag	HV
Knokke, 'Zwin'	41	schorre	BV, HV
Koersel	49	droge heide	LV
Koksijde	25	kortgrazige kalkarme duingraslanden	BV, HV, VV
La Buisière	61	ruderaal terrein	HV
Lanklaar, 'Lanklaarbos'	72	gemengd loofbos	HV
Les Epioux	47	stenige, beschaduwde oever aan vijver	HV
Lokeren, 'Molsbroek'	55	vochtige graslanden	BV
Maaseik	81	stenige oever Maas	HV
Melle	20	graasweide (Engels raaigras)	BV, VV, HV
Meerdonk/Hulst, 'Stroppersbossen'	27	droge graslanden in eikeberkebos	BV
Meerdonk, 'Panneweel'	27	gemengd loofbos	BV
Meerdonk, 'Salegemkreek'	29	akkerrand-kreekoever	BV
Moha	22	gemengd loofbos / elzenbroekbos	BV
Mont Rigi, 'Hoge Venen'	16	dennbos / hoogveen met pijpestrootje	BV
Nazareth	23	droge gras-middenberm autosnelweg	BV
Neerpelt	68	droge en vochtige heide	HV
Niel/As, 'Kaelen Haag'	18	gemengd loofbos	BV
Nieuwpoort, 'IJzermonding'	24	schorre	HV
Nieuwpoort, 'Simli duinen'	30	duindoornstruwelen	BV
Nieuwpoort/St Joris	31	oevers (zand-klei) recent ontstane vijvers	HV
Nismes	82	grind - grof zand - oever Eau Noire	HV
Noiseux	59	stenige oever Ourthe	HV
Olloy	56	lemige oever eutrofe vijver	HV
Oostduinkerke	25	helmduinen	HV, LV
			.../...

Tabel 1. vervolg			
lokaliiteit	nr (kaart)	biotoop-typering	methode
Oostende, 'Halve Maan'	74	schorre	HV
Oostkamp, 'Leiemeersen'	19	rietlanden met elzenopslag	BV
Pernelle	60	stenige oever beek (in gemengd loofbos)	HV
Ploegsteert	70	oevers recente kleiputten	HV
Poupehan	28	graslanden langs Semois	HV
Saaftinghe, 'Verdronken Land'	42	schorre	HV
Seilles	66	stenige oever	HV
Smeerebbe/Vloerzegem	9	vochtig grasland	BV
Snellegem	44	zandige oever aan vijver	HV
St Jan in Eremo	50	akkerrand-kreekoever(rietlanden)	BV
St Niklaas	32	dennebos	BV
St Pietersberg	67	kalkhelling	HV, BV
Torgny	69	kalkhellingen	HV
Treignes	51	stenige oever, Viroin	HV
Ukkel	71	droog schraal grasland	HV
Veldegem	35	gemengd loofbos / spoorwegberm	BV
Waasmunster	83	autosnelwegberm met droge heide-vegetatie	BV
Viaene	36	vochtig grasland	BV
Vucht	52	lemige oever Maas (met weinig riet)	HV
Westende	24	kalkarm duingrasland	BV
Wevelgem	38	ruderaal terrein	BV
Winenne	62	kalkhelling	HV
Woumen, 'De Blankaart'	1	verruigde rietlanden	BV, HV
Xhoris	39	kalkhelling	BV
Zonhoven	63	veenmosbulten in ven / graslanden met pijpestrootje	HV
Zwijnaarde	40	autosnelwegzijberm (droog grasland)	BV
<u>buitenlandse lokaliteiten :</u>			
Hoher Knechtsand (B.R.D.)		recent ontstaan eiland (1961, 0.1 km <sup>2</sup> ) tussen monding Weber en Elbe	HV
Oost-Flevoland (Nederland)		recente inpoldering	BV
Pyreneëen (Frankrijk)		gemengd loofbos	BV
Somme-monding (Frankrijk)		schorre	HV
Voorne (Nederland)		helmduinen (zeereep)	HV

Tabel 2. Individuele meetfouten (precisie = 95% k.i. x 100/ gemiddelde waarde) voor enkele biometrische kenmerken bij twee exemplaren (1 = mannetje, 2 = wijfje) van *Demetrias monostigma* : telkens werd 30 maal eenzelfde exemplaar gemeten, met ruime tijdsintervallen tussen iedere meting om subjectieve invloed te vermijden.

kenmerk	(1)			(2)		
	gemiddelde	95% k.i.	precisie	gemiddelde	95% k.i.	precisie
TL	4.4309	0.0299	0.68 %	4.5773	0.0183	0.40 %
KB	0.8304	0.0041	0.49 %	0.8336	0.0033	0.40 %
DL	2.5990	0.0065	0.25 %	2.6447	0.0148	0.56 %
DB	0.7324	0.0075	1.02 %	0.7330	0.0036	0.50 %

Tabel 3. Biometrische gegevens voor loopkeversoorten, betrokken in allometrie-analyse : aantal mannetjes en wijfjes, biometrische waarden in mm of mm<sup>2</sup> : TL = totale lengte, DOPP = dekschildoppervlak, VOPP = vleugeloppervlak; M = vliegspeerontwikkeling : 1 = steeds met functionele vliegspeeren, 2 = + en - functionele vliegspeeren, 3 = - functionele vliegspeeren; F = vliegactiviteit : V = vliegend waargenomen, eigen waarnemingen, VL = idem, literatuurmelding.

SOORT	MANNETJES				WIJFJES				M	F
	n	TL	DOPP	VOPP	n	TL	DOPP	VOPP		
Acupalpus consputus					5	4.533	2.433	10.723	1	V
Acupalpus dorsalis	15	3.592	1.677	6.991	15	3.634	1.720	6.927	1	VL
Acupalpus dubius	17	3.140	1.177	3.866	15	3.260	1.176	3.938	2	-
Acupalpus flavicollis	28	3.487	1.570	5.104	30	3.624	1.657	5.262	2	VL
Acupalpus meridianus	7	3.513	1.585	5.023	10	3.655	1.689	5.303	2	V
Agonum assimile	24	10.044	13.016	18.922	30	10.763	14.886	22.438	3	VL
Agonum dorsale	30	6.743	5.188	11.704	30	7.246	6.284	13.426	3	V
Agonum marginatum	30	9.820	11.538	34.901	30	9.798	12.124	35.615	1	V
Agonum micans	30	6.503	5.338	15.879	30	6.580	5.634	16.598	1	VL
Agonum moestum	21	8.040	8.407	21.871	30	8.220	8.846	23.309	2	VL
Agonum muelleri	30	7.304	6.708	17.778	30	7.843	7.763	20.286	2	VL
Agonum nigrum	30	7.411	6.706	16.940	30	7.758	7.481	18.351	2	?
Agonum ruficorne	30	7.214	6.170	11.763	30	7.563	7.062	13.295	3	-
Agonum thoreyi	43	6.288	4.680	11.916	44	6.387	4.956	12.294	1	VL
Agonum viduum	30	8.257	8.857	21.133	30	8.595	9.595	22.840	2	VL
Agonum viridicupreum	30	8.488	8.256	21.875	30	8.984	9.453	24.215	2	?
Amara aenea	30	7.198	7.217	18.611	30	7.154	7.142	18.004	2	V
Amara apricaria	8	6.893	6.633	22.175					1	V
Amara aulica					6	13.126	22.170	61.548	2	V
Amara bifrons					8	6.434	5.745	17.035	1	V
Amara communis	10	6.830	6.341	15.156	10	7.239	7.068	16.382	2	VL
Amara convexiuscula	19	10.664	15.196	48.258	16	11.254	17.133	51.859	1	V
Amara curta	30	6.291	5.342	8.940	30	6.525	5.585	9.397	3	-
Amara familiaris	16	6.490	5.607	15.321	30	6.905	6.245	16.777	1	V
Amara familiaris	30	6.574	5.516	14.518	30	7.078	6.258	15.244	2	
Amara lucida	30	5.417	3.886	9.776	30	5.745	4.366	10.456	2	V
Amara ovata	30	8.883	12.092	28.522	30	9.060	12.729	28.736	2	V
Amara tibialis	30	4.858	3.183	7.917	30	5.038	3.390	8.248	2	V
Anisodactylus binotatus	10	10.359	13.568	37.138	10	10.605	14.495	37.703	1	VL
Asaphidion flavipes	26	4.276	2.160	6.197	26	4.430	2.356	6.515	2	V
Asaphidion flavipes	39	4.200	1.926	7.787	58	4.234	2.096	8.106	1	
Asaphidion pallipes	12	5.576	3.546	10.504	20	5.707	3.857	11.231	2	VL
Badister bipustulatus	30	5.727	3.635	7.221	30	5.904	3.802	7.162	2	V?
Badister lacertosus	30	6.650	5.148	8.107	30	6.950	5.487	8.748	3	?
Badister sodalis	7	4.123	2.052	3.801	10	4.224	2.098	3.785	3	-
Bembidion articulatum	30	3.484	1.447	5.491	30	3.597	1.563	5.798	1	V
Bembidion atrocoeruleum	30	4.741	2.817	9.782	28	5.121	3.352	11.271	1	V
Bembidion bruxellense	18	4.684	2.786	9.489	7	4.844	3.009	9.826	2	VL
Bembidion decorum	30	5.520	3.571	12.562	30	5.545	3.682	12.601	1	?
Bembidion dentellum	30	5.477	3.703	12.534	30	5.656	3.974	12.921	1	V
Bembidion doris	9	3.255	1.420	6.370	7	3.311	1.485	6.601	1	V
Bembidion fumigatum	20	3.745	1.853	7.901	20	3.827	1.979	8.221	1	V
Bembidion genei	30	4.383	2.030	7.906	30	4.692	2.381	8.847	1	V
Bembidion harpaloides					8	5.116	3.971	9.586	3	?
Bembidion iricolor	14	4.447	2.409	9.555	12	4.650	2.737	10.717	1	V
Bembidion lunulatum	30	3.697	1.706	7.462	30	3.842	1.917	7.953	1	V
Bembidion milleri	17	4.517	2.415	6.124	15	4.570	2.528	5.903	2	?

<i>Bembidion minimum</i>	14	2.913	1.001	4.178	30	3.085	1.154	4.733	1	V
<i>Bembidion nitidulum</i>	7	4.727	2.830	7.358	10	4.869	3.103	8.052	2	VL
<i>Bembidion normannum</i>	20	3.175	1.174	4.953	30	3.246	1.293	5.106	1	V
<i>Bembidion obliquum</i>	14	3.832	1.935	8.214	11	4.039	2.200	8.814	1	V
<i>Bembidion octomaculatum</i>	6	2.641	0.972	4.741	6	2.781	1.038	4.616	1	VL
<i>Bembidion punctulatum</i>	30	5.035	3.335	12.743	30	5.294	3.724	14.107	1	VL
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	30	3.222	1.206	4.437	30	3.312	1.299	4.436	1	V
<i>Bembidion quadripustulatum</i>					10	3.867	1.818	7.000	1	?
<i>Bembidion tibiale</i>	30	5.681	4.237	12.845	30	5.956	4.680	13.867	1	VL
<i>Bembidion varium</i>	30	4.790	2.611	10.569	30	5.048	2.990	11.850	1	V
<i>Bradycellus verbasci</i>	12	4.507	3.012	10.888	30	4.700	3.280	11.564	1	V
<i>Calathus mollis</i>	30	7.051	6.670	14.999	29	7.711	8.227	18.130	3	?
<i>Chlaenius nigricornis</i>	13	10.728	14.485	38.007	9	11.338	17.335	42.918	2	VL
<i>Cicindela campestris</i>	7	12.792	21.018	56.516	7	14.146	26.149	69.359	1	V
<i>Cicindela hybrida</i>	6	13.862	21.718	58.310	6	14.488	26.544	70.950	1	V
<i>Clivina collaris</i>	23	5.207	2.257	7.212	9	5.265	2.391	7.437	2	V
<i>Clivina collaris</i>	17	5.104	2.231	6.867	17	5.137	2.294	6.791	3	
<i>Demetrias atricapillus</i>	8	4.902	2.518	8.868	13	5.103	2.736	9.636	1	V
<i>Diachromus germanus</i>	26	8.874	10.448	27.822	24	8.851	10.676	27.783	1	?
<i>Dicheirotichus gustavi</i>	27	6.009	4.672	11.049	27	6.376	5.315	12.644	2	V
<i>Dromius melanocephalus</i>	20	3.096	1.077	2.798	20	3.284	1.257	3.237	3	VL?
<i>Dromius quadrimaculatus</i>	7	5.089	3.050	11.026					1	VL
<i>Dyschirius luedersi</i>	30	3.736	1.302	6.080	30	3.808	1.331	5.651	1	V
<i>Dyschirius thoracicus</i>	10	4.059	1.596	4.139	10	4.149	1.680	4.392	2	VL
<i>Elaphrus cupreus</i>	9	8.016	8.613	22.448	9	8.442	9.658	24.170	2	VL
<i>Elaphrus riparius</i>	30	6.254	5.537	16.114	30	6.609	6.335	17.673	1	V
<i>Elaphrus uliginosus</i>	8	8.037	8.942	22.917	8	8.344	9.835	23.946	1	VL
<i>Harpalus aeneus</i>	21	9.030	9.750	25.759	30	9.246	10.850	27.425	2	VL
<i>Harpalus anxius</i>	30	6.983	6.282	13.723	30	6.925	6.303	13.497	3	-
<i>Harpalus rufibarbis</i>	30	7.102	6.418	18.169	20	7.112	6.536	17.309	2	V
<i>Harpalus rufipes</i>	6	13.317	21.681	61.168	10	14.216	25.175	69.545	1	V
<i>Harpalus rufipes</i>	30	12.859	19.324	55.330	30	13.611	22.867	60.142	2	
<i>Harpalus servus</i>	30	8.230	8.731	17.173	30	8.265	8.801	17.629	2	VL?
<i>Harpalus tardus</i>	30	8.570	9.202	18.049	30	8.853	10.055	19.093	2	-
<i>Leistus ferrugineus</i>	30	6.767	4.993	8.657	30	7.350	6.016	9.926	3	-
<i>Leistus fulvibarbis</i>	15	8.061	7.775	20.108	15	8.627	8.562	21.290	2	?
<i>Leistus rufescens</i>	10	6.732	5.337	9.847	10	7.312	6.471	11.843	2	?
<i>Leistus rufomarginatus</i>	20	8.999	9.777	24.279	19	9.744	10.998	25.841	2	VL?
<i>Loricera pilicornis</i>	27	7.190	6.692	20.299	30	7.377	7.394	22.333	2	V
<i>Nebria brevicollis</i>	30	11.095	16.986	35.941	30	12.021	19.602	40.238	2	VL
<i>Nebria salina</i>	30	10.997	17.195	38.999	30	11.536	18.804	42.481	2	V
<i>Omopron limbatum</i>					9	6.182	8.303	21.489	2	VL
<i>Oödes helopioides</i>	30	8.763	9.733	15.706	30	8.947	9.893	16.190	2	VL
<i>Panagaeus bipustulatus</i>	30	7.138	5.979	11.142	28	7.213	6.343	11.291	3	-
<i>Perileptus areolatus</i>	7	2.555	0.650	3.258	8	2.676	0.748	3.582	1	V
<i>Pterostichus cupreus</i>	26	11.300	16.450	39.339	29	11.213	16.159	36.138	2	VL
<i>Pterostichus gracilis</i>	15	8.938	8.639	31.198	15	9.129	9.271	31.970	2	VL
<i>Pterostichus niger</i>	25	17.706	34.965	64.011	25	18.882	42.286	74.198	3	?
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	21	10.224	12.131	16.210	10	10.670	13.014	16.556	2	-
<i>Pterostichus versicolor</i>	30	9.978	12.605	20.927	30	10.016	12.840	20.433	2	VL
<i>Stenolophus mixtus</i>	15	5.545	3.773	15.047	15	5.942	4.310	16.492	1	V
<i>Stenolophus teutonius</i>	30	6.441	5.002	15.233	30	6.675	5.354	15.998	1	V
<i>Tachys parvulus</i>	6	1.990	0.488	1.817	6	1.974	0.504	1.760	2	V
<i>Trechus discus</i>	6	4.373	2.184	7.391	6	4.752	2.629	8.701	2	VL
<i>Trechus micros</i>	29	4.003	1.648	3.271	28	4.067	1.669	3.195	3	VL
<i>Trechus quadristriatus</i>	25	3.842	1.948	7.521	27	3.827	1.928	7.249	2	V
<i>Trichocellus cognatus</i>	30	4.137	2.171	6.348	30	4.259	2.351	6.278	3	VL

Tabel 4. Regressies van  $Y = \ln(\text{VOPP})$  op  $X = \ln(\text{DOPP})$  :  $Y = a( + 95\% \text{ k.i.}) + b( + 95\% \text{ k.i.}) \cdot X$ ; alle  $r^2$  en F-waarden significant ( $p < 0.01$ , behalve wijfjes 2(a) :  $p < 0.05$ ) : 1 = + functionele vliegspiers, 2 = + en - functionele vliegspiers, 3 = - functionele vliegspiers, 4 = alle soorten, 5 = standaard-groep (+ functionele vliegspiers en regelmatig vliegend); (a) : regressie gebaseerd op gemiddelde data voor soorten waarvan minstens 15 individuen gemeten werden, (b) : gemiddelde data voor soorten waarvan minstens 6 individuen gemeten werden, (c) : 6 willekeurige data-paren voor iedere soort; zie tekst voor verdere uitleg.

n		regressielijn	$r^2$	F
		$Y = a( + 95\% \text{ k.i.}) + b( + 95\% \text{ k.i.}) \cdot X$		
<u>mannetjes</u>				
1.	(a) 26	$Y = 1.4730(+ 0.0079) + 0.8138(+ 0.0598) \cdot X$	0.9705	32.54
	(b) 39	$Y = 1.4854(+ 0.0531) + 0.8167(+ 0.0342) \cdot X$	0.9843	62.35
2.	(a) 36	$Y = 1.2258(+ 0.1787) + 0.8374(+ 0.0913) \cdot X$	0.9109	10.91
	(b) 44	$Y = 1.1924(+ 0.1284) + 0.8516(+ 0.0686) \cdot X$	0.9372	15.55
3.	(a) 14	$Y = 0.9582(+ 0.2336) + 0.8464(+ 0.1303) \cdot X$	0.9434	16.32
	(b) 15	$Y = 0.9157(+ 0.2202) + 0.8641(+ 0.1264) \cdot X$	0.9437	16.50
4.	(b) 98	$Y = 1.3185(+ 0.0914) + 0.8069(+ 0.0528) \cdot X$	0.9054	10.47
5.	(b) 22	$Y = 1.4879(+ 0.0517) + 0.8385(+ 0.0331) \cdot X$	0.9929	133.50
	(c) 132	$Y = 1.4922(+ 0.0237) + 0.8339(+ 0.0154) \cdot X$	0.9893	92.59
<u>wijfjes</u>				
1.	(a) 26	$Y = 1.4418(+ 0.0831) + 0.8249(+ 0.0588) \cdot X$	0.9721	34.43
	(b) 40	$Y = 1.4597(+ 0.0279) + 0.8261(+ 0.0352) \cdot X$	0.9834	58.85
2.	(a) 34	$Y = 1.2882(+ 0.3013) + 0.8116(+ 0.1453) \cdot X$	0.8018	4.89
	(b) 46	$Y = 1.2146(+ 0.1855) + 0.8497(+ 0.0935) \cdot X$	0.8840	8.43
3.	(a) 15	$Y = 0.9221(+ 0.2190) + 0.8619(+ 0.1152) \cdot X$	0.9537	21.35
	(b) 16	$Y = 0.8938(+ 0.2014) + 0.8764(+ 0.1106) \cdot X$	0.9537	20.17
4.	(b) 102	$Y = 1.2939(+ 0.0915) + 0.8166(+ 0.0503) \cdot X$	0.9119	11.25
5.	(b) 23	$Y = 1.4654(+ 0.0179) + 0.8454(+ 0.0373) \cdot X$	0.9906	101.97
	(c) 138	$Y = 1.4722(+ 0.0245) + 0.8496(+ 0.0151) \cdot X$	0.9901	100.54

Tabel 5. Aantal loopkeversoorten (totaal = 92) waarbij tussen de sexen DOPP, VOPP en relatief vleugeloppervlak ( $RVO = \text{VOPP}/\text{DOPP}$ ) vergeleken werd.

	DOPP	VOPP	RVO
mannetjes < wijfjes (signifikant)	54	28	-
mannetjes < wijfjes (niet-signifikant)	34	45	10
wijfjes < mannetjes (signifikant)	-	-	25
wijfjes < mannetjes (niet-signifikant)	4	19	57
totaal = aantal soorten	92	92	92

Tabel 6. Regressielijnen tussen berekende (VL x VB, Y) en reële (gedigitizeerde, X) waarden van vliesvleugeloppervlak bij enkele vleugelpolymorfe en -dimorfe loopkeversoorten met vermelding van y-snijding en helling met hun respectieve 95 % konfidentie-intervallen, de determinatiecoëfficiënt  $r^2$  en de F-statistiek; alle regressies zijn statistisch hoog-signifikant ( $p < 0.01$ ).

soort	n	regressielijn	$r^2$	F
<u>Pterostichus diligens</u> Buzenol	27	$Y = - 0.217 + 0.805 \cdot X$ $+ 0.471 + 0.064$	0.9646	27.133
<u>Pterostichus minor</u> Moha	60	$Y = - 0.238 + 0.803 \cdot X$ $+ 0.266 + 0.019$	0.9919	120.762
<u>Pterostichus nigrita</u> Bornem	69	$Y = - 0.784 + 0.803 \cdot X$ $+ 0.939 + 0.038$	0.9635	26.972
<u>Pterostichus nigrita</u> Poupehan	42	$Y = - 0.806 + 0.830 \cdot X$ $+ 1.376 + 0.040$	0.9781	44.598
<u>Pterostichus strenuus</u> Nieuwpoort	20	$Y = - 0.280 + 0.849 \cdot X$ $+ 0.490 + 0.057$	0.9818	52.178
<u>Pterostichus strenuus</u> De Panne	71	$Y = - 0.009 + 0.798 \cdot X$ $+ 0.067 + 0.016$	0.9932	144.365
<u>Pterostichus vernalis</u> Bornem	49	$Y = - 0.202 + 0.832 \cdot X$ $+ 0.593 + 0.054$	0.9532	20.912

Tabel 7. Aantal gecontroleerde exemplaren van dimorfe en polymorfe loopkeversoorten (enkel soorten met meer dan 400 gecontroleerde individuen worden hier vermeld) wat betreft asymmetrie in vleugelontwikkeling (alle materiaal in België verzameld) : M = makropteer, B = brachypteer, L = links, R = rechts.

soort	M	B	LB/RM	RB/LM	totaal
<u>Agonum fuliginosum</u>	381	1099			1480
<u>Agonum obscurum</u>	29	1056			1085
<u>Amara infima</u>		468			468
<u>Bembidion gilvipes</u>	8	1117			1125
<u>Bembidion guttula</u>	175	510			685
<u>Bembidion lampros</u>	80	6156			6236
<u>Bembidion properans</u>	2209	11358			13567
<u>Bembidion tetracolum</u>	11	760			771
<u>Bradycellus harpalinus</u>	384	63	1		448
<u>Calathus erratus</u>	8	2517			2525
<u>Calathus fuscipes</u>	16	1317			1333
<u>Calathus melanocephalus</u>	89	5455	9	11	5564
<u>Calathus piceus</u>	352	1103			1455
<u>Carabus granulatus</u>	6	1712			1718
<u>Clivina fossor</u>	212	4062			4274
<u>Demetrias monostigma</u>	11	501			512
<u>Metabletus foveatus</u>	13	937			950
<u>Notiophilus biguttatus</u>	864	105			969
<u>Pterostichus anthracinus</u>	9	391			400
<u>Pterostichus diligens</u>	110	1323			1433
<u>Pterostichus lepidus</u>	16	1349			1365
<u>Pterostichus melanarius</u>	36	8415			8451
<u>Pterostichus minor</u>	235	240			475
<u>Pterostichus strenuus</u>	1020	5337			6357
<u>Trechus obtusus</u>	259	9184			9443

Tabel 8. Gevallen van duidelijke asymmetrie in vleugelontwikkeling bij inheemse loopkevers (literatuur en eigen waarnemingen).

<u>Agonum obscurum</u>		
1 wijfje	Zweden	LINDROTH (1949)
<u>Bradycellus harpalinus</u>		
1 wijfje	Mont Rigi, Hoge Venen (1977)	eigen gegevens
<u>Calathus melanocephalus</u>		
2 exemplaren	Magdeburg, B.R.D.	TIETZE (1963a)
1 mannetje	kweekexperimenten	AUKEMA (1986)
1 mannetje	Melle (1979-1981)	eigen gegevens
1 mannetje / 2 wijfjes	Kalmthout (1973)	eigen gegevens
5 mannetjes / 5 wijfjes	Kalmthout (1974)	eigen gegevens
1 mannetje / 3 wijfjes	omgeving Gent (1980)	eigen gegevens
1 wijfje	Buzenol (1982)	eigen gegevens
1 wijfje	Genk, De Maten (1983)	eigen gegevens
<u>Carabus clathratus</u>		
1 exemplaar	Lund, Zweden	LARSEN (1949)

Tabel 9. Gemiddelde waarden (+ 95 % k.i.) van linker en rechter vleugelgrootte (in mm of mm<sup>2</sup>) bij de brachyptere morfe van Bembidion properans mannetjes en wijfjes.

	vleugellengte	vleugelbreedte	vleugeloppervlak
mannetjes (n = 30)			
linker vleugel	1.239 + 0.054	0.545 + 0.037	0.687 + 0.073
rechter vleugel	1.243 + 0.052	0.545 + 0.036	0.689 + 0.072
wijfjes (n = 30)			
linker vleugel	1.263 + 0.067	0.575 + 0.044	0.744 + 0.093
rechter vleugel	1.252 + 0.058	0.571 + 0.043	0.731 + 0.086

Tabel 10. Produkt-moment-korrelatiekoefficienten tussen linker- en rechter-vleugelgrootte bij mannetjes en wijfjes van Bembidion properans; n = 30, alle waarden hoogsignifikant, p << 0.01.

	vleugellengte	vleugelbreedte	vleugeloppervlak
mannetjes	+ 0.942	+ 0.944	+ 0.958
wijfjes	+ 0.964	+ 0.961	+ 0.978

Tabel 11. Regressieanalyse-resultaten (hoofdas, model II-regressie, met 95% k.i. op de helling-waarde en determinatiecoëfficiënt  $r^2$ ) tussen linker (X1) en rechter (X2) vleugelontwikkeling bij Bembidion properans; lineaire regressie telkens met niet-getransformeerde en logaritmisches getransformeerde gegevens; alle regressies significant,  $p < 0.05$ .

vergelijking		$r^2$
<u>manneljes</u>		
vleugellengte	$X1 = 0.056 + 0.958 (0.842-1.089) \cdot X2$	0.886
	$\ln(X1) = 0.012 + 0.959 (0.849-1.083) \cdot \ln(X2)$	0.897
vleugelbreedte	$X1 = 0.001 + 0.998 (0.880-1.132) \cdot X2$	0.891
	$\ln(X1) = 0.006 + 1.009 (0.897-1.136) \cdot \ln(X2)$	0.902
vleugeloppervlak	$X1 = 0.015 + 0.981 (0.869-1.107) \cdot X2$	0.898
	$\ln(X1) = 0.002 + 0.997 (0.896-1.109) \cdot \ln(X2)$	0.919
<u>wijfjes</u>		
vleugellengte	$X1 = 0.144 + 0.879 (0.796-0.969) \cdot X2$	0.930
	$\ln(X1) = 0.023 + 0.875 (0.792-0.965) \cdot \ln(X2)$	0.929
vleugelbreedte	$X1 = 0.005 + 0.985 (0.888-1.093) \cdot X2$	0.923
	$\ln(X1) = 0.000 + 1.010 (0.911-1.120) \cdot \ln(X2)$	0.924
vleugeloppervlak	$X1 = 0.036 + 0.937 (0.867-1.012) \cdot X2$	0.956
	$\ln(X1) = -0.023 + 0.967 (0.892-1.048) \cdot \ln(X2)$	0.952



Tabel 12. Vliesvleugelmorfe-frekwenties bij inheemse vleugeldimorfe loopkevers (enkele soorten met zeer variabele vliesvleugels, die beter als vleugelpolymorf getypeerd worden, en waarvan de makropteren moeilijk objectief van de brachypteren te scheiden zijn, worden niet vermeld) met vermelding van het aantal brachypteren (BRACH) en makropteren (MAKR) en het percentage makropterie (% MAKR) voor belgisch materiaal. Voor soorten die tussen verschillende populaties grote verschillen voor deze frekwenties vertonen vermelden we detailgegevens, aangevuld met een habitat-typering van de betreffende populaties; in de andere gevallen vermelden we enkel het totaal voor alle gekontroleerde kevers ('totaal'); behalve voor twee soorten (*Agonum fuliginosum* en *Calathus melanocephalus*), werden de gegevens voor mannetjes en wijfjes steeds samengenomen, vermits geen opvallende verschillen in morfefrekwenties vertoond werden; (mm) = mannetjes, (ww) = wijfjes.

SOORT	BRACH	MAKR	(% MAKR)	habitat	
<i>Agonum fuliginosum</i>		1099	381	25.7	totaal
	wijfjes :	580	250	30.1	totaal
	mannetjes :	519	131	20.2	totaal
		5	21	80.8	duinstruweel
		9	17	65.4	grasweide
		16	14	46.7	zeggemoeras
		460	168	26.8	verruigd vochtig duingrasland
		240	4	1.6	verruigd rietland
		237	3	1.3	elzenbroekbos
<i>Agonum obscurum</i>	1056	29	2.7	totaal	
<i>Bembidion aeneum</i>	12	10	45.5	totaal	
<i>Bembidion clarki</i>	253	1	0.4	totaal	
<i>Bembidion gilvipes</i>	1117	8	0.7	totaal	
<i>Bembidion guttula</i>	510	175	25.5	totaal	
<i>Bembidion lampros</i>		6156	80	1.3	totaal
		2	20	90.9	naaldbos (Hoge Venen)
		17	22	56.4	gemengd loofbos
		40	19	32.2	gemengd loofbos
		3624	1	0.03	grasweide
		351	1	0.3	akker
		392	-	0	droog grasland
		137	-	0	autosnelwegberm (ruderaal)
		82	-	0	droog grasland
	<i>Bembidion obtusum</i>	289	12	4.0	totaal
<i>Bembidion properans</i>		11358	2209	16.3	totaal
		22	36	62.1	zeer vochtig grasland
		1731	995	36.5	recent aangelegde grasperken (stad)
		75	42	35.9	lemige oever op eiland in Ourthe
		48	16	25.0	vochtig grasland
		99	21	17.5	droog grasland
		301	19	5.9	autosnelwegbermen (graslandstroken)
		6802	307	4.3	grasweide
<i>Bembidion tetracolum</i>		878	37	4.0	totaal
		5	2	28.6	stenige oever (stromend water)
		118	26	18.1	lemige oever (Maas)
		56	4	6.7	vochtig grasland
		22	-	0	droog grasland
		138	-	0	akkerrandstrook
		156	-	0	grasweide
<i>Bradycellus distinctus</i>	4	6	60.0	totaal	
<i>Bradycellus harpalinus</i>	221	685	75.6	totaal	
<i>Bradycellus sharpi</i>	12	2	14.3	totaal	
<i>Calathus erratus</i>	2517	8	0.3	totaal	
<i>Calathus erythroderus</i>	201	8	3.8	totaal	
<i>Calathus fuscipes</i>	1317	16	1.2	totaal	
<i>Calathus melanocephalus</i>		5455	89	1.6	totaal
	wijfjes :	1789	54	2.9	totaal
	mannetjes :	3666	35	0.9	totaal
				.../...	

tabel 12 (vervolg)

SOORT	BRACH	MAKR	(% MAKR)	habitat
Calathus piceus	1103	352	24.2	totaal
Carabus granulatus	1712	7	0.4	totaal
Clivina fossor	4062	212	5.0	totaal
	2	15	88.2	vochtig grasland
	3	11	78.6	schorre
	48	57	54.3	grazige oever van kreek
	423	63	13.0	vochtig grasland
	55	5	8.3	vochtig grasland
	51	1	1.9	autosnelwegberm (grasland)
	2546	19	0.7	grasweide
	226	-	0	droog heischraal grasland
Cymindis macularis	11	3	21.4	totaal
Demetrius monostigma	501	11	2.1	totaal
	7	11	61.1	zeggemoeras
	494	-	0	zeereepduinen
Dromius linearis	237	3	1.3	totaal
Harpalus atratus	9	2	18.2	totaal
Harpalus azureus	7	1	12.5	totaal
Licinus depressus	143	5	3.4	totaal
Masoreus wetterhalli	29	1	3.3	totaal
Metabletus foveatus	937	13	1.4	totaal
Metabletus truncatellus	163	2	1.2	totaal
Notiophilus aquaticus	336	29	7.9	totaal
Notiophilus biguttatus	105	864	89.2	totaal
	-	80	100.0	gemengd loofbos
	5	220	97.8	gemengd loofbos
	8	14	63.6	naaldbos (Hoge Venen)
Notiophilus germinyi	45	3	6.3	totaal
Notiophilus palustris	49	23	31.9	totaal
Notiophilus quadripunctatus	56	30	35.0	totaal
	-	6	100.0	vochtig grasland
	56	24	30.0	gemengd loofbos
Olisthopus rotundatus	136	7	4.9	totaal
Pterostichus anthracinus	391	9	2.3	totaal
Pterostichus diligens	1323	110	7.7	totaal
	23	28	54.9	zeggemoeras
	776	69	8.2	heideveld
	143	4	2.7	vochtige graslanden
	192	2	1.0	hoogveen met pijpestrootje
Pterostichus lepidus	1349	16	1.2	totaal
Pterostichus melanarius	8415	36	0.4	totaal
Pterostichus strenuus	5337	1020	16.0	totaal
	2	11	84.6	heideveld
	16	74	82.2	duinstruweel
	45	56	55.4	rivierbegeleidende graslanden
	534	254	32.2	verruigd vochtig duingrasland
	65	5	7.1	gemengd loofbos
	2213	1	0.05	grasweide
Trechus obtusus	9184	259	2.7	totaal
	5	11	68.8	helmduinen
	46	16	25.8	rand van gemengd loofbos
	454	37	7.5	vrij droog duinstruweel
	978	18	1.8	vrij vochtig duinstruweel
	6777	58	0.8	verruigd vochtig duingrasland
	50	8	13.8	grasweide
Trichotichnus laevicollis	31(ww)	49(mm)	-	totaal
Trichotichnus nitens	140(ww)	140(mm)	-	totaal

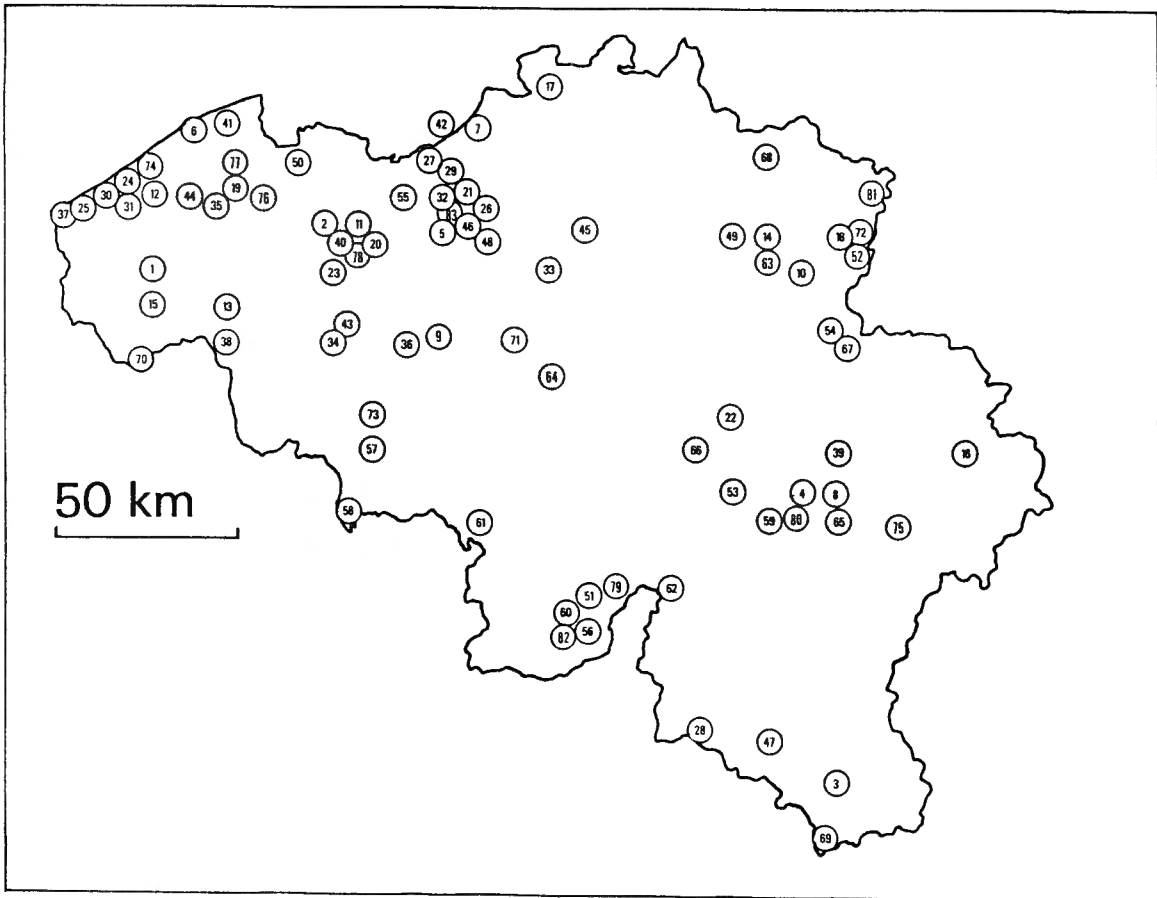


Fig. 1. Situering van de belangrijkste lokaliteiten in België waar stalen van loopkevers verzameld werden voor het biometrisch onderzoek van vleugelontwikkeling; de nummers stemmen overeen met deze in tabel 1, waar meer details opgegeven worden over habitattypen en bemonsteringstechniek.

Fig. 1. Sites in Belgium where samples of carabid beetles were collected for a biometrical analysis of wing development; the numbers refer to those in table 1, which gives more details on the type of habitat and sampling technique.

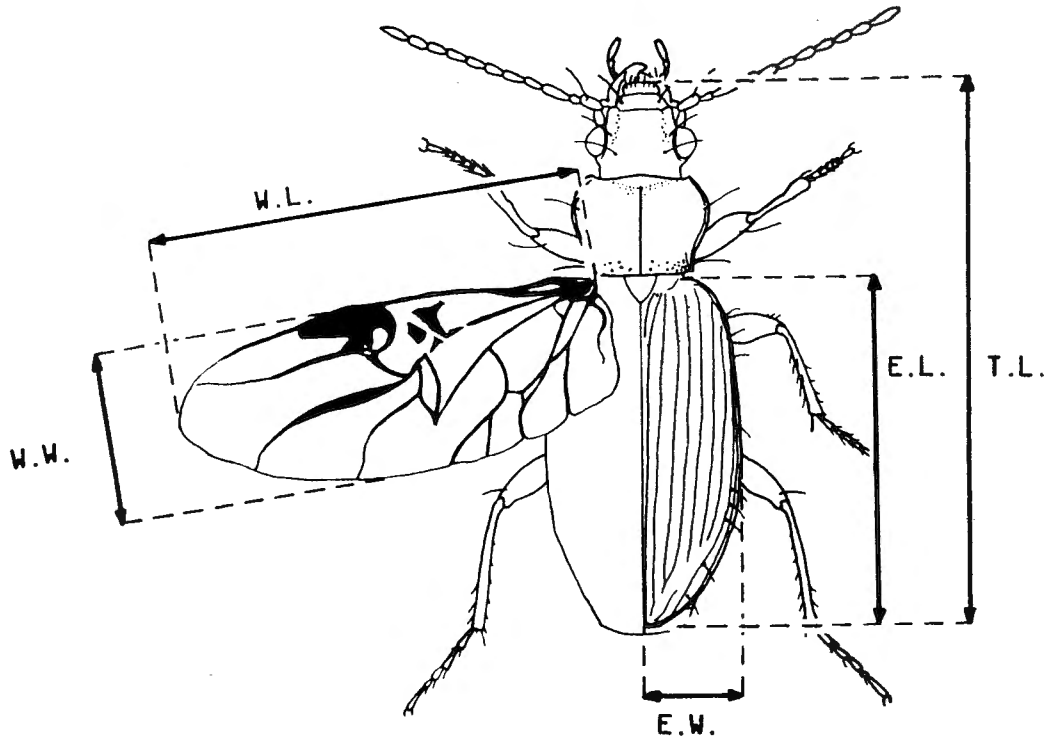


Fig. 2. Uitgevoerde metingen : T.L. = totale lengte, E.L. = grootste dekschildlengte, E.W. = grootste dekschildbreedte, W.L. = grootste lengte van de vliesvleugel, W.W. = grootste breedte van de vliesvleugel.

Fig. 2. Measurements : T.L. = total length, E.L. = greatest length of elytrum, E.W. = greatest width of elytrum, W.L. = greatest length of wing, W.W. = greatest width of wing.

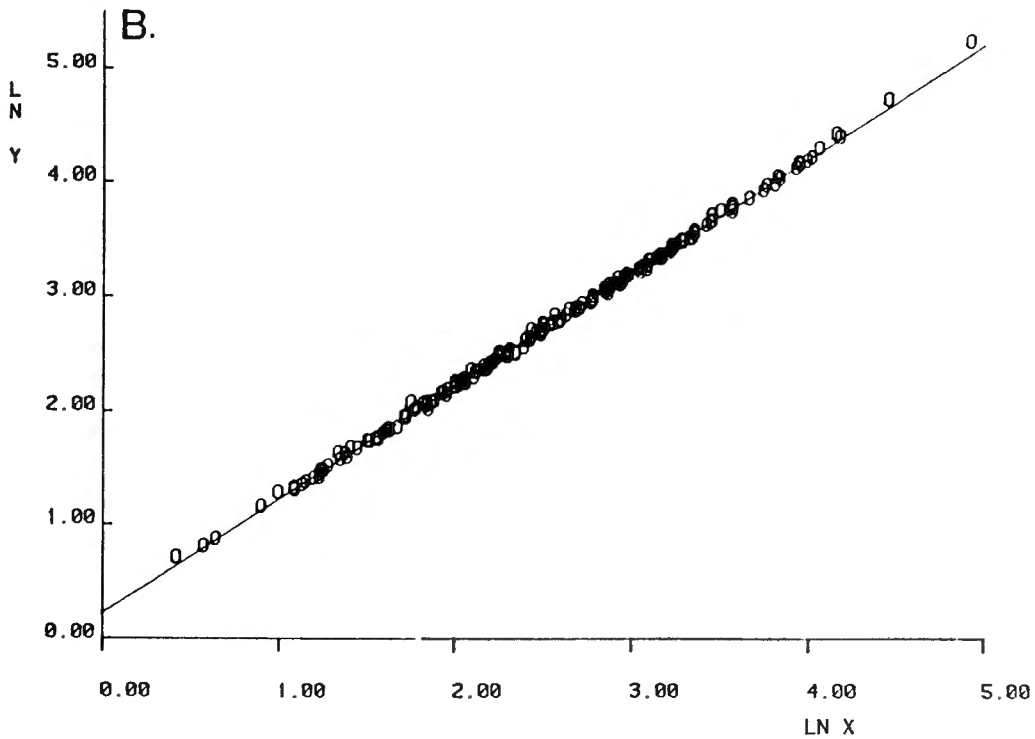
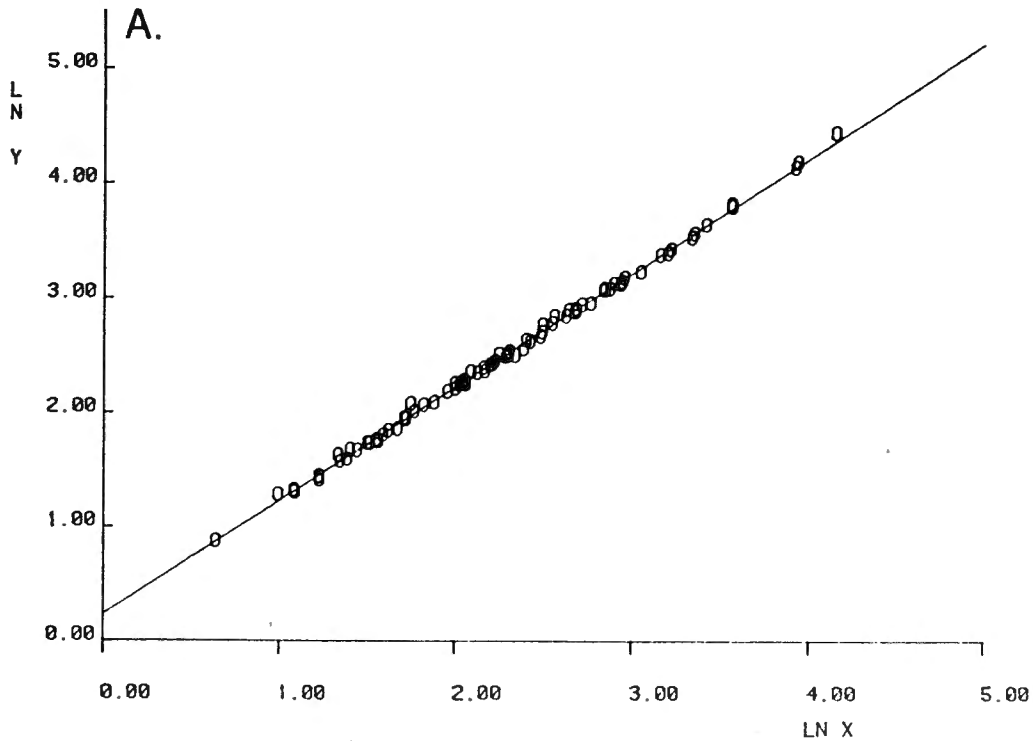


Fig. 3. Lineaire regressie tussen berekend vleugeloppervlak (VLxVB, in mm<sup>2</sup>, ln(Y)) en reëel vleugeloppervlak (in mm<sup>2</sup>, gedigitiseerd, ln(X)) voor (A) 83 makroptere loopkeversoorten;  $\ln(Y) = 0.2364(+ 0.0215) + 0.9907(+ 0.0105) \cdot \ln(X)$ ;  $r^2 = 0.9985$ ,  $F = 595.916$ ,  $p < 0.001$  en (B) 183 makroptere loopkeversoorten;  $\ln(Y) = 0.2258(+ 0.0132) + 0.9950(+ 0.0060) \cdot \ln(X)$ ;  $r^2 = 0.9988$ ,  $F = 852.934$ ,  $p < 0.001$ .

Fig. 3. Linear regression between calculated wing size (WLxWW, in mm<sup>2</sup>, ln(Y)) and digitized real wing size (in mm<sup>2</sup>, ln(X)) for (A) 83 macropterous carabid species;  $\ln(Y) = 0.2364(+ 0.0215) + 0.9907(+ 0.0105) \cdot \ln(X)$ ;  $r^2 = 0.9985$ ,  $F = 595.916$ ,  $p < 0.001$  and (B) 183 macropterous carabid species;  $\ln(Y) = 0.2258(+ 0.0132) + 0.9950(+ 0.0060) \cdot \ln(X)$ ;  $r^2 = 0.9988$ ,  $F = 852.934$ ,  $p < 0.001$ .

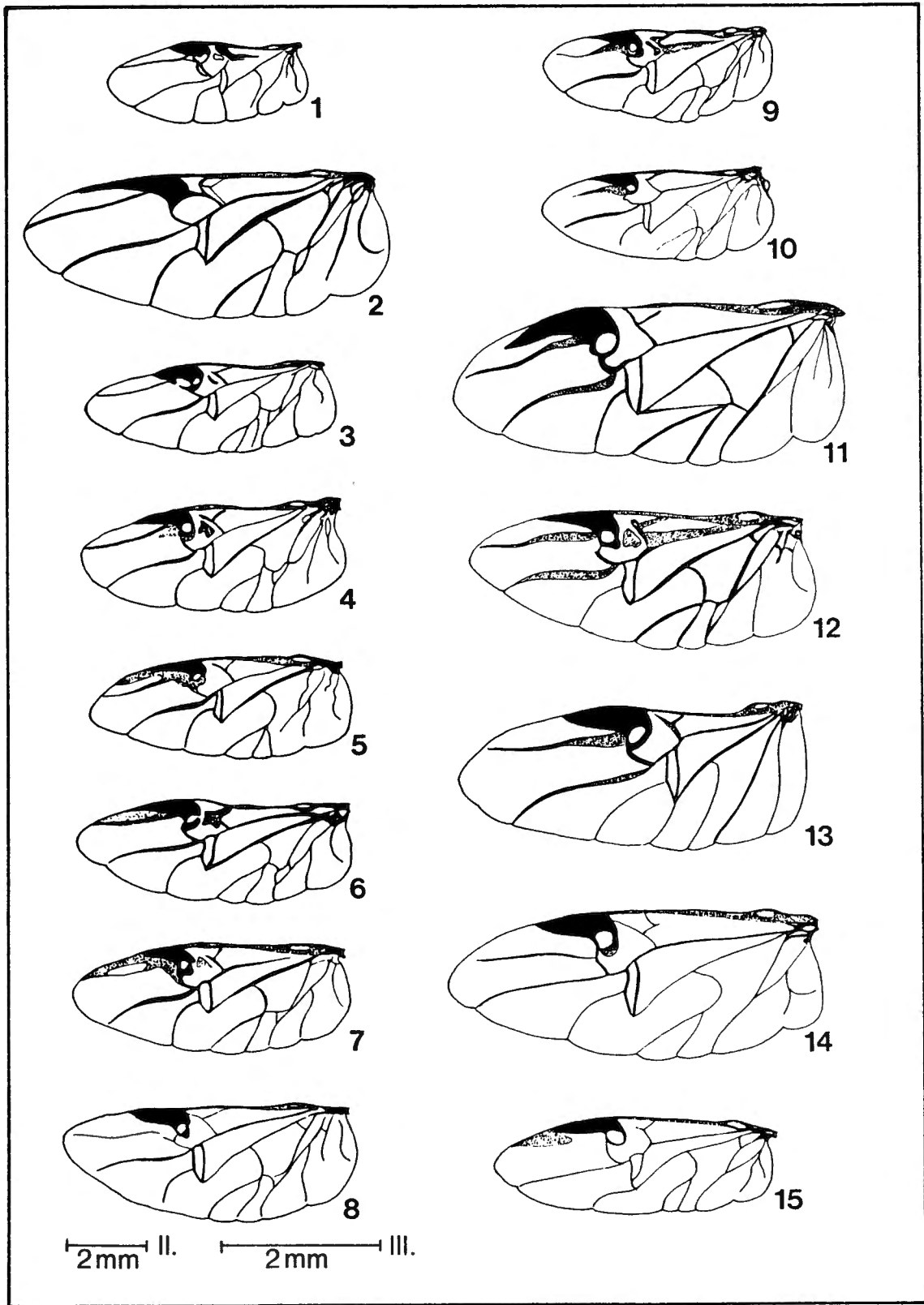


Fig. 4(a). Linker vliesvleugels van makroptere loopkeversoorten; schaallijn III : fig. 11, 13-15; schaallijn II voor de overige figuren.

Fig. 4(a). Left hind wings in macropterous carabid species; scale line III : fig. 11, 13-15; scale line II for the other figures.

1 = *Acupalpus consputus*, 2 = *Agonum marginatum*, 3 = *A. micans*, 4 = *A. moestum*, 5 = *A. muelleri*, 6 = *A. viduum*, 7 = *A. viridicupreum*, 8 = *Amara aenea*, 9 = *A. anthobia*, 10 = *A. communis*, 11 = *A. curta*, 12 = *A. ovata*, 13 = *Asaphidion flavipes*, 14 = *Badister bipustulatus*, 15 = *B. sodalis*.

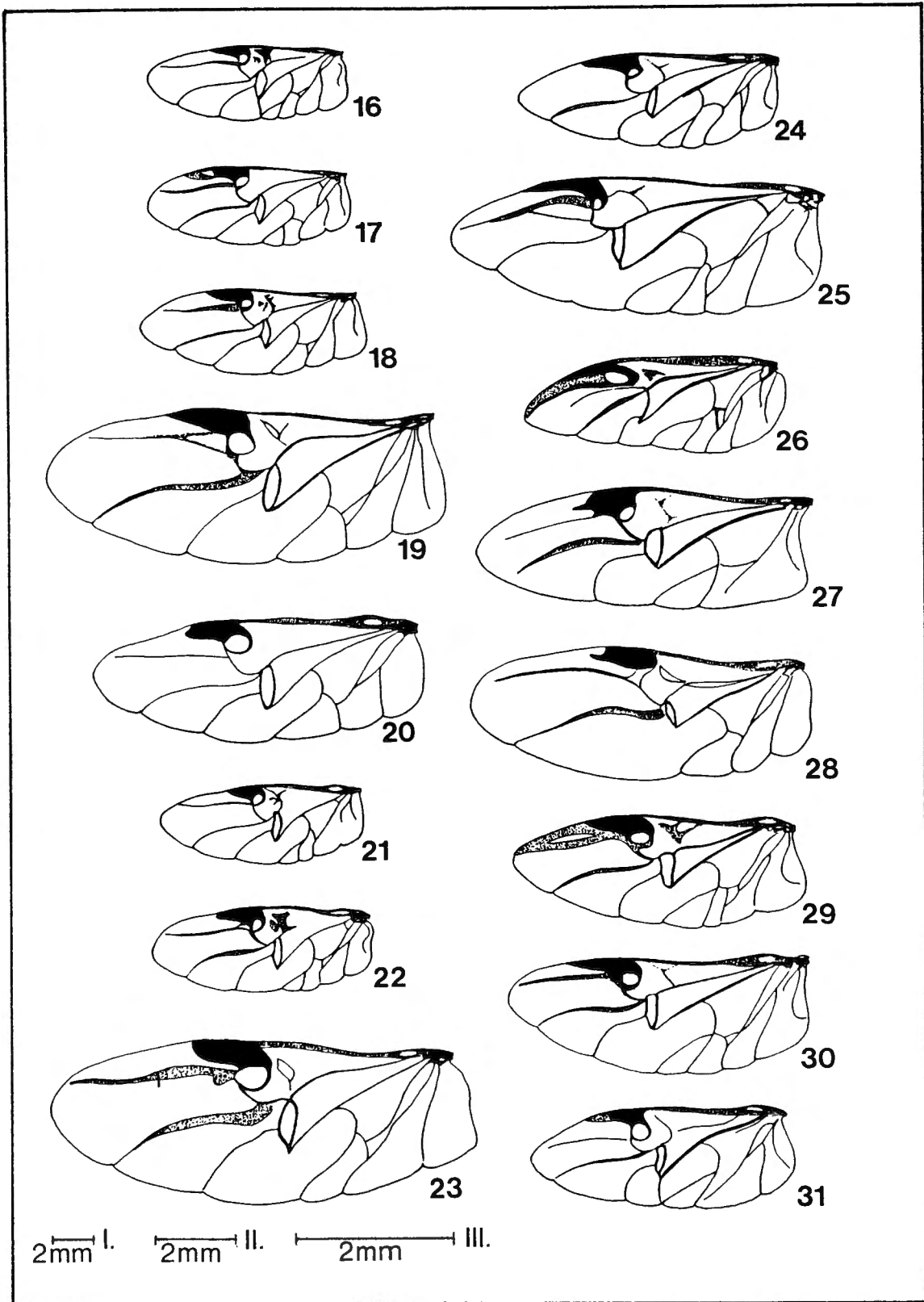


Fig. 4(b). Linker vliesvleugels van makroptere loopkeversoorten; schaallijn I : fig. 26; schaallijn III : fig. 19, 20, 23, 27, 28; schaallijn II voor de overige figuren.

Fig. 4(b). Left hind wings in macropterous carabid species; scale line I : fig. 26; scale line III : fig. 19, 20, 23, 27, 28; scale line II for the other figures.

16 = *Bembidion atrocoeruleum*, 17 = *B. decorum*, 18 = *B. dentellum*, 19 = *B. genei*, 20 = *B. milleri*, 21 = *B. monticola*, 22 = *B. tibiale*, 23 = *B. varium*, 24 = *Calathus mollis*, 25 = *Chlaenius nigricornis*, 26 = *Cicindela campestris*, 27 = *Clivina collaris*, 28 = *Dyschirius luedersi*, 29 = *Elaphrus riparius*, 30 = *E. uliginosus*, 31 = *Harpalus aeneus*.

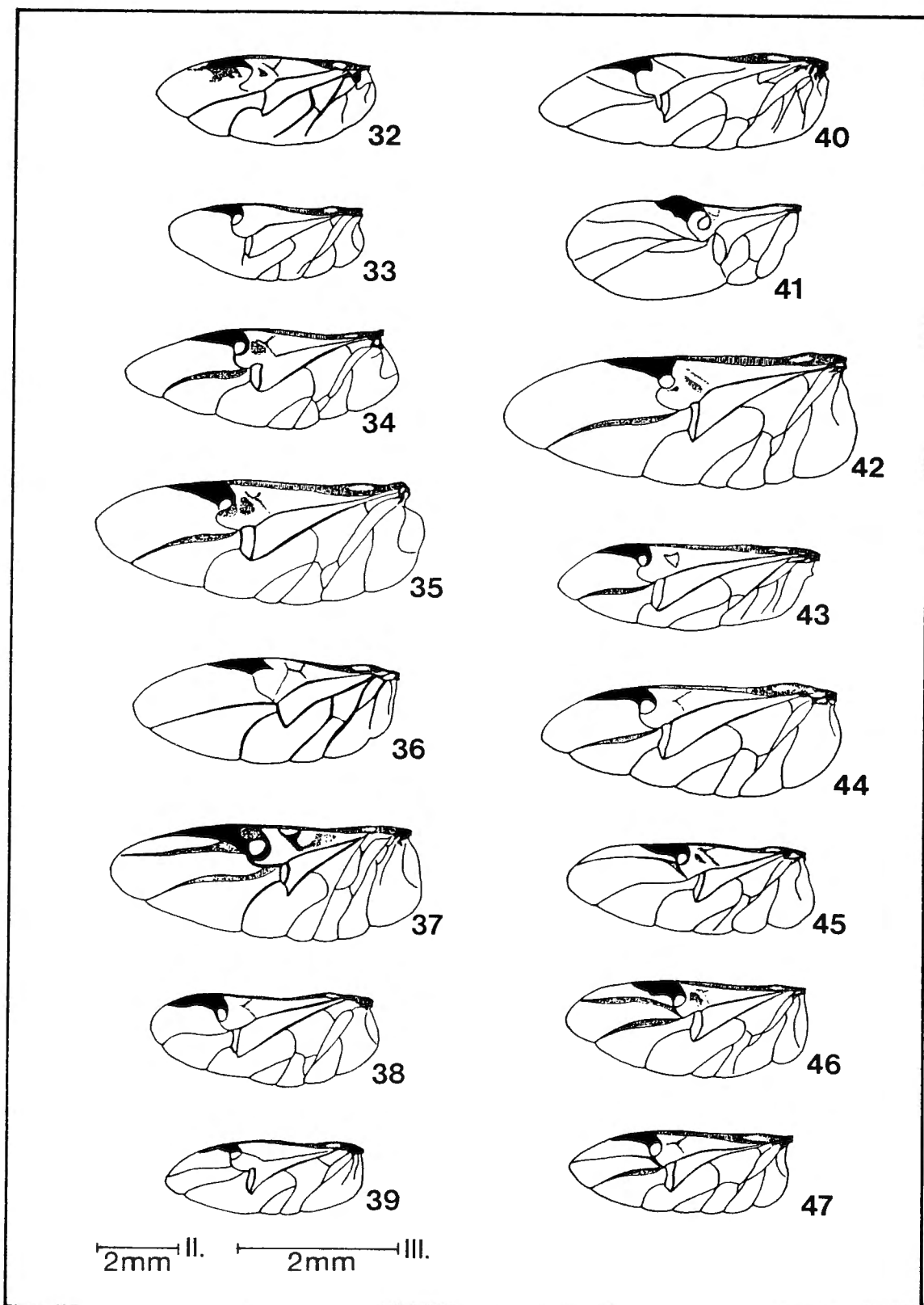


Fig. 4(c). Linker vliesvleugels van makroptere loopkeversoorten; schaallijn III : fig. 36 en 41; schaallijn II voor de overige figuren.

Fig. 4(c). Left hind wings in macropterous carabid species; scale line III : fig. 36 and 41; scale line II for the other figures.

32 = *Lebia chlorocephala*, 33 = *Leistus ferrugineus*, 34 = *L. fulvibarbis*, 35 = *L. rufomarginatus*, 36 = *Lionychus quadrillum*, 37 = *Omopron limbatum*, 38 = *Oödes helopioides*, 39 = *Panagaeus bipustulatus*, 40 = *P. cruxmajor*, 41 = *Perileptus areolatus*, 42 = *Pterostichus gracilis*, 43 = *P. oblongopunctatus*, 44 = *P. versicolor*, 45 = *Stenolophus mixtus*, 46 = *S. teutonus*, 47 = *Synuchus nivalis*.



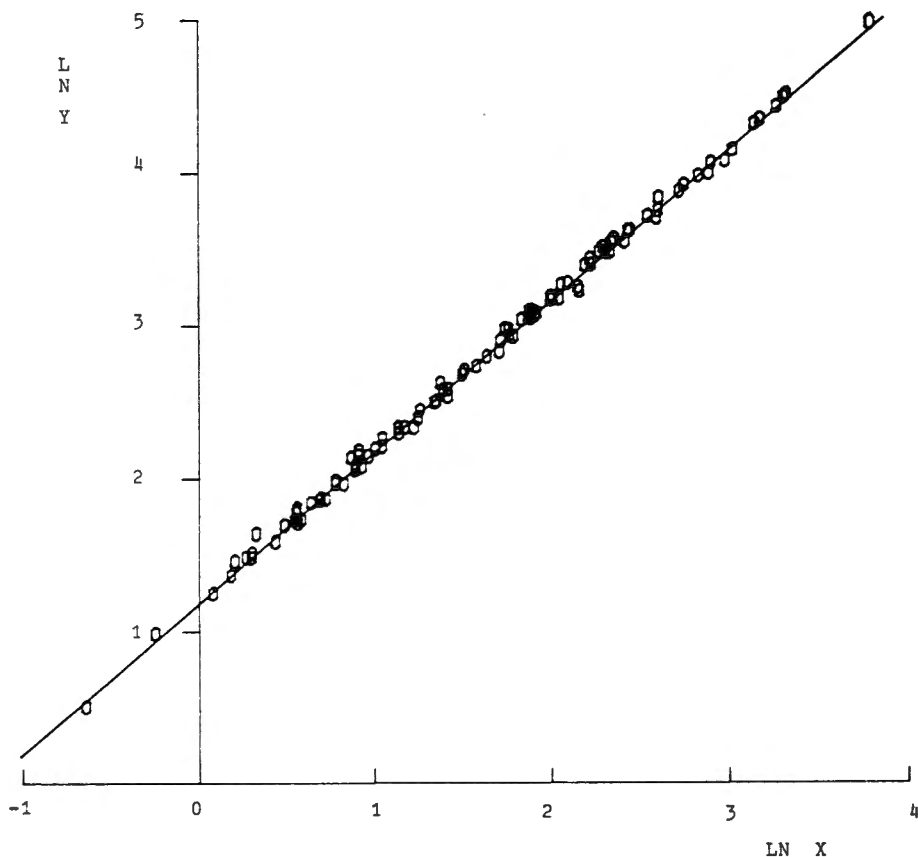


Fig. 5. Lineaire regressie tussen lichaamsoppervlak (totale lengte x grootste breedte, in mm<sup>2</sup>, ln(Y)) en dekschildoppervlak (DLxDB, in mm<sup>2</sup>, ln(X));  $\ln(Y) = 1.1884(\pm 0.0153) + 0.9891(\pm 0.0426) \cdot \ln(X)$ ;  $r^2 = 0.9985$ ,  $F = 539.449$ ,  $p < 0.001$ .

Fig. 5. Linear regression between body size (total length x greatest width, in mm<sup>2</sup>, ln(Y)) and elytral size (ELxEW, in mm<sup>2</sup>, ln(X));  $\ln(Y) = 1.1884(\pm 0.0153) + 0.9891(\pm 0.0426) \cdot \ln(X)$ ;  $r^2 = 0.9985$ ,  $F = 539.449$ ,  $p < 0.001$ .

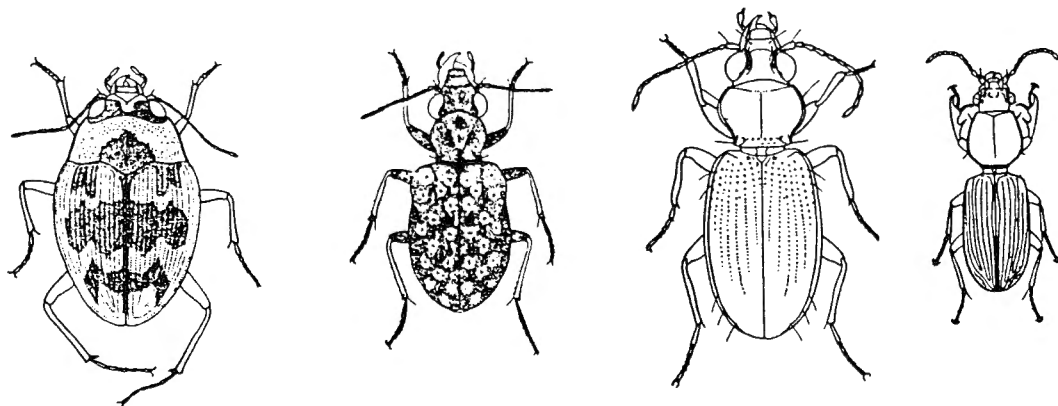


Fig. 6. Illustratie van de verschillen in lichaamsvorm van enkele loopkeversoorten : van links naar rechts : Omophron limbatum, Elaphrus riparius, Bembidion lampros, Dyschirius thoracicus.

Fig. 6. Illustration of different body shapes in some carabid species : from left to right : Omophron limbatum, Elaphrus riparius, Bembidion lampros, Dyschirius thoracicus.

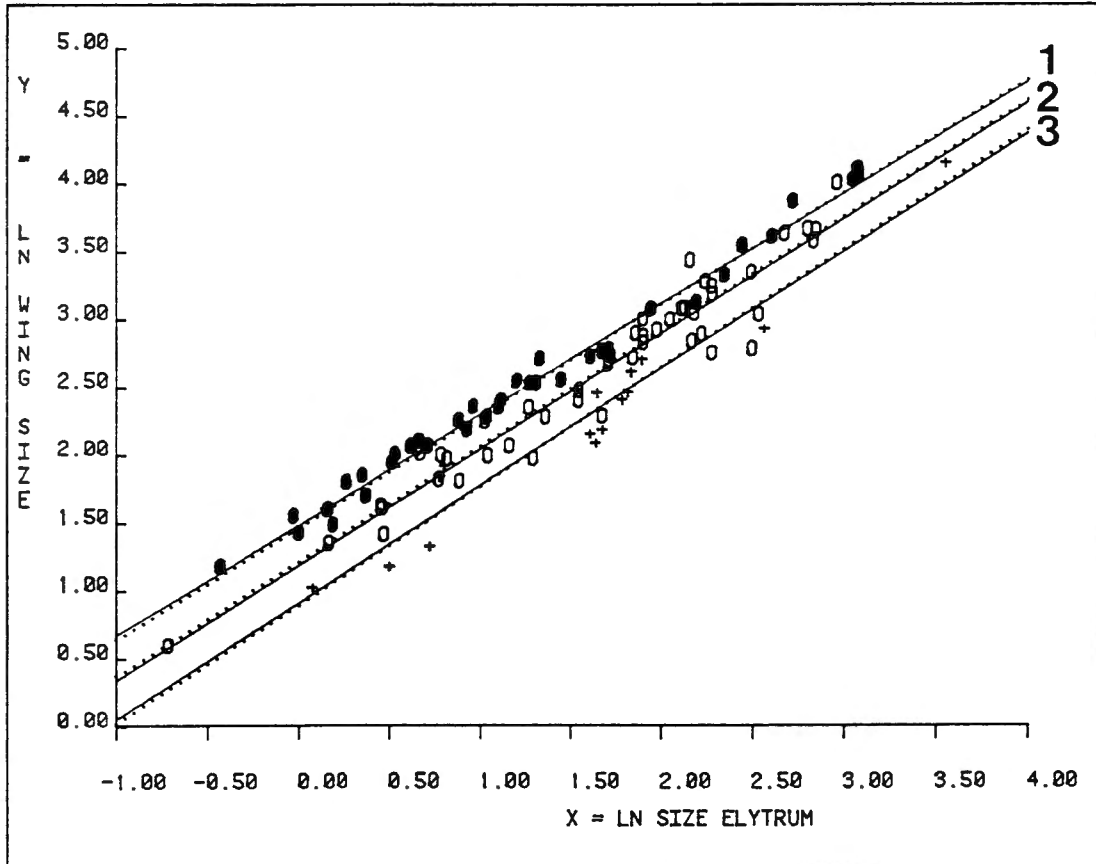


Fig. 7. Regressielijnen tussen  $\ln(\text{vleugeloppervlak, in mm}^2)$  en  $\ln(\text{dekschildoppervlak, in mm}^2)$  voor mannetjes (volle lijnen) en wijfjes (stippellijnen) voor loopkeversorten waarvan minstens 6 individuen gemeten werden; alle symbolen stellen gemiddelde waarden voor van mannetjes; 1 = soorten steeds in het bezit van functionele vliegspieren (volle symbolen), 2 = soorten met en zonder functionele vliegspieren (open symbolen) en 3 = soorten zonder functionele vliegspieren (+ symbolen); de statistieken m.b.t. deze regressielijnen zijn terug te vinden in tabel 4.

Fig. 7. Regression lines between  $\ln(\text{wing size, in mm}^2)$  and  $\ln(\text{elytral size, in mm}^2)$  for males (full lines) and females (dotted lines) from carabid species with at least 6 individuals measured; all symbols represent mean data of males; 1 = species with functional flight muscles (black dots), 2 = species with and without functional flight muscles (open symbols), 3 = species without functional flight muscles (+ symbols); statistics referring to these regression lines are given in table 4.

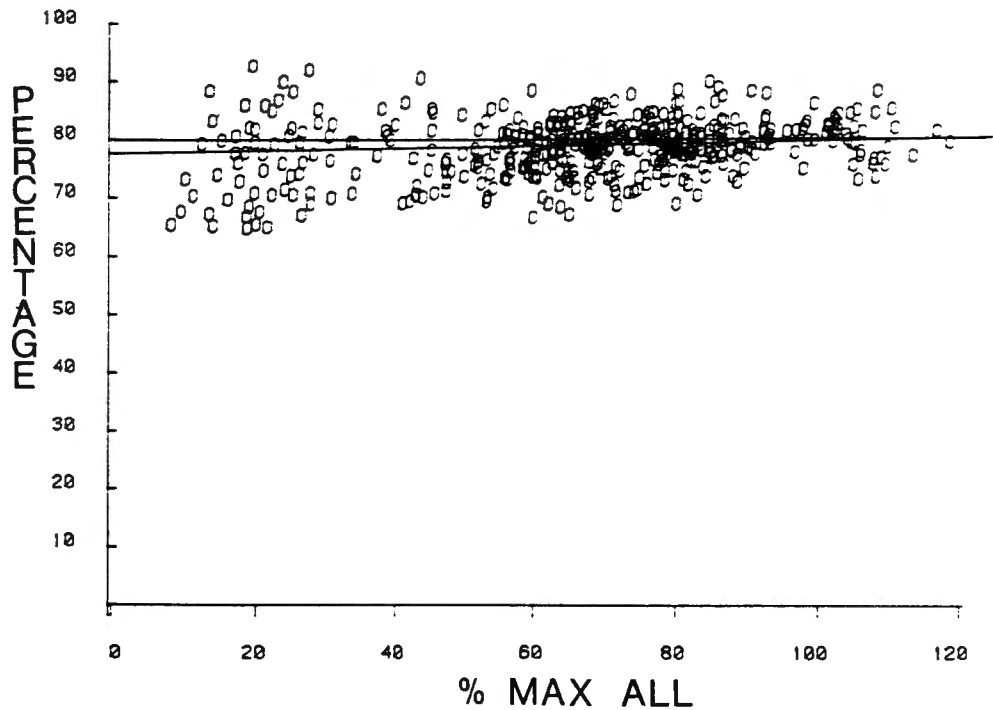


Fig. 8. Percentage dat het reëel vleugeloppervlak (gedigitiseerd) uitmaakt van het berekende vleugeloppervlak (VLxVB), uitgezet ten opzichte van de waarde voor de vleugelontwikkelingsindex (% MAX ALL) en dit voor 465 individuen van vleugeldimorfe, vleugelpolymorfe of brachyptere loopkeversoorten (n = 42); zie tekst voor verdere uitleg.

Fig. 8. Real wing size (digitized) expressed as a percentage of calculated wing size (WLxWW), plotted against the value for wing development index (% MAX ALL) from 465 individuals belonging to wing dimorphic, wing polymorphic and brachypterous carabid species (n = 42); see text for further explanation.

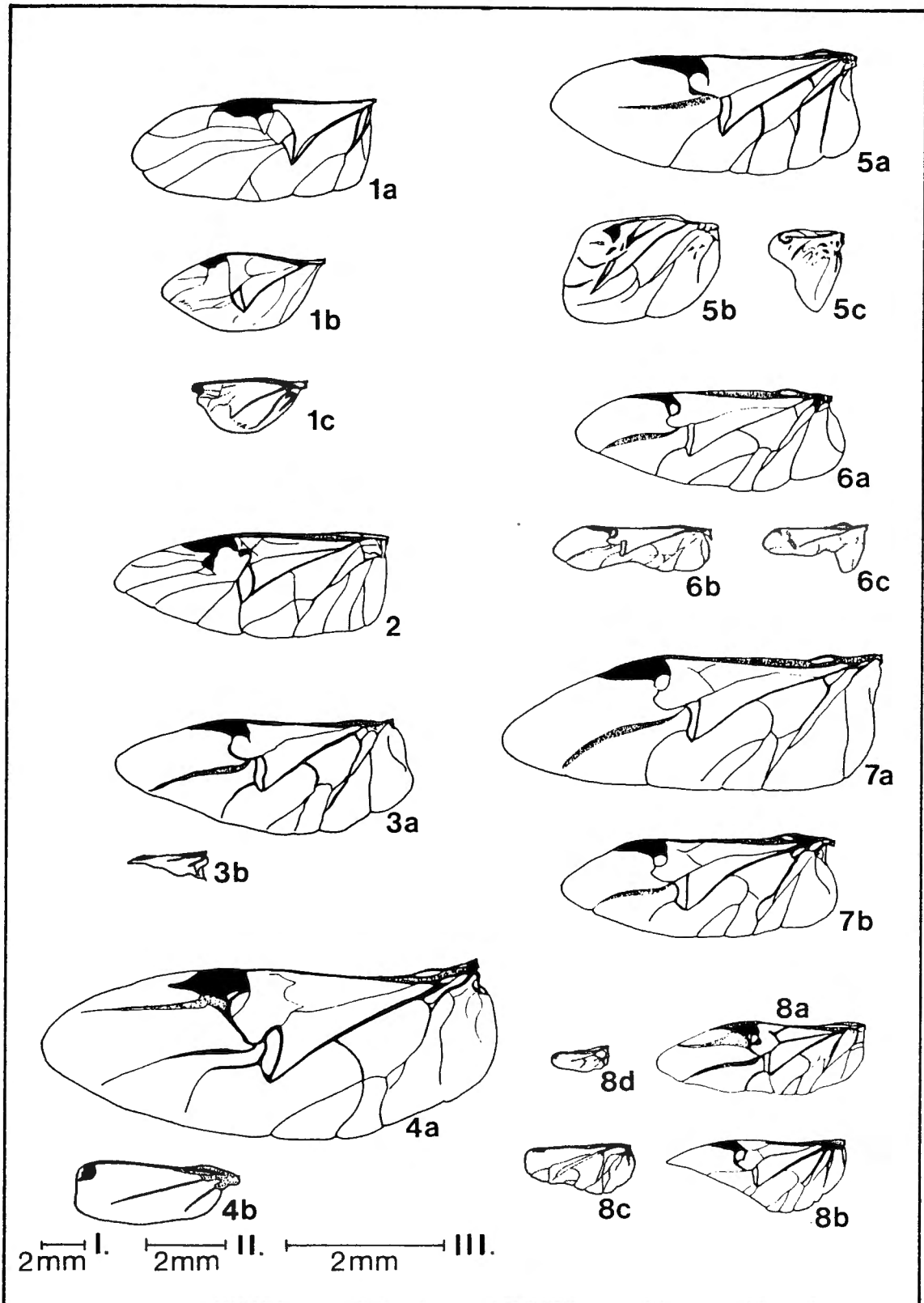


Fig. 9. Linker vliesvleugels van enkele vleugelpolymorfe en -dimorfe loopkeversoorten; schaallijn I : fig. 6; schaallijn II : fig. 3, 5, 7, 8; schaallijn III : fig. 1,2 en 4.

Fig. 9. Left hind wings in some wing polymorphic and wing dimorphic carabid species; scale line I : fig. 6; scale line II : fig. 3, 5, 7, 8; scale line III : fig. 1,2 and 4.

1 = *Bembidion assimile*, 2 = *B. tetracolum*, reduced wing, 3 = *Calathus melanocephalus*, 4 = *Clivina fossor*, 5 = *Harpalus honestus*, 6 = *Pterostichus melanarius*, 7 = *P. nigrita*, 8 = *P. strenuus*.

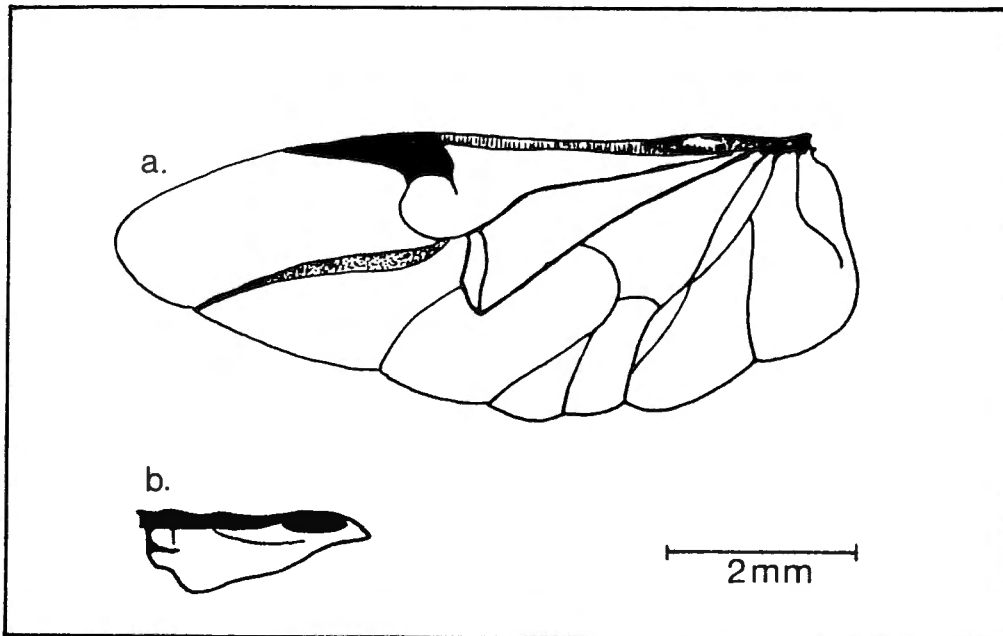


Fig. 10. Asymmetrische vliesvleugelontwikkeling bij een mannetje van Calathus melanocephalus : a : linker vleugel, volledig ontwikkeld, b : rechter vleugel, sterk gereduceerd.

Fig. 10. Asymmetric hind wings in a male of Calathus melanocephalus : a : left wing, normal, b : right wing, highly reduced.

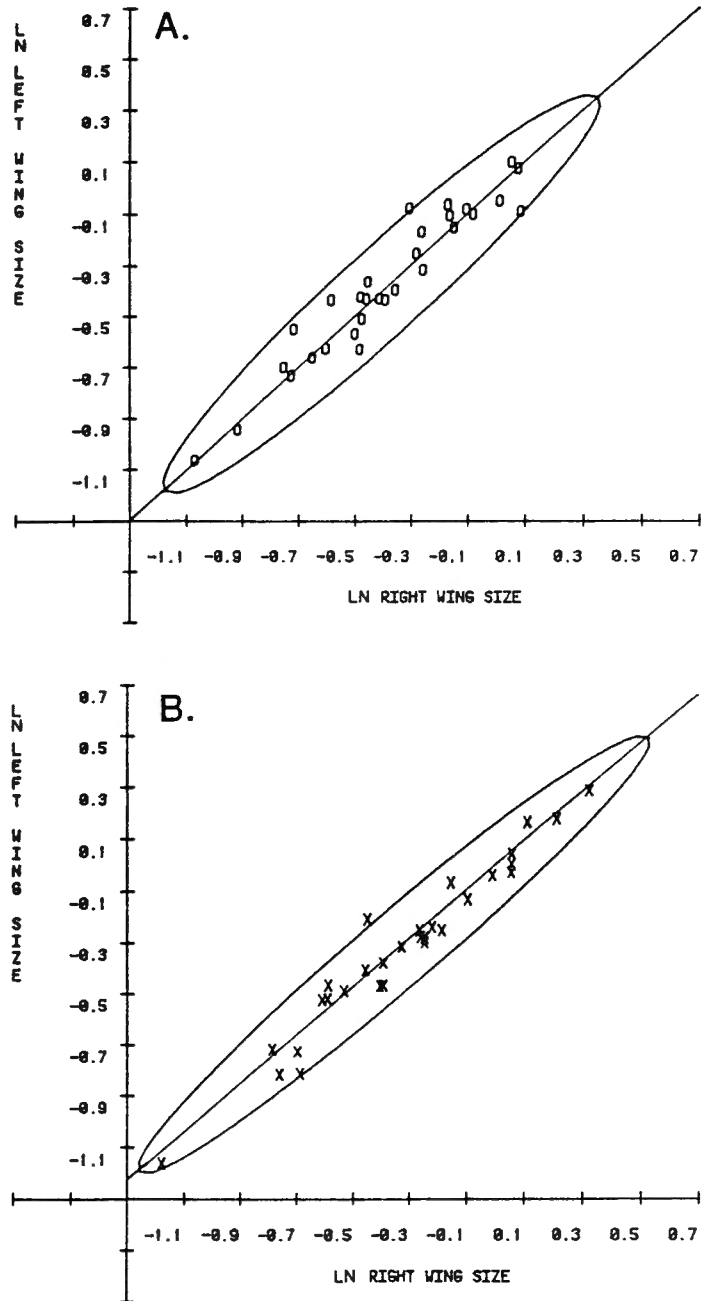


Fig. 11. Regressielijn tussen linker en rechter vliesvleugelontwikkeling van (A) 30 mannetjes en (B) 30 wijfjes van de brachyptere morfe van Bembidion properans; regressie-model II (hoofdas met 95 % k.i. op de helling-waarde) :  
 (A) mannetjes :  $\ln(X_1) = 0.0024 + 0.9969(0.8960-1.1090) \cdot \ln(X_2)$ ,  $r^2 = 0.919$ ;  
 (B) wijfjes :  $\ln(X_1) = -0.0230 + 0.9672(0.8920-1.0481) \cdot \ln(X_2)$ ,  $r^2 = 0.956$ ;  
 een ellips bakent een 95 % k.i. af rond de data.

Fig. 11. Regression line between left and right hind wing size of (A) 30 males and (B) 30 females of the brachypterous morph in Bembidion properans; regression-model II (principal axis with 95 % c.l. on the slope value) :  
 (A) males :  $\ln(X_1) = 0.0024 + 0.9969(0.8960-1.1090) \cdot \ln(X_2)$ ,  $r^2 = 0.919$ ;  
 (B) females :  $\ln(X_1) = -0.0230 + 0.9672(0.8920-1.0481) \cdot \ln(X_2)$ ,  $r^2 = 0.956$ ;  
 a 95 % - equal frequency ellipse (for the data) is added.

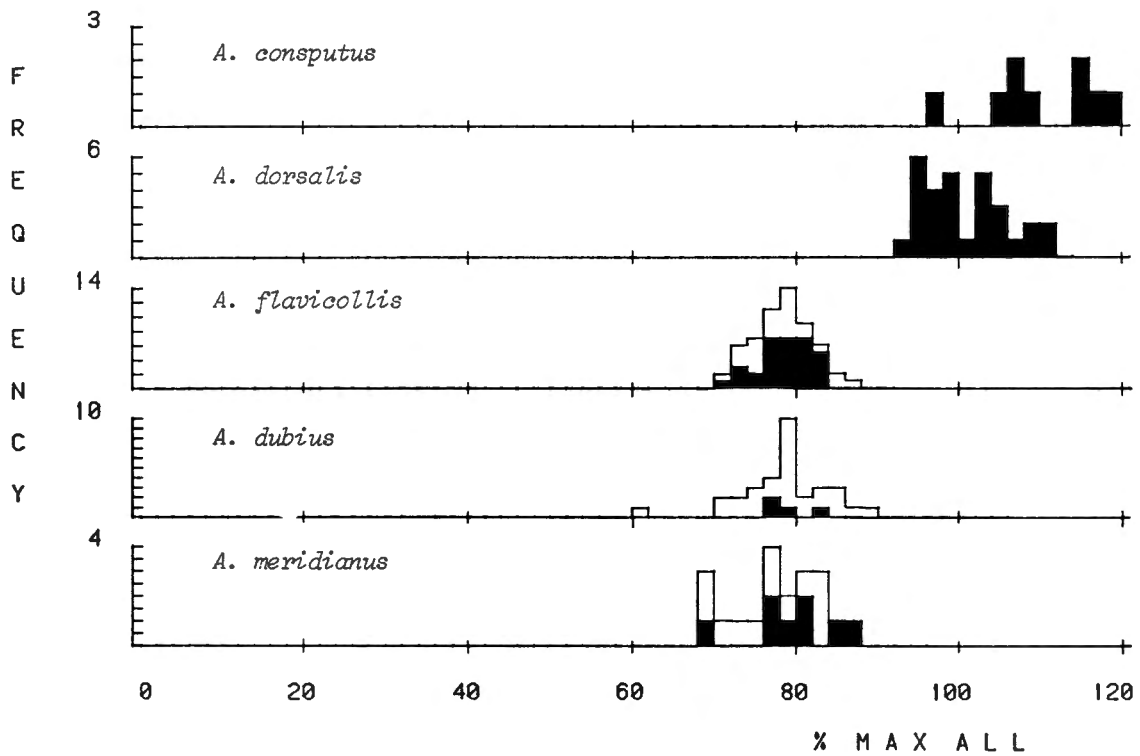


Fig. 12. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van het genus *Acupalpus*; exemplaren met functionele vliegspieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 12. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genus *Acupalpus*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

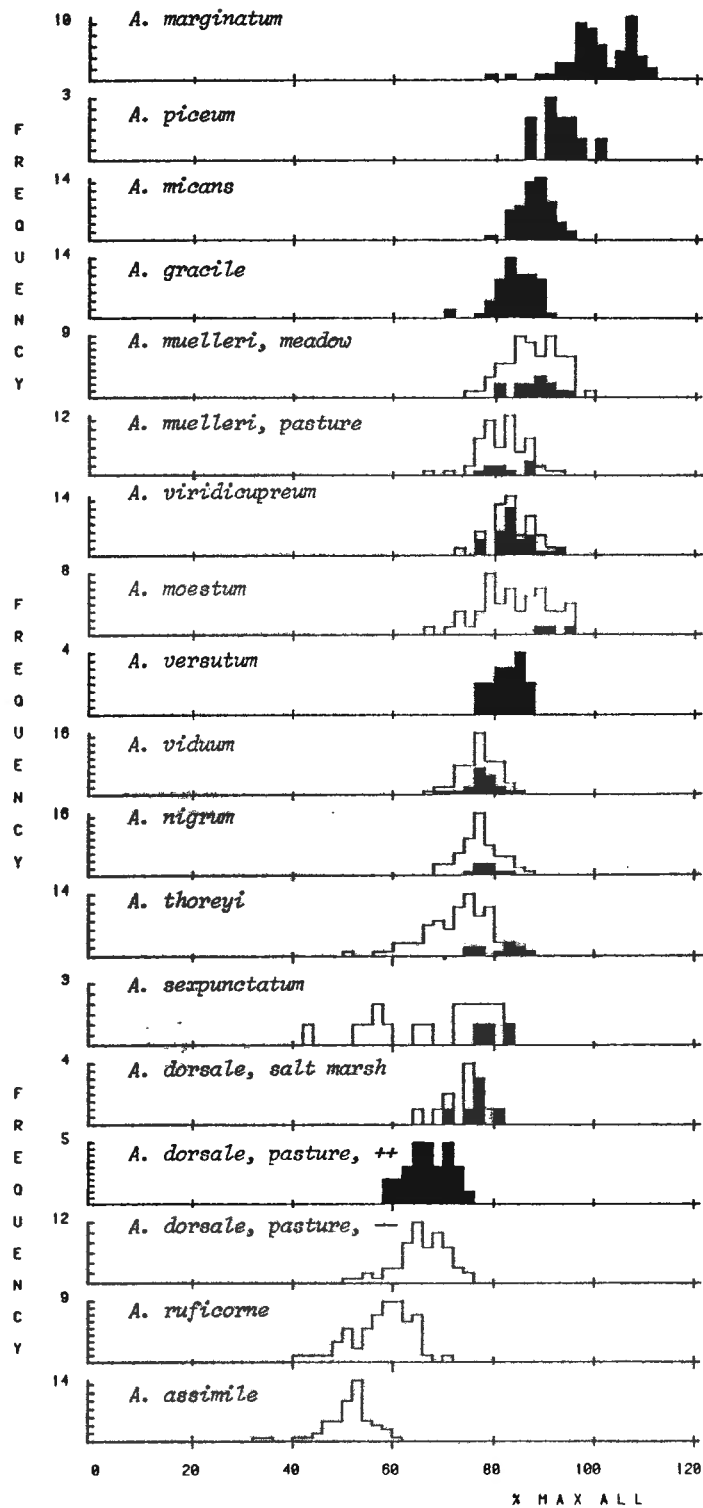


Fig. 13. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van het genus *Agonum*; eksemplaren met funktionele vliegsplieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken; ++ (resp. --) = geselekteerde individuen met (resp. zonder) funktionele vliegsplieren.

Fig. 13. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genus *Agonum*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns; ++ (resp. --) = selected individuals with (resp. without) functional flight muscles.



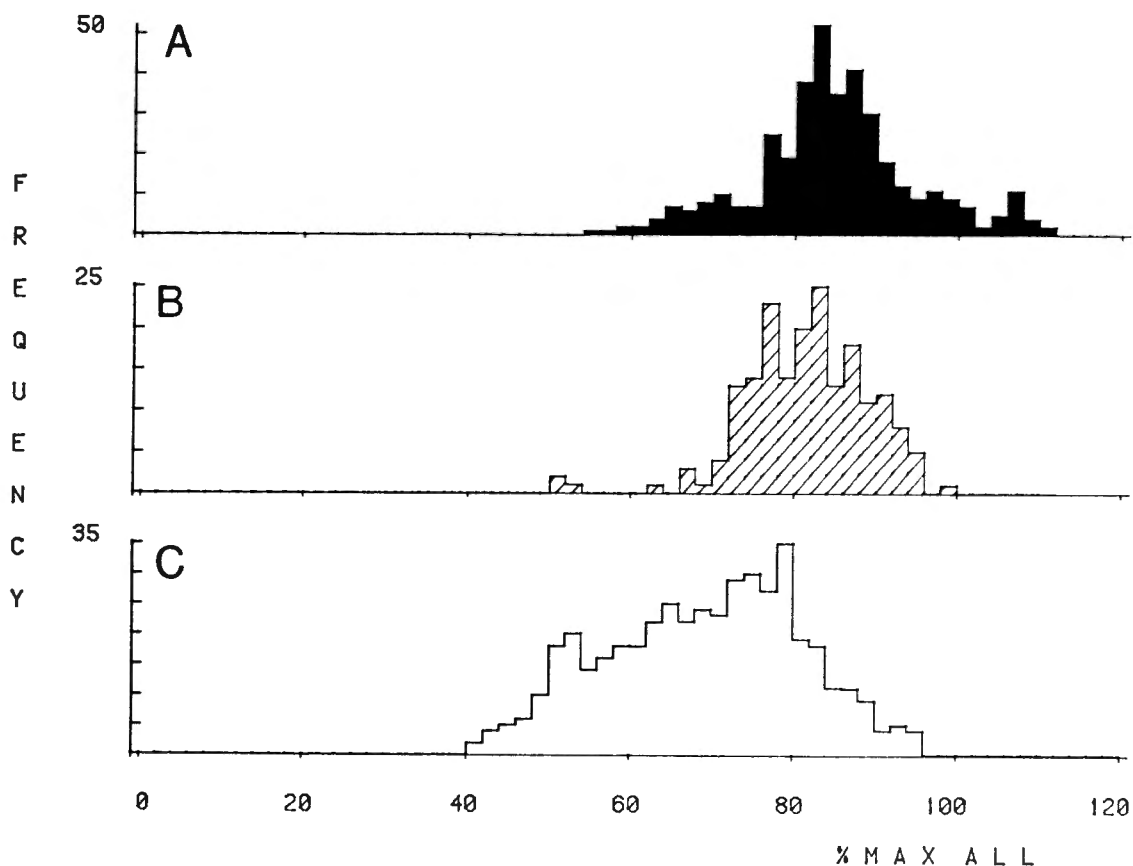


Fig. 14. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) voor alle gemeten exemplaren van konstant makroptere *Agonum*-soorten, ingedeeld in drie klassen van vliegspeerontwikkeling : (A) met functionele vliegspeeren,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 84.75 (+ 1.02); (B) met vliegspeerautolyse,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 81.49 (+ 1.10); (C) zonder vliegspeeren,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 69.96 (+ 1.09);  $\chi^2$ -test : (A-B) : 37.02 (d.f. = 6), (A-C) : 281.70 (d.f. = 7), (B-C) : 154.80 (d.f. = 5); alle  $\chi^2$ -waarden hoog-signifikant,  $p < 0.001$ .

Fig. 14. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) for all measured individuals of constantly macropterous *Agonum*-species, divided into three classes according to flight muscle development : (A) with functional flight muscles,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 84.75 (+ 1.02); (B) with flight muscles autolysed,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 81.49 (+ 1.10); (C) without flight muscles,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 69.96 (+ 1.09);  $\chi^2$ -test : (A-B) : 37.02 (d.f. = 6), (A-C) : 281.70 (d.f. = 7), (B-C) : 154.80 (d.f. = 5); all  $\chi^2$ -values highly significant,  $p < 0.001$ .

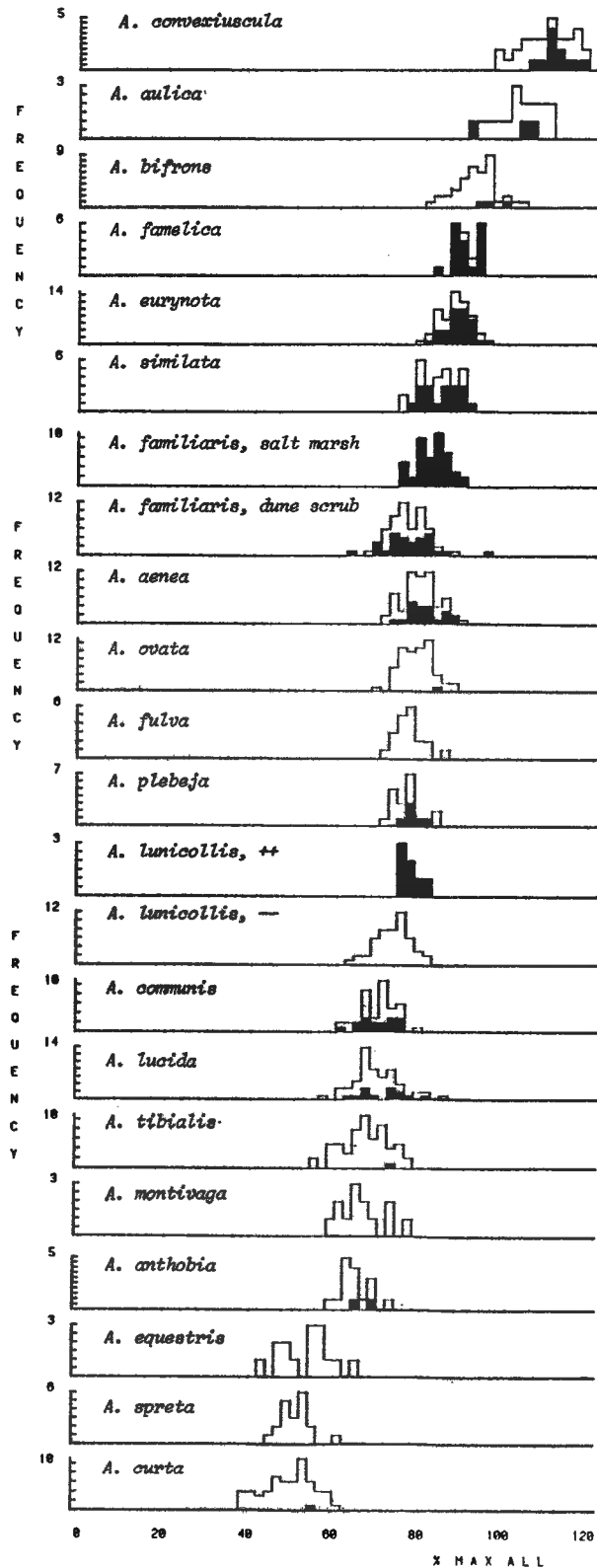


Fig. 15. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van het genus *Amara*; eksemplaren met funktionele vliegsieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken; ++ (resp. --) = geselekteerde individuen met (resp. zonder) funktionele vliegsieren.

Fig. 15. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genus *Amara*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns; ++ (resp. --) = selected individuals with (resp. without) functional flight muscles.

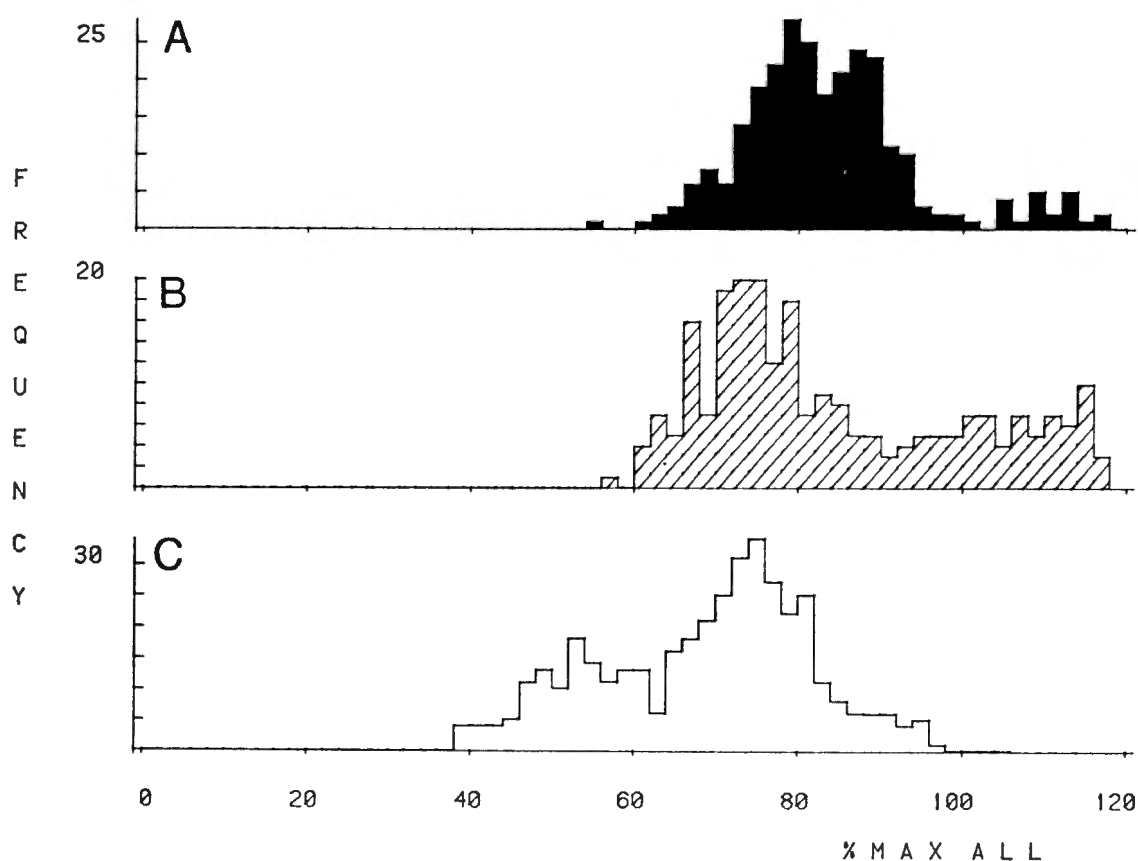


Fig. 16. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) voor alle gemeten exemplaren van konstantly makroptere Amara-soorten, ingedeeld in drie klassen van vliegspierontwikkeling : (A) met functionele vliegsieren,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 83.42 (+ 1.28); (B) met vliegspierautolyse,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 84.44 (+ 2.03); (C) zonder vliegsieren,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 68.71 (+ 1.28);  $\chi^2$ -test : (A-B) : 62.19 (d.f. = 6), (A-C) : 171.80 (d.f. = 7), (B-C) : 167.30 (d.f. = 7); alle  $\chi^2$ -waarden hoog-signifikant,  $p < 0.001$ .

Fig. 16. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) for all measured individuals of constantly macropterous Amara-species, divided into three classes according to flight muscle development : (A) with functional flight muscles,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 83.42 (+ 1.28); (B) with flight muscles autolysed,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 84.44 (+ 2.03); (C) without flight muscles,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 68.71 (+ 1.28);  $\chi^2$ -test : (A-B) : 62.19 (d.f. = 6), (A-C) : 171.80 (d.f. = 7), (B-C) : 167.30 (d.f. = 7) ; all  $\chi^2$ -values highly significant,  $p < 0.001$ .

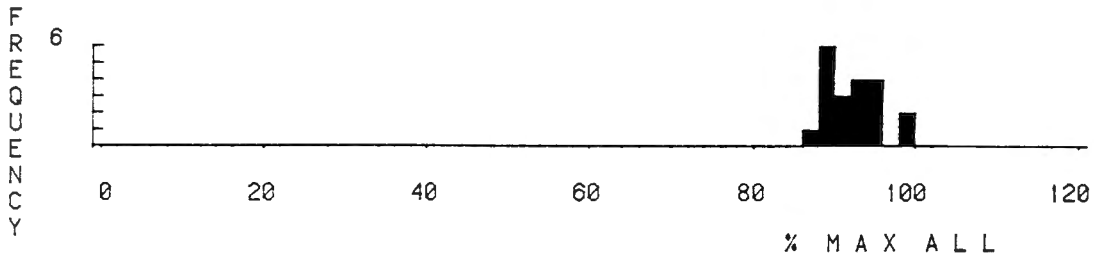


Fig. 17. Frekwentiedistributie van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij de konstant makroptere soort Anisodactylus binotatus; alle exemplaren met functionele vliegspieren.

Fig. 17. Frequency distribution of wing development (% MAX ALL) in the constantly macropterous species Anisodactylus binotatus; all beetles with functional flight muscles.

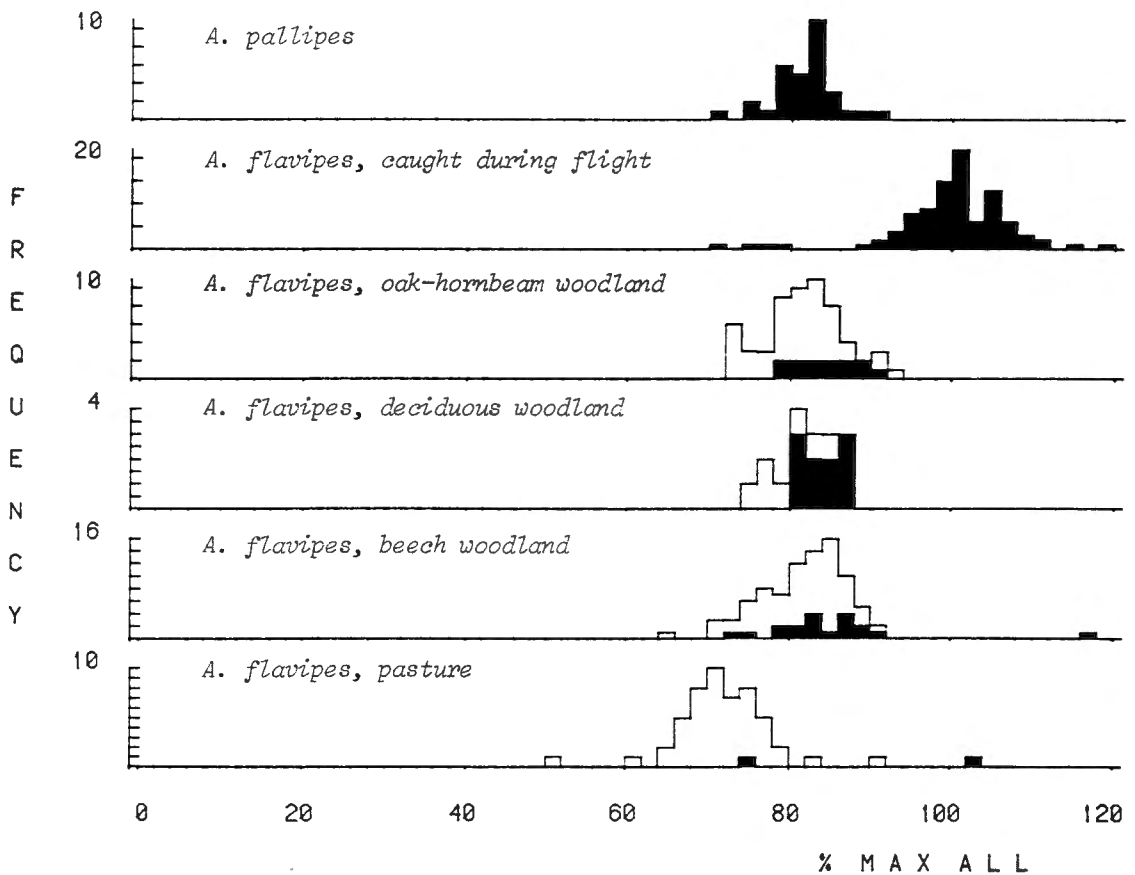


Fig. 18. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van het genus Asaphidion; exemplaren met functionele vliegspieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 18. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genus Asaphidion; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

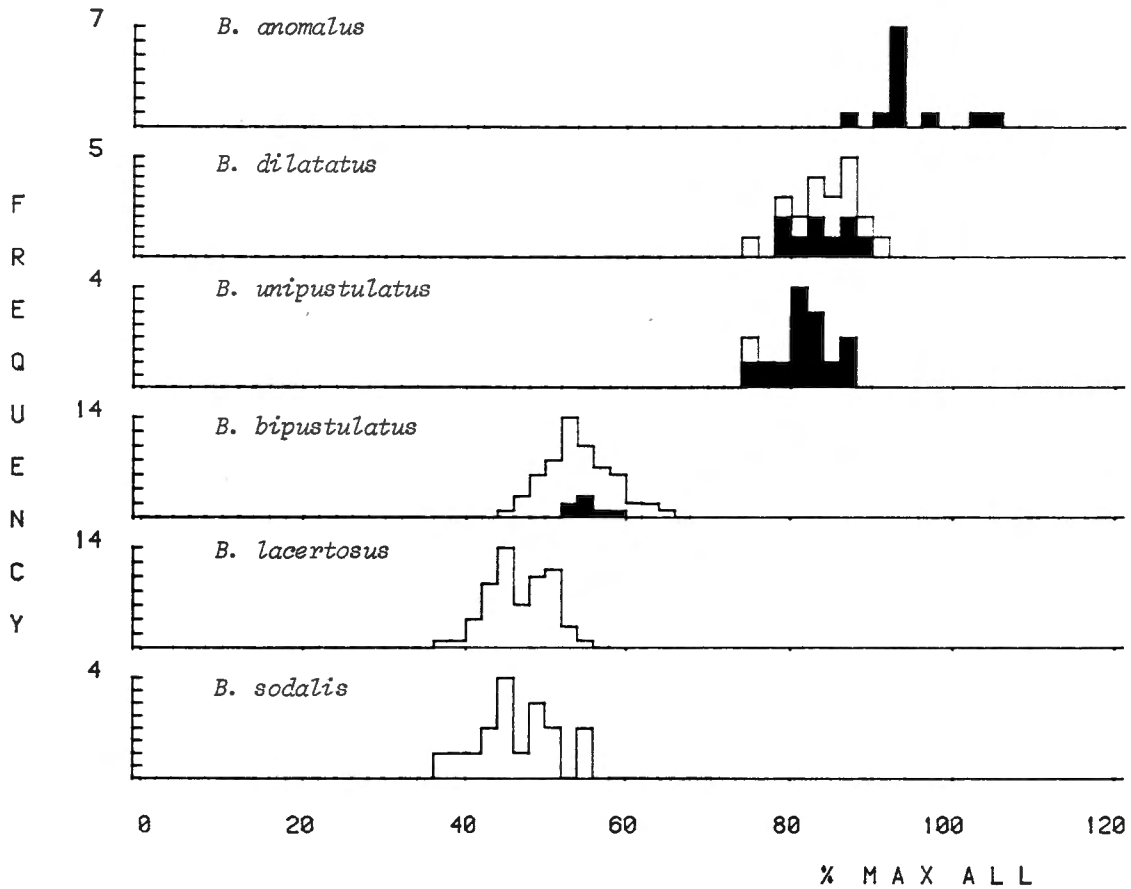


Fig. 19. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van het genus *Badister*; eksemplaren met funktionele vliegsieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 19. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genus *Badister*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

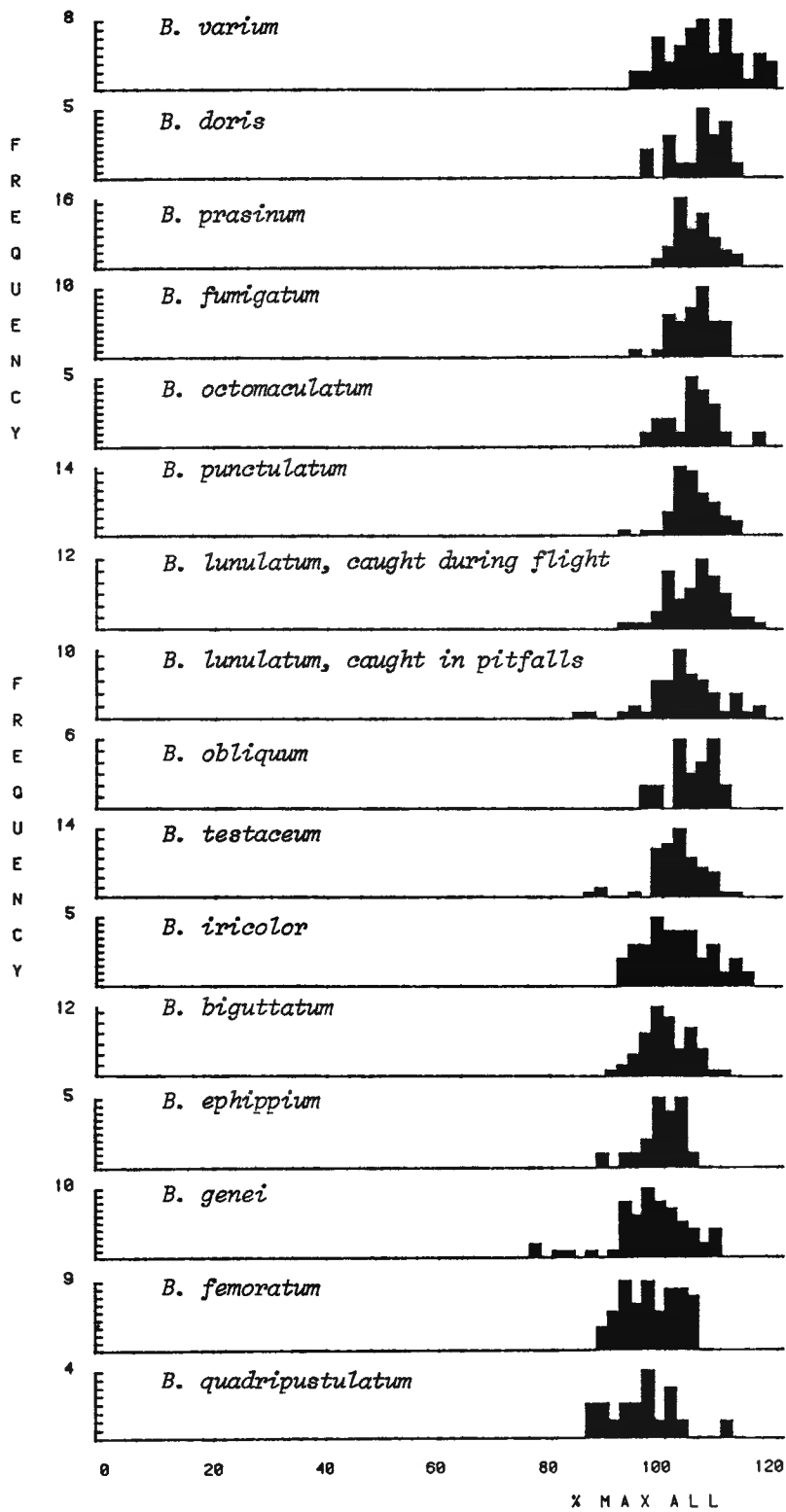


Fig. 20(a). Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van het genus Bembidion; eksemplaren met funktionele vliegsieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 20(a). Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genus Bembidion; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

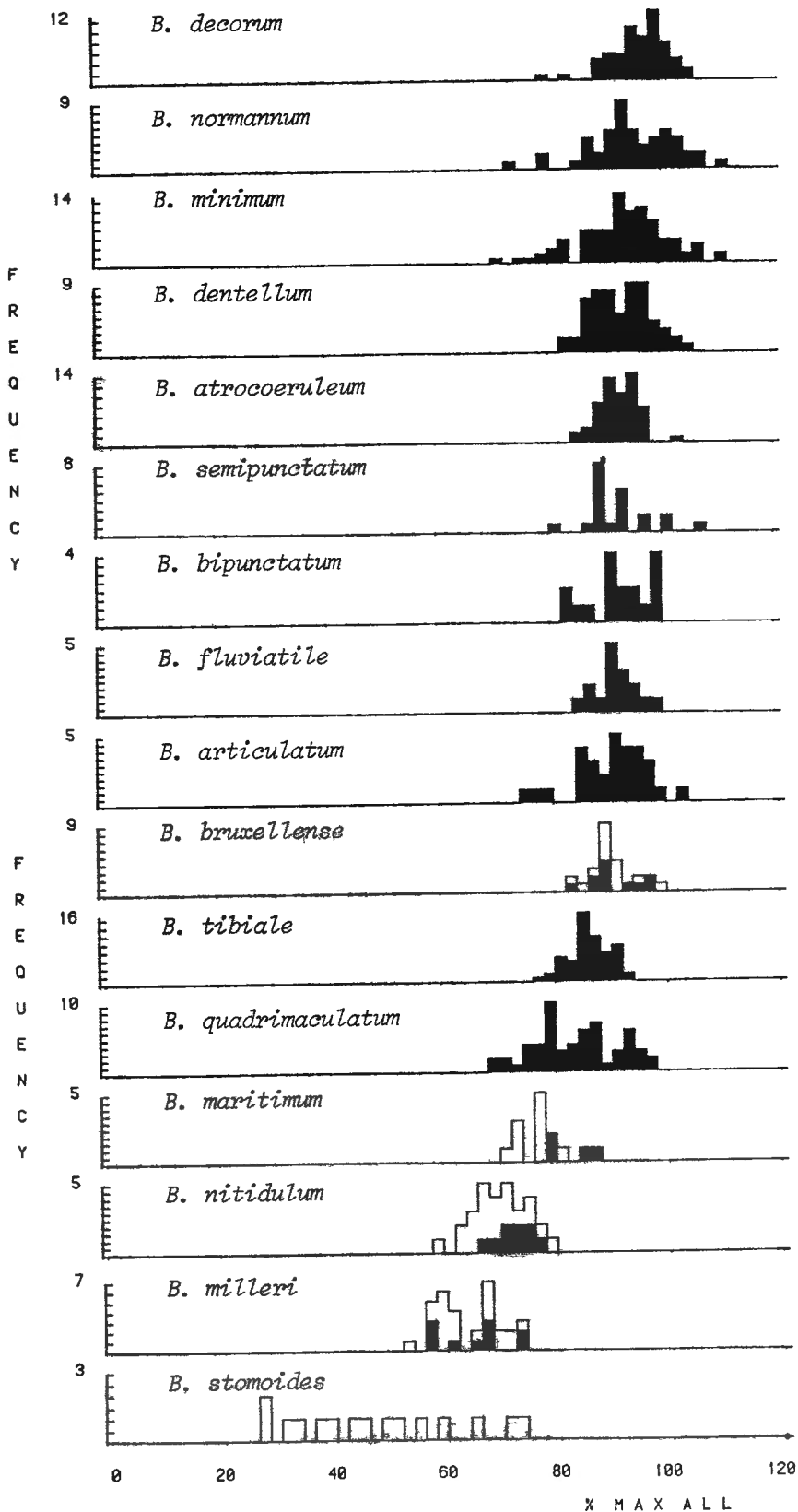


Fig. 20(b). Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van het genus *Bembidion*; eksemplaren met functionele vliegspieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 20(b). Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genus *Bembidion*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

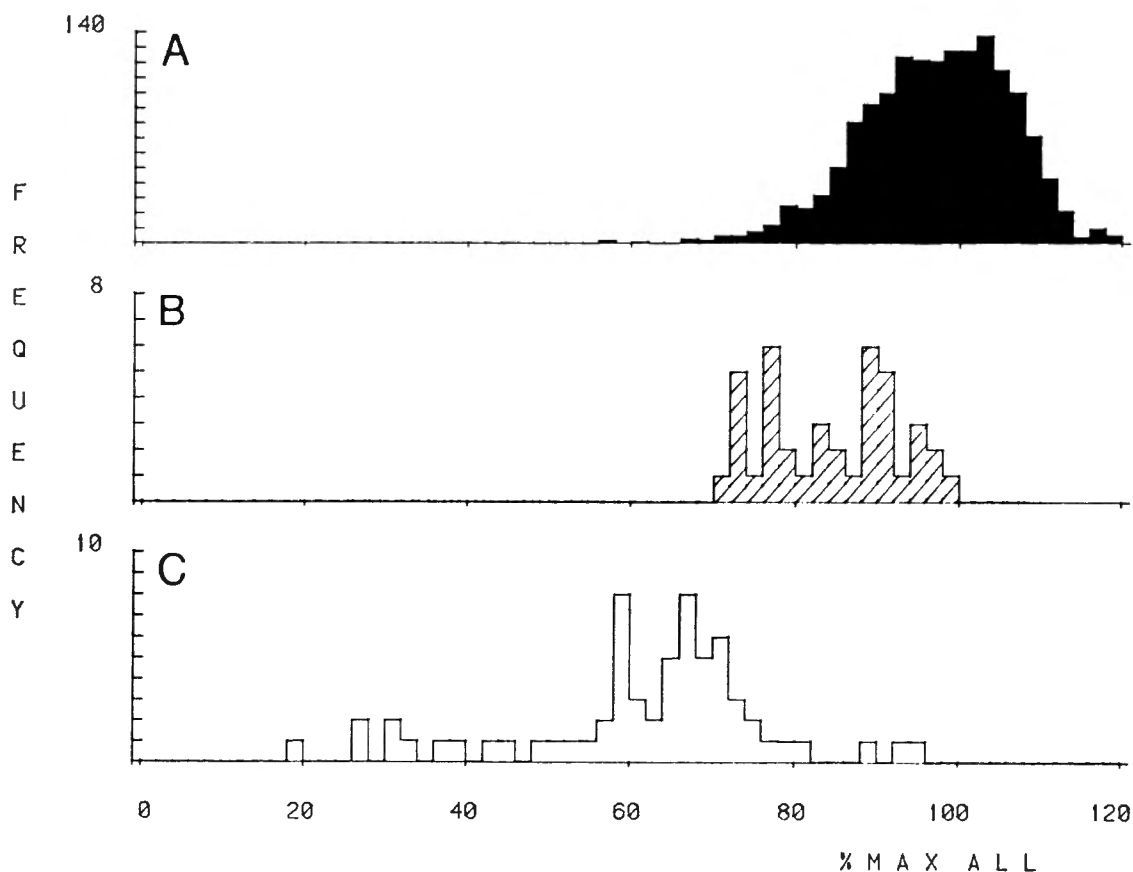


Fig. 21. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) voor alle gemeten exemplaren van konstant makroptere *Bembidion*-soorten, ingedeeld in drie klassen van vliegspierontwikkeling : (A) met functionele vliegsieren,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 96.99 (+ 0.44); (B) met vliegspierautolyse,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 85.00 (+ 2.49); (C) zonder vliegsieren,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 61.72 (+ 3.82);  $X^2$ -test : (A-B) : 112.85 (d.f. = 3), (A-C) : 1085.10 (d.f. = 7), (B-C) : 60.30 (d.f. = 5); alle  $X^2$ -waarden hoog-signifikant,  $p < 0.001$ .

Fig. 21. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) for all measured individuals of constantly macropterous *Bembidion*-species, divided into three classes according to flight muscle development : (A) with functional flight muscles,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 96.99 (+ 0.44); (B) with flight muscles autolysed,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 85.00 (+ 2.49); (C) without flight muscles,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 61.72 (+ 3.82);  $X^2$ -test : (A-B) : 112.85 (d.f. = 3), (A-C) : 1085.10 (d.f. = 7), (B-C) : 60.30 (d.f. = 5); all  $X^2$ -values highly significant,  $p < 0.001$ .



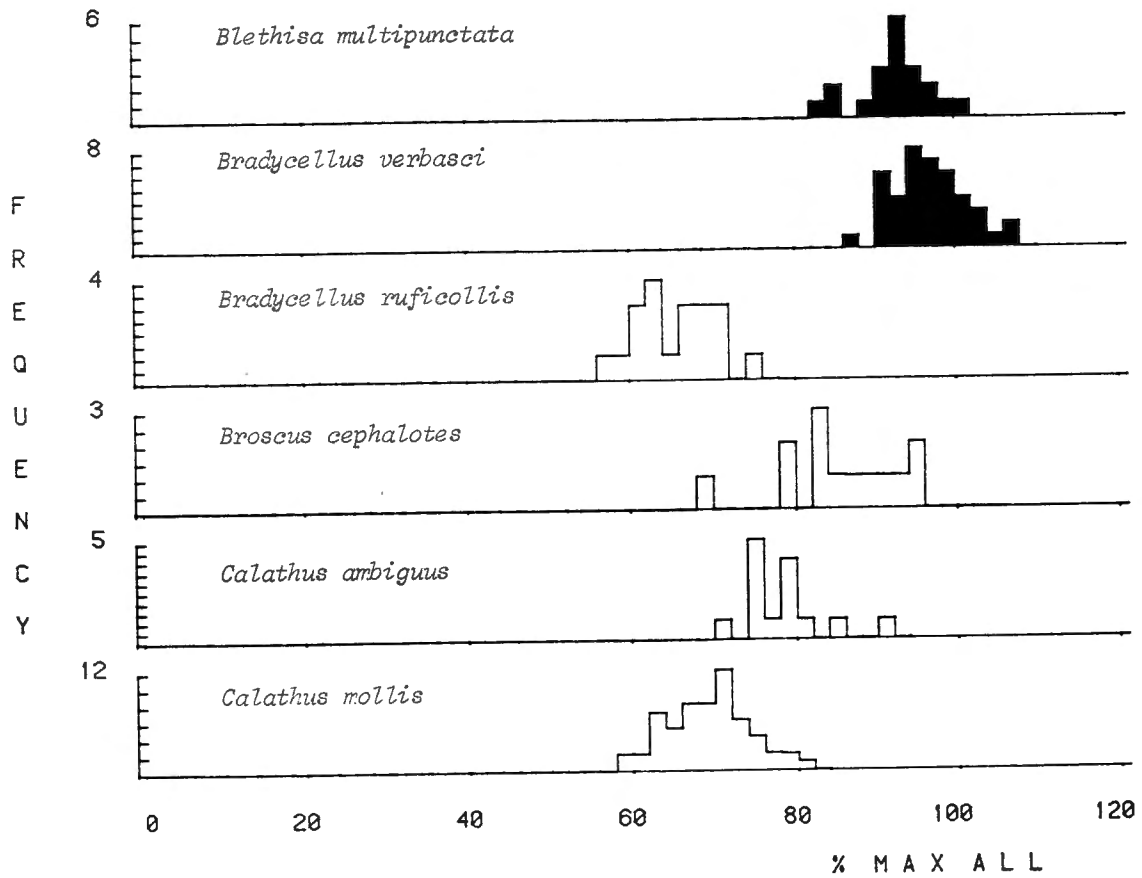


Fig. 22. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van de genera *Blethisa*, *Bradycellus*, *Broscus*, *Calathus*; eksemplaren met funktionele vliegspieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 22. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genera *Blethisa*, *Bradycellus*, *Broscus*, *Calathus*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

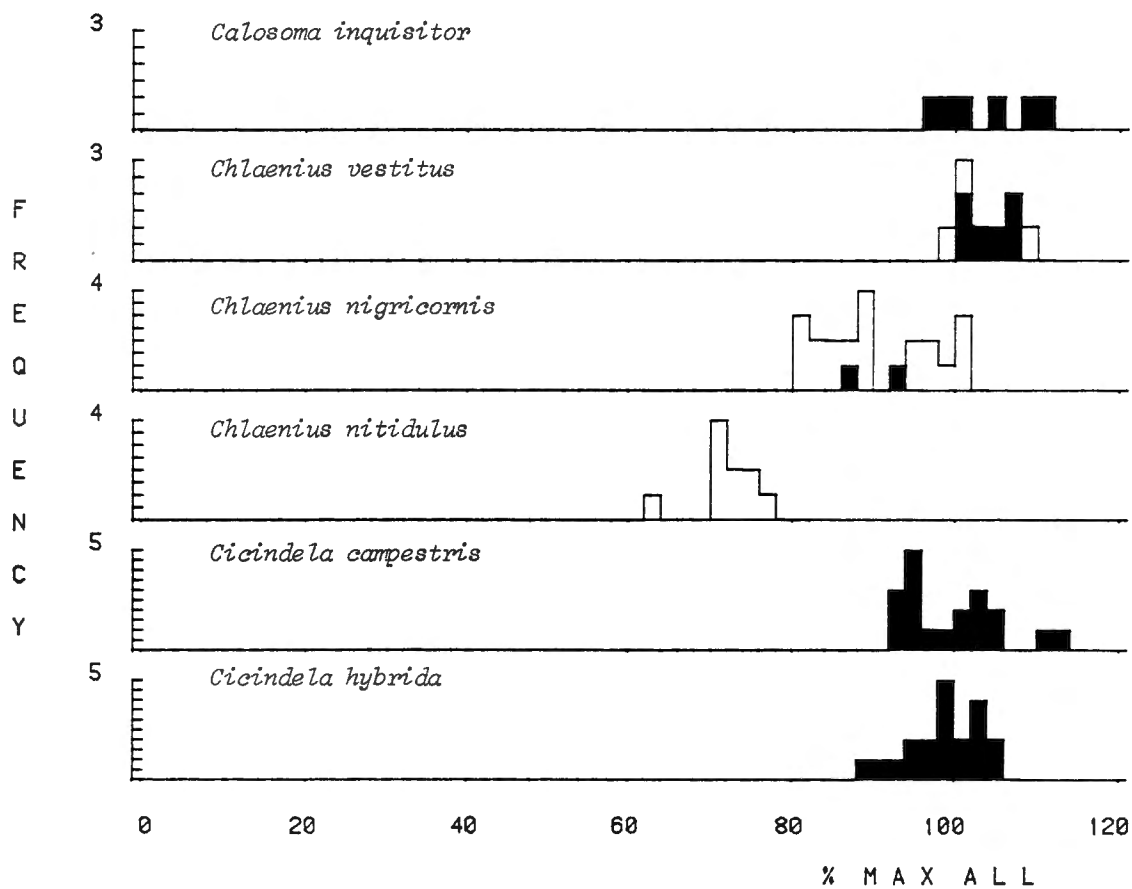


Fig. 23. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van de genera *Calosoma*, *Chlaenius*, *Cicindela*; exemplaren met functionele vliegspieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 23. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genera *Calosoma*, *Chlaenius*, *Cicindela*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

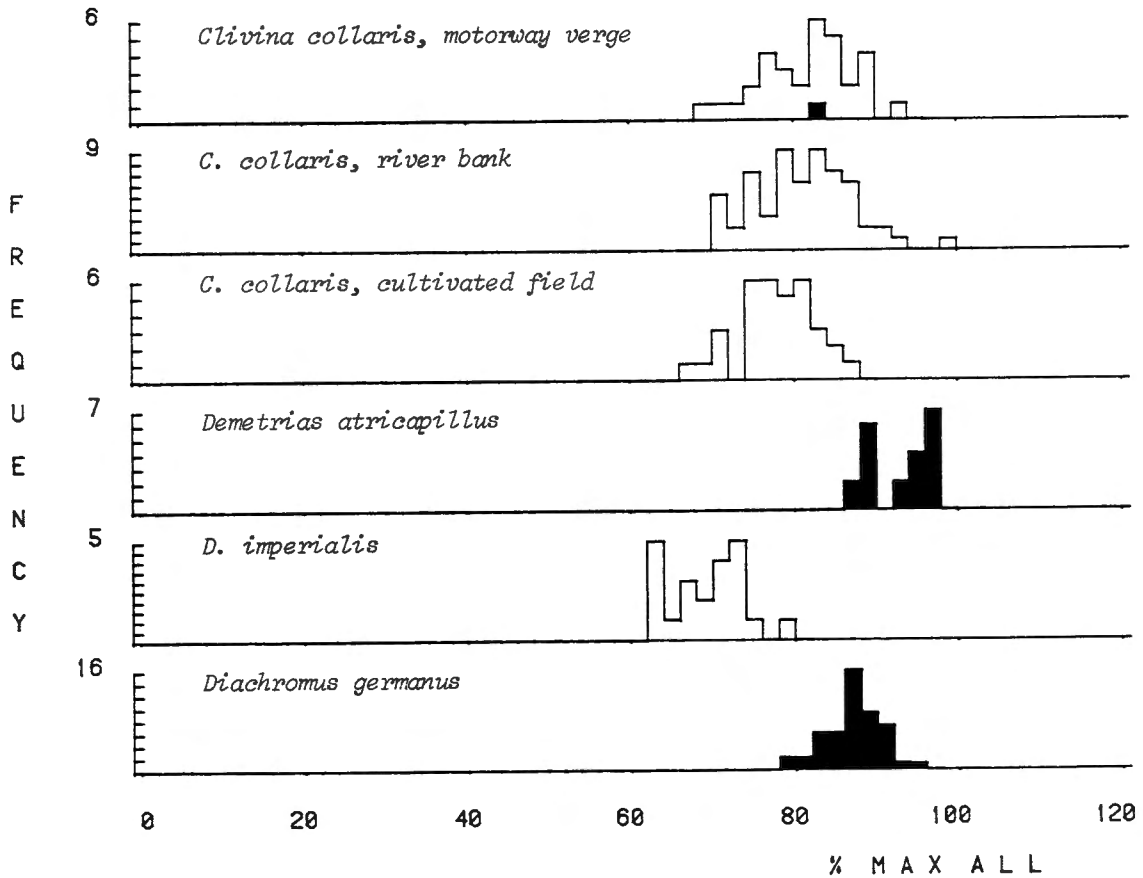


Fig. 24. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van de genera *Clivina*, *Demetrias*, *Diachromus*; exemplaren met functionele vliegsieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 24. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genera *Clivina*, *Demetrias*, *Diachromus*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

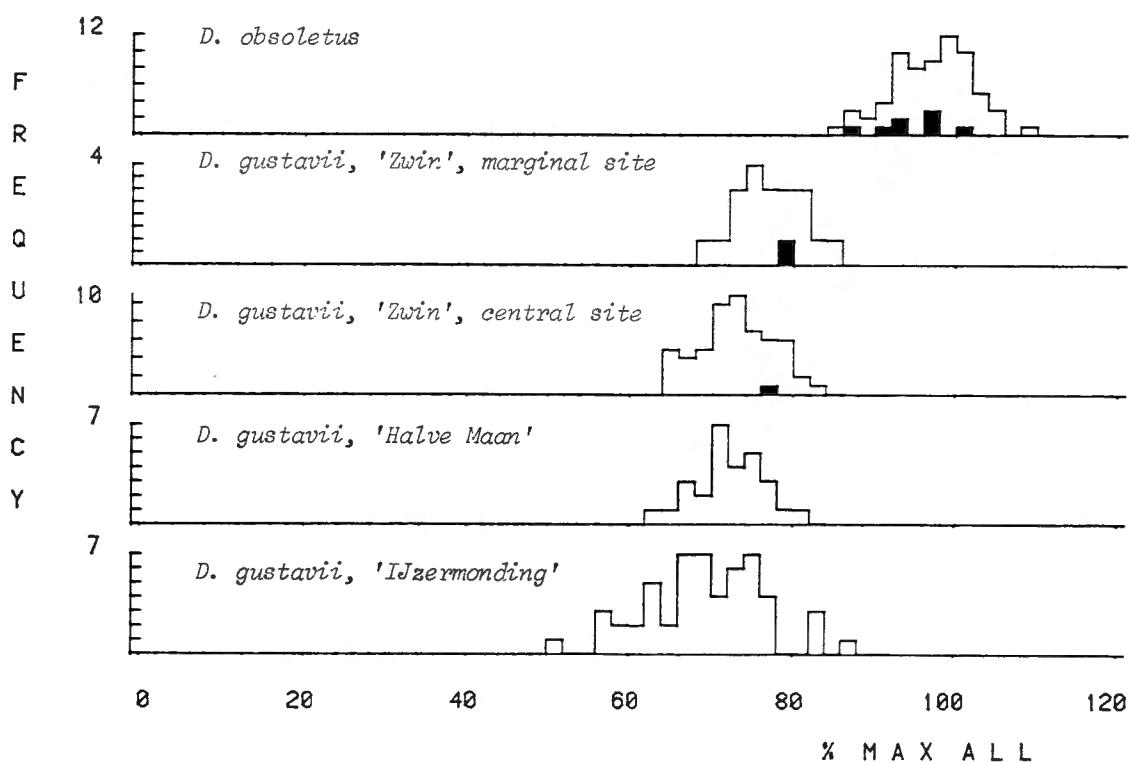


Fig. 25. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van het genus *Dicheirotrichus*; exemplaren met functionele vliegsieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 25. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genus *Dicheirotrichus*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

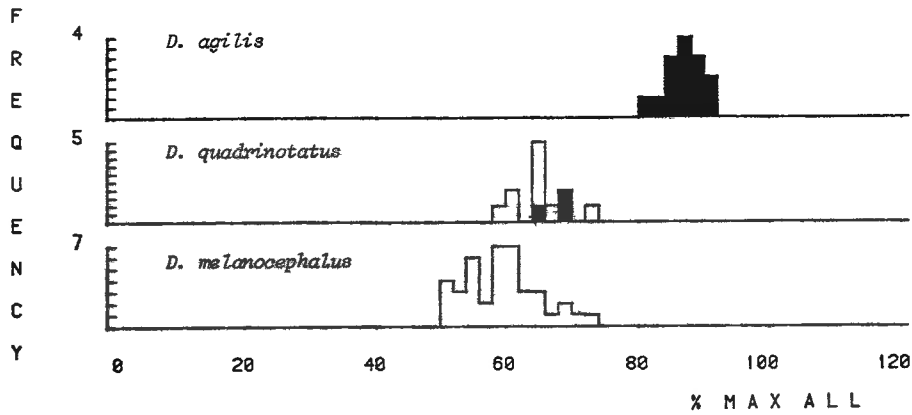


Fig. 26. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van het genus Dromius; exemplaren met functionele vliegspiers worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 26. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genus Dromius; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

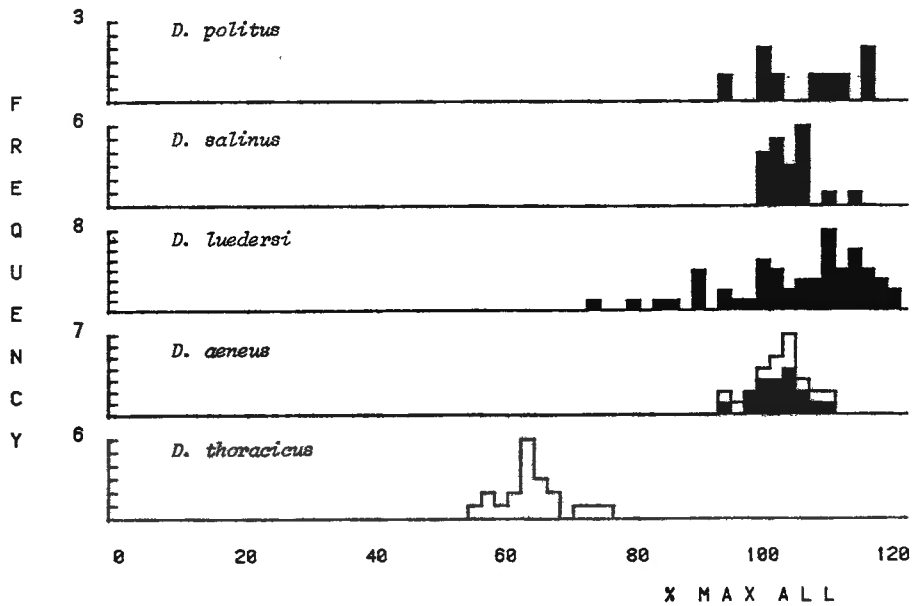


Fig. 27. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van het genus Dyschirius; exemplaren met functionele vliegspiers worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 27. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genus Dyschirius; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

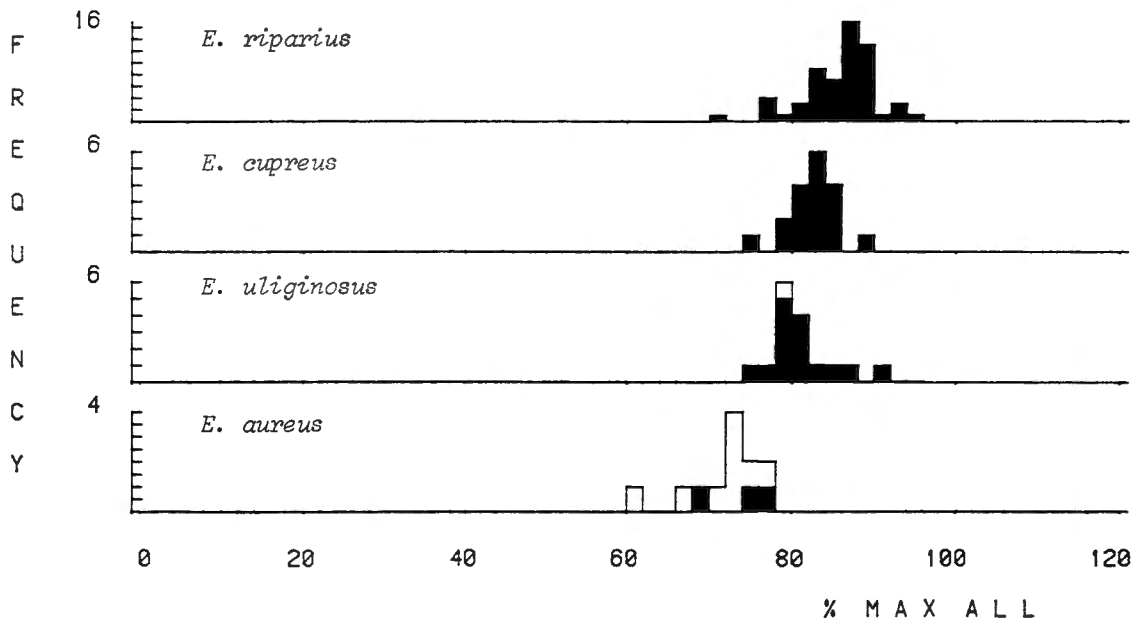


Fig. 28. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van het genus *Elaphrus*; eksemplaren met funktionele vliegsplieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 28. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genus *Elaphrus*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

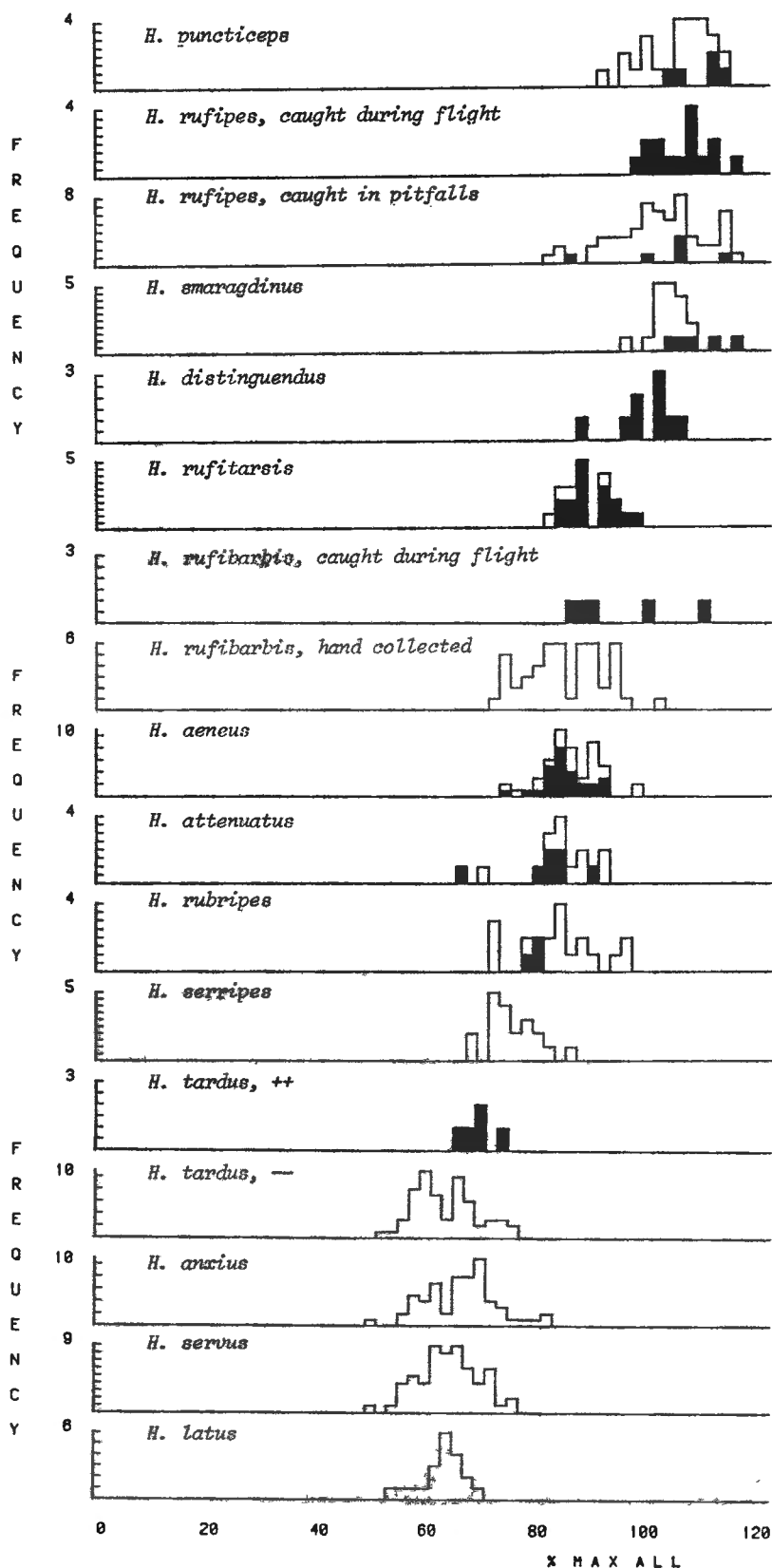


Fig. 29. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van het genus *Harpalus*; exemplaren met functionele vliegspiers worden aangeduid door zwarte histogrambalken; ++ (resp. --) = geselekteerde individuen met (resp. zonder) functionele vliegspiers.

Fig. 29. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genus *Harpalus*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns; ++ (resp. --) = selected individuals with (resp. without) functional flight muscles.

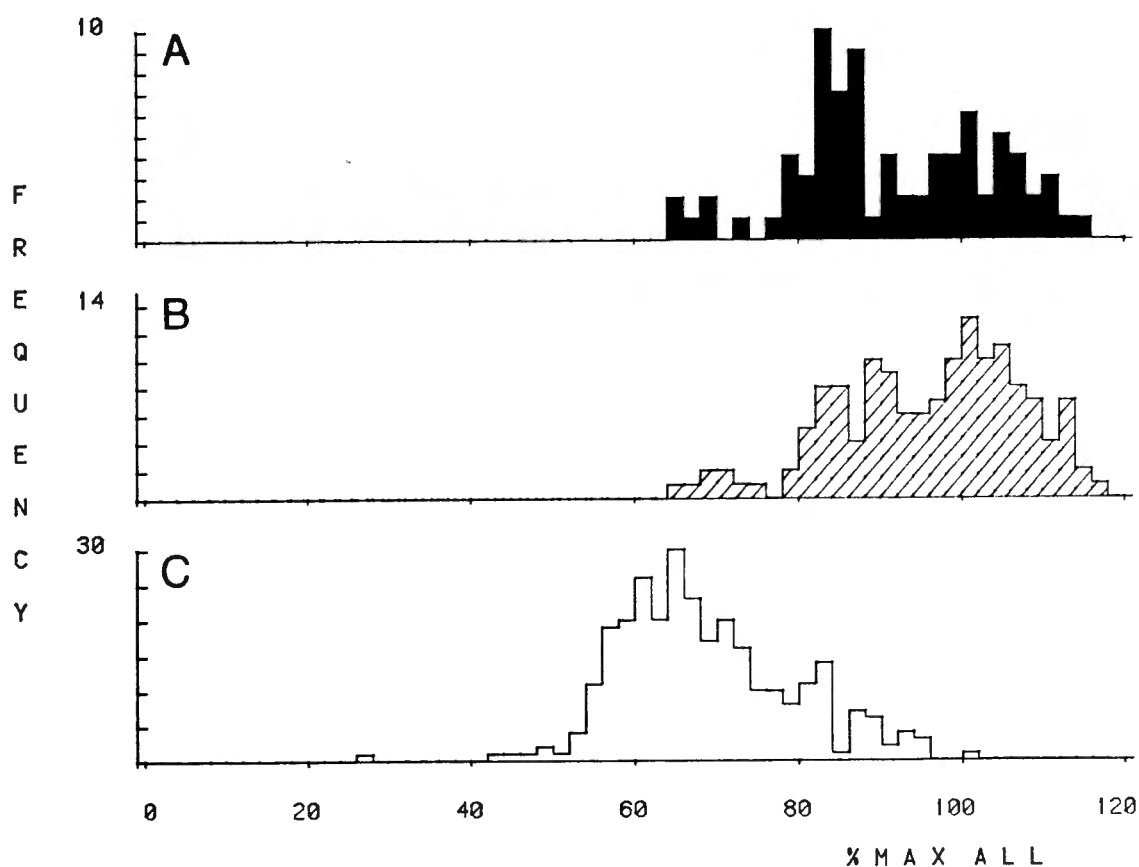


Fig. 30. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) voor alle gemeten exemplaren van konstant makroptere *Harpalus*-soorten, ingedeeld in drie klassen van vliegspierontwikkeling : (A) met functionele vliegspieren,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 91.46 (+ 2.66); (B) met vliegspierautolyse,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 96.03 (+ 1.86); (C) zonder vliegspieren,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 68.49 (+ 1.23);  $\chi^2$ -test : (A-B) : 9.09 (d.f. = 5), (A-C) : 172.09 (d.f. = 6), (B-C) : 274.10 (d.f. = 6); alle  $\chi^2$ -waarden hoog-signifikaant,  $p < 0.001$ , behalve (A-B) : niet signifikaant,  $p = 0.105$ .

Fig. 30. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) for all measured individuals of constantly macropterous *Harpalus*-species, divided into three classes according to flight muscle development : (A) with functional flight muscles,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 91.46 (+ 2.66); (B) with flight muscles autolysed,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 96.03 (+ 1.86); (C) without flight muscles,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 68.49 (+ 1.23);  $\chi^2$ -test : (A-B) : 9.09 (d.f. = 5), (A-C) : 172.09 (d.f. = 6), (B-C) : 274.10 (d.f. = 6); all  $\chi^2$ -values highly significant,  $p < 0.001$ , except (A-B) : not significant,  $p = 0.105$ .



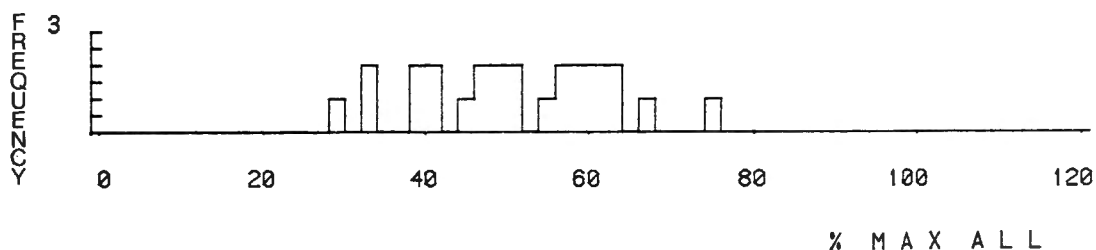


Fig. 31. Frekwentiedistributie van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij de (konstant makroptere ?) soort *Lebia chlorocephala*; geen exemplaren met functionele vliegsieren.

Fig. 31. Frequency distribution of wing development (% MAX ALL) in the (constantly macropterous ?) species *Lebia chlorocephala*; no beetles with functional flight muscles.

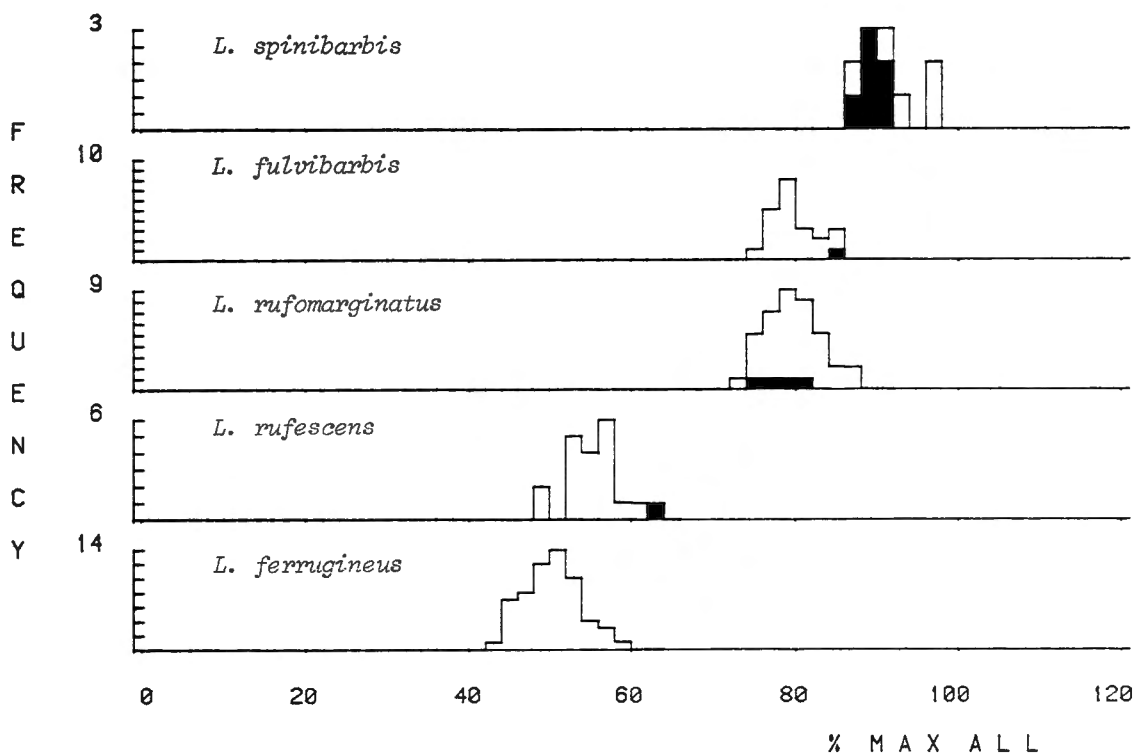


Fig. 32. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van het genus *Leistus*; exemplaren met functionele vliegsieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 32. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genus *Leistus*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

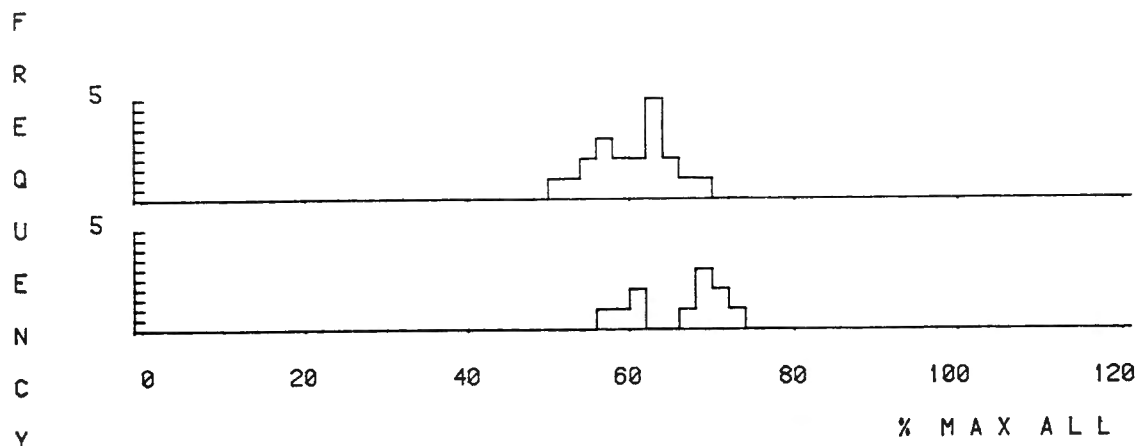


Fig. 33. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij de konstant makroptere soort *Lionychnus quadrillum* in twee populaties : grindoever langs stromend water (bovenste figuur), grindspoorwegberm (onderste figuur); geen eksemplaren met functionele vliegspijeren.

Fig. 33. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in the constantly macropterous species *Lionychnus quadrillum* in two populations : river bank (upper figure), railwaybank (lower figure); no beetles with functional flight muscles.

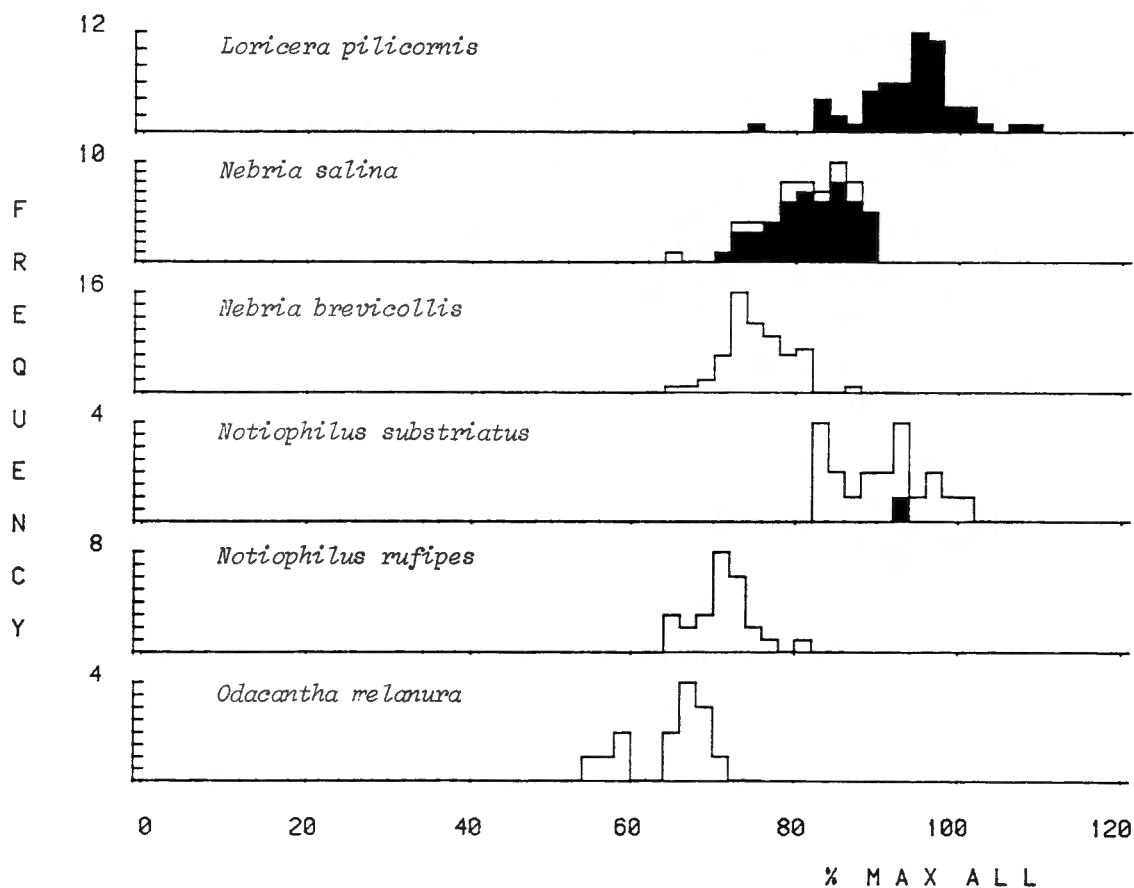


Fig. 34. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van de genera *Loricera*, *Nebria*, *Notiophilus*, *Odacantha*; eksemplaren met functionele vliegspijeren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 34. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genera *Loricera*, *Nebria*, *Notiophilus*, *Odacantha*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

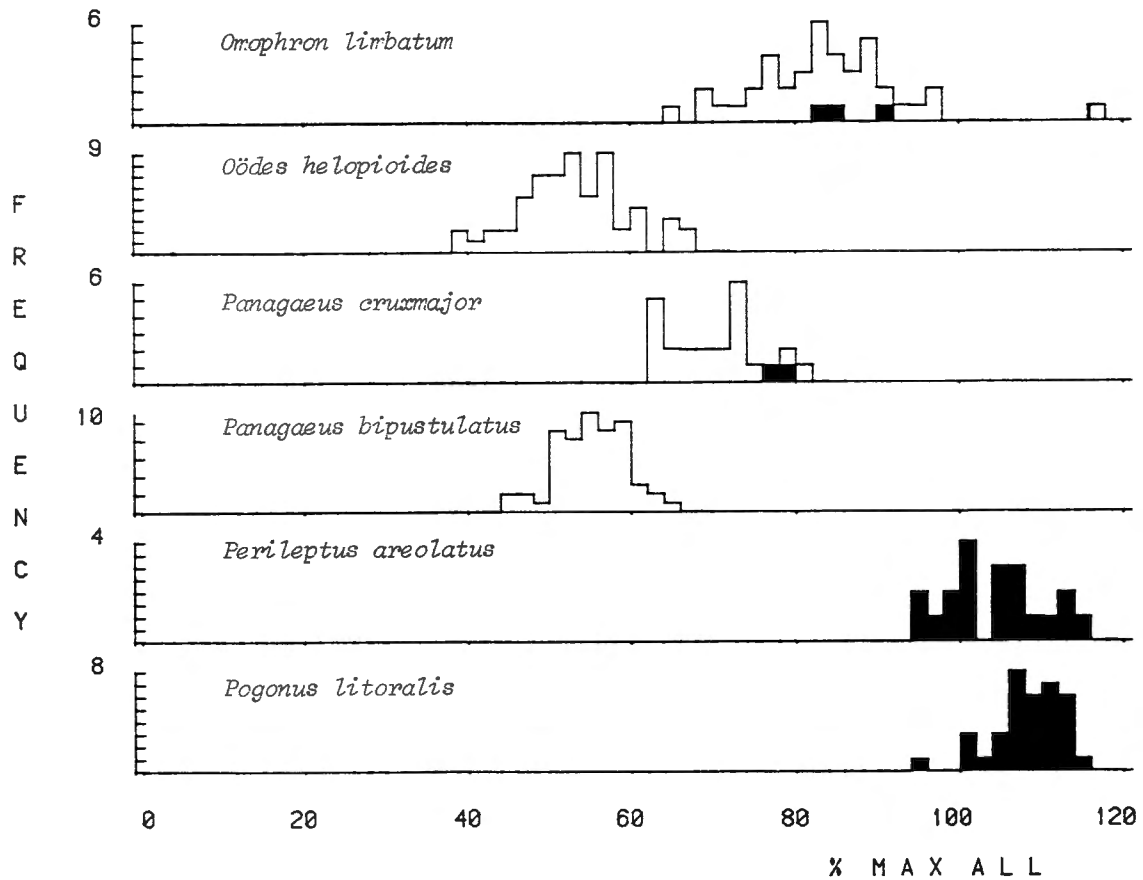


Fig. 35. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van de genera Omophron, Oödes, Panagæus, Perileptus, Pogonus; exemplaren met functionele vliegspijeren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 35. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genera Omophron, Oödes, Panagæus, Perileptus, Pogonus; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

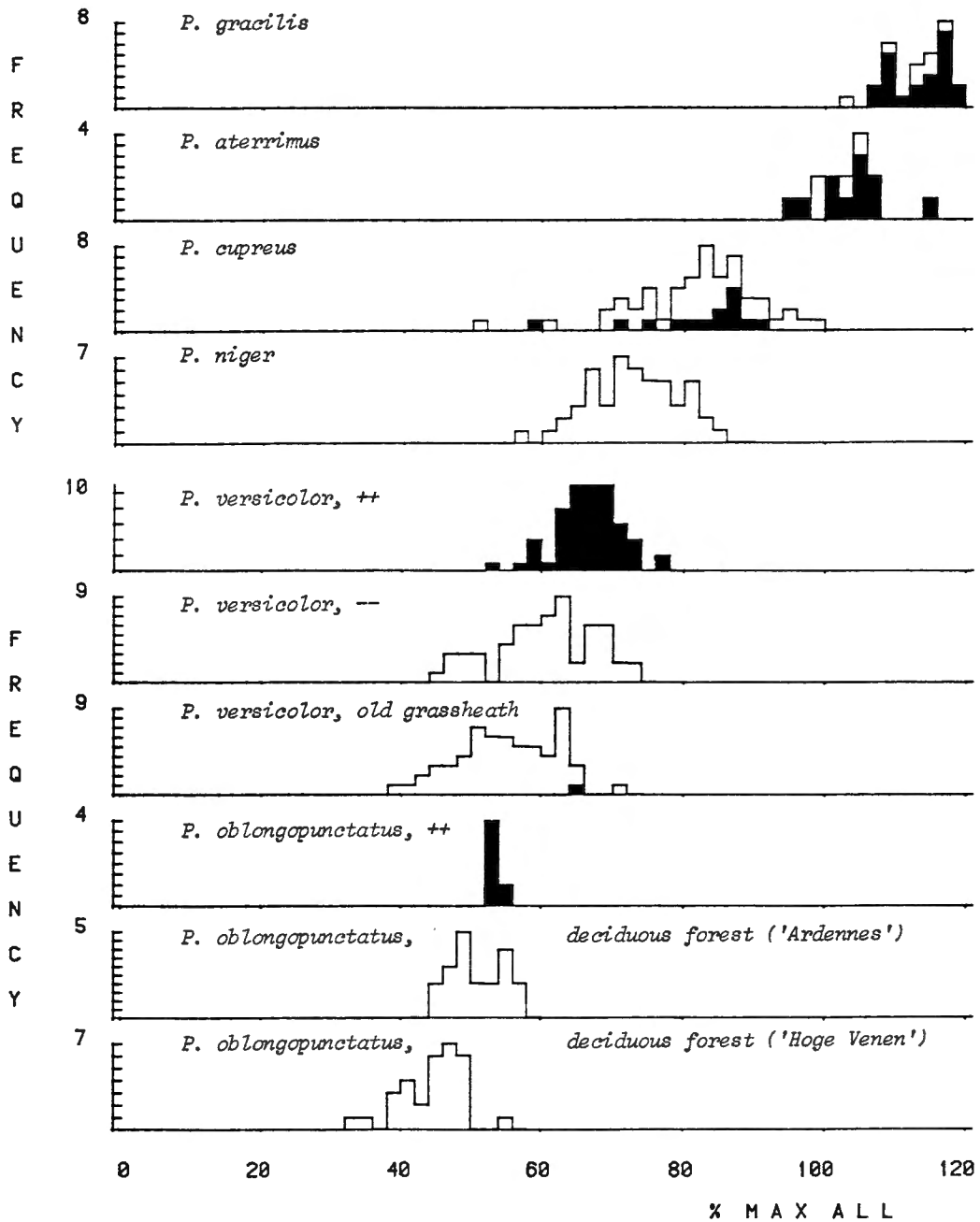


Fig. 36. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van het genus *Pterostichus*; exemplaren met functionele vliegspiers worden aangeduid door zwarte histogrambalken; ++ (resp. --) = geselekteerde individuen met (resp. zonder) functionele vliegspiers.

Fig. 36. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macroptere representatives of the genus *Pterostichus*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns; ++ (resp. --) = selected individuals with (resp. without) functional flight muscles.

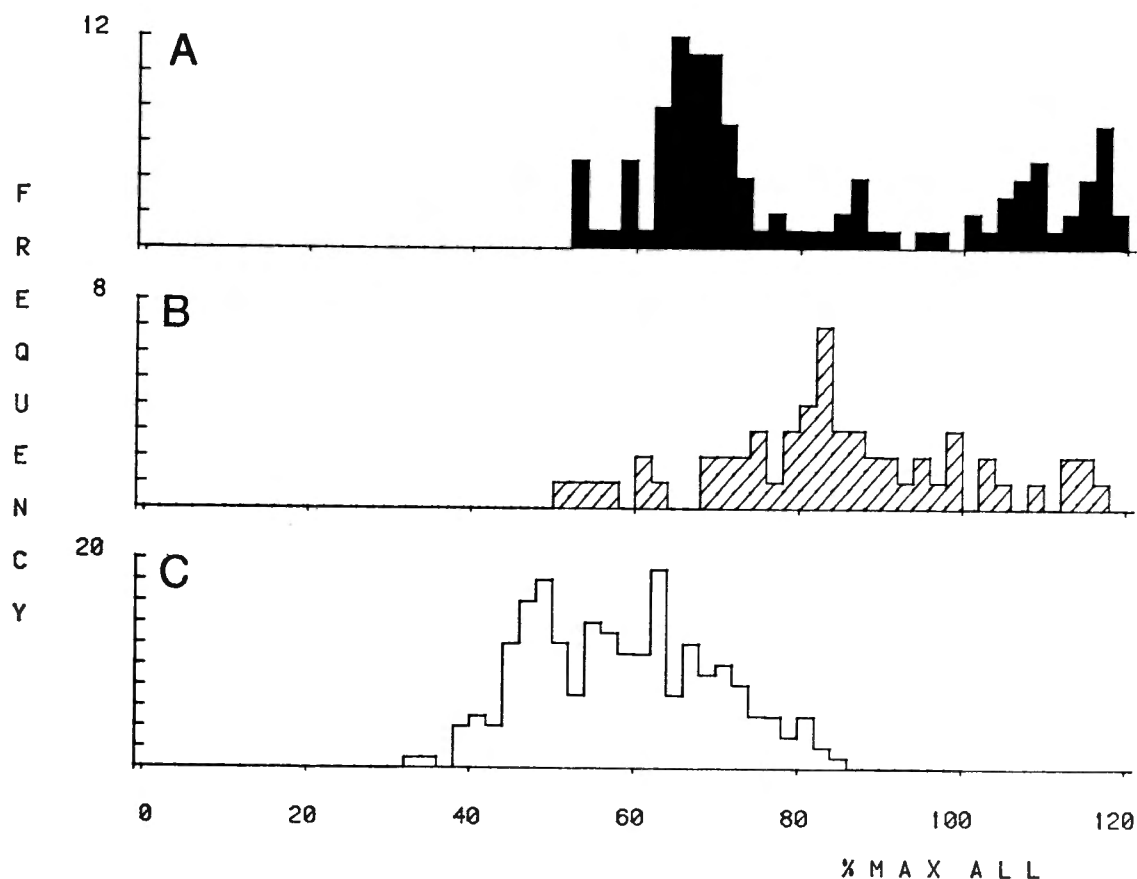


Fig. 37. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) voor alle gemeten exemplaren van konstant makroptere *Pterostichus*-soorten, ingedeeld in drie klassen van vliegspierontwikkeling : (A) met funktionele vliegspieren,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 80.63 (+ 3.88); (B) met vliegspierautolyse,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 84.51 (+ 4.25); (C) zonder vliegspieren,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 58.66 (+ 1.50);  $\chi^2$ -test : (A-B) : 39.20 (d.f. = 6), (A-C) : 111.23 (d.f. = 5), (B-C) : 138.60 (d.f. = 5); alle  $\chi^2$ -waarden hoog-signifikant,  $p < 0.001$ .

Fig. 37. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) for all measured individuals of constantly macropterous *Pterostichus*-species, divided into three classes according to flight muscle development : (A) with functional flight muscles,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 80.63 (+ 3.88); (B) with flight muscles autolysed,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 84.51 (+ 4.25); (C) without flight muscles,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 58.66 (+ 1.50);  $\chi^2$ -test : (A-B) : 39.20 (d.f. = 6), (A-C) : 111.23 (d.f. = 5), (B-C) : 138.60 (d.f. = 5); all  $\chi^2$ -values highly significant,  $p < 0.001$ .

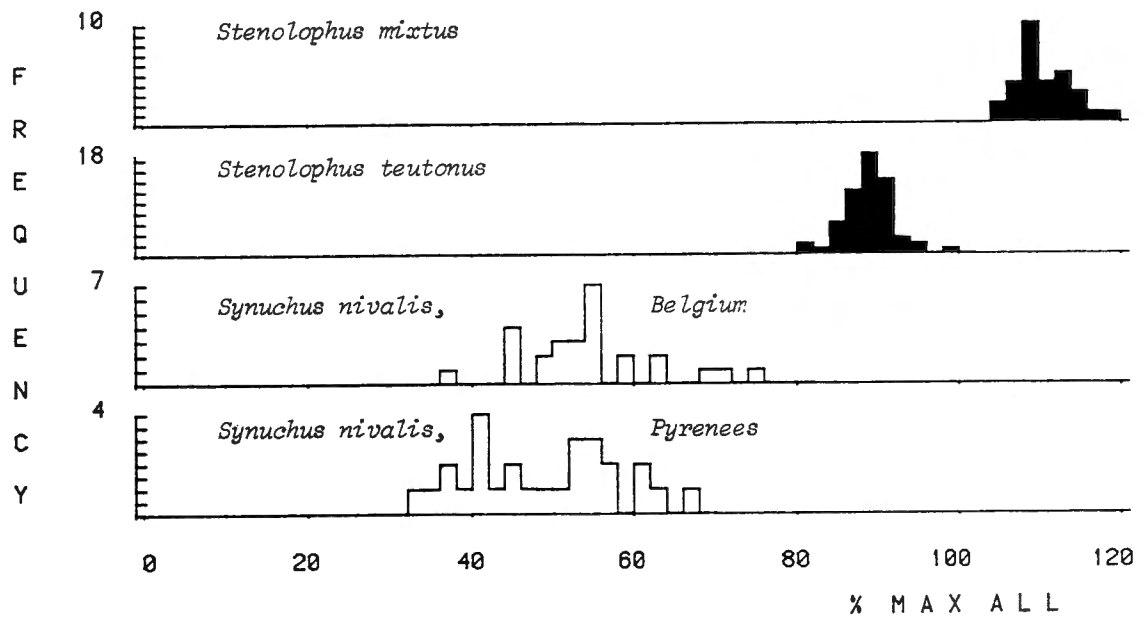


Fig. 38. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van de genera *Stenolophus* en *Synuchus*; exemplaren met functionele vliegsplieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 38. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genera *Stenolophus* and *Synuchus*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

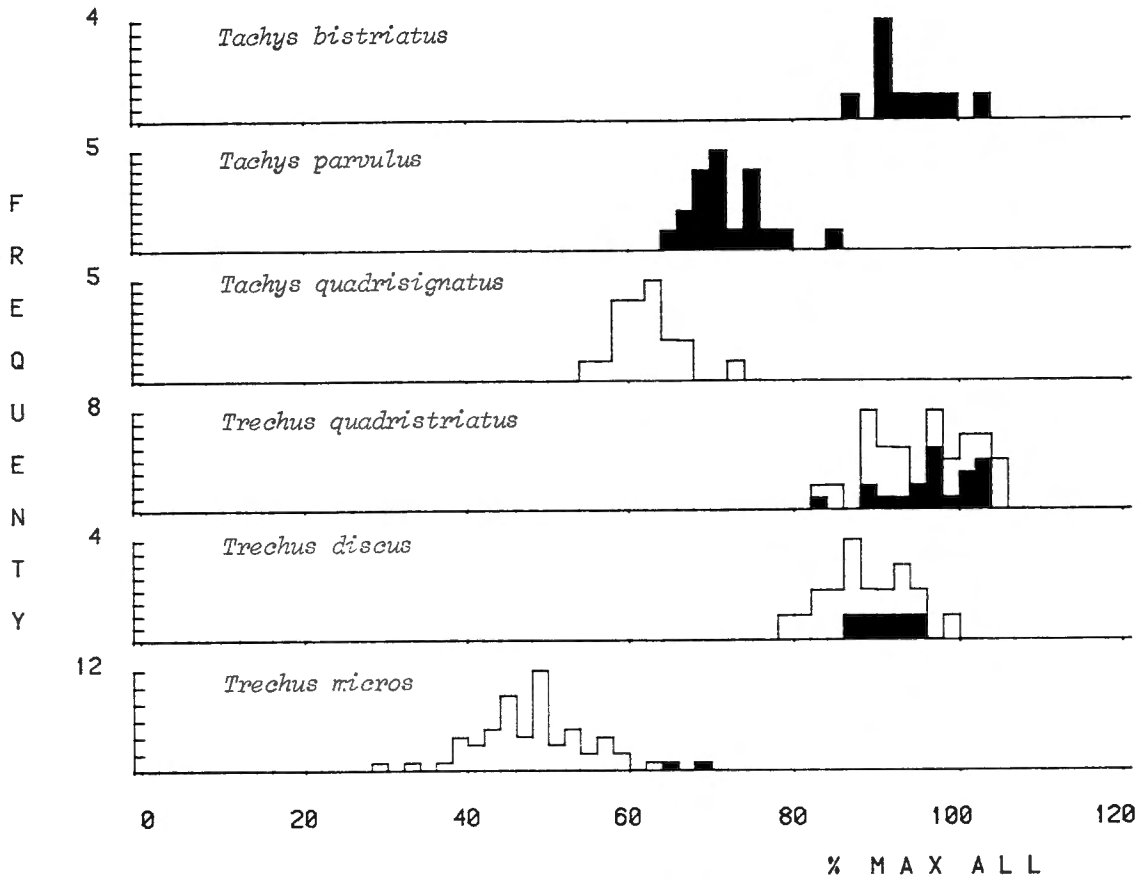


Fig. 39. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van de genera *Tachys* en *Trechus*; exemplaren met functionele vliegspiers worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 39. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genera *Tachys* and *Trechus*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

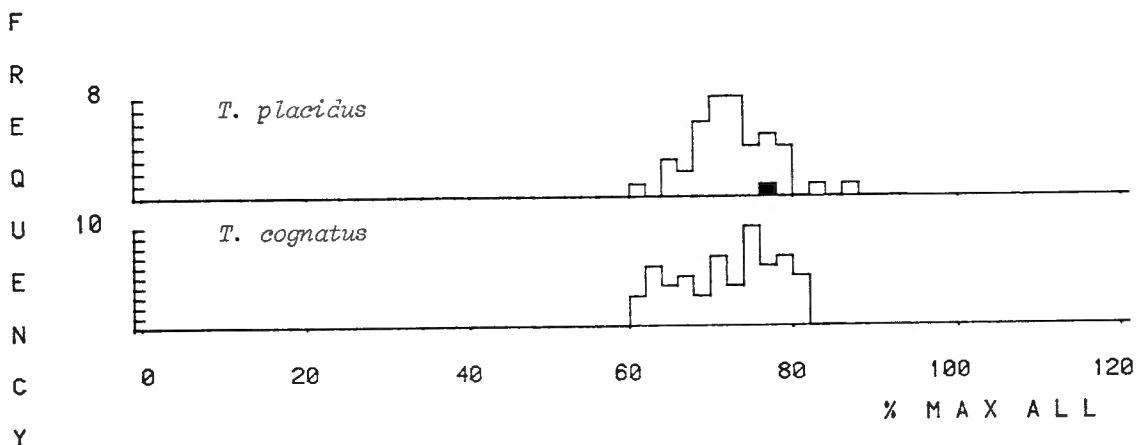


Fig. 40. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij konstant makroptere vertegenwoordigers van het genus *Trichocellus*; exemplaren met functionele vliegspiers worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 40. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in constantly macropterous representatives of the genus *Trichocellus*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

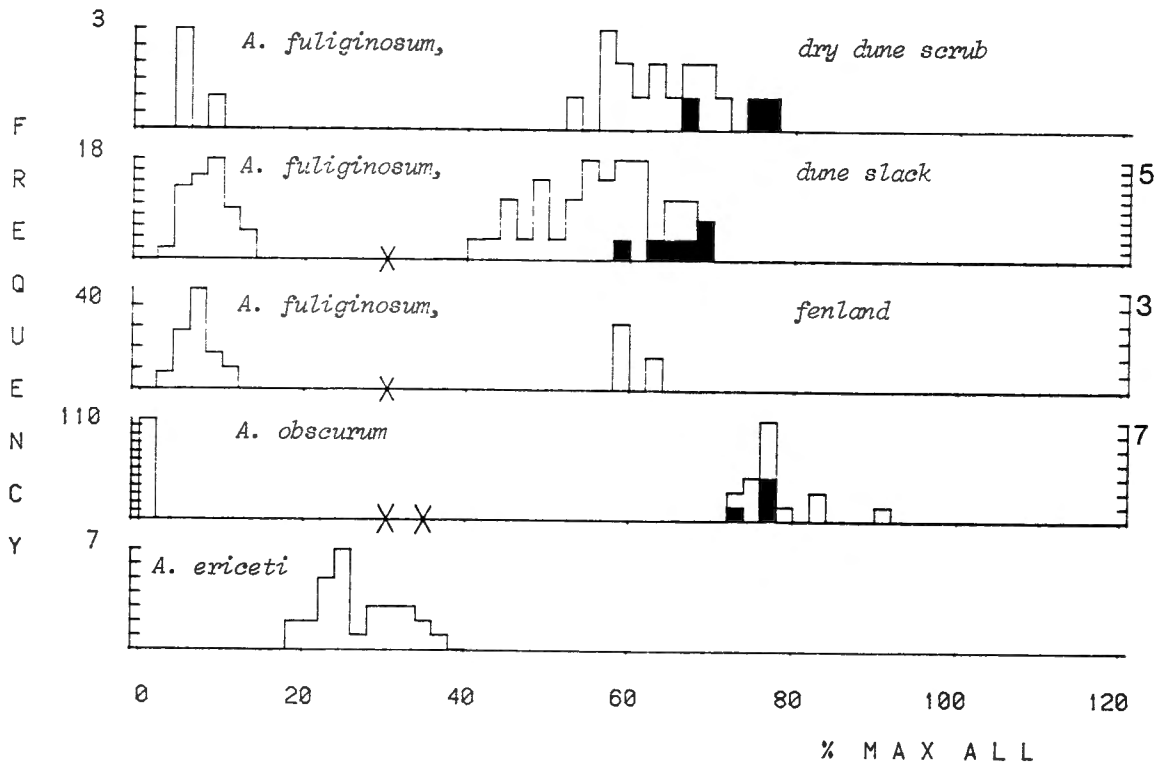


Fig. 41. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij vleugelpolymorfe, -dimorfe en konstant brachyptere vertegenwoordigers van het genus *Agonum*; exemplaren met funktionele vliegspijeren worden aangeduid door zwarte histogrambalken; op deze en volgende figuren worden soms de volgende symbolen op de abscis toegevoegd : X : distributie voor gevleugelde individuen met een andere (rechter) ordinaat; XX : cf. X en gevleugelde kevers daarenboven geselekteerd.

Fig. 41. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in wing polymorphic, dimorphic or constantly brachypterous representatives of the genus *Agonum*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns; in this and the following figures symbols are sometimes added on the abscissa : X : distribution for winged individuals on another (right) ordinate; XX : cf. X, winged beetles moreover selected.



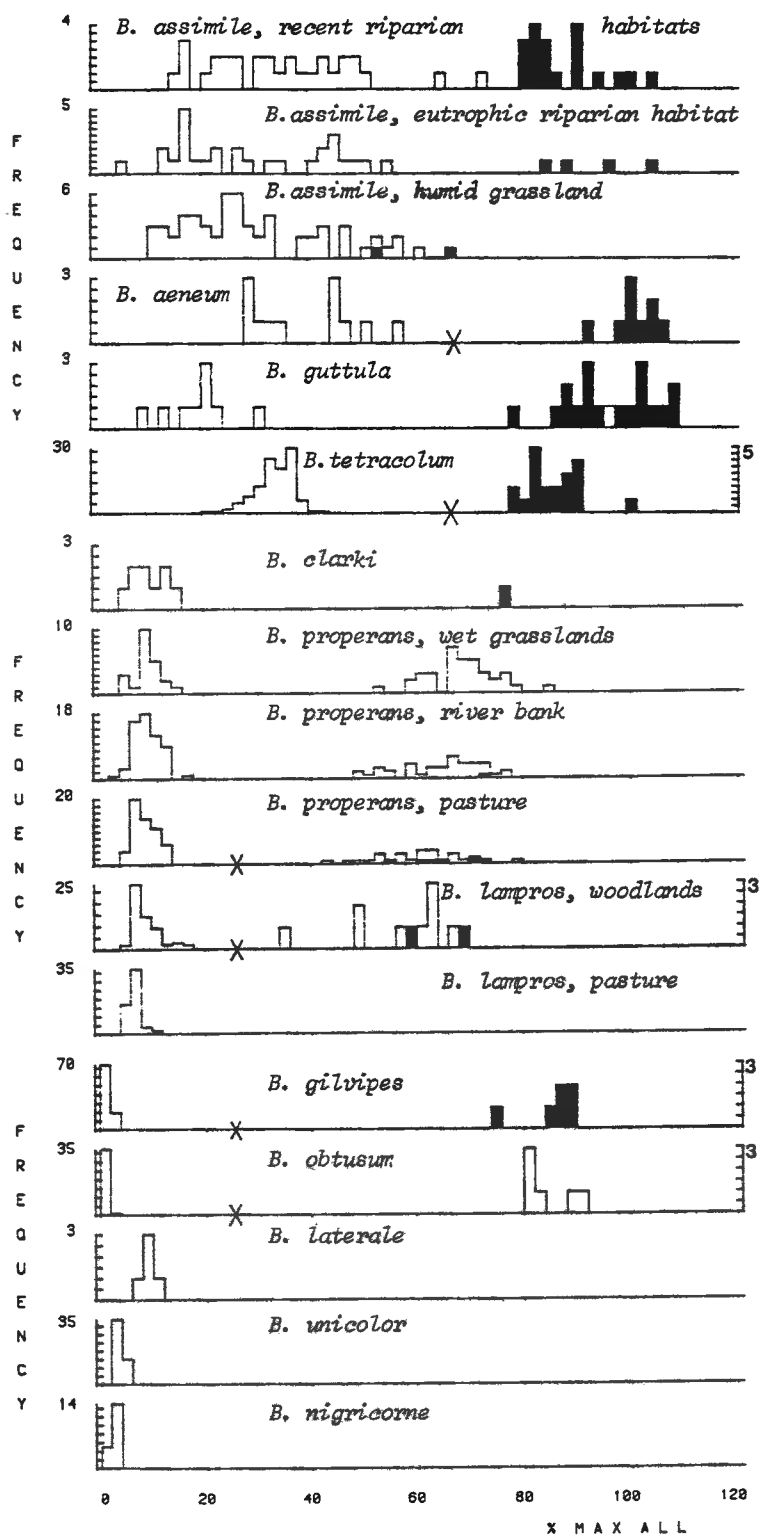


Fig. 42. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij vleugelpolymorfe, -dimorfe en konstant brachyptere vertegenwoordigers van het genus *Bembidion*; exemplaren met functionele vliegsplieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 42. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in wing polymorphic, dimorphic or constantly brachypterous representatives of the genus *Bembidion*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

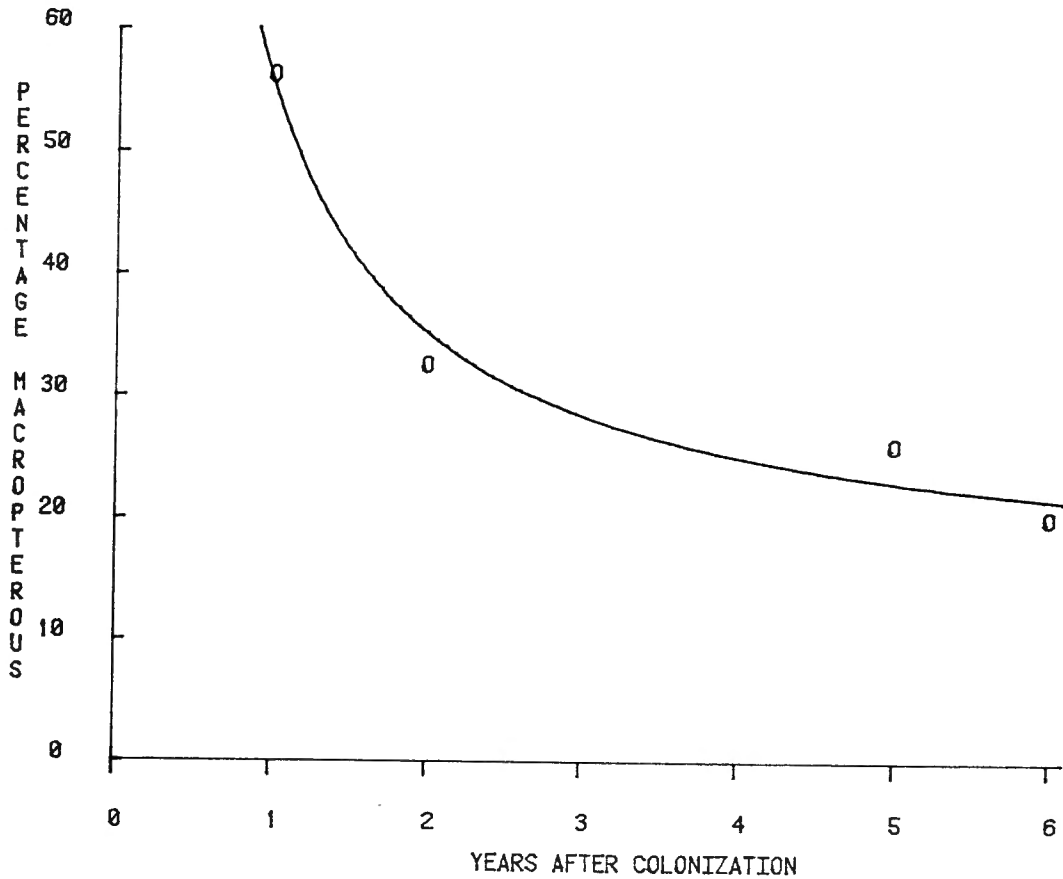


Fig. 43. Percentage makroptere kevers van de vleugeldimorfe soort Bembidion properans op verschillende tijdstippen na kolonisatie van een akker (waar de soort niet of hoogstens in zeer lage densiteiten voorkwam) die omgeschakeld werd naar een grasweide; de percentages zijn berekend op 16, 40, 150 en 337 exemplaren (respektievelijk voor het eerste, tweede, vijfde en zesde jaar na kolonisatie).

Fig. 43. Percentage macropterous beetles in the wing dimorphic species Bembidion properans at different intervals after colonization of a cultivated field (where the species was absent or present at most in very low abundances) which was changed into a pasture; percentages are calculated on 16, 40, 150 and 337 individuals (respectively for the first, second, fifth and sixth year after colonization).

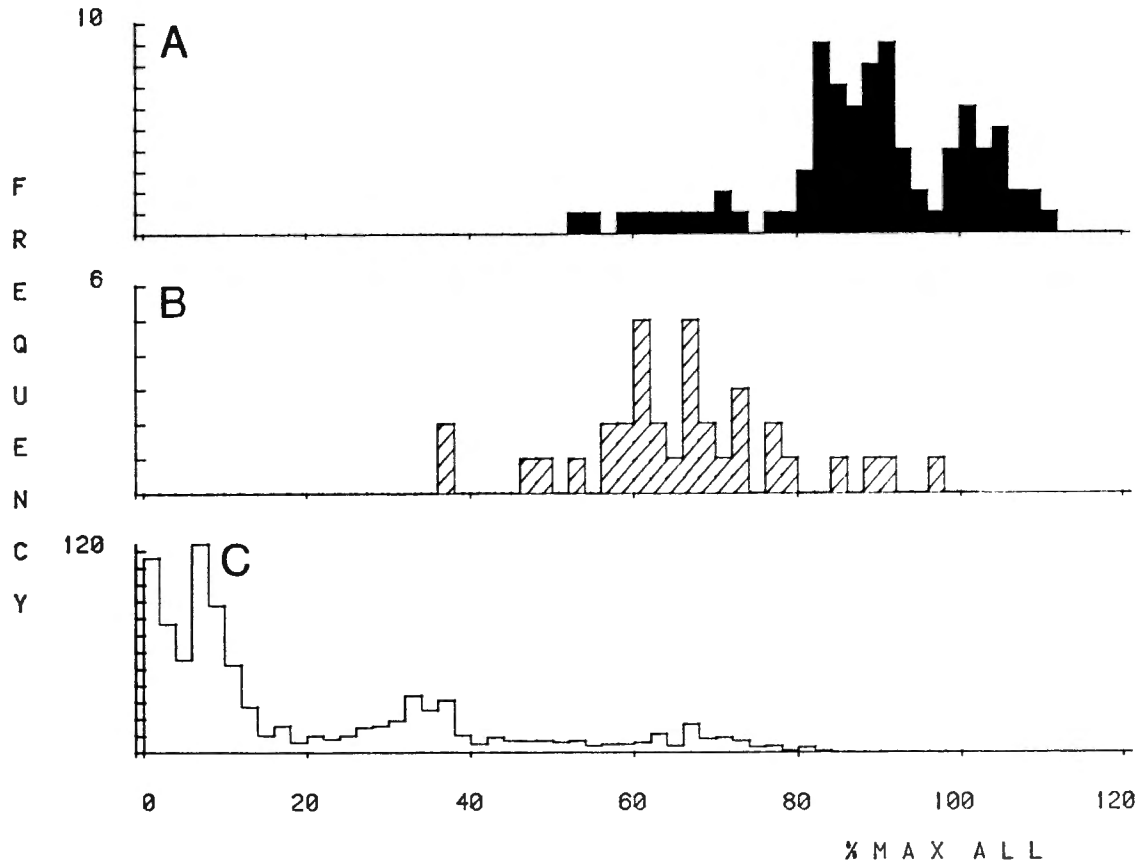


Fig. 44. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) voor alle gemeten exemplaren van *Bembidion*-soorten met vleugelreduktie, ingedeeld in drie klassen van vliegspierontwikkeling : (A) met functionele vliegspiers,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 88.86 (+ 2.70); (B) met vliegspierautolyse,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 65.97 (+ 4.55); (C) zonder vliegspiers,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 19.84 (+ 1.36);  $\chi^2$ -test : (A-B) : 59.61 (d.f. = 5), (A-C) : 792.85 (d.f. = 10), (B-C) : 189.26 (d.f. = 8); alle  $\chi^2$ -waarden hoog-signifikant,  $p < 0.001$ .

Fig. 44. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) for all measured individuals of *Bembidion*-species showing wing reduction, divided into three classes according to flight muscle development : (A) with functional flight muscles, (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 88.86 + 2.70; (B) with flight muscles autolysed,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 65.97 (+ 4.55); (C) without flight muscles,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 19.84 (+ 1.36);  $\chi^2$ -test : (A-B) : 59.61 (d.f. = 5), (A-C) : 792.85 (d.f. = 10), (B-C) : 189.26 (d.f. = 8); all  $\chi^2$ -values highly significant,  $p < 0.001$ .

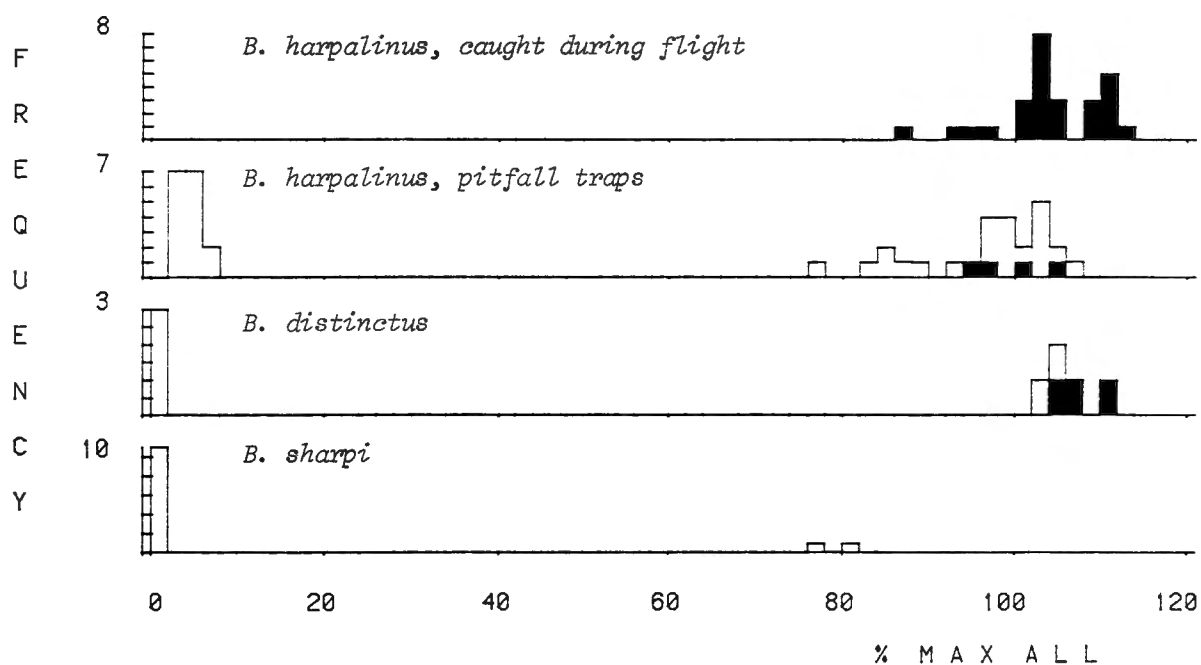


Fig. 45. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij vleugeldimorfe vertegenwoordigers van het genus Bradycellus; eksemplaren met funktionele vliegspieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 45. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in wing dimorphic representatives of the genus Bradycellus; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

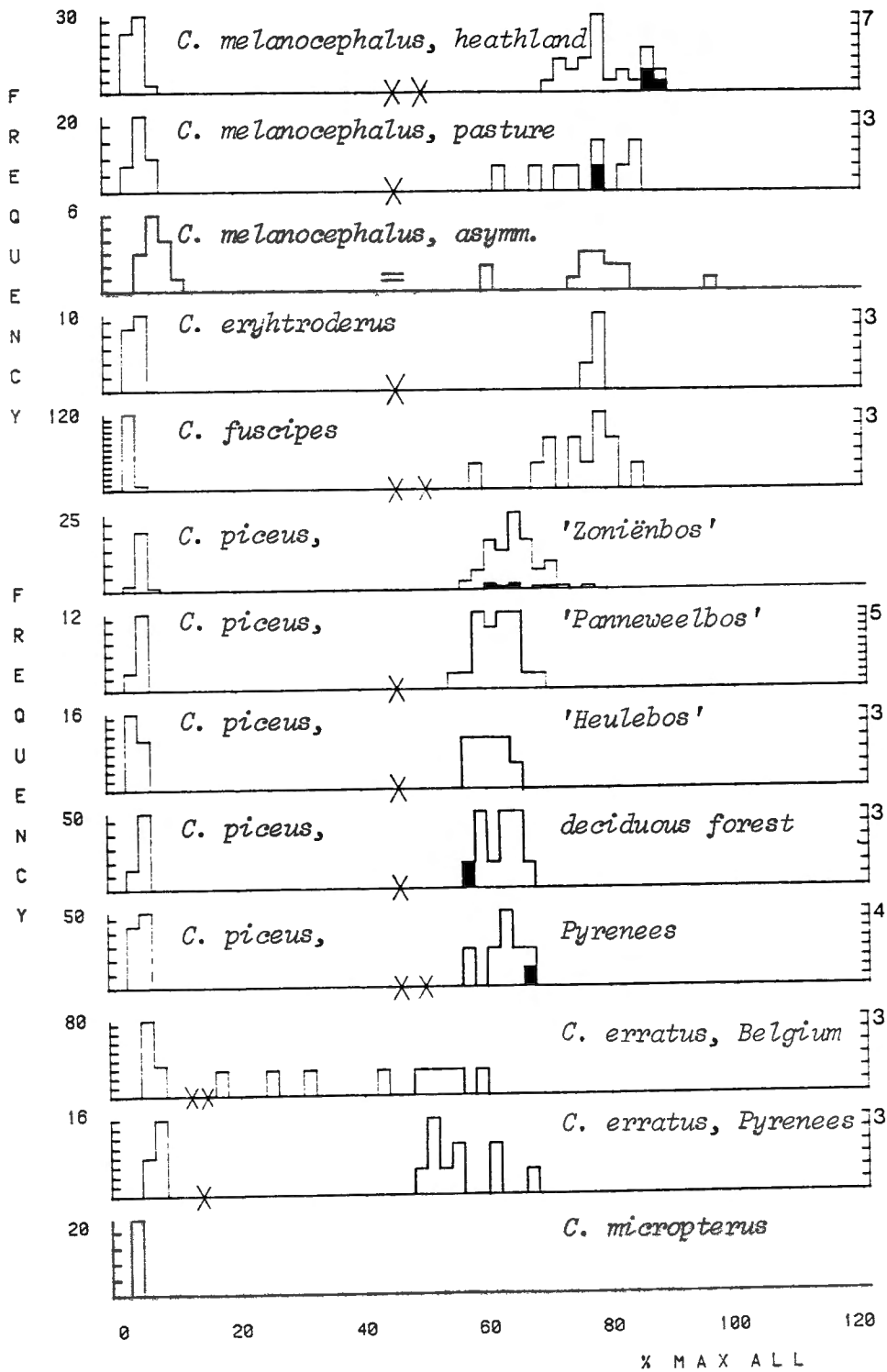


Fig. 46. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij vleugelpolymorfe, -dimorfe en konstant brachyptere vertegenwoordigers van het genus *Calathus*; eksemplaren met functionele vliegspijeren worden aangeduid door zwarte histogrambalken; asymm. = eksemplaren met asymmetrische vleugels.

Fig. 46. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in wing polymorphic, dimorphic or constantly brachypterous representatives of the genus *Calathus*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns; asymm. = individuals with asymmetric wings.

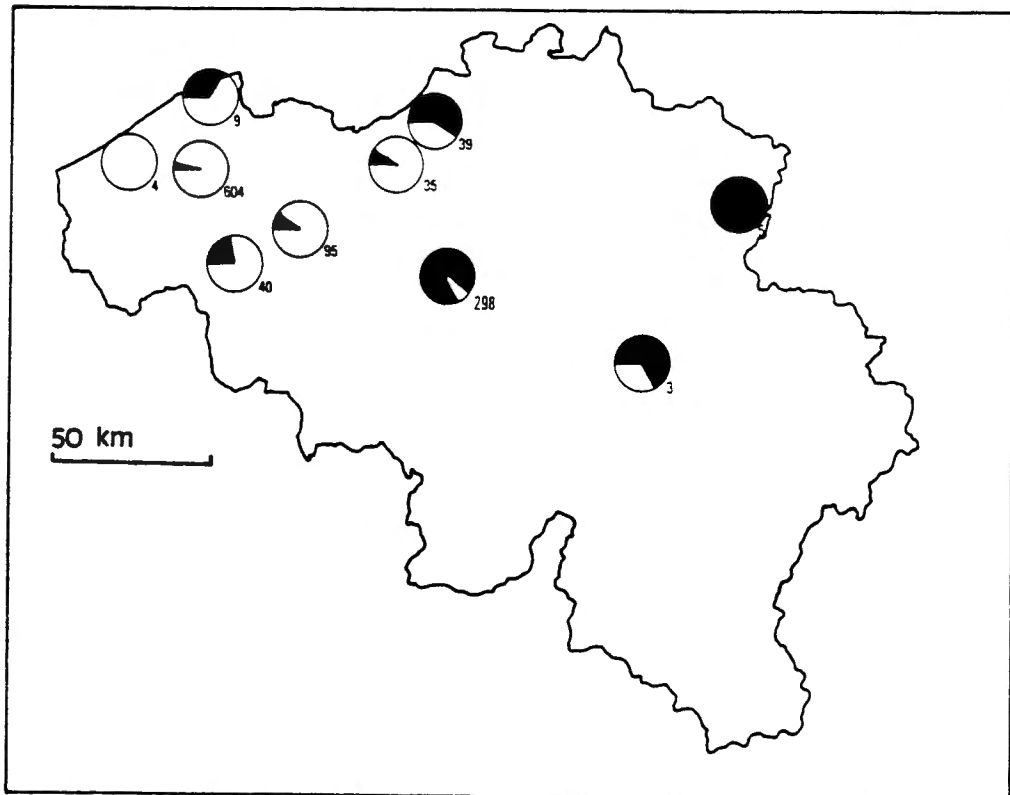


Fig. 47. Vleugeldimorfie in verschillende populaties van *Calathus piceus* in België. Zwarte sectoren : makroptere exemplaren; de staalgrootte wordt bij iedere vindplaats vermeld.

Fig. 47. Wing dimorphism in different populations of *Calathus piceus* in Belgium. Black sectors : macropterous beetles; sample size is added for each population.

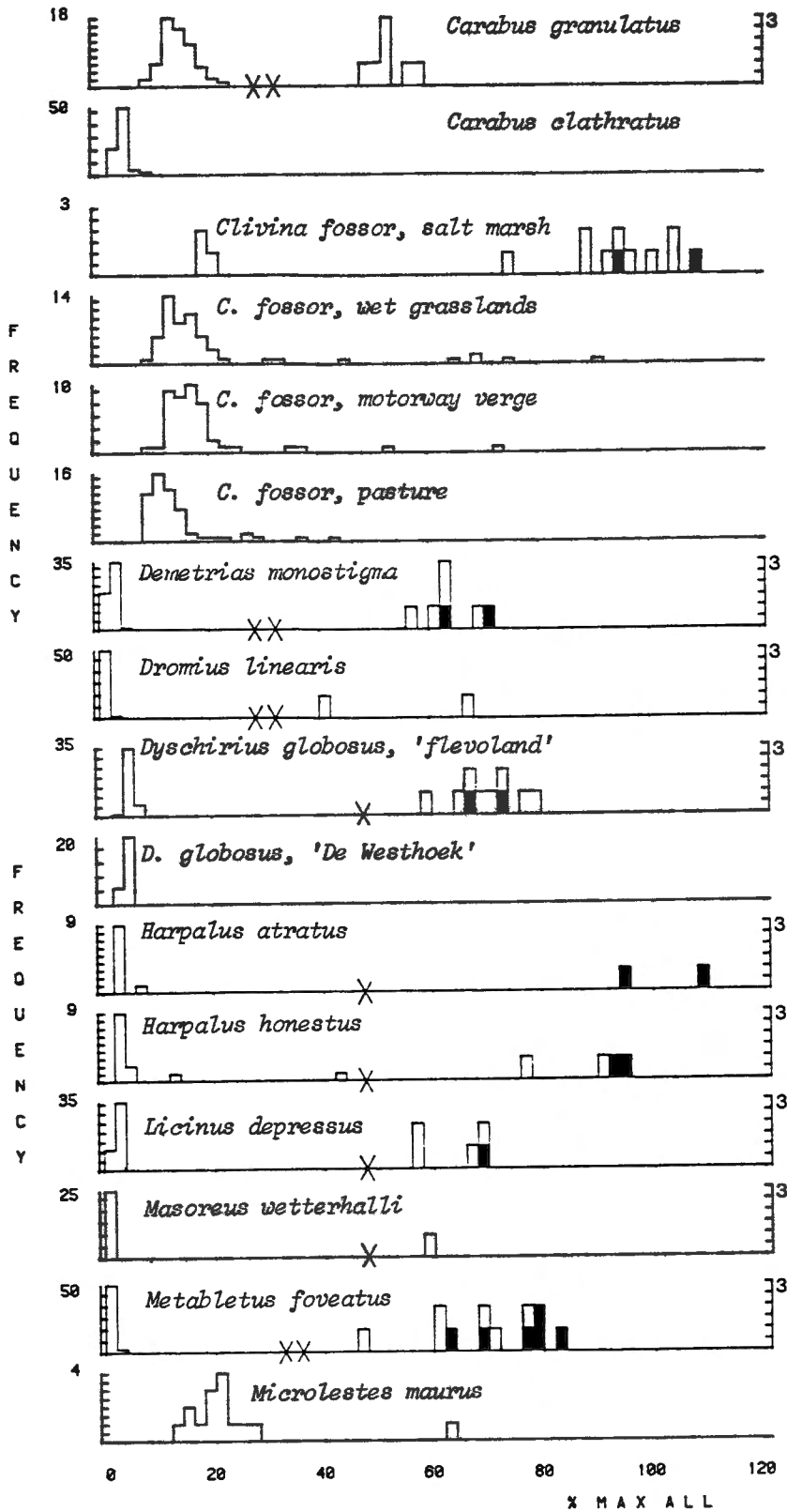


Fig. 48. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij vleugelpolymorfe, -dimorfe en konstant brachyptere vertegenwoordigers van de genera Carabus, Clivina, Demetrias, Dromius, Dyschirius, Harpalus, Licinus, Masoreus, Metabletus, Microlestes; eksemplaren met functionele vliegsplieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 48. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in wing polymorphic, dimorphic or constantly brachypterous representatives of the genera Carabus, Clivina, Demetrias, Dromius, Dyschirius, Harpalus, Licinus, Masoreus, Metabletus, Microlestes; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

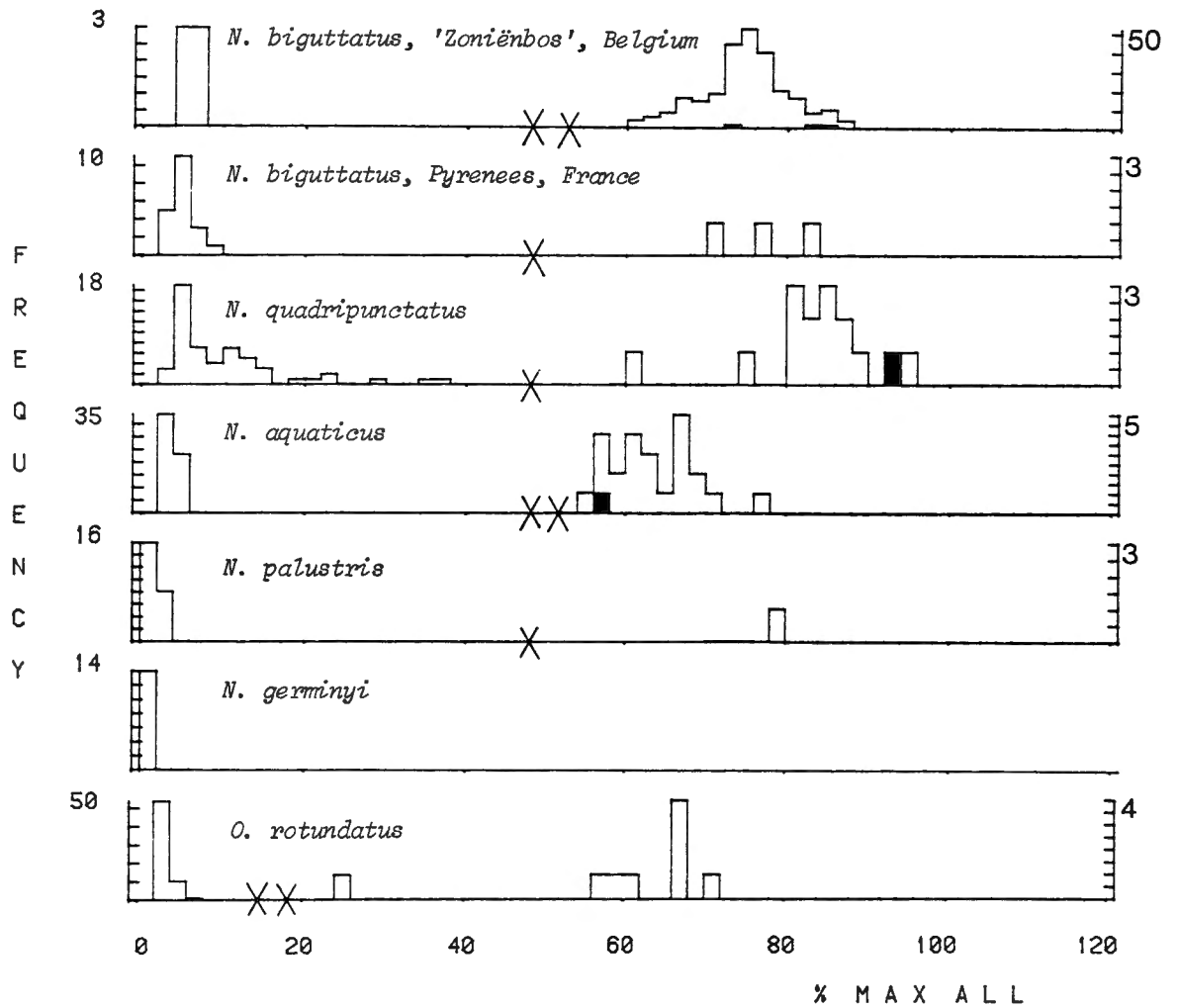


Fig. 49. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij vleugelpolymorfe, -dimorfe en konstant brachyptere vertegenwoordigers van de genera Notiophilus en Olisthopus; exemplaren met functionele vliegsieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 49. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in wing polymorphic, dimorphic or constantly brachypterous representatives of the genera Notiophilus and Olisthopus; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.



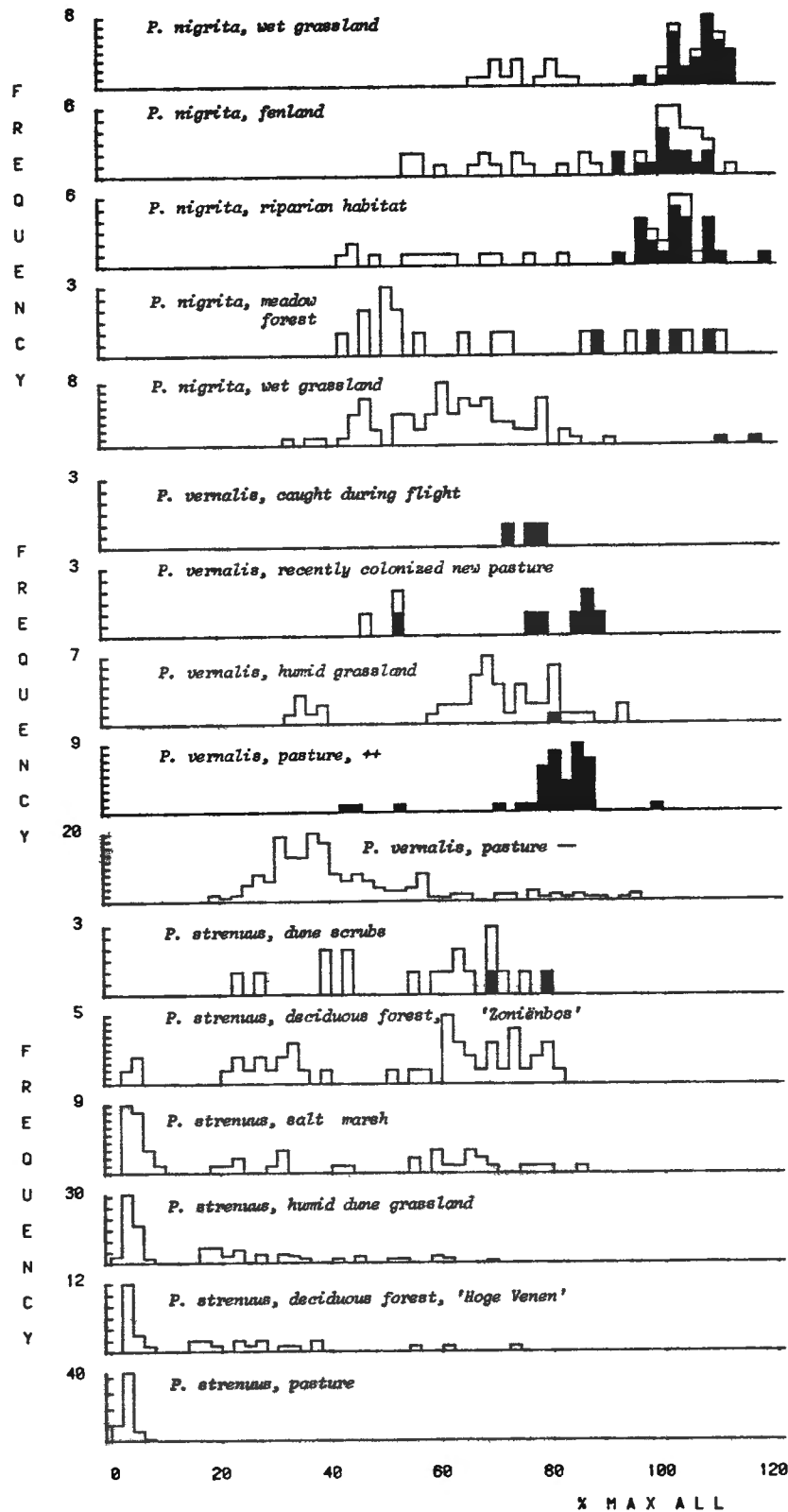


Fig. 50. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij drie vleugelpolymorfe *Pterostichus*-soorten; eksemplaren met functionele vliegsieren worden aangeduid door zwarte histogrambalken; ++ (resp. --) = geselecteerde individuen met (resp. zonder) functionele vliegsieren.

Fig. 50. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in three wing polymorphic *Pterostichus*-species; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns; ++ (resp. --) = selected individuals with (resp. without) functional flight muscles.

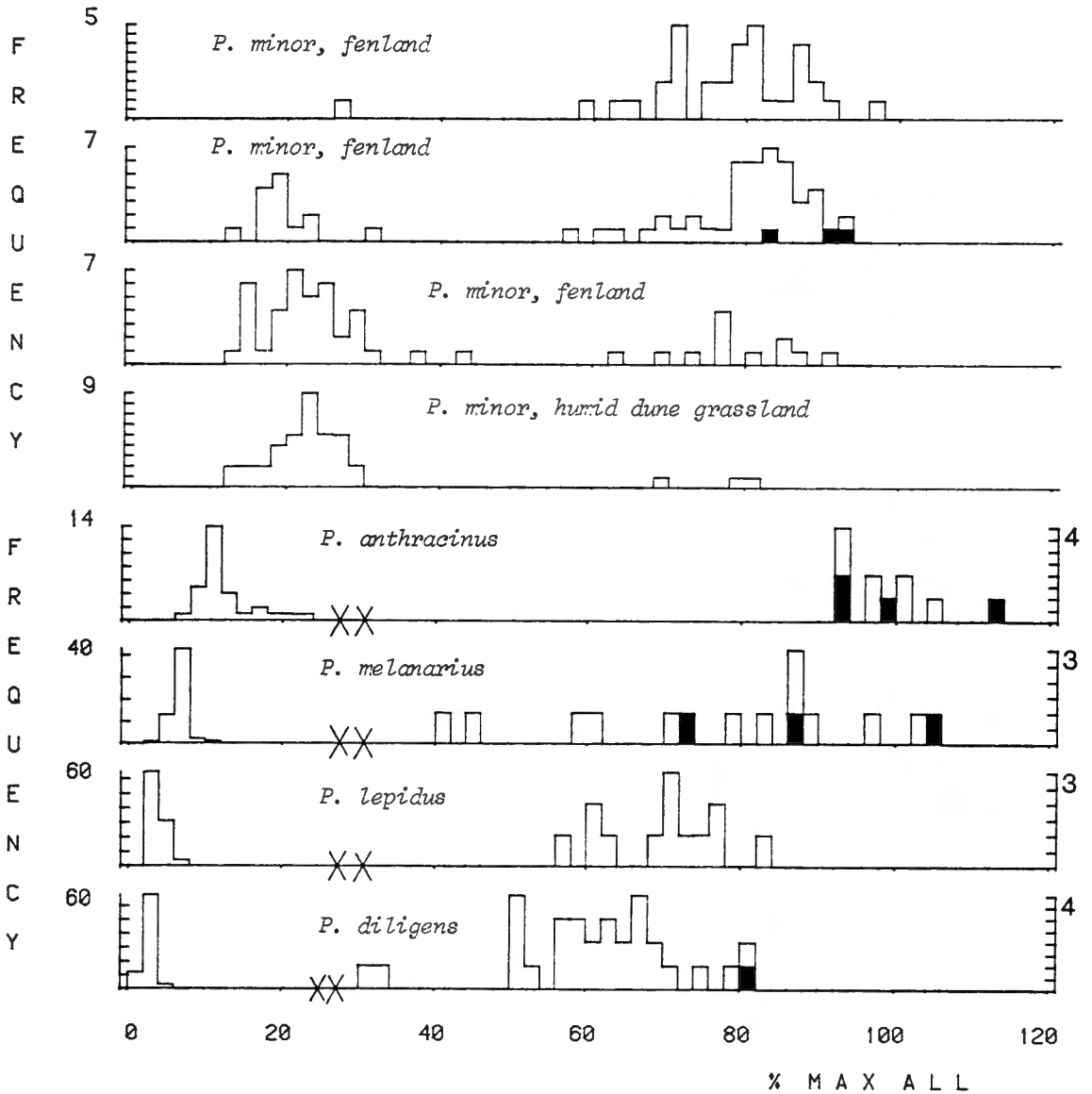


Fig. 51. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij vleugelpolymorfe of -dimorfe vertegenwoordigers van het genus Pterostichus; exemplaren met functionele vliegspiers worden aangeduid door zwarte histogrambalken.

Fig. 51. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in wing polymorphic or dimorphic representatives of the genus Pterostichus; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns.

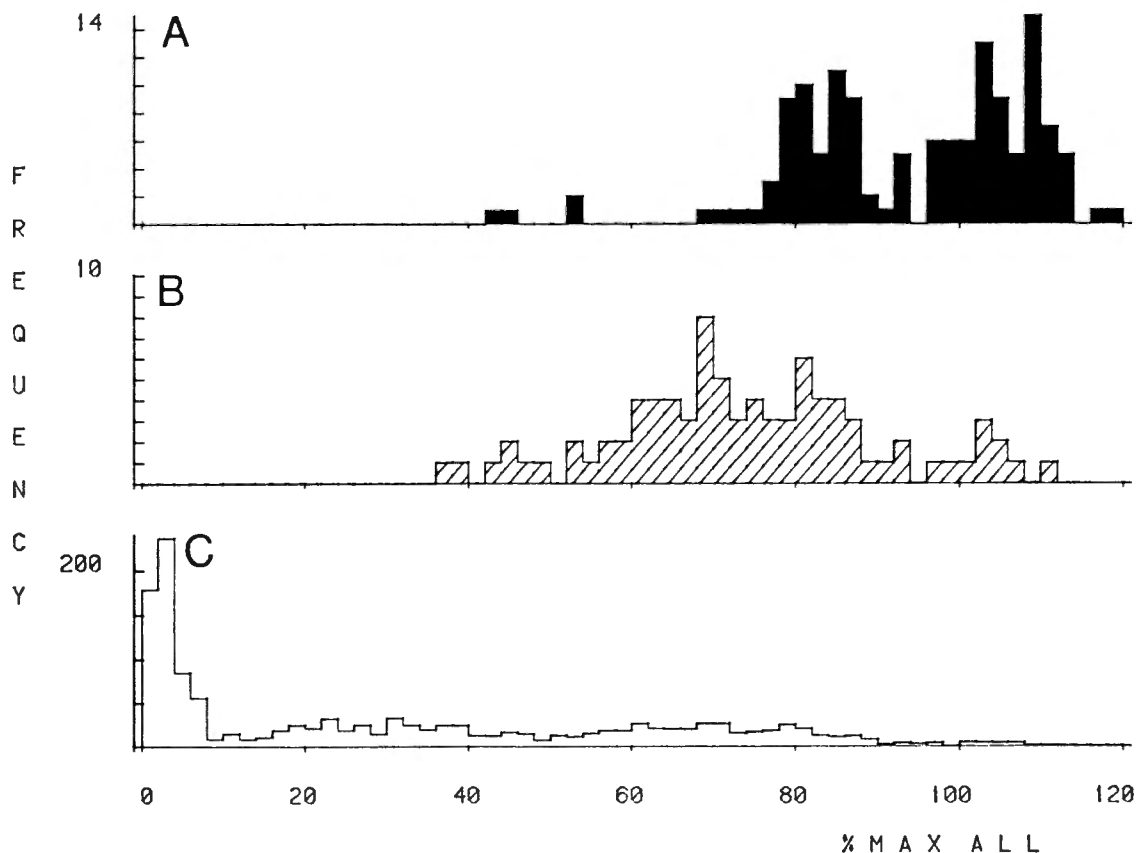


Fig. 52. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) voor alle gemeten exemplaren van *Pterostichus*-soorten met vleugelreduktie, ingedeeld in drie klassen van vliegspierontwikkeling : (A) met functionele vliegspiers,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 94.27 (+ 2.46); (B) met vliegspierautolyse,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 74.04 (+ 3.48); (C) zonder vliegspiers,  $\bar{x}$  (+ 95 % k.i.) % MAX ALL = 30.62 (+ 1.62);  $\chi^2$ -test : (A-B) : 73.94 (d.f. = 6), (A-C) : 701.39 (d.f. = 10), (B-C) : 172.86 (d.f. = 10); alle  $\chi^2$ -waarden hoog-signifikant,  $p < 0.001$ .

Fig. 52. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) for all measured individuals of *Pterostichus*-species showing wing reduction, divided into three classes according to flight muscle development : (A) with functional flight muscles,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 94.27 (+ 2.46); (B) with flight muscles autolysed,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 74.04 (+ 3.48); (C) without flight muscles,  $\bar{x}$  (+ 95 % c.l.) % MAX ALL = 30.62 (+ 1.62);  $\chi^2$ -test : (A-B) : 73.94 (d.f. = 6), (A-C) : 701.39 (d.f. = 10), (B-C) : 172.86 (d.f. = 10); all  $\chi^2$ -values highly significant,  $p < 0.001$ .

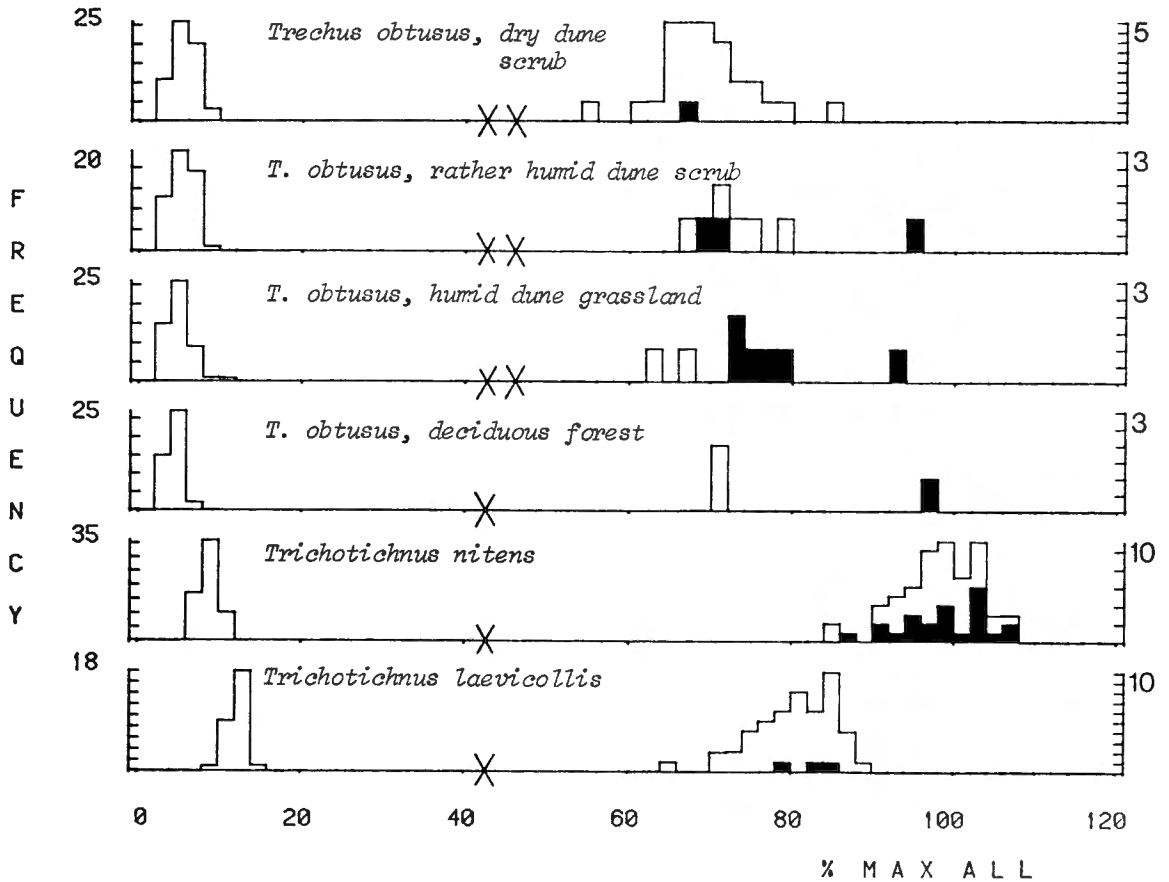


Fig. 53. Frekwentiedistributies van vleugelontwikkeling (% MAX ALL) bij vleugeldimorfe vertegenwoordigers van de genera *Trechus* en *Trichotichnus*; exemplaren met functionele vliegspiers worden aangeduid door zwarte histogrambalken; bij het genus *Trichotichnus* is het vleugeldimorfisme sexgebonden (althans in ons land) : mannetjes zijn steeds gevleugeld, wijfjes steeds ongevleugeld.

Fig. 53. Frequency distributions of wing development (% MAX ALL) in wing dimorphic representatives of the genera *Trechus* and *Trichotichnus*; beetles with functional flight muscles are indicated by black columns; in *Trichotichnus*-species wing dimorphism is sex-linked (at least in our country) : males are always winged, females always brachypterous.

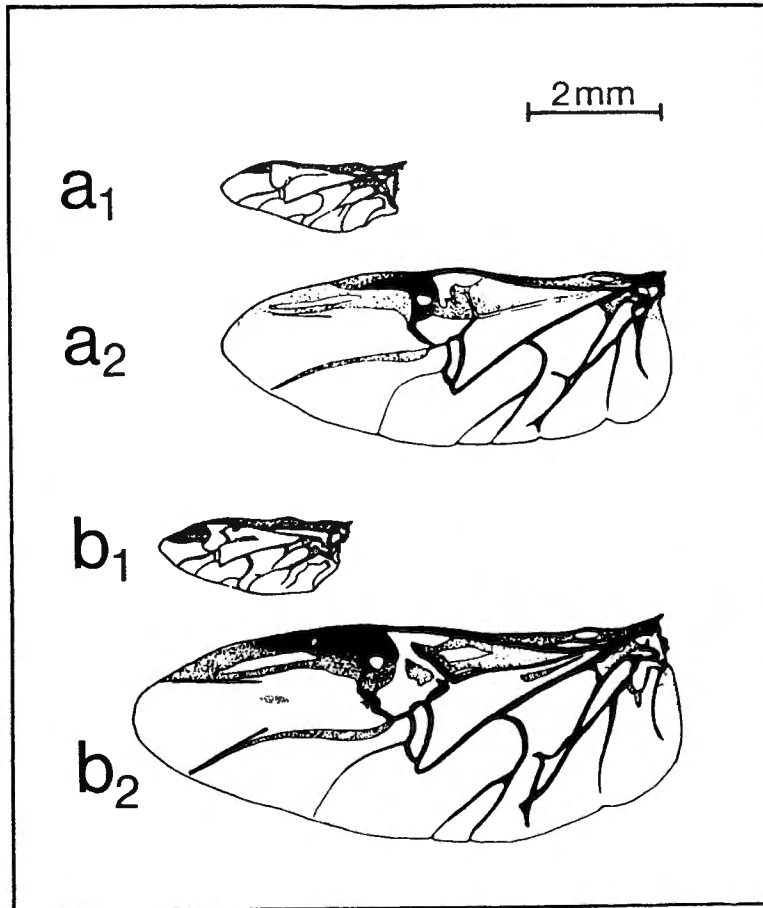


Fig. 54. Illustratie van de vliesvleugels bij (1) wijfjes en (2) mannetjes van soorten met sexgebonden vleugeldimorfie : Trichotichnus laevicollis (a) en Trichotichnus nitens (b).

Fig. 54. Illustration of the hind wings in (1) females and (2) males of species showing sex-linked wing dimorphism : Trichotichnus laevicollis (a) and Trichotichnus nitens (b).

INDEX VAN DE VERMELDE GENERA (ALFABETISCH)

<i>genus</i>	<i>pp.</i>
<i>Abax</i> .....	45
<i>Acupalpus</i> .....	21, 22, 97
<i>Agonum</i> .....	22-24, 45-47, 98, 99, 122
<i>Amara</i> .....	24-26, 45-47, 100, 101
<i>Anisodactylus</i> .....	26, 102
<i>Asaphidion</i> .....	26, 102
<i>Badister</i> .....	27, 28, 103
<i>Bembidion</i> .....	28, 29, 47-50, 104-106, 123-125
<i>Blethisa</i> .....	29-31, 107
<i>Bradycellus</i> .....	29-31, 50-52, 107, 126
<i>Broscus</i> .....	29-31, 107
<i>Calathus</i> .....	29-31, 52, 53, 107, 127, 128
<i>Calosoma</i> .....	31, 32, 108
<i>Carabus</i> .....	53-55, 129
<i>Chlaenius</i> .....	31, 32, 108
<i>Cicindela</i> .....	31, 32, 108
<i>Clivina</i> .....	32, 33, 55, 109, 129
<i>Cychrus</i> .....	55, 56
<i>Demetrias</i> .....	32, 33, 56, 109, 129
<i>Diachromus</i> .....	32, 33, 109
<i>Dicheirotichus</i> .....	33, 110
<i>Dromius</i> .....	33, 34, 56, 111, 129
<i>Dyschirius</i> .....	34, 35, 56, 57, 111, 129
<i>Elaphrus</i> .....	35, 112
<i>Harpalus</i> .....	35-37, 57, 113, 114, 129
<i>Lebia</i> .....	37, 38, 115
<i>Leistus</i> .....	37, 38, 57, 115
<i>Licinus</i> .....	57, 129
<i>Lionychus</i> .....	38-40, 116
<i>Loricera</i> .....	38-40, 116
<i>Masoreus</i> .....	57, 129
<i>Metabletus</i> .....	57, 129
<i>Microlestes</i> .....	58, 129
<i>Molops</i> .....	58
<i>Nebria</i> .....	38-40, 116
<i>Notiophilus</i> .....	38-40, 58, 59, 116, 130
<i>Odacantha</i> .....	38-40, 116
<i>Olisthopus</i> .....	59, 130
<i>Omophron</i> .....	40, 41, 117
<i>Oödes</i> .....	40, 41, 117
<i>Panagaeus</i> .....	40, 41, 117
<i>Patrobus</i> .....	59
<i>Perileptus</i> .....	40, 41, 117
<i>Pogonus</i> .....	40, 41, 59, 117
<i>Pterostichus</i> .....	41, 42, 59-63, 118, 119, 131-133
<i>Stenolophus</i> .....	42, 43, 120
<i>Stomis</i> .....	63
<i>Synuchus</i> .....	42, 43, 120
<i>Tachys</i> .....	43, 44, 121
<i>Trechus</i> .....	43, 44, 63, 64, 121, 134
<i>Trichoellus</i> .....	44, 121
<i>Trichotichnus</i> .....	64, 134, 135