

Seksuele dimorfie bij grote waterroofkevers

A.J.W. Lenders, Groenstraat 106, 6074 EL Melick, e-mail: tlenders@live.nl

Over de grote waterroofkevers in de provincie Limburg worden door de auteur sinds 1980 min of meer systematisch gegevens verzameld. Ook van de andere Nederlandse provincies is informatie over grote waterroofkevers in de databank van de auteur opgenomen. Het onderzoek beperkt zich niet alleen tot het in beeld brengen van de verspreiding van de soorten en hun ecologie; van een groot aantal exemplaren werden ook de lichaamsmaten opgenomen en andere kenmerken genoteerd. Omdat is gebleken dat de afmetingen van diverse soorten nogal afwijken van die uit een aantal standaardwerken, wordt in dit artikel nader ingegaan op de habitus van de soorten, waarbij speciale aandacht uitgaat naar de verschillen tussen mannelijke en vrouwelijke kevers.

BIOMETRISCHE GEGEVENS

De grote waterroofkevers, ondergebracht in de geslachten *Dytiscus* en *Cybister*, behoren ongetwijfeld tot de meest aansprekende waterkevers van Nederland. Toch is er aan de specifieke ecologie en biologie van deze soorten in onze streken recent weinig aandacht besteed. Dat geldt ook voor de lichaamsmaten van de dieren die waarschijnlijk al gedurende vele jaren door diverse auteurs bij het opstellen van determinatiewerken van elkaar worden gekopieerd. Tot de meest informatieve bronnen behoren nog steeds de werken van BRAUER (1909), PERRIER (1927) en ZIMMERMANN & GSCHWENDTNER (1937). De monografie over geelgerande waterkevers (NAUMANN, 1955) leert ons daarnaast veel over de biologie van die soorten, maar ook dit boekwerkje is inmiddels al meer dan 60 jaar geleden uitgebracht. Daarna is in de reeksen van "Die Käfer Mitteleuropas" (FREUDE *et al.*, 1971) en de "Fauna Entomologica Scandinavica" (NILSSON & HOLMEN, 1995) nog aanvullend over de ecologie van grote waterroofkevers gepubliceerd. Voor de Nederlandse situatie kan vooral worden teruggevallen op "De waterkevers van Nederland" (DROST *et al.*, 1992). Pas de laatste jaren krijgen de soorten in Nederland en

België weer wat meer aandacht (KOESE, 2010; SCHEERS, 2014). Al met al zijn gegevens over habitus (inclusief lichaamsafmetingen), verspreiding, biologie en ecologie behoorlijk gedateerd. In dit artikel worden recente biometrische gegevens gepresenteerd, gebaseerd op de persoonlijke databank van de auteur.

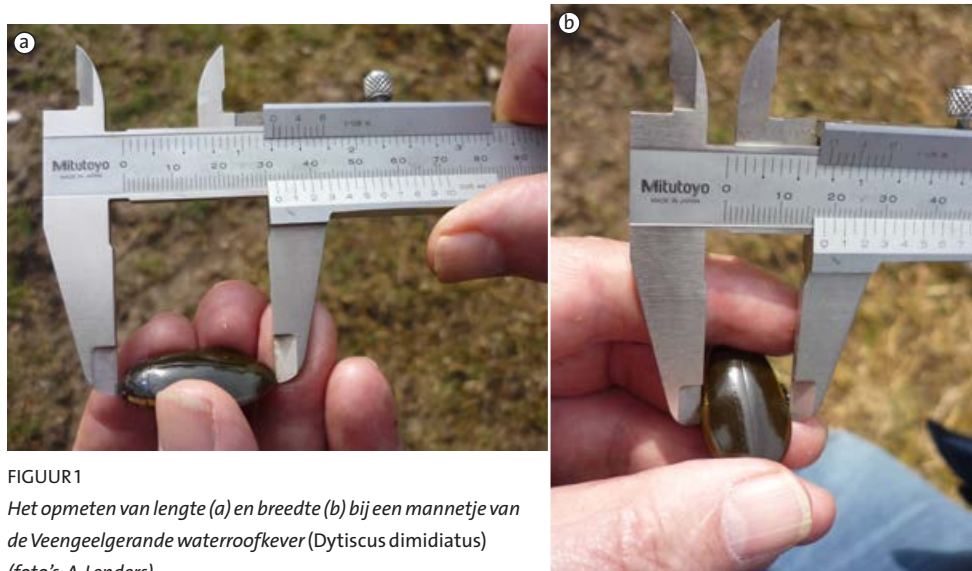
Nieuw daarbij is de toepassing van het body-quotiënt (BQ) dat in een eerdere publicatie (LENDERS, 2007) is uitgelegd. Het BQ is het getal dat verkregen wordt door de lengte van het dier te delen door de breedte. Hiermee kan de lichaamsvorm beter worden gedefinieerd: $BQ > 2,2$: zeer slank, $2,2 > BQ > 2,0$: slank, $2,0 > BQ > 1,8$: normaal, $1,8 > BQ > 1,7$: gedrongen en $BQ < 1,7$: zeer gedrongen.

Bij de aandacht voor de seksuele dimorfie wordt niet de focus gelegd op de bekende verschillen tussen mannelijke en vrouwelijke dieren, maar wordt vooral ingegaan op de uiteenlopende lichaamsgrootte tussen de geslachten. Op populatieniveau wordt daarnaast de aanwezigheid van ongegroeide dekschilden bij vrouwelijke dieren besproken. De aan- of afwezigheid van groeven op dekschilden is een belangrijk geslachtskenmerk bij veel soorten.

GEGEVENSVERZAMELING

Het persoonlijk archief van de auteur bevat 3.586 Nederlandse waarnemingen van grote waterkevers, waarvan 2.871 afkomstig uit de provincie Limburg. Het resultaat van de uitwerking van de data zegt derhalve vooral iets over de in Limburg aanwezige soorten. Dit zal echter in veel gevallen representatief zijn voor de Nederlandse situatie.

De eerste waarneming uit de databank stamt uit 1979. Pas vanaf het jaar 1990 is er meer systematisch onderzoek gedaan, vooral met de bedoeling om de verspreiding van de soorten in beeld te brengen. De afgelopen 25 jaar werden echter ook veel metrische gegevens verzameld. In de meeste gevallen werd met een schuifmaat tot op 0,1 mm nauwkeurig de lengte en de breedte van de dieren opge-



FIGUUR 1

Het opmeten van lengte (a) en breedte (b) bij een mannetje van de Veengeelgerande waterroofkever (*Dytiscus dimidiatus*) (foto's: A. Lenders).



FIGUUR 2
De aanhangsels van de metacoxae (heupaanhangsels) bij de Gewone geelgerande waterroofkever (*Dytiscus marginalis*) (foto: A. Lenders).

meten [figuur 1]. De lengte wordt bepaald door de afstand van de voorrand van de kop (de clypeus) tot het uiteinde van het dekschild (apex). Dit betekent dat uitstekende monddelen of achterlijfsaanhangsels niet in de lengtemaat meegenomen worden (BARENDREGT & VAN NIEUWENHUYZEN, 1995). De breedte van de kevers is de grootste (loodrecht op de lengterichting gemeten) afstand tussen de omgeslagen randen van de dekschilden (epipleuren). Deze bevindt zich meestal in het midden van het dier of direct daarachter.

Tot 2006 werden regelmatig dieren verzameld en opgenomen in een alcoholcollectie. Deze collectie is ondergebracht bij de auteur, maar zal volgens afspraak op termijn worden overgedragen aan het Natuurhistorisch Museum in Maastricht. Na 2006 vonden alle metingen *in situ* plaats en werden de resultaten ter plekke genoteerd in een veldboekje, waarna de dieren weer op de vindplaats werden losgelaten. De meeste vangsten werden verricht met een schepnet of met fuiken, meestal als bijvangst tijdens verspreidingsonderzoek naar vissen of amfibieën.

BRAKMAN (1966) vermeldt voor Limburg het voorkomen van acht soorten grote waterroofkevers. VORST (2010) meldt dat vanaf 1967 nog maar zes soorten in deze provincie gevonden zijn. Van de Brede geelgerande waterroofkever (*Dytiscus latissimus*) en de Brilgeelgerande waterroofkever (*Dytiscus circumcinctus*) zijn alleen waarne-

mingen van vóór 1967 bekend, van de laatste soort alleen maar literatuurvermeldingen. Beide 'uitgestorven' soorten worden wel kort besproken, maar het zal duidelijk zijn dat hiervan in Limburg geen gegevens zijn verzameld.

KENMERKEN

Voor de kenmerkende verschillen tussen de grote waterroofkevers wordt verwezen naar recent (in kleur) uitgebrachte determinatieplaten (KOESE, 2010; SCHEERS, 2014). Het verschil tussen de geslachten *Dytiscus* en *Cybister* is eerder beschreven (LENDERS, 2008) en is ook gemakkelijk te achterhalen uit de gangbare determinatiewerken en de genoemde kleurenafbeldingen. De determinatie berust vooral op de gele omranding van het halsschild en de ogen, de kleur van de sternieten (achterlijfsschilden) en de vorm van de aanhangsels van de metacoxae (heupaanhangsels) [figuur 2]. Bij elke soortbespreking wordt hier dan ook niet uitgebreid bij het uiterlijk stilgestaan.

Net als bij veel andere soorten waterkevers is er sprake van seksuele dimorfie wat betreft uiterlijk en gedrag (MILLER & BERGSTEN, 2014). De mannelijke en vrouwelijke exemplaren kunnen met het blote oog meestal gemakkelijk worden onderscheiden [figuur 3]. De dekschilden van de vrouwtjes zijn vrijwel altijd gegroefd, die van de mannetjes glad. De eerste drie leden van de voortars van de mannetjes zijn sterk verbreed en vormen samen een grote ronde hechtschijf die vaak bezet is met enkele honderden zuignapjes, waarvan er meestal twee duidelijk groter zijn.

Alle in Nederland voorkomende soorten worden in de navolgende tekst besproken. Waar gebruik gemaakt is van statistische toetsing wordt bedoeld op een tweezijdig uitgevoerde Student t-toets.

Brilgeelgerande waterroofkever (*Dytiscus circumcinctus*)

De Brilgeelgerande waterroofkever lijkt het meest op de Gewone geelgerande waterroofkever (*Dytiscus marginalis*). De ogen zijn bij deze soort evenwel omgeven door een lichte rand. De heupaanhangsels zijn uitgetrokken in een spitse, maar niet extreem lange punt. De Brilgeelgerande waterroofkever komt in Limburg niet (meer) voor. In de collectie van de auteur zijn slechts drie exemplaren opgenomen: één vrouwtje afkomstig uit Groningen en twee mannetjes uit Friesland. De gemiddelde lengte van deze dieren is 31,6 mm. Het gemiddelde BQ (BQ_{gem}) bedraagt 1,96. Het vrouwtje is ongegroeft.

Gevlekte geelgerande waterroofkever (*Dytiscus circumflexus*)

De onderzijde van de Gevlekte geelgerande waterroofkever wordt gekenmerkt door langwerpige zwarte vlekken in de breedterichting van het dier, gelegen aan weerszijden op de sternieten. De vlekken reiken op de voorste achterlijfsschilden tot het midden van het dier. Op de achterste sternieten ontbreken ze. Het halsschild is geel omzoomd. De heupaanhangsels zijn uitgetrokken in lange, van elkaar divergerende scherpe punten.

Van de Gevlekte geelgerande waterroofkever zijn 162 kevers opgemeten (83 mannetjes en 79 vrouwtjes). Hiervan komen er 94 uit de



FIGUUR 3

Geslachtsdimorfie bij de Brede geelgerande waterroofkever (*Dytiscus latissimus*). Links het mannetje met gladde dekschilden en verbrede voortarsen, rechts het vrouwtje met gegroefde dekschilden (foto: P. van Hoof).

FIGUUR 4

De lengteverdeling van de mannetjes en de vrouwtjes van a) de Gevlekte geelgerande waterroofkever (*Dytiscus circumflexus*), b) de Veengeelgerande waterroofkever (*Dytiscus dimidiatus*), c) de Noordse geelgerande waterroofkever (*Dytiscus lapponicus*), d) de Gewone geelgerande waterroofkever (*Dytiscus marginalis*) en e) de Tuimelaar (*Cybister lateralis*). Met blauw zijn de mannetjes aangegeven, met rood de vrouwtjes.

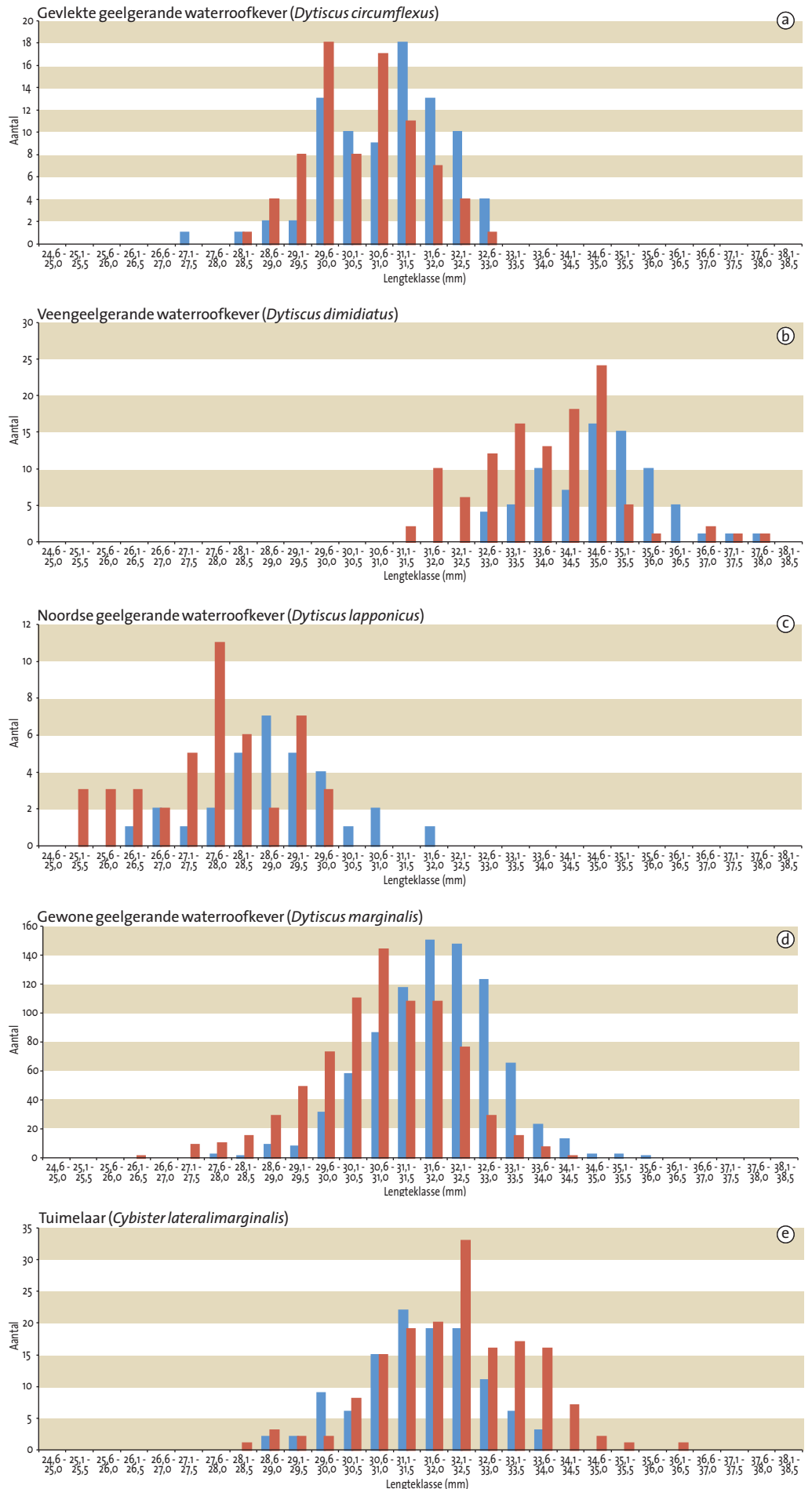
provincie Limburg (58%). De gemiddelde lengte van de mannetjes bedraagt 31,0 mm (range 27,0-33,0), die van de vrouwtjes 30,5 mm (range 28,0-33,0). Het verschil tussen de geslachten is statistisch significant ($p < 0,01$). De spreiding van de lengtematen van mannetjes en vrouwtjes is weergegeven in figuur 4a. De gemiddelde breedte van de beide geslachten verschilt niet van elkaar en bedraagt 15,1 mm. De breedterange van de mannetjes is 13,0-16,5 mm, die van de vrouwtjes 13,5-16,0 mm.

Ook het body-quotiënt van mannetjes ($BQ_{\text{gem}} = 2,05$) en vrouwtjes ($BQ_{\text{gem}} = 2,02$) is vergeleken. De lichaamsvorm is te typeren als *slank*.

Van de 49 uit Limburg bekeken vrouwtjes hadden 26 exemplaren (53,1%) geen gegroefde dekschilden. Bij de niet-Limburgse dieren (30 exemplaren) waren dit er vier (13,3%); twee exemplaren daarvan waren afkomstig uit Noord-Brabant en twee uit Gelderland.

Veengeelgerande waterroofkever (*Dytiscus dimidiatus*)

Het halsschild van de Veengeelgerande waterroofkever heeft een smalle gele voorrand; de achterrand van het halsschild bezit slechts





FIGUUR 5
Zijaanzicht van een vrouwtje
van de Veengeelgerande water-
roofkever (*Dytiscus dimidiatus*)
met doorlopende laterale streep
(foto: P. van Hoof).

een zeer smalle, vaak onderbroken, en dus moeilijk zichtbare, gele streep. De gele streep aan de zijkant van de dekschilden lijkt derhalve door te lopen over het halsschild [figuur 5]. De heupaanhangsels zijn stomp puntig, niet in een spits uitgetrokken.

Van deze soort zijn 186 exemplaren gemeten, 75 mannetjes en 111 vrouwtjes. Het merendeel (173) van de dieren (93%) is afkomstig uit Limburg. De gemiddelde lengte van de mannelijke exemplaren was 34,8 mm (range 32,5-38,0), die van de vrouwelijke exemplaren 33,8 mm (range 31,0-38,0). Bij de mannetjes was de gemiddelde breedte 17,7 mm (range 16,5-19,0), die van de vrouwtjes 17,4 mm (range 15,5-18,5). De lengtegegevens zijn weergegeven in figuur 4b. Het lengteverschil tussen de geslachten is significant ($p < 0,001$).

Het body-quotiënt voor de mannelijke kevers ($BQ_{\text{gem}} = 1,97$) en de vrouwelijke kevers ($BQ_{\text{gem}} = 1,95$) ligt dicht bij elkaar. De Veengeelgerande waterroofkever heeft op grond van het BQ een *normale* lichaamsvorm.

Vanaf het begin van het onderzoek naar de grote waterroofkevers zijn door de auteur zowel in Limburg alsook in de andere Nederlandse provincies nooit ongegroeft vrouwelijke dieren van de Veen-geelgerande waterroofkever gevonden.

Noordse geelgerande waterroofkever (*Dytiscus lapponicus*)

Ook de Noordse geelgerande waterroofkever heeft een vlekkenpatroon op de sternieten. Bij deze soort zijn de vlekken op de voorste sternieten ongeveer even lang als breed. Ze raken elkaar nooit in het midden van het dier [figuur 6]. Het halsschild is naar verhouding aan alle zijden breed omzoomd. Rond de ogen is een volledig gesloten gele rand aanwezig. De heupaanhangsels zijn lang en spits, iets korter uitgetrokken dan bij de Gevlekte geelgerande waterroofkever en meer divergerend.

In de database zijn de meetgegevens van 20 Limburgse exemplaren opgenomen, 26% van het totaal uit Nederland beschikbare kevers. De andere data zijn vooral van dieren afkomstig uit het noordoos-

ten van ons land. In totaal zijn 76 dieren opgemeten. Het betreft 31 mannelijke exemplaren met een gemiddelde lengte van 28,8 mm (range 26,0-32,0) en 45 vrouwelijke dieren met een gemiddelde lengte van 27,8 mm (range 25,0-30,0) [figuur 4c]. De lengteverschillen tussen de geslachten zijn significant ($p < 0,001$). Voor de breedte is bij de mannetjes een gemiddelde waarde vastgesteld van 14,2 mm (range 13,0-15,5), voor de vrouwtjes een waarde van 13,7 mm (range 12,5-15,0).

Ook het verschil in breedte is statistisch significant ($p < 0,001$). Vrouwtjes zijn dus kleiner dan mannetjes.

Het verschil in body-quotiënt van mannetjes ($BQ_{\text{gem}} = 2,03$) en vrouwtjes ($BQ_{\text{gem}} = 2,02$) is minimaal. Op grond van het BQ wordt de lichaamsvorm aangeduid als *slank*. Er zijn door de auteur nooit ongegroeft vrouwelijke dieren gevonden.

Brede geelgerande waterroofkever (*Dytiscus latissimus*)

De in Nederland uitgestorven gewaande Brede geelgerande waterroofkever [figuur 3] is ongeveer tien jaar geleden herontdekt in de provincie Drenthe (VAN DIJK, 2006; CUPPEN *et al.*, 2006). Inmiddels is uitgebreid onderzoek aan deze soort verricht. De auteur heeft de nieuw ontdekte vindplaatsen wel bezocht, maar geen biometrische gegevens verzameld.

Gewone geelgerande waterroofkever (*Dytiscus marginalis*)

De bovenzijde van de Gewone geelgerande waterroofkever is groen- tot bruinachtig met, evenals bij de meeste andere soorten, een duidelijke gele streep aan de zijkant van de dekschilden. Het halsschild is aan alle zijden omgeven door een brede gele rand. De ogen zijn niet geel omrand. De aanhangsels van de achterheupen lopen uit in een kort uitgetrokken punt [figuur 2].

In totaal zijn 1622 dieren van deze soort opgemeten. Het betreft 838 mannetjes en 784 vrouwtjes. Hiervan komen 1239 exemplaren uit Limburg (76%), de overige zijn verdeeld over vrijwel alle andere Nederlandse provincies. De gemiddelde lengte van de mannetjes was 31,9 mm (range 27,5-36,0), die van de vrouwtjes 30,3 mm (range 26,0-34,5). De gemiddelde breedtes waren respectievelijk 16,6 mm (range 14,0-18,5) en 15,9 mm (range 13,0-18,0). Voor de mannetjes en de vrouwtjes zijn de lengtegegevens uitgezet in een diagram [figuur 4d]. Het lengte- en breedteverschil tussen de beide geslachten is statistisch significant ($p < 0,001$).

Het body-quotiënt voor mannetjes ($BQ_{\text{gem}} = 1,92$) en vrouwtjes ($BQ_{\text{gem}} = 1,91$) verschilt slechts weinig. Beide geslachten hebben een voor waterkevers *normale* lichaamsvorm.

In de periode 1980-2016 werden in Nederland slechts zes ongegroeft vrouwtjes gevangen. Dit is 0,37% van het totaal. Van de ongegroeft dieren zijn er drie afkomstig uit Limburg en drie uit Gel-derland.

Zwartbuikgeelgerande waterroofkever (*Dytiscus semisulcatus*)

De Zwartbuikgeelgerande waterroofkever is gemakkelijk van de



FIGUUR 6

De Noordse geelgerande waterroofkever (*Dytiscus lapponicus*) schuin van onderen met kenmerkend vlekkenpatroon op de sternieten (foto: P. van Hoof).

andere soorten te onderscheiden door zijn geheel zwarte onderzijde. Het halsschild is aan de achterzijde niet gerand. Aan de voorzijde is soms wel nog een smalle gele rand zichtbaar. De aanhangsels van de metacoxae zijn afgerond.

De soort komt in Limburg slechts met één populatie voor. Hiervan zijn in de verzameling van de auteur vier exemplaren (drie mannetjes en één vrouwtje) opgenomen. In de overige Nederlandse provincies zijn geen dieren opgemeten en verzameld. De gemiddelde lengte van de vier dieren is 28,2 mm (range 27,5-29,5). Het BQ_{gem} bedraagt 2,01. Het vrouwtje is gegroefd.

Tuimelaar (*Cybister lateralimarginalis*)

De Tuimelaar is de enige vertegenwoordiger van het geslacht *Cybister* in Nederland. In eerdere publicaties is al uitgebreid bij de kenmerken en verspreiding van deze soort in Limburg stilgestaan (LENDERS 2008; 2017). Deze kever onderscheidt zich van vertegenwoordigers van het geslacht *Dytiscus* vooral door zijn spoelvormige habitus waarbij de grootste breedte achter het midden van het lichaam ligt [figuur 7]. Zowel mannetjes als vrouwtjes hebben op het oog gladde dekschilden; bij de vrouwtjes zijn deze pleura echter voorzien van een microstructuur met fijne lengtegroeven.

De resultaten van de metingen hebben betrekking op 277 dieren (114 mannetjes en 163 vrouwtjes), waarvan er 234 (87%) afkomstig zijn uit de provincie Limburg. De gemiddelde lengte van de mannelijke exemplaren is 31,6 mm, die van de vrouwelijke exemplaren 32,2 mm. De gemiddelde breedtes zijn respectievelijk 17,3 en 17,8 mm.

De lengte van de mannetjes varieerde van 28,5-34,0 mm (de breedte van 15,5-19,0 mm), die van de vrouwtjes van 28,0-36,5 mm (de breedte van 15,0-20,5 mm). In figuur 4e zijn de lengteverschillen tussen de beide geslachten af te lezen. Zowel de lengte als de breedte tussen mannelijke en vrouwelijke kevers is significant verschillend ($p < 0,001$).

Het body-quotiënt voor mannetjes (BQ_{gem}=1,83) en vrouwtjes (BQ_{gem}=1,81) wijkt slechts weinig van elkaar af. Beide geslachten hebben volgens de klassenindeling van het BQ een *normale* lichaamsvorm.

De microstructuur van de dekschilden is bij het vangen van de dieren niet gecontroleerd. Het is dus niet duidelijk of de groefjes bij vrouwelijke kevers kunnen ontbreken.

VERGELIJKENDE BIOMETRIE

Zonder de pretentie te hebben volledig te zijn, maar wel met de bedoeling inzicht te geven in de meest geciteerde biometrische data, zijn uit een aantal Europese determinatiewerken de lichaamsafmetingen van de in Nederland voorkomende grote waterroofkevers verzameld [tabel 1]. Deze worden vergeleken met de in de databank van de auteur opgeslagen gegevens. Van drie soorten zijn geen (Brede geelgerande waterroofkever) of onvoldoende (Brilgeelgerande- en Zwartbuikgeelgerande waterroofkever) gegevens beschikbaar om een vergelijking te kunnen maken. Bij de andere vijf soorten zijn genoeg dieren opgemeten om de in de literatuur genoemde biometrische gegevens te kunnen verifiëren. Over het algemeen kan worden geconcludeerd dat de lengtematen redelijk overeenkomen met de opgegeven maten in andere publicaties, er worden echter ook verschillen geconstateerd.

Bij de Gevlekte geelgerande waterroofkever is slechts één dier gevangen met een lengte van 27 mm, de normaalverdeling laat afge-

FIGUUR 7

De typisch spoelvormige habitus van de Tuimelaar (*Cybister lateralimarginalis*) waardoor de maximale breedte van het dier achter het midden ligt (foto: P. van Hoof).



zien van deze uitbijter een minimum zien van 28 mm en een maximum van 33 mm. Het optimum ligt ergens tussen de 29,5 en 31,5 mm. De lengterange is daarmee beduidend smaller (zeker aan de ondergrens) dan in de literatuuropgaven. Wat betreft de breedtegegevens, waarvan in de literatuur slechts in een tweetal publicaties opgave wordt gedaan, is de range duidelijk naar beneden verschoven. De kevers uit deze studie zijn dus aanzienlijk smaller waardoor ze met de BQ-index kunnen worden getypeerd als *slank*.

De Veengeelgerande waterroofkever is in ons land de op een na grootste vertegenwoordiger van het geslacht *Dytiscus*. De lengtegegevens uit deze studie komen overeen met de literatuuropgaven. De range van de breedtematen is echter beduidend groter dan de 17-18 mm die in andere publicaties wordt aangegeven. Dit doet vermoeden dat het aantal opgemeten exemplaren waarbij de breedte is bepaald in die studies vrij beperkt is geweest.

De biometrische data die verzameld zijn van de Noordse geelgerande waterroofkever suggereren dat deze soort in Nederland langer is dan tot nu toe verondersteld. Zowel de minimum- als maximumlengte zijn circa 2 mm groter in vergelijking met literatuurdatta, zelfs als de mannelijke uitbijter van 32 mm buiten beschouwing wordt gelaten. Desalniettemin is de Noordse geelgerande waterroofkever duidelijk de kleinste soort uit het geslacht *Dytiscus*. De range van de breedtematen is zowel naar boven als beneden groter dan in andere publicaties, maar komt qua gemiddelde overeen. Op grond van de in deze studie vastgestelde maten (BQ-index) moet ook deze soort worden aangeduid als *slank*.

Van de Gewone geelgerande waterroofkever zijn verreweg de meeste data verzameld. In totaal zijn 1.622 exemplaren opgemeten. Dit geeft de normaalverdeling van de lengtes een grote betrouwbaarheid. Wanneer de vier uitbijters buiten beschouwing blijven varieert de lichaamslengte van 27,0-34,5 mm. Deze range

Bron	Gebied	Brilgeel- gerande waterroof- kever <i>Dytiscus circumcinctus</i>	Gevlekte geelgeran- de water- roofkever <i>Dytiscus circumflexus</i>	Veengeel- gerande waterroof- kever <i>Dytiscus dimidiatus</i>	Noordse geelgeran- de water- roofkever <i>Dytiscus lapponicus</i>	Brede geel- gerande waterroof- kever <i>Dytiscus latissimus</i>	Gewone geelgeran- de water- roofkever <i>Dytiscus marginalis</i>	Zwartbuik- geelgeran- de water- roofkever <i>Dytiscus semisulcatus</i>	Tuimelaar geelgeran- de water- roofkever <i>Cybister lateralis-marginalis</i>
Lengtematen (mm)									
BRAUER (1909)	Duitsland	29-35	26-34	32-38	22-28	36-44	ontbreekt	24-30	30-35
PERRIER (1927)	Frankrijk	30-35	26-34	31-38	22-28	40	30-35	24-30	30-35
ZIMMERMANN & GSCHWENDTNER (1937)	Europa	32-36	27-33	32-39	24-28	36-44	27-35	24-30	29-37
FREUDE <i>et al.</i> (1971)	Midden-Europa	31-36	27-33	32-39	24-28	36-44	27-35	24-30	30-37
FRIDAY (1988)	Groot-Brittannië	27,0-32,0	26,0-32,0	32,0-38,0	22,0-28,0	ontbreekt	26,0-32,0	22,0-30,0	ontbreekt
NILSSON & HOLMEN (1995)	Skandinavië	29,2-36,2	27,0-33,1	29,3-39,0	24,1-30,0	38,6-44,0	27,6-35,2	22,8-31,6	29,0-37,0
DU CHATENET (2005)	Frankrijk	ontbreekt	27-33	32-39	24-28	36-44	27-35	24-30	30-37
SUTTON (2008)	Groot-Brittannië	26-32	26-32	30-38	22-28	ontbreekt	26-32	22-30	ontbreekt
SCHEERS (2014)	België	26,5-34	27,5-33,5	32-38	23-29	36-44	26-35	ontbreekt	ontbreekt
DROST & SCHREIJER (1978)	Nederland	31-36	27-33	32-39	24-28	36-44	27-35	24-30	ontbreekt
DROST <i>ET AL.</i> (1992)	Nederland	26,5-34	27,5-33,5	32-38	23-29	36-44	26,5-33,5	26-30	30-37
BARENDREGT & VAN NIEUWENHUIZEN (1995)	Nederland	31,0-36,0	27,0-33,0	32,0-39,0	24,0-28,0	36,0-44,0	27,0-35,0	24,0-30,0	30,0-33,0
KOESE (2010)	Nederland	26-34	27-34	32-38	23-29	36-44	26-34	26-30	28-37
LENDERS (deze publicatie)	Nederland	Onvol- doende data	27,0-33,0	31,0-38,0	25,0-32,0	Geen data	26,0-36,0	Onvol- doende data	28,0-36,5
Breedtematen (mm)									
ZIMMERMANN & GSCHWENDTNER (1937)	Europa	15-17	15-17	17-18	13-15	25-26	15-18	12-14	15,5-19
FREUDE <i>et al.</i> (1971)	Midden-Europa	15-17	15-17	17-18	13-15	tot 25	15-18	12-14	ontbreekt
DROST & SCHREIJER (1978)	Nederland	ontbreekt	ontbreekt	17-18	ontbreekt	ontbreekt	15-18	ontbreekt	ontbreekt
LENDERS (deze publicatie)	Nederland	Onvol- doende data	13,0-16,5	15,5-19,0	12,5-15,5	Geen data	13,0-18,5	Onvol- doende data	15,0-20,5

TABEL 1

Literatuurgegevens van lengte- en breedtematen bij de grotere soorten van de waterroofkevers (zonder uitsplitsing van de geslachten) uit de Europese literatuur vanaf 1900. De resultaten uit dit onderzoek zijn blauw gemarkeerd.

komt, evenals de range voor de lichaamsbreedte, goed overeen met de literatuurwaarden.

Van de Tuimelaar lijken in Nederland veel kleinere exemplaren voor te komen dan elders (zie ook LENDERS, 2008; 2017). Afgezien van de uitbijter van 36,5 mm worden de dieren bij ons niet langer dan 35,5 mm. De hele lengterange is duidelijk smaller dan elders. De range van de breedtematen is in vergelijking met de enige literatuurreferentie evenwel breder.

Op grond van de vastgestelde biometrische data kan worden geconcludeerd dat alleen voor de Gewone geelgerande waterroofkever de in de literatuur opgegeven maten overeenkomen met de resultaten van deze studie. Of, daarmee samenhangend, de Nederlandse (Limburgse) leefomstandigheden voor de Gevlekte geelgerande-, de Veengeelgerande-, de Noordse geelgerande waterroofkever en de Tuimelaar anders zijn dan elders verdient een nadere studie. Het is onwaarschijnlijk dat het aantal opgemeten exemplaren (en dus de statistiek) hierbij een doorslaggevende rol speelt. LENDERS (2017) geeft voor de Tuimelaar al aan dat de meetgegevens van 196 exemplaren (LENDERS, 2008) niet afwijken van metingen van 234 kevers in de latere studie. Van de Tuimelaar zijn nu de gegevens gebruikt van 277 exemplaren. Ook dit leidt niet tot veranderingen in de resultaten. Daarmee lijkt een steekproef van 150-200 waterkevers voldoende om goede conclusies te kunnen trekken over de biometrie. Alleen van de Noordse geelgerande waterroofkever zouden, evenals van de hier niet besproken soorten van het geslacht *Dytiscus*, meer data verzameld moeten worden.

LENGTE- EN BREDTEVERSCHILLEN TUSSEN DE SEXEN

Voor zover achterhaald kon worden is in de literatuur nergens onderbouwd aandacht besteed aan grootteverschillen tussen mannelijke en vrouwelijke exemplaren van de grote waterroofkevers. Toch blijkt bij de lichaamsgrootte een opmerkelijk verschil tussen de geslachten op te treden. Deze vorm van seksuele dimorfie krijgt in andere publicaties geen of weinig aandacht. In tabel 2 zijn de lengte- en breedtematen voor de vijf meest voorkomende kevers in deze studie nogmaals op een rij gezet. Bij alle vijf soorten is een significant lengteverschil aangetoond. Voor vier van de vijf soorten is er ook een verschil in breedte. Het grootteverschil is bij de Gevlekte geelgerande waterroofkever volledig toe te schrijven aan een verschil in lengte; bij deze soort is geen significant verschil in breedte geconstateerd.

Opmerkelijk is dat bij het geslacht *Dytiscus* de mannetjes groter zijn dan de vrouwtjes, terwijl dit bij het geslacht *Cybister* omgekeerd is. In hoeverre dit verschil tussen deze nauw verwante geslachten te maken heeft met de biologie en/of de ecologie van de dieren is onduidelijk. Zo is het ook onbekend of eenzelfde geslachtsverschil aanwezig is bij andere (buitenlandse) soorten uit het geslacht *Cybister*.

Op grond van de BQ-index kan bovendien worden gesteld dat mannetjes over het algemeen bij alle soorten iets slanker zijn dan vrouwtjes. Mogelijk zijn hier verbanden te leggen met de voortbeweging en de voortplanting. Bij eerder onderzoek is een verschil vastgesteld

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	Gemiddelde lengte (mm)		Significantie Verschil	Gemiddelde breedte (mm)		Significantie Verschil
		Man	Vrouw		Man	Vrouw	
Gevlekte geelgerande waterroofkever	<i>Dytiscus circumflexus</i>	31,0	30,5	p<0,01	15,1	15,1	geen
Veengeelgerande waterroofkever	<i>Dytiscus dimidiatus</i>	34,8	33,8	p<0,001	17,7	17,4	p<0,001
Noordse geelgerande waterroofkever	<i>Dytiscus lapponicus</i>	28,8	27,8	p<0,001	14,2	13,7	p<0,001
Gewone geelgerande waterroofkever	<i>Dytiscus marginalis</i>	31,9	30,3	p<0,001	16,6	15,9	p<0,001
Tuimelaar	<i>Cybister lateralimarginalis</i>	31,6	32,2	p<0,001	17,3	17,8	p<0,001

TABEL 2

Lengte- en breedteverschillen bij mannetjes en vrouwtjes van de vijf meest voorkomende grote waterroofkevers.

in activiteit gedurende verschillende perioden in het jaar (LENDERS, 2008; 2012).

ONGEGROEFDE VROUWELIJKE KEVERS

Bij alle *Dytiscus*-soorten is gekeken naar het geslachtsonderscheid op grond van al dan niet gegroefde dekschilden. Dit is een opvallend kenmerk van seksuele dimorfie dat in veel determinatietabellen wordt aangegeven. De vrouwtjes hebben gegroefde dekschilden, bij de mannetjes zijn ze glad. Dit blijkt echter niet voor alle soorten in gelijke mate te gelden.

In een verhandeling over deze specifieke seksuele dimorfie wordt door KOESE (2004) het volgende aangedragen. Er mag worden verondersteld dat vorm, grootte en aantal van de zuignapjes op de verbrede voortarsen van de mannetjes aansluiten bij de aanwezige groefsculptuur op de dekschilden van de vrouwtjes. Dit blijkt ook zo te zijn. Opmerkelijk is wel dat er binnen soorten een grote variatie is in vorm en aantal van de zuignapjes. De theorie is dat vrouwtjes groeven op de dekschilden hebben ontwikkeld om lastige mannetjes van het lijf te houden en deze niet gemakkelijk tot een copulatie te laten komen (MILLER & BERGSTEN, 2014). Bevruchting door één mannetje is namelijk voldoende, meer paringen gaan ten koste van de 'fitness'. Een copulatie kan (zeker als dit meermaals gebeurt) bij de vrouwtjes aanzienlijke inwendige verwondingen veroorzaken.

Binnen populaties van waterroofkevers komen echter ook ongegroeft vrouwtjes voor. Deze diversiteit in habitus vergt een continue aanpassing van de zuignapjes op de mannelijke voortarsen. Eerder onderzoek heeft inderdaad een correlatie aangetoond tussen het percentage gegroefde vrouwtjes in een populatie en het formaat en het aantal zuignapjes bij de mannetjes (BERGSTEN *et al.*, 2001). Bij soorten zonder ongegroeft vrouwtjes is de variatie in mannelijke zuignapjes duidelijk kleiner dan bij soorten met vrouwelijke dimorfie.

Al door NAUMANN (1955) wordt aangegeven dat het percentage ongegroeft vrouwtjes per soort varieert. Hij noemt de Gevlekte geelgerande waterroofkever als een soort waarbij de ongegroeft vrouwtjes in de meerderheid zijn. Dit wordt bevestigd door KLAUSNITZER (1996) die aangeeft dat bij deze soort vrijwel uitsluitend ongegroeft vrouwelijke exemplaren voorkomen. In de huidige studie zijn bij de Gevlekte geelgerande waterroofkever ook de meeste ongegroeft vrouwtjes vastgesteld. Opvallend hierbij is dat het percentage ongegroeft dieren in Limburg veel hoger is (53%) dan in de rest van het land (13%). Het is bekend dat het optreden van het verschijnsel sterk geografisch bepaald is (FREUDE *et al.*, 1971). SCHEERS & LAMBEETS (2014) vermelden dat de ongegroeft vorm in Frankrijk de algemeenste is, terwijl in België en Nederland juist de gegroefde

vorm het meest voorkomt. NILSSON & HOLMEN (1995) geven aan dat het aandeel ongegroeft vrouwtjes juist in oostelijke richting toeneemt. In Denemarken overheersen de gegroefde exemplaren, in Zweden de ongegroeft. Mogelijk is er dus zowel een noord-zuid- als een oost-west gradiënt, waarbij in Noordwest-Europa inclusief Groot-Brittannië (SUTTON, 2008) de gegroefde vrouwelijke dieren overheersen.

Van de Veengeelgerande waterroofkever zijn geen ongegroeft vrouwtjes gevonden. Ze schijnen bij deze soort in Europa ook niet bekend te zijn, maar wel voor te komen in het noorden van Afrika (NILSSON & HOLMEN, 1995). Van de Noordse- en de Gewone geelgerande waterroofkever zijn in het noorden van Europa beide vormen bekend. Van de eerste soort zijn bij deze inventarisatie geen ongegroeft vrouwtjes gevonden, van de tweede soort slechts een bijzonder laag percentage (0,4%). Deze bevindingen komen in grote lijnen overeen met inventarisatieresultaten uit zuidelijk Fennoscandinavië (NILSSON & HOLMEN, 1995). Van de overige soorten zijn geen of te weinig gegevens verzameld om over vrouwelijke dimorfie uitspraken te kunnen doen.

NIEUWE INZICHTEN?

Door vergelijking van de biometrische gegevens uit deze studie met die uit de literatuur is duidelijk geworden dat de lengte- en breedtegegevens in veel vroegere determinatiewerken niet volledig met die van Limburg en Nederland overeenstemmen. De indruk bestaat dat in het verleden op dat vlak veel is overgeschreven uit eerdere publicaties. Het is de auteur niet bekend of er bij de grote waterroofkevers tegenwoordig nog biometrisch onderzoek wordt uitgevoerd. Het blijft eveneens onbevredigend dat er in heel Europa zo weinig verifieerbare data zijn verzameld en gepubliceerd. Aan dat facet kan deze publicatie mogelijk een bijdrage leveren.

Nieuwe inzichten op het gebied van lengte- en breedteverschillen tussen de geslachten van een vijftal soorten zijn er zeker. Bij de Gevlekte geelgerande-, de Veengeelgerande-, de Noordse geelgerande- en de Gewone geelgerande waterroofkever zijn de mannetjes significant groter dan de vrouwtjes. Bij de Tuimelaar is een omgekeerd significant verschil aangetoond. Waarom er tussen de nauw verwante geslachten *Dytiscus* en *Cybister* in dit opzicht een discrepantie bestaat is vooralsnog niet duidelijk.

Wat betreft seksuele dimorfie bij de vrouwelijke kevers lijkt de Nederlandse situatie te passen in het Europees beeld. De aangedragen uitleg voor de evolutionaire betekenis van het verschijnsel is nog onbevredigend, zeker als in overweging wordt genomen dat er in aantalsfrequentie sterke regionale verschillen bestaan. Kortom, er is nog veel aanvullend onderzoek nodig.

DANKWOORD

Veel dank gaat uit naar de leden van de Herpetologische Studiegroep Limburg en de Vissenwerkgroep Limburg die tijdens hun inventarisatie

substantieel hebben bijgedragen aan het verzamelen van deze data. Dat geldt ook door de jaren heen voor de deelnemers aan de inventarisatieweekenden van RAVON. Paul van Hoof wordt speciaal bedankt voor het beschikbaar stellen van de foto's.

Summary

SEXUAL DIMORPHISM IN LARGE ADAPHEGA

Biometric data about the larger Adaphega in the Netherlands have been gathered over a period of more than 25 years. Most of the measurements took place in the province of Limburg. The length and width of 2330 specimens of water beetles belonging to the genera of *Dytiscus* and *Cybister* were measured. Available data on five species, the Wasp Diving beetle (*Dytiscus circumflexus*), the King Diving Beetle (*Dytiscus dimidiatus*), the Highland Diving Beetle (*Dytiscus lapponicus*), the Great Diving Beetle (*Dytiscus marginalis*) and the diving beetle *Cybister lateralmarginalis* were sufficient to allow reliable statements to be made.

Comparison with data from a selection of older and recent European literature showed that the length and width measurements of all species in the Netherlands, with the exception of the Great Diving Beetle, deviated from reported values. An explanation for this difference could not be found. The lack of recent biometric studies on Adaphega in the Netherlands and other European countries is a serious handicap in clarifying the findings.

Comparing the data of male and female specimens proved that males of the genus *Dytiscus* were statistically significantly larger than females, whereas the reverse was found (also statistically significant) in the genus *Cybister*. A relation between the body sizes of these two genera and the ecology and biology of the species is likely, but was not the subject of this investigation.

Sexual dimorphism involving sulcate elytra in females is known from many countries, though non-sulcate forms are also common. In the Netherlands, the non-sulcate form is absent or rare in many species. Only in the province of Limburg do smooth females of the Wasp Diving Beetle appear to predominate. This corresponds with the geographical pattern of this phenomenon in Europe. In most species the sulcate form seems to be the most common. The data of some species, however, are not substantial enough to draw valid overall conclusions.

Literatuur

- BARENDREGT, H. & A. VAN NIEUWENHUYZEN, 1995. Waterkevertabel voor Nederland. Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht.
- BERGSTEN, J., A. TÖYRÄ & A. NILSSON, 2001. Intraspecific variation and intersexual correlation in secondary sexual characters of three diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 221-232.
- BRAKMAN, P.J., 1966. Lijst van Coleoptera uit Nederland en het omliggende gebied. Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging. No. 2. Nederlandsche Entomologische Vereniging, Amsterdam.
- BRAUER, A., 1909. Die Süßwasserfauna Deutschlands. Heft 3-4: Coleoptera. Verlag von Gustav Fischer, Jena.
- CHATENET, G. DU, 2005. Coléoptères d'Europe. Carabes, Carabiques et Dytiques. Volume 1 Adephaga. N.A.P. Editions, Verrières le Buisson.
- DIJK, G. VAN, 2006. De brede geelgerande waterroofkever *Dytiscus latissimus* na 38 jaar weer in Nederland opgedoken (Coleoptera: Dytiscidae). *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 24: 1-6.
- CUPPEN, J.G.M., G. VAN DIJK, B. KOESE & O. VORST, 2006. De brede geelgerande waterroofkever *Dytiscus latissimus* in Zuidwest-Drenthe. *EIS-Nederland, Leiden*.
- DROST, B. & M. SCHREIJER, 1978. Waterkevertabel. Jeugdbondsuitgeverij, Amsterdam.
- DROST, M.B.P., H.P.J.J. CUPPEN, E.J. VAN NIEUKERKEN & M. SCHREIJER (red.), 1992. De waterkevers van Nederland. Uitgeverij K.N.N.V., Utrecht.
- FREUDE, H., K.W. HARDE & G. A. LOHSE, 1971. Die Käfer Mitteleuropas. Band 3, Adephaga 2, Palpicornia, Histeroidea, Staphylinoidea 1. Goecke & Evers Verlag, Krefeld.
- FRIDAY, L.E., 1988. A Key to the Adults of British Water Beetles. *Field Studies* 7: 1-151.
- KLAUSNITZER, B., 1996. Käfer im und am Wasser. Die Neue Brehm-Bücherei Band 567. Westarp Wissenschaften / Spectrum Akademischer Verlag, Magdeburg / Heidelberg.
- KOESE, B., 2004. Het raadsel opgelost? Een nieuwe verklaring voor de dekschildsculptuur van enkele waterroofkevers (Coleoptera: Dytiscidae). *Amoeba* 78(3): 10-12.
- KOESE, B., 2010. Zoekkaart geelgerande waterroofkevers. *EIS-Nederland, Leiden*.
- LENDERS, A.J.W., 2007. De Grote spinnende wator in Limburg. *Natuurhistorisch Maandblad* 96(1): 6-12. *Dytiscus*. *Natuurhistorisch Maandblad* 96(6): 170-175.
- LENDERS, A.J.W., 2008. Verspreiding en ecologie van de grote waterroofkevers in Limburg. Habitatvoorkeur van de Tuimelaar (*Cybister lateralmarginalis*). *Natuurhistorisch Maandblad* 97(12): 232-241.
- LENDERS, A.J.W., 2012. Waterkevers op Landgoed Hoosden. Mobiliteit en populatiegedrag bij enkele grotere soorten. *Natuurhistorisch Maandblad* 101(6): 105-110.
- LENDERS, A.J.W., 2017. Ecologie van de Tuimelaar in Limburg. Meer informatie over lichaamsvorm, ecologie en verspreiding. *Natuurhistorisch Maandblad* 106(10): 175-178.
- MILLER, K.B. & J. BERGSTEN, 2014. Predaceous Diving Beetle sexual systems. In: D.A. Yee (red.), *Ecology, systematics, and the natural history of predaceous Diving Beetles (Coleoptera: Dytiscidae)*. Springer, Dordrecht: 199-233.
- NAUMANN, H., 1955. Der Gelbrandkäfer. Die Neue Brehm-Bücherei. Heft 162. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- NILSSON, A.N. & M. HOLMEN, 1995. The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. II. Dytiscidae. *Fauna Entomologica Scandinavica*. Volume 32. E.J. Brill, Leiden / New York / Köln.
- PERRIER, R., 1927. La faune de la France. Tome 5. Coléoptères (première partie). Librairie Delagrave, Paris.
- SCHEERS, K., 2014. Geelgerande waterroofkevers in Vlaanderen. Sterk bedreigd of onderbemonsterd? Bijlage: Determinatiesleutel. *Natuur.focus* 13(4): 156-161.
- SCHEERS, K. & K. LAMBEETS, 2014. Geelgerande waterroofkevers in Vlaanderen. Sterk bedreigd of onderbemonsterd? *Natuur.focus* 13(4): 156-161.
- SUTTON, P., 2008. The larger water beetles of the British Isles. The Amateur Entomologists' Society, Orpington.
- VORST, O., 2010. Catalogus van de Nederlandse kevers. Nederlandse Entomologische Vereniging, Amsterdam.
- ZIMMERMANN, A. & L. GSCHWENDTNER, 1937. Bestimmungs-Tabellen der Europäischen Coleopteren. Monographie der Paläarktischen Dytiscidae. VIII. Dytiscinae (Eretini, Hydaticini, Thermonectini). Verlag von Edmond Reitters Nachfolger Emmerich Reitter, Naturhistorisches Institut und Entomologische Buchhandlung, Troppau.