

Faunistiek en fenologiepatronen van Carabidae van een bosbiotoop te Veldegem, West-Vlaanderen (Coleoptera)

door

Marc POLLET

Abstract. Faunistics and phenology patterns of Carabidae in a forest biotope at Veldegem, West-Flanders (Coleoptera). During the period 25-XII-1982 - 30-XII-1983 a mixed deciduous forest (*Quercus-Fagetum*) was sampled at Veldegem (West-Flanders) by means of pitfall-trapping. On the whole, 1390 adult and 286 larval Carabidae were found, belonging to 40 species. Furthermore, supplementary hand catches yielded 7 other species, so the total list contains 47 Carabid species. Although our investigations were carried out in a forest habitat, only 13 species, typical for forests, were found. Ground beetles of this group however were most abundant and represented 83% of the total Carabid fauna. Furthermore, the seasonal activity distribution of the most important forest species is discussed. Three groups could be distinguished : spring breeders, autumn breeders with adult aestivation and autumn breeders without summer dormancy in adults. Finally, most diversity in phenology was noticed in spring breeders. The activity of *Agonum assimile* can be correlated with heavy rainfall.

Résumé. Faunistique et modèle de phénologie des Carabidae du biotope forestier à Veldegem (Flandre occidentale)(Coleoptera). Un biotope forestier de haute futaie (*Quercus-Fagetum*) à Veldegem a pu être échantillonné durant la période du 25-XII-1982 au 30-XII-1983 à l'aide de pièges. Au total, 1390 adultes et 286 larves de Carabidae furent récoltées, appartenant à 40 espèces. Des captures manuelles complémentaires procurèrent encore 7 espèces complémentaires, de sorte à ce que la liste complète comprend 47 espèces. Bien que les observations furent effectuées en biotope forestier, 13 espèces typiquement forestières ont pu être récoltées. Celles-ci semblent bien être les plus communes et représentent 83% des carabes recueillis. Les espèces forestières les plus importantes sont commentées, notamment en ce qui concerne leur activité saisonnière. Grâce à ce procédé, 3 groupes purent être distingués : les espèces se reproduisant au printemps, celles se reproduisant en automne avec estivation des adultes, et celles se reproduisant en automne sans estivation des adultes. Finalement, ce sont les espèces se reproduisant au printemps, qui semblent avoir des modèles de phénologie les plus diversifiés. L'activité de *Agonum assimile* est en relation avec les hautes précipitations météorologiques.

Inleiding

Omstreeks 1800 was centraal West-Vlaanderen of «het Houtland» nog heel sterk bebost. Tegen het einde van de 19de eeuw hadden de bevolkingstoename en de daarmee gepaard gaande uitbreiding van de landbouwgronden ervoor gezorgd dat een groot deel van dit boscomplex was verdwenen. Momenteel beschikken we nog slechts over enkele povere restanten van het eens zo uitgestrekte woud. Ook de heide onderging hetzelfde trieste lot.

In 1982 werd daarom een onderzoek gestart, met als doel de faunistische rijkdom van deze bedreigde biotopen te bepalen; voorheen was immers nog heel weinig bekend over de invertebratenfauna van bos- en heidebiotopen in West-Vlaanderen. In de loop van 1982 en 1983 werden aanvankelijk 2 plaatsen te Veldegem bemonsterd, met name een gemengd, voedselarm loofbos en een zandige spoorwegberm. Hieronder geven we de faunistische gegevens en bespreken we de seizoenale activiteitspatronen van de Carabidae, bekomen in het bosbiotoop. De loopkeverfauna van de spoorwegberm zal in een volgende publikatie worden behandeld (POLLET, in prep.).

I. Studieterrein

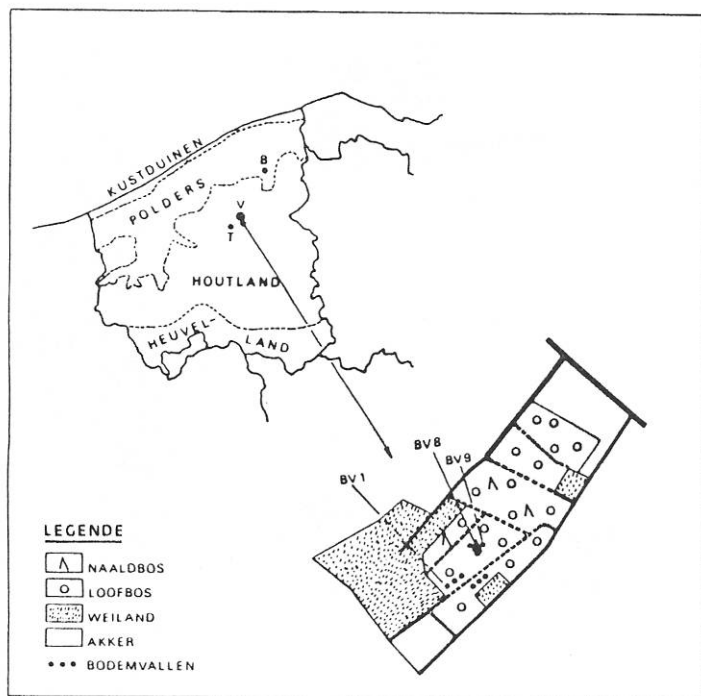


Fig. 1. Situering van het bemonsterde biotoop
(B: Brugge, T: Torhout, V: Veldegem)

Veldegem is in het Houtland in het noordoosten van zandig West-Vlaanderen gelegen en beschikt nog over verschillende kleinere bossen. Figuur 1 situeert het bemonsterd biotoop. Het betreft hier een gemengd Eike-Beukebestand (*Quercus-Fagetum*) met verspreide naaldbomen (vooral Lork (*Larix decidua* MILL.)) en een zeer variabele ondergroei: deze is op bepaalde plaatsen volledig afwezig, terwijl ze elders het bos praktisch ondoordringbaar maakt. Vooral Bosbraam (*Rubus fruticosus* COLL.), Vlier (*Sambucus nigra* L.) en Veelbloemige Salomonszegel (*Polygonatum multiflorum* (L.) ALL.) maken deel uit van de struik- en kruidlaag. Het bos wordt doorkruist met dreven, die door de grote verstoring en bodemverdichting (vooral te wijten aan zware landbouwmachines) een zeer dichte vegetatie vertonen met als voornaamste flora-elementen Grote Brandnetel (*Urtica dioica* L.), Waterpeper (*Polygonum hydropiper* L.), Greppelrus (*Juncus bufonius* L.), Valse salie (*Teucrium scorodonia* L.), Bosdroogbloem (*Gnaphalium sylvaticum* L.) en Knopig helmkruid (*Scrophularia nodosa* L.).

II. Materiaal en methode

De bemonstering gebeurde vooral door middel van bodemvallen; daarnaast leverden sporadische handvangsten in de loop van het onderzoek soms nieuwe soorten op. 9 bodemvallen met een binnendiameter van 9,5 cm en een

diepte van 10 cm werden voor 1/3 gevuld met een 4%-formoloplossing, waarbij een weinig detergent werd gevoegd, om de oppervlaktespanning te verlagen. Gedurende een periode van 25-XII-1982 tot 30-XII-1983 werden de bodemvallen om de 2 weken leeggemaakt. De vangstopbrengsten werden na het ledigen gecontroleerd op de aanwezigheid van Carabidae, Araneae en Opiliones. De Carabidae werden vervolgens gedetermineerd a.h.v. LINDRÖTH (1974) en FREUDE *et al.* (1976). Verder werden ze ook gesexed en er werd nagegaan of ze reeds een harde cuticula vertoonden en/of uitgekleurd waren, dit om teneralen (pas uitgeslopen kevers) te kunnen onderscheiden. Tenslotte werden de larvale stadia van de Carabidae tot op soortniveau gedetermineerd.

III. Resultaten en bespreking

A. Algemeen

Tabel 1 geeft een overzicht van de verzamelde Carabidae, waarbij absolute en procentuele aantallen van de adulten, het aantal larven, typebiotoop en het reproductietype van de beschouwde soort worden aangeduid. Volgende soorten werden enkel met handvangsten verzameld: *Bradycellus harpalinus*, *Calathus fuscipes*, *Dromius agilis*, *D. quadrinotatus*, *Pterostichus madidus*, *P. melanarius* en *Trechus quadristriatus*.

Door middel van bodemvallen werden 1390 adulte en 286 larvale Carabidae verzameld, behorende tot 40 soorten. Samen met de gegevens, bekomen door handvangsten, komt het totaal aantal op 47 soorten. Alhoewel het hier een bosbiotoop betreft, blijken de typische bossoorten op soortniveau duidelijk de minderheid te vormen ($32\% = 13/40$). Op individu-niveau echter bestaat de onderzochte Carabidae-fauna voor meer dan $83\% (= 1166/1390)$ uit bossoorten. Aldus blijken de typische bossoorten, op enkele zeldzame soorten na, het meest abundant voor te komen (cfr. tabel 1). Het vrij talrijk voorkomen van de weinige keversoorten, die niet karakteristiek zijn voor bossen, kan op de volgende manier worden verklaard:

1. *Bembidion lampros* en *B. tetracolum* zijn de meest eurytope soorten van dit genus; ze komen het meest talrijk voor op akkers en in mindere mate in graslanden. Deze soorten zijn ongetwijfeld afkomstig van de aangrenzende weiden en akkers. Omdat *B. lampros* en *B. tetracolum* uitsluitend in het late najaar werden gevangen, terwijl ze daarentegen hun activiteitspiek op akkers gedurende het vroege voorjaar bereiken, kunnen we concluderen dat beide soorten voor een deel in de boszoom gaan overwinteren. Ze werden immers overwegend in bodemvallen 1 en 2 (cfr. fig. 1) aangetroffen (*B. lampros*: 24/25 ex. en *B. tetracolum*: 25/29 ex. in bodemval 1 en 2).

2. *Asaphideon flavipes* wordt door LINDRÖTH (1945, 1974) opgegeven als typisch voor open land en blijkt vooral op vochtige kleigrond, nabij waterlopen, voor te komen. Daarentegen werd deze soort in ons onderzoek uitsluitend gevangen in de boszoom (bodemval 1), alsook nabij een open plek in het bos (bodemvallen 8 en 9). Mede door waarnemingen in het veld kunnen we

	1	2	3	4	5
<i>Abax parallelepipedus</i> (PILLER & MITTERPACHER, 1783)	75/36	7,99 %	/1/	B	H
<i>Agonum assimile</i> (PAYKULL, 1798)	82/127	15,04 %	1/4/4	B	F
<i>Agonum moestum</i> (DUFTSCHMID, 1812)	1/			V	F
<i>Agonum muelleri</i> (HERBST, 1785)	1/1			A	F
<i>Agonum obscurum</i> (HERBST, 1784)	1/4			Br	F
<i>Amara familiaris</i> (DUFTSCHMID, 1812)	/1			D	F
<i>Amara lunicollis</i> SCHIODTE, 1837	/1			D	F
<i>Amara plebeja</i> (GYLLENHAL, 1810)	1/3			D	F
<i>Amara similata</i> (GYLLENHAL, 1810)	2/			D	F
<i>Anisodactylus binotatus</i> (FABRICIUS, 1787)	2/1			D	F
<i>Asaphideon flavipes</i> (LINNAEUS, 1761)	12/8	1,44 %		(A)	F
<i>Badister bipustulatus</i> (FABRICIUS, 1792)	1/			D	F
<i>Badister lacertosus</i> STURM, 1815	2/1			D	F
<i>Badister sodalis</i> (DUFTSCHMID, 1812)	2/			V	F
<i>Bembidion harpaloides</i> SERVILLE, 1821	1/			Bm	F
<i>Bembidion lampros</i> (HERBST, 1784)	12/13	1,80 %		E(A)	F
<i>Bembidion tetracolum</i> SAY, 1823	12/17	2,09 %		E(A)	F
<i>Bembidion unicolor</i> CHAUDOIR, 1850	/1			B	F
<i>Bradycellus sharpi</i> JOY, 1912	1/			B	H
<i>Calathus piceus</i> (MARSHAM, 1802)	127/258	24,39 %	36/21/8	B	H
<i>Carabus purpurascens</i> (FABRICIUS, 1787)	85/54	10,00 %	/1/7	B	H
<i>Cychrus caraboides</i> (LINNAEUS, 1758)	5/		/2/3	B	H
<i>Dromius quadrimaculatus</i> (LINNAEUS, 1758)	/1			Bm	F
<i>Leistus ferrugineus</i> (LINNAEUS, 1758)	2/1		/3	D	H(a)
<i>Leistus fulvibarbis</i> DEJEAN, 1826	13/12	1,80 %	13/6/9	B	H(a)
<i>Leistus rufescens</i> (FABRICIUS, 1775)	2/		/2/4	V	H(a)
<i>Leistus rufomarginatus</i> DUFTSCHMID, 1812	19/12	2,23 %	29/20/28	B	H(a)
<i>Loricera pilicornis</i> (FABRICIUS, 1775)	3/8			E	F
<i>Nebria brevicollis</i> (FABRICIUS, 1792)	20/38	4,17 %	5/3/25	E	H(a)
<i>Nebria salina</i> (FAIRMAIRE, 1854)	/3			D	H(a)
<i>Notiophilus biguttatus</i> (FABRICIUS, 1779)	91/92	13,17 %	5/5/30	B	F
<i>Notiophilus palustris</i> (DUFTSCHMID, 1812)	1/			V	F
<i>Notiophilus rufipes</i> CURTIS, 1829	36/15	3,67 %	/1/6	B	F
<i>Pterostichus cupreus</i> (LINNAEUS, 1758)	/1			V	F
<i>Pterostichus nigrita</i> (PAYKULL, 1790)	/1			O	F
<i>Pterostichus strenuus</i> (PANZER, 1797)	11/14	1,80 %	/2/2	E(D)	F
<i>Pterostichus vernalis</i> (PANZER, 1796)	11/9	1,44 %		E(V)	F
<i>Stenolophus teutonius</i> (SCHRANK, 1781)	1/			E(V)	F
<i>Stomis pumicatus</i> (PANZER, 1796)	14/6	1,44 %		B	F
<i>Synuchus nivalis</i> (PANZER, 1797)	1/1			D	F

Tabel 1. Overzicht van de verzamelde Carabidae in een gemengd, voedselarm bos te Veldegem (West-Vlaanderen) in de periode 25-XII-1982 - 30-XII-1983.

Verklaring van de gebruikte symboliek :

kolom 1 : absolute aantallen van de adulte mannetjes/wijfjes.

kolom 2 : procentuele verhouding van het aantal kevers van een bepaalde soort/totaal aantal kevers (enkel percentages groter dan 1% worden aangeduid).

kolom 3 : absolute aantallen van de larven, opgesplitst in de 3 instars : I/II/III.

kolom 4 : typebiotoop van de beschouwde soorten volgens LINDROTH (1945, 1974) : A: akker, B: bos, Bm: arboricool (boombewonend), Br: broekbos, D: droge graslanden, E: eurytoop (overal voorkomend), E(X): eurytoop, maar met zwaartepunt van voorkomen in biotoop X, O: oevers en V: vochtige graslanden.

kolom 5 : reproductietype :

F(rühling): voorjaarsreproducerende soort met zomerlarven.

H(erbst): herfstreproducerende soort met winterlarven; adulten zonder zomerrust (aestivatie)

H(a): herfstreproducerende soort met winterlarven; adulten met aestivatie(a).

besluiten dat deze soort eerder een specifieke voorkeur vertoont voor lichtrijke, droge bosgedeelten.

3. *Nebria brevicollis* en *Pterostichus strenuus* worden als eurytoop bestempeld, alhoewel ze oorspronkelijk vooral werden aangetroffen in bosbiotopen, waar ze nog steeds vrij talrijk kunnen voorkomen. Na de uitbreiding van de landbouwgronden hebben deze twee soorten hoogst waarschijnlijk in deze nieuw gecreëerde biotopen meer optimale levensomstandigheden gevonden. Bijgevolg bereikten *N. brevicollis* en *P. strenuus* momenteel op akkers en in graslanden het zwaartepunt van hun voorkomen. Daarom worden ze ook wel «cultuurvolgers» genoemd (LINDROTH, 1945).

4. Tenslotte is *Pterostichus vernalis* het meest abundant in vochtige weiden (LARSSON, 1939; LINDROTH, 1945, 1974); omdat de meeste kevers pas vanaf oktober werden gevangen, betreft het hier waarschijnlijk eveneens een soort, waarvan een deel van de populatie in het bos gaat overwinteren en afkomstig is van de nabijgelegen weilanden (cfr. *B. lampros* en *B. tetracolum*).

B. Fenologie van Carabidae

Fenologie werd door WILLIAMS (1949) als volgt omschreven: «Phenology is the study of the sequence of natural events throughout the year, and the changes in date from year to year and from place to place». In de meeste gevallen wordt met fenologie vooral de seizoenale activiteit van een bepaalde groep organismen bedoeld. In dit opzicht is de bodemvaltechniek heel geschikt om de fenologie van bodemactieve arthropoden na te gaan, op voorwaarde dat deze vangpotten op regelmatige tijdstippen worden leeggemaakt.

Hierbij dient wel opgemerkt dat de vangstopbrengsten het resultaat zijn van enerzijds de densiteit waarin bepaalde soorten voorkomen, en anderzijds de voorgenoemde activiteit van de bestudeerde soorten. Deze activiteit wordt op haar beurt bepaald door allerlei factoren zoals voortplanting, voedselopname en vluchtreactie bij ongunstige milieu-omstandigheden.

LARSSON (1939) onderscheidde 2 reproductietypes bij Carabidae: F(rüh-jahr)-soorten met een voortplanting in het voorjaar en H(erbst)-soorten, die een reproductie hebben in het najaar. Bij de F-soorten maakte voorgenoemde auteur nog een opsplitsing op basis van de aan- of afwezigheid van en klein, dan wel groot, actief herfstbestand. Omdat het optreden en de omvang van een actief herfstbestand sterk kan variëren tussen biotopen en volgens de geografische streek, alsook het feit dat veel zogenaamde F-soorten pas in de zomer reproduceren, bleek deze opsplitsing niet vol te houden.

Vervolgens stelde THIELE (1977) de volgende indeling voor, op basis van reproductieperiode, overwinteringsstadia en de aanwezigheid van een aestivatie (zomerrust):

Groep 1 : voorjaarsreproducerende soorten met zomerlarven; overwinteren als adulten (F).

Groep 2 : zomer- en herfstreproducerende soorten met winterlarven; geen adulte aestivatieperiode (H).

Groep 3 : zomer- en herfstreproducerende soorten met winterlarven; de adulten verschijnen in de lente en ondergaan een aestivatieperiode, vooral eer ze zich in de herfst voortplanten (H(a)).

Groep 4 : soorten met een flexibele reproductieperiode; bij deze soorten kan reproductie in de lente als in de herfst plaatsgrijpen in eenzelfde populatie. Dit is slechts mogelijk omdat de larven zowel in zomer- als winteromstandigheden kunnen overleven, dit in tegenstelling tot de larven van de vorige groepen. Tenslotte wordt de reproductieperiode in belangrijke mate bepaald door klimaat- en weersomstandigheden.

Groep 5 : soorten die meer dan één jaar nodig hebben om hun ontwikkeling te voltooien.

Het aandeel van de F-, H- en H(a)-soorten in de aanwezige loopkeverpopulatie wordt sterk bepaald door de stabiliteit van het beschouwde biotoop. Omdat de larven veel striktere eisen stellen aan hun leefmilieu dan de adulte kevers, zal het ook van dit stadium afhangen of een soort al dan niet permanent kan voorkomen en zich voortplanten in een bepaald biotoop. Zo onderzocht LEHMANN (1965) de loopkeverfauna van de oever aan de Rijn, waarbij hij vaststelde dat alleen F-soorten voorkwamen. Dit stelde hij in verband met het feit dat H-soorten hun volledige levenscyclus niet kunnen voltooien door het voorkomen van winterinundaties. De F-soorten daarentegen zoeken reeds in het najaar de hogergelegen winterkwartieren op, zodat zij veel minder last ondervinden van de overstromingen.

LARSSON (1939) postuleert dat in open land relatief meer F-soorten voorkomen, terwijl in bossen de H-soorten domineren. Tabel 2 geeft in dit verband de percentages van F-soorten (op soortniveau!) in bosbiotopen, bekomen door verschillende onderzoekers.

	F-soorten
dicht bos (LARSSON, 1939)	45,5 %
licht bos (idem)	44,0 %
broekbos (idem)	73,7 %
GREENSLADE (1965)	33,0 %
THIELE (1969)	50,0 %
eigen onderzoek	67,5 %

Tabel 2. Overzicht van de percentages van F-soorten (op soortniveau) in bosbiotopen, bekomen door verschillende onderzoekers.

Wegens het optreden van sterke verschillen, zal het aandeel van F-soorten hoogstwaarschijnlijk sterk afhankelijk zijn van factoren als klimaat, geografische ligging, de grootte en vooral de stabiliteit van het biotoop. TIETZE (1974) stelde immers vast dat in graslanden het aantal F-soorten toenam naar-

mate het meer droge graslanden en daardoor stabielere milieus betrof. THIELE (1962) en THIELE & KOLBE (1962) kwamen tot dezelfde conclusie voor bossen.

Zoals reeds eerder vermeld, geeft het percentage van deze F-soorten op soortniveau geen goed beeld van de werkelijke aantallen van de F-soorten, die in het onderzochte bosbiotoop werden gevonden : op individu-niveau maakt deze groep in ons onderzoek minder dan de helft (45,11%) van de totale loopkeverfauna uit.

C. Fenologie van de Carabidae in het onderzochte bosbiotoop

In de hierop volgende bespreking werden vrijwel enkel de typische bossoorten behandeld, omdat deze soorten bijna uitsluitend in dit biotoop voorkomen en aldus een seizoenaal activiteitspatroon vertonen, dat kenmerkend en aangepast is aan het bosbiotoop. Daarnaast zijn de fenologiepatronen bij deze Carabidae meer betrouwbaar omdat ze in relatief grote aantallen werden gevangen.

Bij soorten, waarvan larvale stadia worden verzameld, kan vrij gemakkelijk het reproductietype worden afgeleid. Bij de meeste soorten vertonen de larven echter een ondergrondse levenswijze, waardoor ze met behulp van bodemvallen zelden worden gevangen. Daarentegen zijn de larven van soorten van de genera *Leistus*, *Nebria*, *Loricera* en *Notiophilus* overwegend epigaeïsch actief, wat waarschijnlijk in nauw verband staat met de prooikeuze : ze voeden zich nl. bijna uitsluitend met Collembola, waarvoor een snelle voortbeweging en een grote beweeglijkheid vereist lijken.

Wanneer een grote populatie van een bepaalde soort op een bepaalde plaats voorkomt, is de kans natuurlijk groter dat, ondanks de overwegend ondergrondse levenswijze, toch larven worden waargenomen. Dit lijkt het geval te zijn voor op één na alle typische bossoorten; er werden immers slechts van *Stomis pumicatus* geen larven gevangen. De larvestadia van deze soort werden zelfs nog niet beschreven (LINDROTH, 1974). We kunnen bijgevolg onderstellen dat alle hieronder besproken soorten zich in het bosbiotoop voortplanten. Ruwweg kunnen we 3 groepen onderscheiden, op basis van de reproductieperiode en het daaruit volgend fenologiepatroon én steunend op de indeling volgens THIELE (1977) :

Groep 1 : voorjaarsreproducerende soorten met zomerlarven (F)

Groep 2 : herfstreproducerende soorten met winterlarven; adulten zonder aestivatie (H)

Groep 3 : herfstreproducerende soorten met winterlarven; adulten met zomerrust (aestivatie) (H(a)).

Hieronder worden deze groepen opeenvolgend besproken.

Groep 1 : voorjaarsreproducerende soorten met zomerlarven (F)

Tot deze groep behoren 3 vrij tot zeer talrijk voorkomende bos-Carabidae : *Notiophilus biguttatus*, *Stomis pumicatus* en *Agonum assimile*. De eerstge-

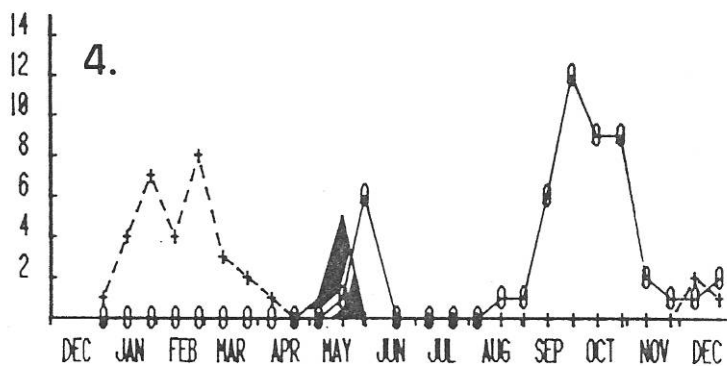
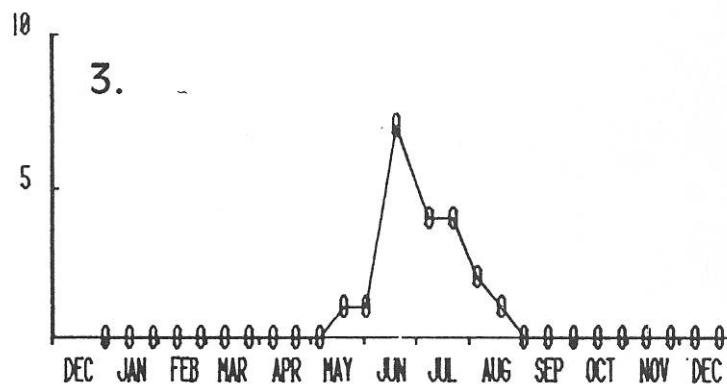
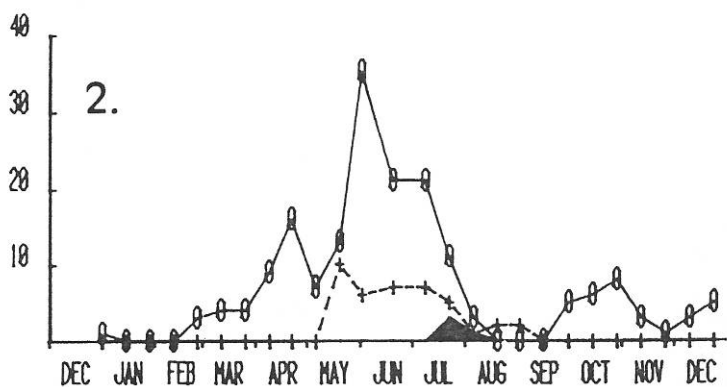


Fig. 2-4. Seizoenaal activiteitspatroon bij Carabidae van een bosbiotoop :
Notiophilus biguttatus (fig. 2), *Stomis pumicatus* (fig. 3), *Nebria brevicollis* (fig. 4)
 Symboliek : adults : —○— ; tenels : —■— ; larven : ---+---

noemde soort onderscheidt zich van de volgende doordat ze ook in de wintermaanden actief is. Zo werd ze praktisch gedurende de volledige bemonsteringsperiode gevangen.

Notiophilus biguttatus blijkt praktisch het gehele jaar actief te zijn, met een activiteitspiek in het begin van juni (fig. 2). Larven werden verzameld gedurende de periode begin mei - half september. LARSSON (1939) daarentegen vond slechts larven vanaf juni, wat waarschijnlijk kan verklaard worden door verschillen in breedteligging. Opvallend is wel dat gedurende de activiteitsperiode van de larven, terzelfdertijd I-, II- en III-instars voorkomen, wat waarschijnlijk te wijten is aan de lange eilegperiode, waarvan de lange activiteitsperiode van de larven (4,5 maand) een bewijs is. Wijfjes van deze soort bezitten trouwens het gehele jaar door rijpe eieren (DESENDER, mond. meded.).

In verhouding tot het totaal aantal gevangen kevers van *N. biguttatus*, werden slechts heel weinig tenerals opgemerkt (n=4). Blijkbaar wordt de nieuwe generatie kevers pas actief, wanneer ze volledig uitgekleurd zijn en hun chitinepantser zijn definitieve hardheid heeft. Dit kan de oorzaak zijn van de afwezigheid van deze kevers in de vangpotten gedurende de periode half augustus - half november, waarna ze terug in aantal toenemen.

Notiophilus biguttatus is een soort van droge beukebossen en komt daar vooral op de kale plekken voor (LARSSON, 1939; LINDROTH, 1945, 1974). De nauwverwante *N. rufipes* is evenals voorgaande soort een xerofiele bossoort (DEN BOER, 1965; THIELE, 1976).

Stomis pumicatus vertoont, in tegenstelling tot *Notiophilus biguttatus*, een activiteitsperiode die beperkt is tot de periode begin mei - einde augustus (fig. 3). In meer vochtige situaties zoals hooilanden valt de activiteitsperiode van deze soort enkele weken later, wat te wijten is aan de langdurige inundatie-omstandigheden (ongepubl. data). LARSSON (1939) stelde vast dat de soort praktisch het gehele jaar door actief is, met een maximum in mei, wat helemaal in tegenspraak is met onze resultaten. *Stomis pumicatus* bereikt immers zijn activiteitspiek in de tweede helft van juni in het bemonsterd bosbiotoop te Veldegem. Deze grote verschillen staan misschien in relatie met een wijziging in biotoopkeuze : LARSSON (1939) meldt deze soort vooral van hooilanden, terwijl ze volgens LINDROTH (1945) ook voorkomt in struikrijke bosweiden en open loofbosbestanden. In ieder geval verkiest deze soort een zekere graad van beschaduwing. In ons onderzoek werden larven noch tenerals genoteerd. Volgens LARSSON (1939) verlaten de jonge kevers hun popwieg niet, terwijl de larven zelfs helemaal niet bekend zijn (LINDROTH, 1974).

Agonum assimile is actief het gehele jaar door, behalve tijdens de wintermaanden (fig. 8). Gedurende zijn activiteitsperiode vertoont deze soort echter verschillende pieken, die volledig samenvallen met periodes van grote regenval. Alhoewel *A. assimile* vooral voorkomt in vochtige bossen, blijkt deze soort toch eerder lage temperaturen (koel) te prefereren boven een hoge

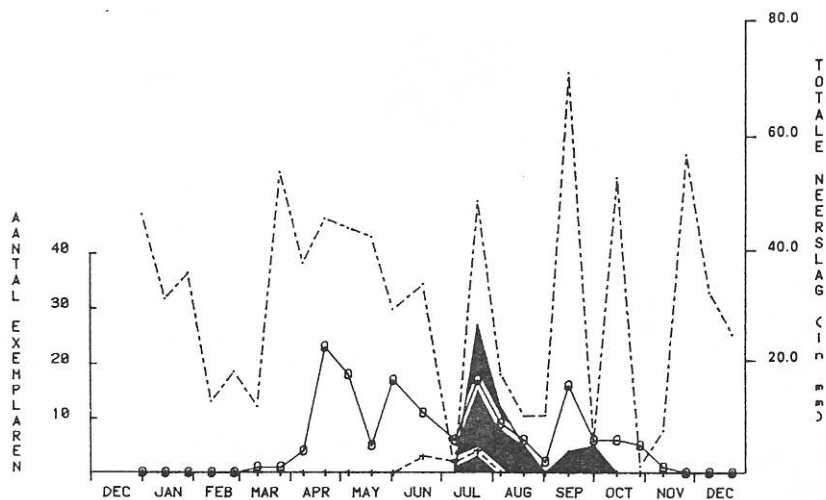


Fig. 8. Seizoenaal activiteitspatroon van *Agonum assimile* (adulten : ○; tenerals : ■; larven : ---) in relatie tot de totale neerslag (genoteerd te Brugge/Eeklo) tijdens de bemonsteringsperiode (symboliek : ····)

vochtigheidsgraad (THIELE, 1976). Blijkbaar zorgt een tijdelijke regenval in de lente en zomer - wanneer de zandige bodem reeds uitgedroogd is - voor meer optimale levensomstandigheden, waardoor *A. assimile* veel actiever blijkt te zijn. Ook LARSSON (1939) vond meerdere pieken in het activiteitsverloop van deze loopkeversoort. Deze auteur stelde vast dat de reproductie plaats vindt in april-mei, waarna de kevers veel minder worden gevangen. Gedurende de late zomer verschijnen de jonge kevers massaal. In ons onderzoek werden eveneens grote aantallen tenerals opgemerkt gedurende juli-augustus. De larven, die blijkbaar een ondergrondse levenswijze vertonen, werden overigens in kleine aantallen gevangen gedurende de periode begin juni - begin augustus.

Groep 2 : herfstreproducerende soorten met winterlarven; adulten zonder aestivatie (H)

Hiertoe behoren 3 van de meest abundante Carabidae-soorten, die in het bosbiotoop te Veldegem werden waargenomen : *Carabus purpurascens*, *Abax parallelepipedus* en *Calathus piceus*. In tegenstelling tot soorten uit de eerste groep, vertonen voorgenoemde 3 soorten een zeer gelijkaardig activiteitsverloop : ze verschijnen pas in de late lente en bereiken alle hun activiteitspiek in de zomermaanden. Er treden echter onderling kleine verschillen op in verband met de bovengrondse activiteit van de larven, de reproductiestrategie en de mate waarin tenerals verschijnen.

Carabus purpurascens vertoont als adulte kever een vrij beperkte activiteitsperiode (begin juni - half oktober) (fig. 5). Dit is in tegenstelling met het

onderzoek van LARSSON (1939), die vond dat deze soort het gehele jaar actief is. De activiteitspiek wordt half augustus bereikt en deze is nu wel volledig in overeenstemming met de bevindingen van LARSSON (1939), LAUTERBACH (1964) en VAN DER DRIFT (1959). In diezelfde periode grijpt ook de voortplanting plaats. De eerste larven verschijnen in augustus en de winter wordt in het III-instar doorgebracht (LARSSON, 1939). Hierbij dient wel opgemerkt dat naast deze larven ook een belangrijk deel van de adulte kevers overwintert. Dit geldt ook voor *A. parallellepipatus* en in mindere mate voor *C. piceus*.

Abax parallellepipatus vertoont, evenals de voorgaande soort, een zeer snelle activiteitsstijging in de vroege zomer, maar de volledige activiteitsperiode omvat ca. 7 maanden, d.i. 2,5 maanden langer dan bij *C. purpurascens* (vgl. VAN DER DRIFT, 1959) (fig. 6). LAUTERBACH (1964) stelde vast dat deze soort zowel een voorjaars- als een najaarsvoortplanting kent. Bovendien kunnen individuen van een voorjaars- en najaarsreproducerende populatie terzelfdertijd in eenzelfde biotoop voorkomen. LOESER (1970) toonde aan dat noch fotoperiode noch temperatuur bepalend waren voor het tijdstip van voortplanting. Een zeer lage mortaliteit onder de larven bij lage temperaturen zag hij als een verklaring voor het veelvuldig voorkomen van *A. parallellepipatus* in eerder koele biotopen. In ons onderzoek blijkt de soort overwegend herfstreproductief te zijn, alhoewel daarnaast teneralen werden waargenomen in augustus, wat duidt op de aanwezigheid van voorjaarsreproducerende kevers. In tegenstelling tot onze resultaten, stelde LARSSON (1939) vast dat deze soort reeds vanaf einde februari actief is, maar - net als in ons onderzoek - de kevers volledig verdwijnen vanaf begin november. Larven werden door laatstgenoemde auteur geheel het jaar door waargenomen, terwijl wij slechts in augustus enkele larven konden noteren.

Calathus piceus bleek tijdens onze bemonsteringsperiode de meest abundante loopkeversoort te zijn. In tegenstelling tot beide voorgaande soorten, werden reeds vanaf begin maart kevers gevangen (fig. 7) (vgl. VAN DER DRIFT, 1959). Volgens LARSSON (1939) zijn de kevers zelfs reeds vanaf januari actief. *Calathus piceus* vertoont twee pieken, waarvan de eerste te wijten is aan een synchroon uitsluipen van teneralen, terwijl de verhoogde activiteit in augustus vooral een gevolg is van de reproductie (copulatie en ovipositie), die in deze periode plaats vindt (LARSSON, 1939). Voorgenoemde auteur wijt de verhoogde activiteit in mei eerder aan het verschijnen van overwinterde adulten. Opmerkelijk voor deze soort is wel de hoge activiteit van teneralen alsook de sterk uitgesproken, epigaeïsche activiteit van de larvale stadia. *C. piceus* overwintert vooral als I- en II-instar; III-instars worden vooral in de vroege lente waargenomen.

Groep 3 : herfstreproducerende soorten met winterlarven; adulten met aestivatie (H(a))

Typische loopkeversoorten, die tot deze groep behoren, zijn soorten van de genera *Leistus* en *Nebria*. Deze soorten vertonen een karakteristiek activiteitspatroon, waarbij de adulten (waaronder teneralen) te voorschijn komen gedu-

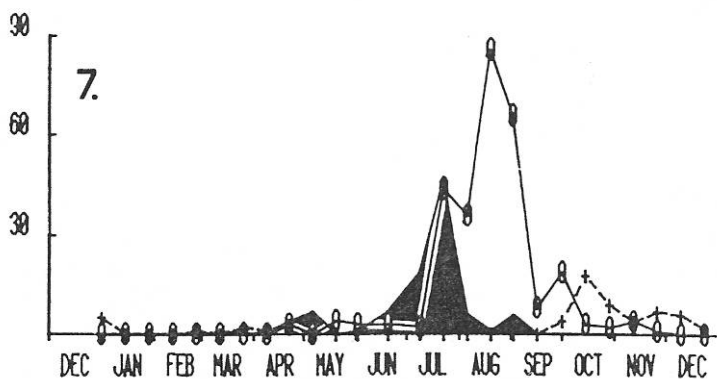
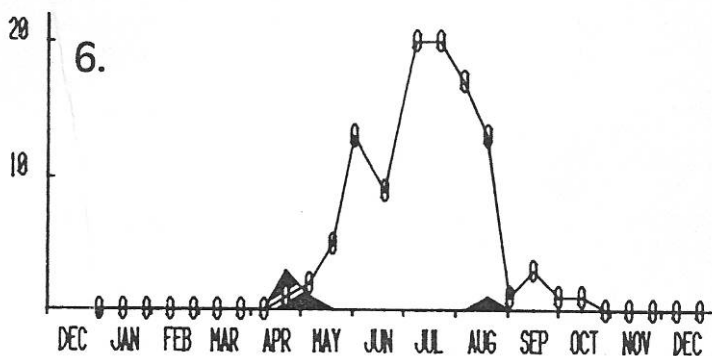
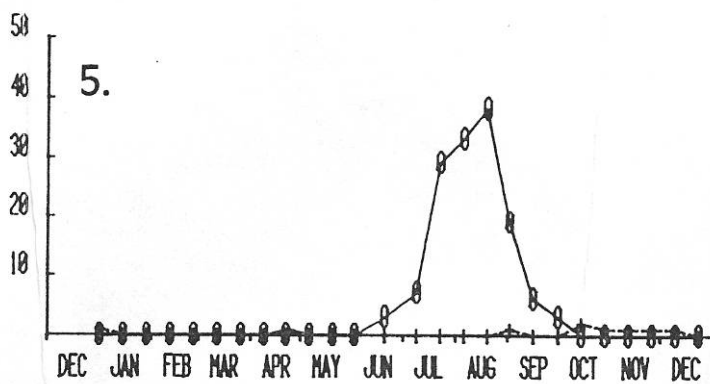


Fig. 5-7. Seizoenaal activiteitspatroon bij Carabidae van een bosbiotoop :
Carabus purpurascens (fig. 5), *Abax parallelepipedus* (fig. 6), *Calathus piceus* (fig. 7)
 Symboliek : adulten : ○; tenerals : ■; larven : ---

rende een korte periode in de lente om dan in diapause te gaan. Na deze aestivatieperiode verschijnen ze terug in de herfst, wanneer ze zich dan ook voortplanten. Deze rustperiode tijdens de zomer is een mechanisme om de larven in de geschikte omstandigheden te laten verschijnen : lage temperaturen blijken immers noodzakelijk te zijn voor de larvale ontwikkeling. Deze inactiviteit, die gepaard gaat met een gonadiale rust, zou niet van de fotoperiode afhangen, maar bepaald worden door de voedingstoestand van de kevers (PENNEY, 1969). Aldus zou de diapause van de adulte kevers in relatie staan met een schaarste aan geschikte prooien in de zomermaanden zoals *Collembola* en *Acari*. Een ander gemeenschappelijk kenmerk van deze groep is de uitzonderlijk hoge activiteit van de larven. Tabel 3 vergelijkt de relatieve activiteit van larven in verhouding tot de adulten voor enkele soorten van de bovengenoemde genera.

soort	percentage	auteur
<i>Nebria brevicollis</i>	4,98 %	THIELE, 1964
<i>Nebria brevicollis</i>	0,42 %	THIELE, 1964
<i>Nebria brevicollis/salina</i>	0,40 %	HEYDEMANN, 1962
<i>Nebria salina</i>	0,81 %	LEHMANN, 1965
<i>Leistus rufomarginatus</i>	0,48 %	eigen onderzoek
<i>Leistus fulvibarbis</i>	0,12 %	eigen onderzoek
<i>Nebria brevicollis</i>	0,57 %	eigen onderzoek

Tabel 3. Samenvatting van de verhouding larven/adulten voor enkele soorten van de genera *Leistus* en *Nebria* (gebaseerd op bodemvalgegevens) als criterium voor de relatieve activiteit van de larven.

Dergelijke hoge percentages van larvale activiteit werden nog niet waargenomen bij andere soorten met winterlarven (daar bereiken de waarden hoogstens 10%) en komen slechts zelden voor bij voorjaarsreproducerende Carabiden. Aldus blijken deze larven heel goed aangepast te zijn aan de lage temperaturen gedurende de winter (THIELE, 1977). Van de verzamelde *Nebria* en *Leistus* soorten wordt enkel *Nebria brevicollis* hieronder besproken, omdat enkel deze soort in vrij grote aantallen werd gevangen.

Nebria brevicollis is een zeer eurytope loopkeversoort (zie ook hoger). Deze soort blijkt vanaf december tot begin juli continu actief te zijn, weliswaar in kleine aantallen (fig. 4). Na de diapause (juli-begin augustus) wordt het activiteitsmaximum bereikt. Tijdens deze najaarsactiviteit plant de soort zich ook voort; eierleggende wijfjes kunnen echter tot in het vroege voorjaar aangetroffen worden. *Nebria brevicollis* overwintert als adulte kever, I-, II- en III-instars. De III-instars werden pas in het begin van januari gevangen, terwijl ze op graasweiden reeds vanaf begin november verschijnen (ongepubl. data). Opvallende is ook het groot aantal III-instars t.o.v. het aantal tenerals in het voorjaar : ongunstige milieu-omstandigheden en predatie - met als gevolg een reductie van het aantal kevers - alsook een geringere activiteit van de tenerals of een combinatie van voorgenoemde factoren kunnen verantwoordelijk zijn voor deze afname. Tenslotte is het groter aantal adulten in de

herfst mogelijk te wijten aan immigratie van kevers, afkomstig van de nabijgelegen weiden.

Dankwoord

Prof. Dr. J. HUBLÉ, K. DESENDER en Dr. R. BOSMANS betuig ik mijn oprechte dank voor het kritisch doorlezen van het manuscript. Tevens dank ik het Instituut tot Aanmoediging van het Wetenschappelijk Onderzoek in Nijverheid en Landbouw voor de verleende financiële steun.

Literatuur

- Den Boer, P.J., 1965. Verbreitung von Carabiden und ihr Zusammenhang mit Vegetation und Boden. *Biosozioölogie* (R. Tüxen ed.) Verlag Dr. W. Junk, Den Haag, 172-183.
- Freude, H., Harde, K.W. & G.A. Lohse, 1976. Die Käfer Mitteleuropas, Band 2. Carabidae. Goecke & Evers Verlag, Krefeld, 302 p.
- Greenslade, P.J.M., 1965. On the ecology of some British carabid beetles with special reference to life histories. *Trans.Soc.Brit.Entomol.* 16 : 149-179.
- Heydemann, B., 1962. Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. Vergleichend-ökologische Untersuchungen an der Nordseeküste. II. Teil. Käfer (Coleoptera). *Abh. Math.Naturw.Kl.Akad.Wiss.Mainz* 11 : 765-964.
- Larsson, S.G., 1939. Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabidae. *Ent. Meddelelser* 20 : 277-560.
- Lauterbach, A.W., 1964. Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. *Abh. Landesmus.Naturk.Münster(Westfalen)* 26 : 5-103.
- Lehmann, H., 1965. Oekologische Untersuchungen über die Carabidenfauna des Rheinufer in der Umgebung von Köln. *Z.Morph.Oekol.Tiere* 55 : 597-630.
- Lindroth, C.H., 1945. Die Fennoskandischen Carabidae. *K.Vet.O.Vitterh.Samh.Handl.* F6, Ser. B, BD. N.01; Speziellen Teil : 1-709.
- Lindroth, C.H., 1974. Coleoptera Carabidae. *Handbooks for the Identification of British Insects. Roy.Ent.Soc.London* IV (part 2), 148 p.
- Loser, S., 1970. Brutfürsorge und Brutpflege bei Laufkäfern der Gattung *Abax*. *Verh.Dt.Zool. Ges.Würzburg*, 1969 : 322-326.
- Penney, M.M., 1969. Diapause and reproduction in *Nebria brevicollis* (F.) (Coleoptera, Carabidae). *J.Anim.Ecol.* 38 : 219-233.
- Pollet, M., in prep. Carabidae (Coleoptera) van een spoorwegberm te Veldegem (West-Vlaanderen).
- Thiele, H.U., 1962. Zusammenhänge zwischen Jahreszeit der Larvalentwicklung und Biotopbindung bei Waldbewohnenden Carabiden. *Proc.11th.Intern.Congr.Entomol.Vienna 1960* 3 : 165-169.
- Thiele, H.U., 1964. Experimentelle Untersuchungen an bodenbewohnenden Coleopteren einer Heckenlandschaft. *Z.Morph.Oekol.Tiere* 53 : 537-586.
- Thiele, H.U., 1969. Zusammenhänge zwischen Tagesrhythmik, Jahresrhythmik und Habitatbindung bei Carabiden. *Oecologia* (Berlin) 3 : 227-229.
- Thiele, H.U., 1976. Tageslängenmessung als Grundlage der Jahresrhythmik des Laufkäfers *Pterostichus nigrita* F. *Verh.Dt.Zool.Ges.Hamburg* 1976 : 218.
- Thiele, H.U. & W. Kolbe, 1962. Beziehungen zwischen bodenbewohnenden Käfern und Pflanzengesellschaften in Wäldern. *Pedobiologia* 1 : 157-173.
- Tietze, F., 1974. Zur Oekologie, Soziobiologie und Phänologie der Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae) des Grünlandes im Süden der DDR. V. Teil (Schluss). Zur Phänologie der Carabiden des untersuchten Grünlandes. *Hercynia* (Leipzig), N.F. 11 : 47-68.
- Van der Drift, J., 1959. Field studies on the surface fauna of forests. *Bijdragen tot de Dierkunde* 29 : 79-103.
- Williams, C.B., 1949. The biology of the seasons. *New Naturalist* 5.

Pollet M. : Laboratorium voor Oecologie der Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud
(Dir. Prof. Dr. J. Hublé), K.L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent.