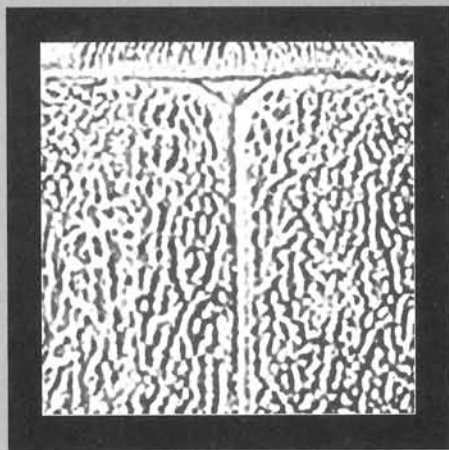


# Het raadsel opgelost?

## Een nieuwe verklaring voor de dekschildsculptuur van enkele waterroofkevers (Coleoptera: Dytiscidae)



Je vindt soms patronen vormen en verschijnselen in de natuur die zo vreemd, onhandig of overdreven lijken dat je je er eigenlijk geen logische functie bij kunt voorstellen. Een dergelijk mysterieus verschijnsel kennen we van de Geelgerande waterroofkever (*Dytiscus* sp.). Deze knots van een waterroofkever en de schrik van iedere tuinvijver vertoont een opvallende seksuele dimorfie: de mannetjes hebben gladde dekschilden, terwijl die van het vrouwtje sterk gegroefd zijn. Heel wat wetenschappers hebben inmiddels hun hoofd gebroken over de functie van deze opmerkelijke groeven, maar geen van hen kwam met een plausibele verklaring. Of toch? Recentelijk publiceerden drie Zweedse onderzoekers een artikel die de eeuwenoude kwestie in een nieuw daglicht plaatst. (Bergsten et al 2001).

Wereldwijd leven er ongeveer 3000 waterroofkevers. De meeste daarvan, maar met name de grote soorten binnen de subfamilie Dytiscinae, vertonen een opmerkelijke seksuele dimorfie. De mannetjes hebben gladde dekschilden en een verzameling zuignapjes aan de verbreedde voor- en middentarsleden (fig. 2). Bij de vrouwtjes daarentegen ontbreken de zuignapjes en zijn de dekschilden in de regel sterk gegroefd (fig. 3). Darwin opperde in 1871 dat de groeven een hulpmiddeltje zouden zijn voor het mannetje, zodat hij haar stevig kon vastpakken. Bij nadere bestudering bleek deze hypothese volkomen in tegenspraak met de werkelijkheid. Het mannetje is voor de hechting aan het vrouwtje volledig afhankelijk van zijn zuignapjes en zodoende gebaat bij een zo glad mogelijke structuur. Waarom dan die groeven? Prachtige theorieën zijn er intussen verzonnen. Het zou een aanpassing zijn aan klimatologische omstandigheden. Het zou een hulpmiddel zijn voor hoogzwangere vrouwtjes om beter aan het wateroppervlak te kunnen blijven hangen. Of, zoals de Zweedse onderzoekers nu beweren: het is een stukje defensie, om lastige mannetjes van het lijf te houden...

eigenschappen alleen in stand gehouden zouden kunnen worden door competitie binnen het geslacht (zoals rivaliserende mannetjes) en een sterke selectiedruk veroorzaakt door de andere sexe (gewoonlijk het vrouwtje). Diverse experimenten hebben later uitgewezen dat bij veel soorten de meest extreme eigenschap (bijvoorbeeld de langste staart) inderdaad een indicator is voor bijvoorbeeld een goede gezondheid of "goede genen" van de partner. In dit plaatje past ook de veronderstelling dat de groeven van waterkevervrouwtjes een hulpmiddel zouden zijn tijdens de copulatie. Groeven zouden, met andere woorden, bijdragen aan het reproductief succes en dus door seksuele selectie in stand gehouden of versterkt worden. Toch lijkt dit concept van rivaliserende mannetjes en selectieve vrouwtjes niet voor alle dieren op te gaan. Met name onder de insecten lijken vrouwtjes geen enkele vrijwillige partnerkeus te hebben. Het lijkt wel of ze zonder enige hofmakerij worden gegrepen en door het mannetje tot copulatie worden geforceerd. Hoe kan dit verschijnsel in de context van de evolutietheorie worden verklaard?

### Sexuele selectie

Na het formuleren van zijn evolutietheorie, introduceerde Darwin het principe van seksuele selectie om daarmee een aantal opmerkelijke patronen en verschillen tussen mannetjes en vrouwtjes te kunnen verklaren. Darwin constateerde dat met name mannetjes van veel soorten vaak extravagante structuren bezitten, die op het eerste gezicht niet veel fitness-voordeel lijken te hebben, maar eerder een risicofactor vormen. Darwin beredeneerde dat deze

### Sexuele conflicten

Een relatief recente theorie ziet seksuele selectie niet langer als louter een coöperatief spel tussen mannetjes en vrouwtjes, maar (bij bepaalde soorten) als een continu belangenconflict tussen beide geslachten. Je kunt je voorstellen dat een vrouwtje van een willekeurig insect voldoende heeft aan één of hooguit enkele mannetjes om al haar eitjes te bevruchten. Iedere extra copulatie gaat ten koste van de fitness van het vrouwtje. Zeker onder soorten waarbij het mannetje geen "bruidschat" (zoals een



Figuur 1: De onderzochte soorten. Van links naar rechts: *Graphoderus zonatus verrucifer*, *Dytiscus dimidiatus* en *Dytiscus lapponicus*

Bram Koese  
Groenhovenstraat 12  
2311BT Leiden  
Koesii@yahoo.com  
071-5125576

komen ook ongegroefde exemplaren voor. De mate van variatie, zowel wat de mannetjes als de vrouwtjes betreft, kan per populatie nogal verschillen. Dit gegeven bracht de Zweedse onderzoekers op een idee.

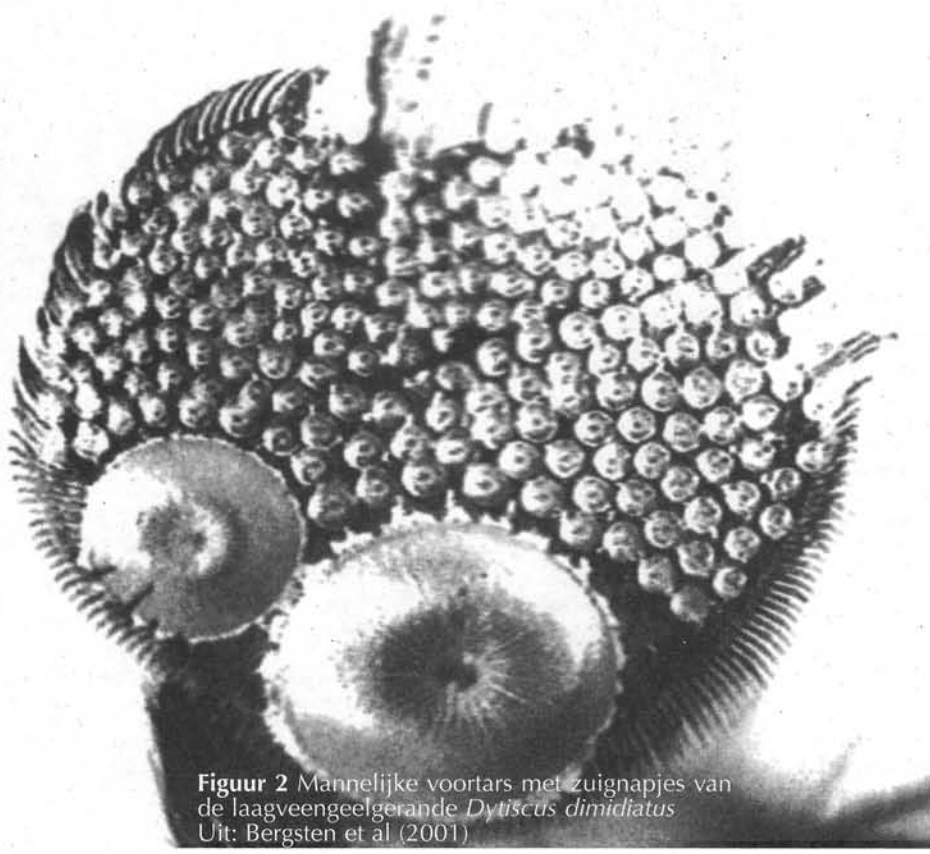
### Onderzoek in Zweden

In het licht van de "sexual conflict" theorie onderzochten de Zweedse onderzoekers drie soorten waterkevers (zie fig. 1), te weten:

- 1) *Dytiscus lapponicus* (Veenmosgeelgerande), een soort met dimorfe vrouwtjes die hetzij glad, hetzij gegroefd zijn;
- 2) *Dytiscus dimidiatus* (Laagveengeelgerande), een soort waarvan zeer zelden ongegroefde vrouwtjes worden gevonden (deze zijn noch uit Zweden, noch uit Nederland bekend), en
- 3) *Graphoderus zonatus verrucifer* Een kleiner familielid van de geelgerande waterroofkever met eveneens dimorfe vrouwtjes. Deze vrouwtjes zijn hetzij glad, hetzij grof gekorrelt en bezet met een dichte beharing.

De kevers werden verzameld op uiteenlopende locaties in Zweden. Vervolgens werden van de geconserveerde dieren een groot aantal geslachtskenmerken en algemene kenmerken opgemeten zoals de diameter van de zuignapjes en het aantal hiervan per tars, de lengte van de dekschilden en de breedte van het borststuk.

Verder werd, indien er genoeg beesten waren verzameld, een schatting gemaakt van het percentage gegroefde vrouwtjes per populatie. Tenslotte werden de gegevens met behulp van een principale componenten analyse (PLS) geanalyseerd. Dit is een statistische toets waarin een groot aantal variabelen kunnen worden ingevoerd en waarbij alle kenmerken die zich hetzelfde "gedragen" (de gecorreleerde variabelen) worden samengevoegd een kleiner aantal ongecorreleerde variabelen (componenten genaamd).



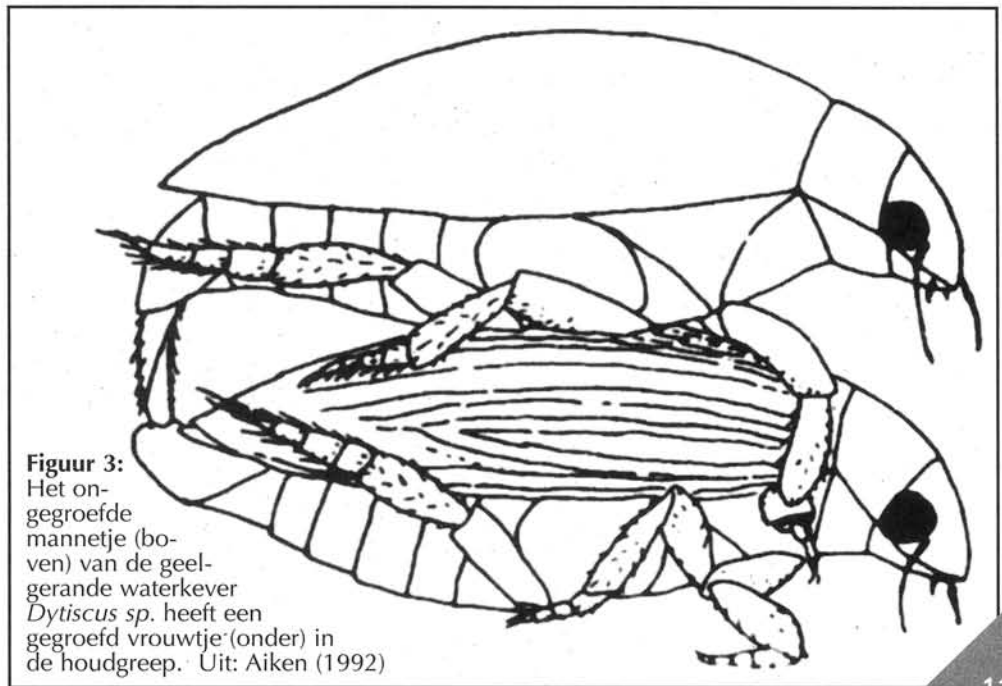
**Figuur 2** Mannelijke voortars met zuignapjes van de laagveengeelgerande *Dytiscus dimidiatus*  
Uit: Bergsten et al (2001)

voedselpakketje) overhandigt, is copuleren een kostbare zaak. Immers, de copulatie neemt gewoonlijk veel tijd in beslag die ook aan foerageren had kunnen worden besteed (energiekosten), en haar genitaliën of andere lichaamsdelen lopen het risico te worden beschadigd met alle mogelijke gevolgen van dien. Mannetjes daarentegen, hoeven gewoonlijk vrijwel niets te investeren in hun nakomelingen en zijn daarom gebaat bij juist zoveel mogelijk copulaties ten behoeve van hun fitness. Dit leidt tot de paradoxale situatie dat het voor vrouwtjes gunstig is om structuren te ontwikkelen waarmee mannetjes geweerd kunnen worden, terwijl het voor mannetjes juist loont om structuren te ontwikkelen waarmee lastige vrouwtjes in de houdgreep kunnen worden gelegd. Inmiddels zijn er heel wat experimenten uitgevoerd om de sexual conflict theorie te bewijzen. In de meeste gevallen betrof het echter experimenten waarmee mannelijke structuren kunnen worden verklaard. Dat is vreemd. Aangezien de theorie een seksuele wapenwedloop voorspelt, zou je ook voorbeelden verwachten van afweermechanismen bij de vrouwtjes. Voor zover bekend is er tot nu toe slechts één onderzoek verricht (naar Schaatsenrijders) waarbij dergelijke afweermechanismen werden aangetroffen. Meer evidentie is dus gewenst.

### Waterroofkevers

Waterroofkevers zijn een typisch voorbeeld van een insectengroep waarbij het mannetje het vrouwtje tot copuleren forceerd. Aiken (1992), die 33 copulatie(pogingen) filmde van de Noord Amerikaanse geelgerande waterroofkever *Dytiscus alaskanus*, schrijft het volgende: "In all mounting attempts, the female attempted to escape by a sudden acceleration, swimming in an erratic tumbling fashion and by diving to the bottom of the tank so that the male was driven

into the substrate." Dit opvallende "ontsnappedrag" is representatief voor alle geelgerande waterroofkevers. Om te voorkomen dat het vrouwtje zich met een snoekduik in de modder boort, is het voor het mannetje noodzakelijk om zich bij de eerste aanraking direct vast te hechten met zijn zuignappen (fig. 2). Alleen dan kan een copulatie tot stand komen. Het is experimenteel bewezen dat mannetjes, waarbij de piepkleine zuignapjes van de poten zijn verwijderd, inderdaad niet meer tot paren in staat zijn. Het is opvallend dat we zowel onder mannetjes als onder vrouwtjes juist in de geslachtskenmerken uitzonderlijk veel variatie vinden. Binnen de mannetjes kan het aantal zuignappen, maar ook de grootte hiervan sterk variëren. Vrouwtjes zijn, zoals gezegd, in de regel gegroefd, maar binnen veel soorten



**Figuur 3:** Het ongegroefde mannetje (boven) van de geelgerande waterkever *Dytiscus* sp. heeft een gegroefd vrouwtje (onder) in de houdgreep. Uit: Aiken (1992)

## Resultaten

Inderdaad vonden de onderzoekers, zoals verwacht, veel variatie in uiterlijke kenmerken. Om de mate van variatie uit te drukken in een getal, berekenden de onderzoekers een "Coefficient of Variance". Telkens bleek dat de geslachtskenmerken veel hoger scoorden en dus meer variatie vertoonden dan de overige (lengte)maten.

Bovendien bleek dat er significante verschillen konden worden aangetoond tussen de verschillende meren (populaties). Tot zover niks nieuws onder de waterspiegel.

Opmerkelijk genoeg bleek het niet mogelijk om enig verband te vinden tussen de lichaamsgrootte en het aantal of formaat van de zuignappen. Met andere woorden: als je een grote kever bent, heb je niet per definitie meer zuignappen. Toen de onderzoekers vervolgens na gingen of er een correlatie gevonden kon worden tussen het percentage gegroefde vrouwtjes in een populatie en de mannelijke variabelen ontdekten ze iets vreemds. De zuignappen van *Graphoderus zonatus verrucifer* vertoonden een duidelijke correlatie met het percentage gegroefde vrouwtjes, maar dit betrof zowel positieve als negatieve correlaties. Oftewel: des te meer gegroefde vrouwtjes er zich in een populatie bevonden, des te groter sommige zuignappen worden en des te kleiner sommige anderen. Je zou kunnen denken, wat een waardeloze resultaten, maar het bleek om een heel consistent patroon te gaan. Wat bleek: hoe meer gegranuleerde vrouwtjes in een populatie, des te groter de drie grootste zuignappen werden en des te kleiner de (circa 30) resterende kleine zuignappen maar des te groter in aantal!

Deze resultaten suggereren dat er een duidelijk verband is tussen het formaat en het aantal mannelijke zuignappen en het percentage gegroefde vrouwtjes in een populatie. Daarbij lijkt het er op dat er sprake is van een soort bipolair selectieproces, waarbij middelgrote zuignappen worden wegbezuinigd en plaats maken voor een groter aantal kleinere en enkele grote zuignapjes naarmate er meer gegroefde vrouwtjes in een populatie aanwezig zijn.

## Discussie

Kunnen we nu concluderen dat de groeven, putjes, haren en richels van watervrouwtjes bedoeld zijn om de avances van seksuele mannetjes te torpederen? Nee. Met het onderzoek zijn we slechts een stapje verder gekomen in de zoektocht naar de functie van de (groef)sculptuur. In *Graphoderus zonatus verrucifer* werd een sterke correlatie gevonden tussen de variatie in mannelijke zuignappen en het percentage gegranuleerde vrouwtjes, maar in *Dytiscus lapponicus* werd een dergelijk verband niet gevonden. Daarentegen suggereert *Dytiscus dimidiatus* dat de theorie klopt. De mannelijke zuignappen van deze soort vertoonden veel minder variatie dan bij de andere soorten wat je ook zou verwacht aangezien de vrouwtjes van deze soort geen dimorfie vertonen (in tegenstelling tot de andere soorten).

We mogen echter niet vergeten dat we te maken hebben met een correlatieve studie. We zouden pas "echt" bewijs hebben als: 1) uit proeven zou blijken dat vrouwtjes met groeven en haren inderdaad beter zijn in het afschudden van mannetjes en als 2) de mannen met meer en kleinere zuignappen daadwerkelijk beter vrouwtjes kunnen pakken. Het vraagt wat veel van een gemiddelde NJN-excursie, maar een ambitieuze hybiër zou op dit gebied in z'n aquarium leuke experimenten kunnen doen.

Tot slot rest ons nog een groot knelpunt, want, als de theorie klopt, hoe kan het dan dat er überhaupt nog vrouwtjes zonder groeven, putjes en haren bestaan? Die zijn toch allemaal kapotgepaard?

### Literatuur

Aiken, B., 1992. The mating behaviour of a boreal water beetle, *Dytiscus alaskanus* (Coleoptera Dytiscidae). *Ethology Ecology & Evolution* 4: 245-254  
Bergsten, J., A. Töyra & 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.



## Herfst

De herfst is een buitengewoon nare tijd. Blaadjes vallen van de bomen, vlinders vallen dood neer, libellen schimmelen weg en sprinkhanen vriezen kapot. In de herfst verveel je je dood. Er zijn geen excursies of kampen meer en als ze er zijn ga je er niet heen want je herinnert je het vorige jaar maar al te goed, toen je twee dagen door een regenachtig bos heen struinde op zoek naar paddestoelen die je niet kon eten omdat ze vol met maden zaten. De herfst is de tijd van het jaar waarin je er achter komt dat die koude winter waar je je heel de zomer op verheugde toch eigenlijk zo fijn niet is. In de herfst ook is er geen trein meer die op tijd rijdt. In de herfst kun je eigenlijk maar beter naar warmere streken verhuizen...

En zo denken er meer. Om de een of andere reden heeft namelijk een groot deel van de vogels elk najaar de onbedwingbare behoefte om naar het zuiden te vliegen. Iedereen heeft hier vast wel eens de extreme voorbeelden van gehoord, maar omdat je er nooit genoeg van krijgt zal ik er nog eens één noemen. Zo staat het wereldrecord vogeltrek op naam van een jonge visdief, die als kuiken werd geringd op 30 juni 1996 in midden-Finland. Op 24 januari 1997 werd deze vogel teruggevonden op het Gippslanmeer in Australië: een reis van 22.500 kilometer. Dat is ongeveer 200 kilometer per dag: je kunt ook overdrijven. Zo slecht is het weer in Senegal toch ook weer niet lijkt mij. Waarom zou je dan nog een paar duizend kilometer doorvliegen?

En waarom, kun je je afvragen, vliegt zo'n beest in het voorjaar vrolijk weer terug. In Senegal heb je bergen muggen en sprinkhanen, en genoeg vis, alles wat voor zo'n beest overeenkomt met chocoladebomen en pepernotenregen. Terug naar Scandinavië vliegen is dus een beetje een nutteloze bezigheid.

Vraag voor de grap een bioloog eens wat zo'n beest nu beweegt en gegarandeerd krijg je het antwoord dat het dier het alleen doet als het er zelf beter van wordt of als het het beest succesvol nageslacht oplevert. Grote onzin natuurlijk, de natuur doet maar wat en als het dat niet deed waarom zou je dan van die gestoorde dingen als pauwen, struisvogels en mensen hebben.

Vroeger was er het volksgeloof dat de zwaluwen 's winters in de modder kropen en dat koekoeken in sperwers veranderden. Nu denken we dat ze wetmatigheden volgen: over honderd jaar blijft er genoeg te lachen over.

Jord Prangma

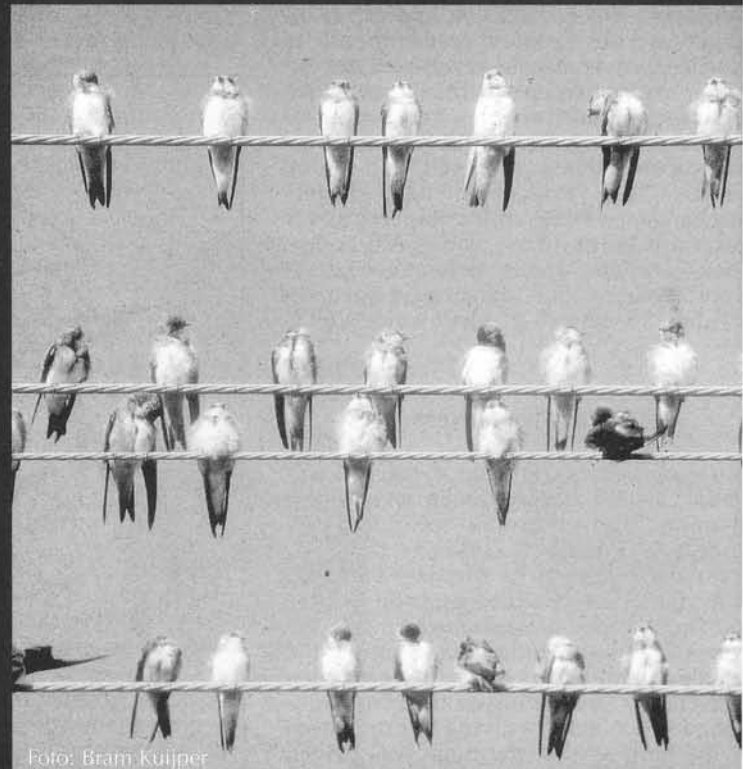


Foto: Bram Kuliper