

De Wolfspinnen van Meijndel (Araneae, Lycosidae en Pisauridae)

II. Vicariantie

door

J. T. WIEBES

(Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden)

Mededeling van het Meijndel-comité, Nieuwe Serie, no. 18

In plaats van de aantallen wolfspinnen te bezien naar de tijd van het jaar waarin ze zijn verzameld, zoals in het vorige artikel is gedaan, kunnen we deze aantallen ook rangschikken naar het biotoop waarin ze zijn gevangen. We kunnen dan zien in welk biotoop de verschillende soorten in de grootste aantallen zijn gevangen en we leren dus op deze manier de habitats (in Meijndel!) van de soorten kennen.

Als maat voor het voorkomen van een soort in een biotoop gebruiken we de *abundantie*, dit is het aantal individuen van de soort dat in het biotoop is gevangen betrokken op het totale aantal wolfspinnen dat in dat biotoop is gevangen. De abundantie wordt uitgedrukt in procenten.

Men kan de biotopen, waarin onze vangblikken zijn ingegraven, rangschikken in een reeks van de meest open terreinen zonder begroeiing tot de meest beboste terreinen. Deze reeks wordt verkregen door de percentuele abundanties van de soorten in de biotopen onderling te vergelijken. Het blijkt bij deze vergelijking dat men groepen kan onderscheiden van biotopen met een ongeveer gelijke samenstelling van de wolfspinnen-vangst in de blikken, althans wat de percentuele abundanties van de soorten betreft. Deze groepen van biotopen vormen de *terreintypen*.

In figuur 6 ziet men voor de verschillende soorten de percentuele abundanties uitgezet tegen deze reeks van terreintypen. De reeks bevat tien terreintypen: A—G, waarbinnen een geleidelijke overgang te vinden is van de open tot de beboste terreinen, en a—c, die als het ware zijtakjes vormen van de lineaire reeks A—G.

De terreintypen A—G en a—c zijn als volgt te karakteriseren (cf. DEN BOER, 1956):

- A : kaal zand in het gebied bij de Natte Sprang.
- B : zand, gedeeltelijk met helm (*Ammophila arenaria*) begroeid (Bierlap).
- C : nagenoeg kaal zand met wat helm (*Ammophila arenaria*) in de Zeeduinen.
- D : vlakten, begroeid met helm (*Ammophila arenaria*) of mossen, korstmossen, korte grassen e.d., soms met hier en daar een kruipwilgbosje (*Salix repens*) of een duindoornbosje (*Hippophaë rhamnoides*), in de Zeeduinen, het gebied bij de Natte Sprang, de Elleboogsprang, en de Bierlap.
- a : vlakten met duinriet (*Calamagrostis epigeios*) en soms verspreide berken (*Betula* sp.), kruipwilgbosjes (*Salix repens*), in het gebied bij de Natte Sprang en in de Bierlap.
- b : vlak terrein met verspreide berken (*Betula* sp.) en meidoorns (*Crataegus*

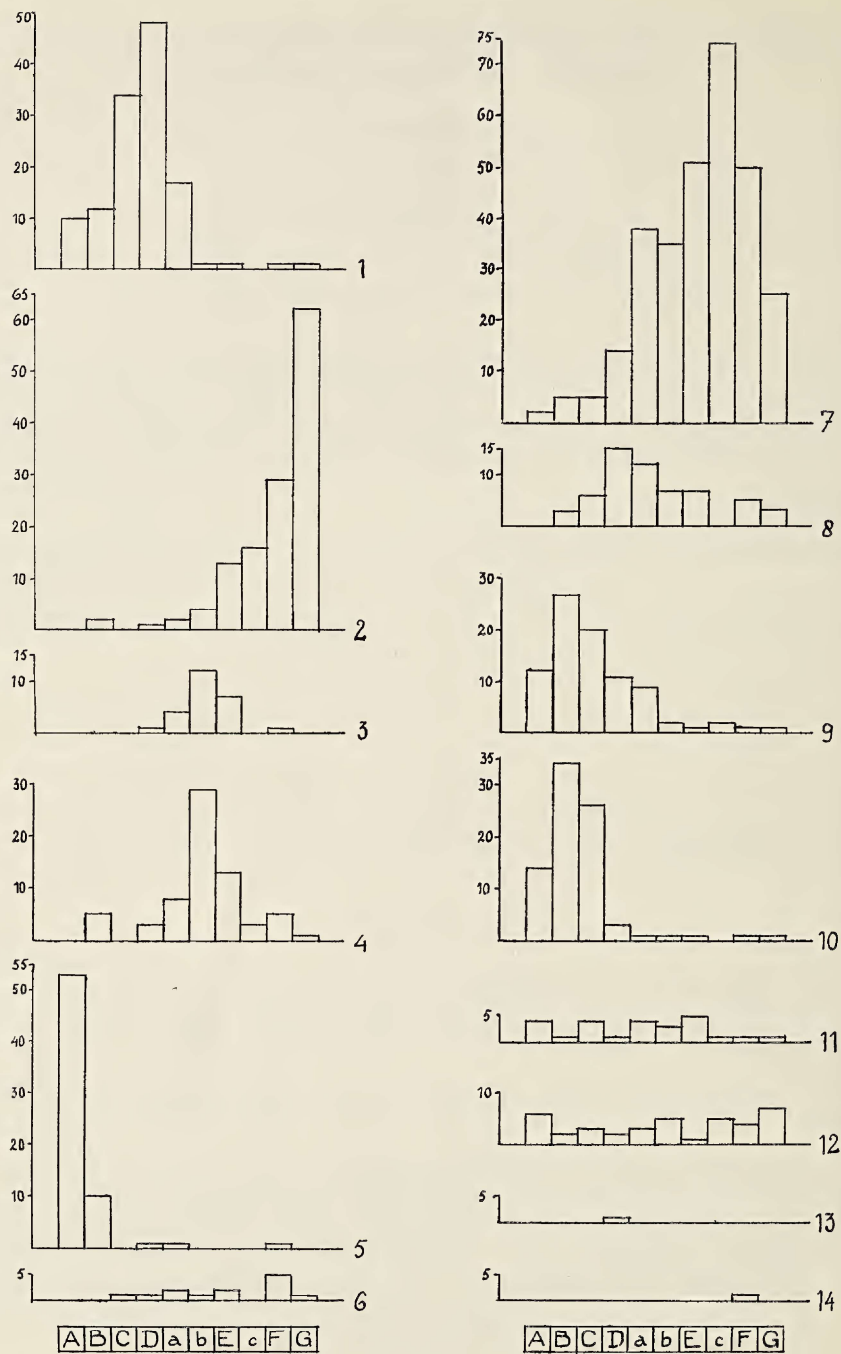


Fig. 6. Percentuele abundanties van wolfspinnen in Meijendel (relative abundances (= numbers caught of one species relative to the total catch of Lycosidae in that biotope) of wolf spiders in Meijendel). A—G, a—c = terreintypen, omschrijving in tekst (groups of biotopes, description see text). 1 = *Pardosa monticola* (Cl.); 2 = *P. lugubris* (Walck.); 3 = *P. pullata* (Cl.); 4 = *P. nigriceps* (Thor.); 5 = *Arctosa perita* (Latr.); 6 = *A. lutetiana* (Simon); 7 = *Trochosa terricola* Thor.; 8 = *Alopecosa cuneata* (Cl.); 9 = *A. accentuata* (Latr.); 10 = *A. fabrilis* (Cl.); 11 = *Aulonia albimana* (Walck.); 12 = *Pisaura mirabilis* (Cl.); 13 = *Xerolycosa miniata* (C.L.K.); 14 = *Trochosa ruricola* (de Geer).

monogyna), begroeid met duinriet (*Calamagrostis epigeios*) en St. Janskruid (*Hypericum perforatum*) in de Bierlap.

- E: kleine open vlakten in bossen, en bosranden („Rozenbos” bij Elleboogsprang, Bierlap).
- c: dichte berkenbosjes (*Betula* sp.) in het „Rozenbos” en het „Ronde Bos” bij de Elleboogsprang.
- F: bossen van berken (*Betula* sp.), duindoorns (*Hippophaë rhamnoides*), en ratelpopulieren (*Populus tremula*) met een over het algemeen rijk gevarieerde ondergroei (Zeeduinen, „Rozenbos” bij Elleboogsprang, Bierlap).
- G: een bos van ratelpopulieren (*Populus tremula*) met veel hop (*Humulus lupulus*) en kamperfoelie (*Lonicera periclymenum*) in de Bierlap, en een bosje bestaande uit een aantal zwarte populieren (*Populus nigra*) bij de Natte Sprang.

Aan de conclusies over de habitats van de soorten in Meijendel wil ik het derde en laatste artikel van deze reeks wijden. In dit tweede artikel komt het probleem van de vicariantie ter sprake.

Als verwante soorten niet tegelijkertijd in grote aantallen in één biotoop voorkomen, maar elkaar min of meer uitsluiten, spreken we van het *vicariëren* van deze soorten. Van dit verschijnsel meen ik bij enkele soorten van wolfspinnen voorbeelden te hebben gevonden.

In fig. 6 valt de vicariantie tussen verschillende soorten van één geslacht onmiddellijk op. Een volledige vicariantie („intragenerische Sonderung” van TRETZEL, 1955, p. 50), waarbij twee verwante soorten nooit bij elkaar in één biotoop worden aangetroffen, vindt men bij de wolfspinnen van Meijendel niet, wèl een onvolkomen vicariantie waarbij men slechts relatieve verschillen ziet in de verspreiding van de soorten. Men kan zich een dergelijke vicariantie ontstaan en onderhouden denken door interspecifieke concurrentie, de vicariantie zal duidelijker zijn naarmate de vicariërende soorten nauwer verwant zijn, omdat immers verwante soorten wat veel factoren betreft ongeveer dezelfde eisen aan hun milieu zullen stellen en elkaar dus kunnen beconcurreren.

Men kan zich verschillende soorten van vicariantie als gevolg van deze concurrentie voorstellen.

I. Er zijn soorten die in Meijendel een kleiner aantal biotopen bewonen dan ze zouden doen als sommige verwante soorten niet ook in Meijendel voorkwamen. Dit vindt men bij de *Pardosa*-soorten *P. monticola* (Cl.), *P. lugubris* (Walck.) en *P. pullata* (Cl.). Nu is het niet waarschijnlijk, dat bijvoorbeeld *P. lugubris* alle biotopen in Meijendel zou bevolken als de andere *Pardosa*'s er niet waren. Ik stel me voor dat alleen in de „rand”-biotopen van een soort, i.c. in de terreintypen B, a, b, en E, concurrentie voorkomt, deze terreinen zouden door één van de soorten sterker bezet worden als de andere er niet waren.

Ook de *Arctosa*-soorten onderling en *Alopecosa cuneata* (Cl.) tegenover *A. accentuata* (Latr.) vertonen een dergelijke vicariantie. De betrekkelijke uitsluiting van *Pardosa lugubris* (Walck.) door *Trochosa terricola* Thor. lijkt ook van dit type te zijn.

II. Het kan ook voorkomen dat van twee verwante soorten de terreinen waarin

ze de hoogste abundanties bereiken dezelfde zijn, terwijl de ene soort een grotere verspreiding heeft („euryvalent” is) dan de andere (de „stenovalente”). Te verwachten is dat de concurrentie tussen deze twee soorten in die voorkeursbiotopen hevig is. TRETZEL (1955, p. 62) veronderstelt dat de „stenovalente” soort de „euryvalente” voor een deel verdringt uit het voorkeursbiotoop, waardoor de laatste gedwongen wordt zich in eigenlijk minder optimale biotopen op te houden. Als dit juist is, zou men hier dus een voorbeeld hebben van een soort (de „euryvalente”) die, in tegenstelling tot I, een groter aantal biotopen bezet dan ze zou doen als de andere („stenovalente”) soort er niet ook was.

In Meijendel zou men deze relatie menen te kunnen vinden tussen *Pardosa pullata* (Cl.) en *P. nigriceps* (Thor.), hoewel één van TRETZEL's premissen, n.l. dat de „stenovalente” soort (*P. pullata*) in het voorkeursbiotoop een grotere abundantie zou hebben dan de „euryvalente” (*P. nigriceps*) daar heeft, hier niet te zien is. Nu blijkt dat *P. pullata* alleen verzameld is in de Bierlap, *P. nigriceps* daarentegen is verspreid over bijna alle biotopen van Meijendel. In fig. 7 is een biotopen-reeks opgesteld voor de twee soorten in die biotopen in de Bierlap waar *P. pullata* voorkomt. We zien hieruit dat de optima voor de twee soorten eigenlijk naast elkaar liggen: dat voor *P. nigriceps* in biotoop 13, dat voor *P. pullata* in biotoop 16.

III. Behalve de kleine horizontale vicariantie tussen *P. nigriceps* en *P. pullata* is er ook nog een verticale. Als men in de Bierlap naar wolfspinnen zoekt, bijvoorbeeld in biotoop 16 (een vlak terrein met verspreide berken en dicht begroeid met duinriet dat soms door regen en wind iets plat ligt), dan vindt men *P. pullata* tussen het gras niet gemakkelijk. *P. nigriceps* daarentegen ziet men al, wanneer men rechtop blijft staan, over het duinriet rennen. Dat *P. nigriceps* óók op de grond voorkomt bewijzen de blikvangsten. Kennelijk bewoont ze echter ook een hoger stratum (cf. DAHL, 1908, p. 422: „Mehr als andere Arten der Gattung kommt diese Art nicht nur zwischen sondern auch auf den Pflanzen vor”).

IV. Ook *Alopecosa fabrilis* (Cl.) en *A. accentuata* (Latr.) komen in hetzelfde terreintype voor, maar hier vinden we een ander vicariantie-type, n.l. een seizoen-vicariantie („jahreszeitliche Sonderung” van TRETZEL, 1955, p. 69). Uit fig. 8 blijkt dat de copulatie-perioden van deze soorten in verschillende seizoenen vallen, voor *A. accentuata* in het voorjaar, voor *A. fabrilis* voornamelijk in de herfst. Dit betekent dat de grote activiteit van volwassen individuen voor de twee soorten in de tijd niet samenvalt, zodat de soorten elkaar waarschijnlijk niet hinderen.

V. Naast een tijd-vicariantie naar de seizoenen treft men soms ook een dag-nacht-vicariantie aan („tageszeitliche Sonderung” van TRETZEL, l.c.). Deze vorm van vicariantie vindt men in Meijendel niet tussen wolfspinnen onderling, want deze spinnen zijn voornamelijk overdag actief. Van *Trochosa terricola* wordt wel opgegeven dat ze ook 's nachts actief is, maar mijn gegevens wijzen niet op een dag-nacht-vicariantie van *T. terricola* met één van de andere wolfspinnen. Misschien vindt men dit type wel tussen Lycosidae en Gnaphosidae; de Gnaphosidae hebben een levenswijze die vergelijkbaar is met die van sommige wolfspinnen, doch ze vangen 's nachts hun prooi.

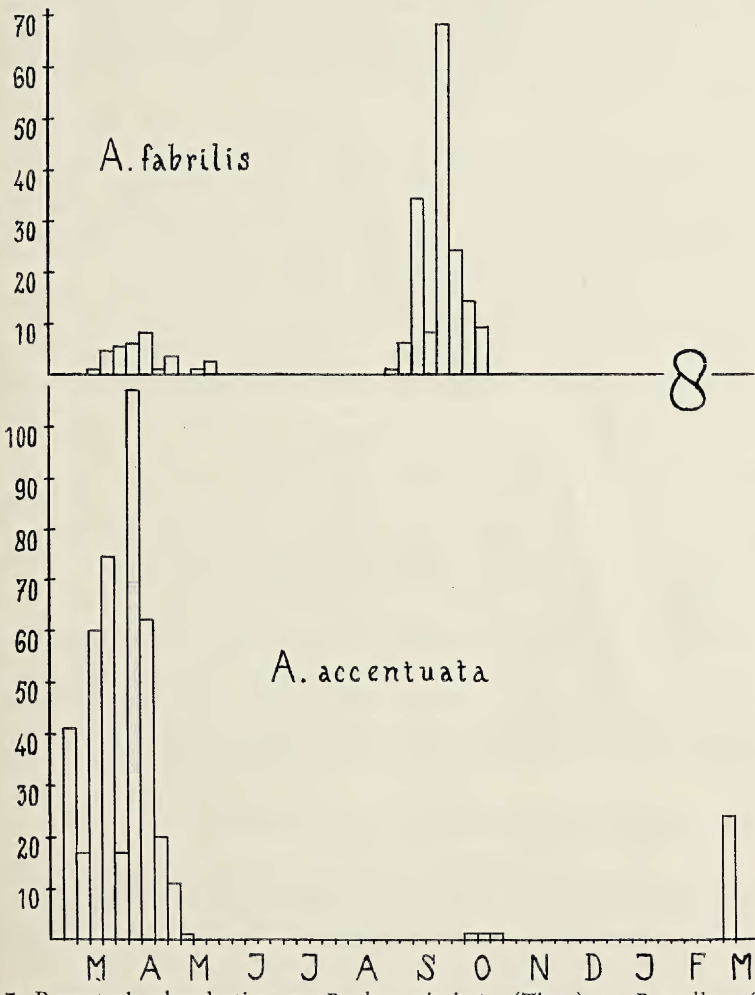
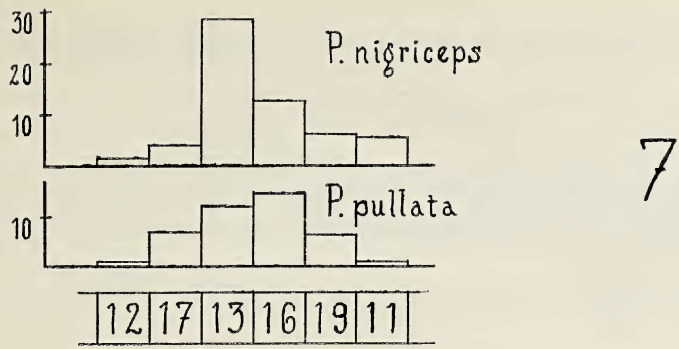


Fig. 7. Percentuele abundanties van *Pardosa nigriceps* (Thor.) en *P. pullata* (Cl.) in de biotopen waar *P. pullata* voorkomt (relative abundances of *P. nigriceps* and *P. pullata* in the biotopes where *P. pullata* occurs). 12, 17, 13, enz. zijn de aparte biotopen (the numbers indicate the separate biotopes).

Fig. 8. Fenologische histogrammen voor de mannetjes van *Alopecosa accentuata* (Latr.) en *A. fabrilis* (Cl.) (phenological histograms for the males of *A. accentuata* and *A. fabrilis*).

Alle conclusies, die hier zijn getrokken over vicariantie tussen wolfspinnen, zijn slechts van beperkte waarde. Veel diergroepen (andere spinnen, loopkevers), waarvan de vertegenwoordigers in Meijndel op veel punten in hun levenswijze overeen komen met de wolfspinnen en die dus waarschijnlijk invloed uitoefenen op de wolfspinnen-stand, zijn niet in de vergelijkingen betrokken. Pas als we veel meer gegevens hebben en als we de levenswijzen van de soorten beter kennen, zullen we in staat zijn de onderlinge betrekkingen tussen de dieren van Meijndel nauwkeurig te beschrijven.

(Een literatuurlijst en een samenvatting in het Engels volgen na het derde artikel van deze reeks.)

Het kweken van *Macrothylacia rubi* L. Vijf maal heb ik geprobeerd rupsen van deze soort buiten te overwinteren en het totale resultaat daarvan is één enkel ♀ geweest.

De afgelopen winter waagde ik nog eens een poging met 76 uit het ei opgekweekte rupsen. Uitgaande van de veronderstelling, dat de duur van de diapauze omgekeerd evenredig is met het aantal imagines, dat tenslotte verschijnt, leek me de beste oplossing de duur van de overwintering zoveel mogelijk te bekorten.

De op het balkon met wilg (*Salix caprea* L.) gekweekte rupsen kregen eind oktober een paar flinke heipollen en een laag los mos en werden verder met wilde roos gevoerd, daar alle wilgen inmiddels bruin of kaal geworden waren. Na een paar koude dagen in november zag ik geen enkele rups meer. In de tweede decade van december werd de kooi binnen gehaald. Bij verwijdering van de moslaag bleken alle rupsen in diapauze te zijn. Ze lagen op één hoop bij elkaar, net of ze zich aan elkaar wilden warmen.

De hele kluit rupsen dompelde ik in een flinke bak lauw water en liet ze daar ongeveer drie minuten in drijven. Daarna liet ik ze uitlekken op een krant. Aan de levendige kruipbewegingen was te zien, dat ze door deze behandeling klaar wakker geworden waren. Ik verdeelde de dieren nu over twee ruime kooien met geperforeerde bodem, waarop een laag zacht papier gelegd was. Op de rupsen ging een laagje propjes van hetzelfde materiaal en daarover kwam nog weer een laag mos van ongeveer 6 cm.

Beide kasten plaatste ik op een laag tafeltje op ± 80 cm van de kachel en besproeide alles om de paar dagen met lauw water. Na 10 dagen verdween de laatste kruipende rups onder het mos. Bij voorzichtige inspectie na een dag of zes bleken alle dieren zich te hebben ingesponnen op drie na, die dood gegaan waren. Lange bruine bijna recht op staande spinsels, met de top iets boven de moslaag uit. Beide kooien liet ik nu bij de kachel staan, terwijl ik ze regelmatig vochtig hield.

In de tweede decade van januari verschenen de eerste vlinders. Toen de kweek in de loop van februari ten einde was, waren er 62 gave vlinders verschenen, wat kleiner dan normaal, ongeveer evenveel wijfjes als mannetjes. Vier vlinders hadden gekreukelde vleugels, drie rupsen waren verdroogd evenals de vier overige poppen. Al met al dus een zeer bevredigend resultaat, dat ook bij een makkelijker te kweken soort zeker niet slecht genoemd zou worden!

W. J. BOER LEFFEF, Korteweg 53, Apeldoorn (Med. R.I.V.O.N.).

Te koop. COUPIN, L'Amateur de Papillons, 1895, f. 1; ROEPKE, *Rhopalocera Javanica*, I en II, geb., f. 7,50; WEISMANN, Studien zur Descendenztheorie, 1870, geb., f. 1; CHRISTELLER, Die Misbildungen der Schmetterlinge, 1917, geb., f. 2,50; SNELLEN VAN VOLLENHOVEN, Gedaanteverwisselingen en levenswijze der Insecten, 1870, geb., f. 1; idem, De gelede dieren, I en II, 1868, geb., f. 5.

Te bevragen bij de Bibliotheek, Zeeburgerdijk 21, Amsterdam-O. Na een week geen antwoord, dan verkocht.