

De Cordulegaster-soorten zijn te groeperen in bepaalde soortsgroepen. Hiernaar wordt onderzoek gedaan door Gert-Jan van Pelt. Met name onderzoekt hij hun verspreiding en poogt hij te herleiden hoe en wanneer de soorten zijn ontstaan in de loop van de evolutie.

Gert-Jan van Pelt

De Cordulegaster-soorten van Europa en Voor-Azië

Bronlibellen (Cordulegastridae) zijn grote zwartgeel gekleurde Anisoptera. Zij zijn, afgezien van hun tekening, makkelijk te herkennen aan het feit dat de samengestelde ogen elkaar slechts op één punt raken. De mannetjes hebben karakteristiek gevormde anale aanhangels (appendices), een anale driehoek in de achtervleugels en 'oortjes' (auriculae) aan het tweede abdominale segment;

de vrouwtjes missen deze kenmerken maar zijn te herkennen aan de goed ontwikkelde ovipositor

Met deze ovipositor zijn de vrouwtjes in staat eitjes af te zetten in redelijk snel stromende beekjes waarin voldoende zuurstof is opgelost. De larven leven zo'n 3 tot 7 jaar in dergelijke beekjes, voor het grootste deel van de tijd ingegraven in de zan-

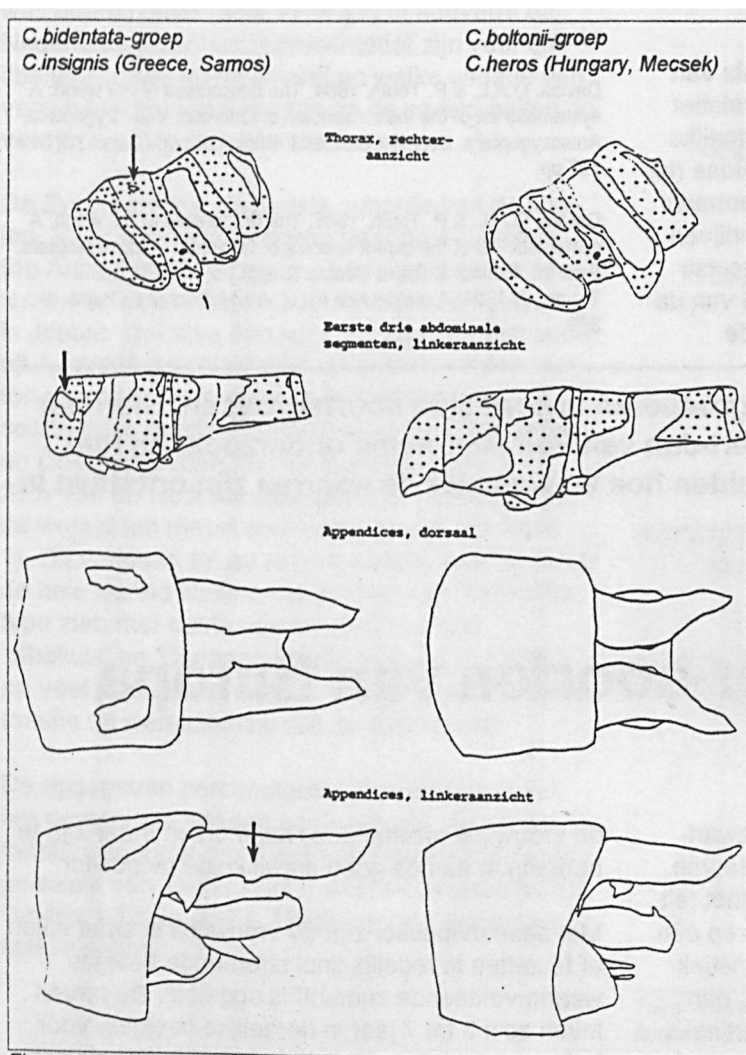
dige of modderige bodem. Vanuit zo'n hinderlaag positie zijn ze in staat prooien te vangen, die door het water zweven of zich over de beekbodem voortbewegen. De nogal lange ontwikkelingstijd van de larven is waarschijnlijk afhankelijk van de beschikbare hoeveelheid voedsel. Het genus *Cordulegaster* is in Nederland alleen vertegenwoordigd door *C. boltonii*, die, zij het schaars, voorkomt in oostelijk Noord-Brabant en Limburg. In de ons omringende landen komt nog een tweede soort voor, *C. bidentata*, bijvoorbeeld in de Ardennen, oostelijk en zuidelijk Frankrijk en in grote delen van Duitsland. Zuid-Europa is veel rijker aan *Cordulegaster* soorten, wat veelal toegeschreven wordt aan soortsvorming gedurende de ijstijden. Toen ik zo'n tien jaar geleden in het kader van mijn studie biologie begon te werken aan deze

groep, was de precieze status van enkele van de beschreven soorten, ondersoorten en/of (al dan niet geografische) variëteiten nog onduidelijk. Hierin is in de loop van de laatste jaren verandering gekomen waarover ik voor de N.L.O. al eens eerder een lezing heb gegeven. Daarom zal ik het, ondanks de titel van mijn lezing, het nu niet zozeer hebben over de verschillende soorten en hoe deze te onderscheiden, maar meer over hun verspreiding en mijn pogingen te herleiden hoe en wanneer de soorten in de loop van de evolutie zijn ontstaan. Ik hoop komend jaar een revisie te publiceren, welke zich zal beperken tot de *C. boltonii* soortsgroep.

De *Cordulegaster boltonii* soortsgroep

De soorten van de *C. boltonii* soortsgroep zijn relatief gemakkelijk te onderscheiden van andere *Cordulegaster* soorten. Het belangrijkste kenmerk is de vorm van de anale aanhangels bij de mannetjes; deze tangen worden bij de paring gebruikt om de vrouwtjes achter de kop vast te grijpen (Zie figuur 1). Verder zijn enkele andere kenmerken, bijvoorbeeld in het vlekkenpatroon en de vleugeladering te gebruiken voor het onderscheid. Ook de larven zijn goed te onderscheiden van die van bijvoorbeeld *C. bidentata*. Laatstgenoemde heeft bovendien een voorkeur voor bronnen en kleine bronbeekjes, terwijl *C. boltonii* in wat grotere beken leeft.

Op grond van het feit dat alle soorten van de *C. boltonii* soortsgroep een aantal gemeenschappelijke kenmerken bezitten, welke afwezig zijn bij alle andere *Cordulegaster* soorten, is het logisch te veronderstellen dat de *C. boltonii* soortsgroep één gemeenschappelijke voorouder heeft gehad, met andere woorden: de groep is monophyletisch. De verspreiding van de Europese soorten is als volgt: *C. princeps* in Marokko, *C. boltonii* (inclusief de ondersoorten *C. b. alairica* en *C. b. immaculifrons*) in



Figuur 1. De verschillen tussen de twee subgroepen binnen het geslacht *Cordulegaster* (Leach).

Noord-Afrika en geheel West-Europa tot in Skandinavië en Letland, *C. trinacriae* in Zuid-Italië en Sicilië, *C. heros* in de westelijke Balkan tot in Oostenrijk en *C. picta* (voorheen *C. charpentieri* genoemd) in Zuid-Oost Europa en Turkijë tot in de Kaukasus. Verder zijn de afgelopen jaren twee nieuwe soorten beschreven, t.w. *C. vanbrinckae* uit Noord-Iran, en *C. orientalis* uit Oost-China.

Het vicariantiepatroon

Wat aan de Europese distributiekaart opvalt is dat de scheiding tussen de soorten zeer scherp is: in feite is het gezamenlijk voorkomen van twee verschillende soorten vermeld van slechts drie plaatsen in Europa: in Marokko, in de buurt van Rome en ten westen van Wenen. Blijkbaar sluiten de soorten van de soortsgroep elkaar uit; ze kunnen niet gezamenlijk voorkomen, ten gevolge van het feit dat hun habitatsvoorkeur hetzelfde is. Blijkbaar zijn de soorten ontstaan doordat het areaal van de voorouder gesplitst is geweest (bv. door eilandvorming of vergletsjering) en waar de nieuw ontstane soorten bij het uitbreiden van hun areaal elkaar weer ontmoetten, is er een scherpe grens ontstaan. Wanneer de grenzen tussen de soorten duidelijk genoeg vastgesteld zijn, is het in principe mogelijk om alleen al op basis van de vindplaats een exemplaar te determineren; daarom wil ik graag zoveel mogelijk gegevens van alle Cordulegaster soorten verzamelen.

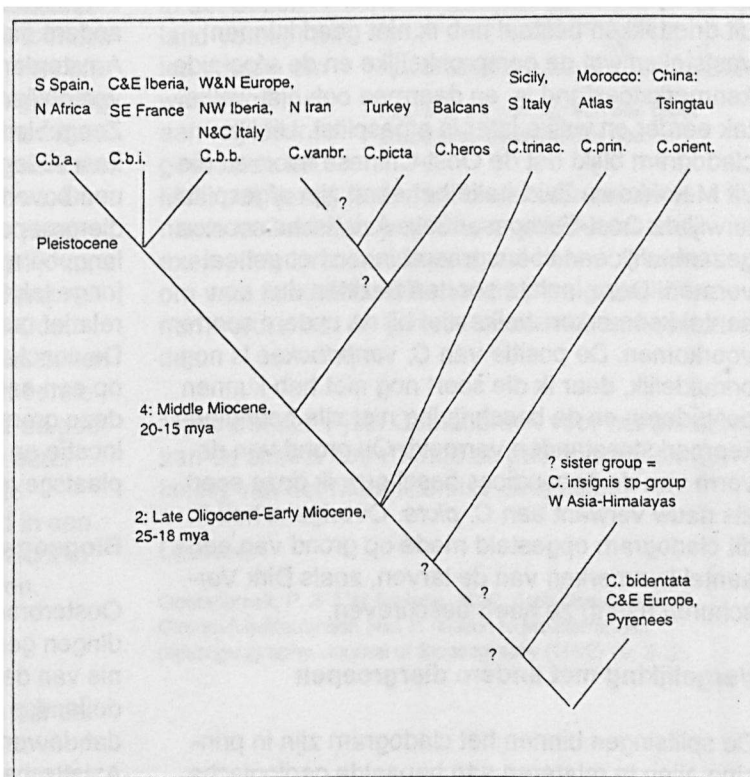
Uit de verspreidingskaart blijkt, dat met name in Turkijë nog wat witte vlekken zitten, reden om mijn eigen veldonderzoek daarop te concentreren. Zo liggen de bekende vindplaatsen van *C. picta* behoorlijk ver van elkaar, en de mogelijkheid is niet uitgesloten dat bijvoorbeeld de Kaukasische populaties een aparte soort vormen. Daarnaast komt in Turkijë ook *C. insignis* voor, een soort waarvan diverse ondersoorten zijn beschreven die waarschijnlijk voor een groot deel als echte soorten beschouwd kunnen worden. De moeilijkheid ligt hierin dat de anale aanhangelselen van *C. insignis* en verwanten weinig verschillen vertonen; omdat de meeste Cordulegaster soorten nogal variabel

zijn, is het moeilijk te bepalen welke verschillen in het vlekkenpatroon voor determinatie gebruikt kunnen worden. Ook komt in Turkijë *C. mzymtae* voor, een soort waarvan nog maar weinig bekend is. Van deze soort heb ik eierleggende wijfjes kunnen observeren, en vast kunnen stellen dat ze een ongeveer zelfde habitatskeuze hebben als *C. bidentata*.

Phylogenetische analyse (cladistiek)

Zoëven heb ik al de term 'monophyletisch' laten vallen, een term uit de cladistiek. Hoewel het principe van cladistiek niet makkelijk in enkele woorden is samen te vatten, wil ik dit toch kort even aanstippen.

Cladistiek is het analyseren van de kenmerken van dieren of planten, door deze te vergelijken met andere organismen. Hierbij wordt steeds een kenmerkstoestand bepaald: een structuur of vlekje is aan- of afwezig, de vorm van de appendages is zus of zo, etc. Van twee nauw verwante soorten met bv. slechts één determinatiekenmerk weten we echter niet welke van de twee kenmerks-



Figuur 2. Cladogram van de *C. boltonii* soortsgroep en de mogelijke verwantschap met andere Cordulegaster soorten, met een indicatie van de vicariantie gebeurtenissen.

toestanden het oorspronkelijkst is. Hier kunnen we achter komen door dit kenmerk te vergelijken met andere, wat minder nauw verwante soorten. Komt één van de twee kenmerkstoestanden (wel of geen bepaald vlekje) van één van de twee nauw verwante soorten niet voor bij de andere, minder verwante soorten, en het andere kenmerkstoestand wèl, dan kunnen we de eerste kenmerkstoestand als afgeleid, en de tweede toestand als oorspronkelijk beschouwen. Op grond van een dergelijke analyse (het liefst gebaseerd op zoveel mogelijk kenmerken) kan men afleiden hoe de voorouder van de twee soorten eruit heeft gezien. Meestal liggen de zaken echter wat gecompliceerder dan ik het nu vertel. Hierop zal ik nu verder niet ingaan.

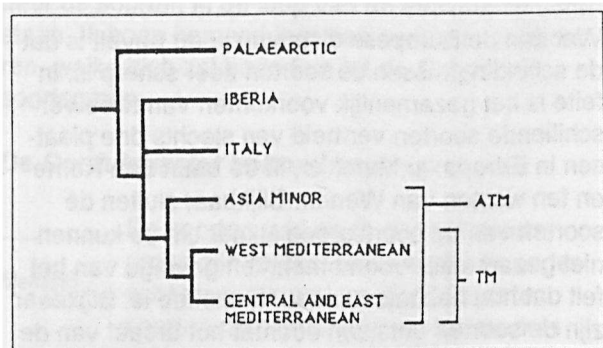
Cladogram (stamboom) van de *C. boltonii* soortsgroep

Met behulp van deze techniek heb ik de kenmerken van de soorten binnen de *C. boltonii* soortsgroep geanalyseerd (Figuur 2 op vorige pagina: cladogram). Bij elke splitsing in de stamboom zijn er dus kenmerkstoestanden veranderd, welke ik bij de analyse heb gebruikt. Daar waar een splitsing uit drie takken bestaat heb ik niet goed kunnen vaststellen wat de oorspronkelijke en de afgeleide kenmerkstoestand is, en daarmee ook niet welke tak eerder en welke later is afgesplitst. Uit het cladogram blijkt dat de Oost-Chinese soort en die uit Marokko en Zuid-Italië het eerst zijn afgesplitst, terwijl de Oost-Europese/Klein-Aziatische soorten gezamenlijk een soortsgroep binnen het geheel vormen. Deze laatste soorten bezitten dus een aantal kenmerken welke niet bij de andere soorten voorkomen. De positie van *C. vanbrinckae* is nog onduidelijk, daar ik die soort nog niet heb kunnen bestuderen en de beschrijving niet alle benodigde kenmerkstoestanden vermeld. Op grond van de vorm van de appendices beschouw ik deze soort als nauw verwant aan *C. picta*. Overigens heb ik dit cladogram opgesteld mede op grond van een aantal kenmerken van de larven, zoals Dirk Verschuren (Gent) ze heeft beschreven.

Vergelijking met andere diergroepen

De splitsingen binnen het cladogram zijn in principe allen te relateren aan bepaalde geologische gebeurtenissen. Daarnaast staat de soortsvorming binnen het genus *Cordulegaster* waarschijnlijk niet

geheel op zichzelf. Wanneer een groep *Cordulegaster* populaties gescheiden is geraakt van de rest, is het heel goed denkbaar dat deze scheiding ook voor andere dieren en planten van belang is geweest. Een stuk land wat losraakt van het vasteland herbergt meerdere organismen, of liever een geheel ecosysteem. Bij al deze organismen is gedurende de periode van isolatie de mogelijkheid van (zgn. allopatrische) soortsvorming aanwezig. In principe zou dus 'mijn' cladogram

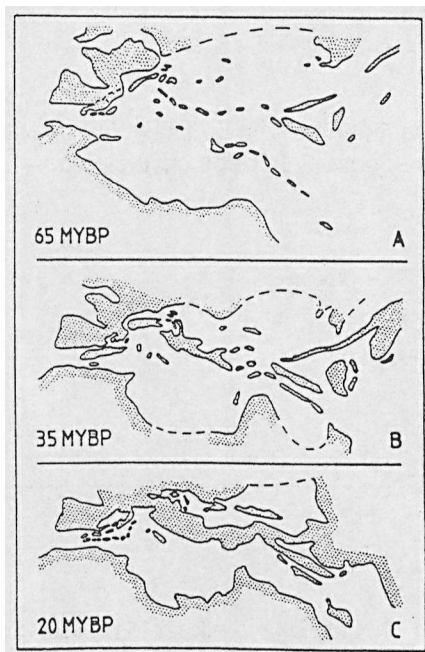


Figuur 3. Algemeen cladogram.

vergelijkbaar moeten of kunnen zijn met dat van andere dieren. Pjotr Oosterbroek (Universiteit van Amsterdam) heeft een aantal cladogrammen van verschillende diergroepen uit het Middellandse Zeegebied met elkaar vergeleken. Door ze 'op elkaar te leggen' zijn een paar vergelijkbare patronen boven tafel gekomen. Zo blijken meerdere diergroepen (w.o. salamanders, kikkers, vlinders, langpootmuggen en schorpioenen) een relatief jonge tak te hebben in Oost-Europa/Klein-Azië, en relatief oude takken in Marokko, Sicilië en Spanje. De conclusie lijkt gerechtvaardigd dat (in elk geval op een aantal punten) de soortsvorming binnen al deze groepen op dezelfde geïsoleerd geraakte locatie en in dezelfde geologische periode heeft plaatsgevonden (Figuur 3).

Biogeografische conclusies

Oosterbroek & Arntzen (1992) hebben hun bevindingen gerelateerd aan de laatste stand van kennis van de geologische ontwikkeling van het Middellandse Zeegebied (Figuur 4). Zij concluderen dat de vorming van de Oost-Europese/Klein-Aziatische takken in de verschillende cladogrammen plaatsgevonden moet hebben in de periode dat een landmassa, grofweg corresponde-



Figuur 4. Geologische ontwikkeling van het Middellandse Zeegebied.

rend met de huidige Balkan en Turkijë, een groot eiland vormde in dit gebied (Figuur 5). Dit eiland bestond in het Midden Mioceen, zo'n 20 tot 15 miljoen jaar geleden, waarna het weer verbonden werd met het vasteland. De Siciliaanse/Zuid-Italiaanse fauna ontstond toen Sicilië afbrak van het Iberisch schiereiland zo'n 25 miljoen jaar geleden. Het ontstaan van de Marokkaanse fauna heeft in grofweg dezelfde periode plaatsgevonden, toen een eiland gevormd werd dat later tegen Afrika aanbotste en de vorming het Atlasgebergte tot gevolg had. De ondersoorten van *C. boltonii* zijn naar alle waarschijnlijkheid ontstaan in de Pleistocene ijstijden, dus relatief recent. Opvallend is huidige verspreiding van *C. boltonii immaculifrons* in Zuid-Oost Frankrijk, terwijl het logisch lijkt te veronderstellen dat de vergletsjering van de Pyreneeën in eerste instantie verantwoordelijk is geweest voor de geografische isolatie. Waarschijnlijk heeft de beter aan warmere omstandigheden aangepaste Spaanse ondersoort zijn areaal uitgebreid in een relatief warme periode na de ijstijden, wellicht in het zgn. Atlanticum, zo'n 6000 jaar geleden.

Afsluitend

De hoofdconclusie van mijn onderzoek is dat de soorten van de *C. boltonii* soortsgroep ruim voor de Pleistocene ijstijden al waren ontstaan, en dus veel ouder zijn dan veelal gedacht. Het cladogram en het daarbij behorende verspreidingspatroon zijn

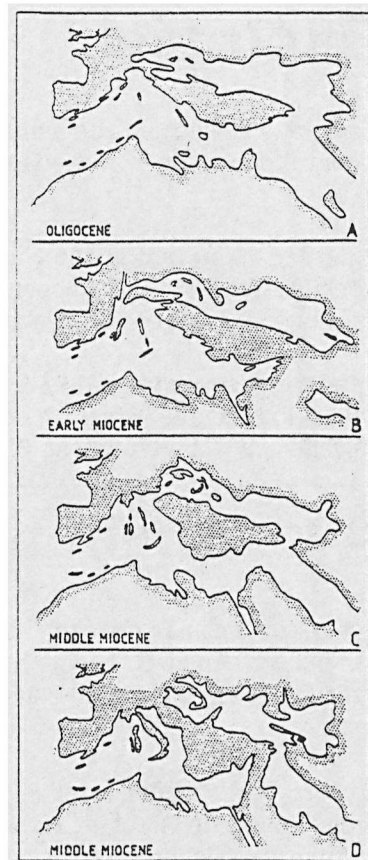
voor een belangrijk deel vergelijkbaar met wat voor andere diergroepen is gevonden.

Ik hoop dat deze lezing een goede indruk heeft gegeven over de aard van mijn onderzoek. Verder hoop ik dat ik in de toekomst nog beter in staat ben het vicariantiepatroon vast te stellen; hiervoor zou ik iedereen, die tijdens vakantie in het buitenland verblijft willen vragen om waarnemingen aan mij door te geven, en het liefst ook (enig) materiaal te verzamelen (met name in Oost-Europa), want zonder voldoende exemplaren voor onderzoek zal het nooit lukken om vast te stellen welke kenmerken gebruikt kunnen worden om de diverse soorten te onderscheiden.

Met dank aan Pjots Oostenbroek voor het afstaan van de sheets betreffende de geologische ontwikkeling van het Middellandse Zeegebied.

Literatuur

Oostenbroek, P. & J.W.Arntzen, 1992. Area-cladograms of Circum-Mediterranean taxa in relation to Mediterranean palaeogeography. *Journal of Biogeography* (1992) 19, 3-20.



Figuur 5. De vorming van een groot eiland in de Middellandse Zee.