

## P. J. den Boer

P. J. den Boer is populatie-ecoloog aan het Biologisch Station (L.H. Wageningen).  
Kampsweg 27, 9418 PD Wijster.

# Dispersie als vluchtreactie \*)

In een voorgaand artikel (V.B., nr. 16, pag. 310) hebben we reeds kennis gemaakt met het verschijnsel 'dispersie': verplaatsingen van (ontwikkelingsstadia van) organismen vanuit en buiten het habitat van oorsprong. In dit en in een volgend artikel zal ik proberen uiteen te zetten hoe dit verschijnsel zou kunnen worden veroorzaakt en wat de biologische betekenis zou kunnen zijn. Het ligt erg voor de hand, om de oorzaak van dispersie te zoeken binnen de populatie zelf of binnen het lokale habitat dat door die populatie wordt bewoond, d.w.z. dispersie te zien als het vluchten voor ongunstige omstandigheden. Dit is dan ook de meest gangbare opvatting onder zoölogen, een opvatting die door bepaalde feiten wordt gesteund en in modellen wordt verwerkt. Een belangrijk deel van de feiten over dispersie is echter zeer moeilijk te begrijpen als vluchtreactie. In een volgend artikel wil ik daarom proberen een meer synthetische visie op het verschijnsel 'dispersie' te ontwikkelen. Maar nu eerst dispersie als vluchtreactie.

## Dispersie als reactie op hoge dichtheden

Eén van de oudste voorbeelden van dispersie als direct gevolg van hoge dichtheden is het ontstaan van de gregaria-fase bij treksprinkhanen (*Schistocerca gregaria*). Als de larven in zulke hoge dichtheden voorkomen dat ze geregeld met elkander in contact raken, gaan er morfologische veranderingen optreden, die er o.a. toe leiden dat de adulten grote, krachtige vleugels ontwikkelen. Deze sprinkhanen van de gregaria-fase trekken massaal weg en vormen de beruchte sprinkhanenplagen die periodiek optreden in Afrika en Azië (Uvarov 1928). Dit ontstaan van een speciale dispersie- (of migratie-) fase o.i.v. hoge dichtheden (eigenlijk o.i.v. frequente contacten) komt bij vrij veel Orthopteren voor, en verder bij bladluizen, een aantal wantsen en misschien bij nog meer insecten met een onvolledige gedaantewisseling (heterometabolen). De veroorzaking van dispersie bij deze dieren lijkt dus een duidelijke zaak: hoge dichtheden. Het is echter ingewikkelder: ten minste bij bladluizen en wantsen kunnen ook heel andere factoren de gevleugelde vorm doen ontstaan, bijv. de kwaliteit van het

voedsel, hoge temperaturen, voedseltekort, uitdrogen van het habitat (bijv. het opdrogen van poeltjes waarin waterwantsen leven), e.d. Al deze dieren leven namelijk in sterk instabiele habitats, d.w.z. in habitats, die vrij dikwijls, maar meestal onverwacht, ongeschikt worden. Om bijtijds weg te kunnen komen, hebben ze – evolutionair gesproken – een zekere 'gevoeligheid' moeten ontwikkelen voor signalen, die een naderende ongeschiktheid van het habitat a.h.w. zouden kunnen aankondigen. Een hoge dichtheid moet bij deze dieren daarom worden beschouwd als één van die signalen; het kondigt een mogelijk voedseltekort aan. Dit laatste is in hoge mate het geval bij de treksprinkhanen, die juist wat hoeveelheden en verdeling van voedsel betreft in één van de meest instabiele habitattypen ter wereld leven: halfwoestijnen; zie ook het onderzoek aan *Austroicetes cruciata* in Andrewartha en Birch (1954). De biologische betekenis (uiteindelijk effect) van deze dichtheidsreacties is dus: het bijtijds wegtrekken uit een habitat, dat ongeschikt dreigt te worden, zodat de kans op het vinden van een beter milieu nog kan worden benut. Het is zeker niet zo, dat door het wegtrekken de populatie wordt 'ontlast', en wel eenvoudig omdat in dergelijke gevallen ter plaatse meestal geen populatie achterblijft.

Dit ligt waarschijnlijk anders voor muizen, lemmingen en een aantal andere knaagdieren. De zeer frequente contacten tussen individuen bij hoge dichtheden veroorzaken een sterke dispersie, waarvan de biologische betekenis tweeledig lijkt te zijn: 1) het 'ontlasten' van de populatie ter plaatse hetgeen het voortbestaan van die populatie zou kunnen begunstigen, en 2) het vergroten van de kans, om ergens anders een populatie te vestigen dan wel een andere populatie te 'versterken', of meer algemeen: vergroten van de kans op voortbestaan van de soort door aanwezigheid over een groter gebied. Een vergelijkbare tweeledigheid in de biologische betekenis van dispersie lijkt te bestaan voor dieren die vrij grote territoria verdedigen (voornoemde knaagdieren zijn óók territoriaal, maar de territoria zijn meestal klein). Welk van deze twee aspecten het meest bijdraagt aan het voortbestaan van de soort, zal van geval tot geval moeten worden bestudeerd.

Een interessante dichtheidsreactie die tot

dispersie leidt, vinden we bij de gewone tuinslak (*Cepaea nemoralis*) (Oosterhoff 1977). Slakken laten bij het voortbewegen een slijmspoor achter. Het geregeld ontmoeten van dergelijke slijmsporen brengt de (locomotorisch) meest actieve slakken – die overigens door hun activiteit zowel de meeste slijmsporen produceren als ook de grootste kans hebben om er veel te ontmoeten – ertoe om nog actiever te worden, waardoor de kans dat ze de lokale populatie verlaten sterk toeneemt (het is dus niet zozeer de dichtheid van de slakken zelf die dispersie stimuleert, maar de dichtheid van slijmsporen). Deze actieve slakken nu hebben nog andere interessante eigenschappen: ze groeien sneller dan minder actieve slakken, ze overleven beter en ze leggen meer eieren (Wolda 1970). We hebben hier dus de merkwaardige situatie dat de 'beste' individuen de grootste kans hebben om de lokale populatie te verlaten; daar staat natuurlijk tegenover dat ze door hun grotere reproductiecapaciteit óók de beste potentiële 'founders' van nieuwe populaties zijn. Daar het onderzoek van Wolda geen enkele aanwijzing heeft gegeven, dat een dergelijke voortdurende beperking van de reproductiecapaciteit van de populatie noodzakelijk zou zijn om de dichtheid beneden een 'veilige' bovengrens te houden, lijkt de biologische betekenis van dit verschijnsel veeleer te zijn: *uitbreiding en/of handhaving* van de aanwezigheid van de soort *in de ruimte*, waarbij de dichtheid (van slijmsporen) als signaal dient om de lokale populatie te verlaten. Hoewel de aantallen in de uitgangspopulatie door dit gedrag weinig 'gevaar' zullen lopen, kan dit op een andere wijze tóch ten koste van de achterblijvende populatie gaan, doordat juist de minder actieve, langzamer groeiende slakken met een hogere mortaliteit en een lagere reproductie achterblijven. Juist vanwege dit laatste punt zal het velen misschien onwaarschijnlijk lijken, dat deze verklaring juist zou zijn, d.w.z. dat het voortbestaan van de soort met de hier voorgestelde gang van zaken zou zijn gediend. Daarom behandel ik nog een ander geval dat in veel opzichten hierop lijkt, maar waarin de dichtheid van de lokale populatie geen enkele rol speelt. Zoals Wellington et al. (1975) aantoonde, vormt het ♂ van de 'Western Tent Caterpillar' (*Malacosoma californicum pluviale*) al haar eieren in één keer en zet ze ook

\*) Mededeling no. 253 van het Biologisch Station te Wijster.

achter elkaar in één 'run' af. Daardoor bezitten de eieren die haar lichaam het eerst verlaten het meeste r servevoedsel en de laatst afgezette eieren vrijwel niets meer (met een hele reeks van overgangen daartussen). Uit de dooierrijke eieren komen zeer actieve rupsen, die snel groeien, een geringe mortaliteit vertonen, en die vlinders leveren die veel eieren leggen en hiervoor grote afstanden vliegen. Uit de dooierarme eieren komen of in 't geheel geen rupsen meer, of trage rupsen, die langzaam groeien, een vrij hoge mortaliteit vertonen en zich tot trage vlinders ontwikkelen, die relatief weinig eieren leggen en zich hiervoor nauwelijks verplaatsen. Het gevolg van dit alles is, dat lokale populaties (kolonies) na een aantal jaren degenereren en uitsterven a.g.v. het voortdurend verdwijnen van de 'beste' individuen (maar daarnaast evenzeer door onvoorspelbaar slecht weer). Tegelijkertijd echter worden door de stroom van actieve vlinders op allerlei plaatsen (soms op grote afstand; Wellington 1964) voortdurend nieuwe kolonies gesticht. Thompson et al. (1976) konden (m.b.v. een simulatiemodel) aantonen, dat dit dynamische *patroon van uitsterven en vestigen* van lokale populaties een goede 'strategie' is (risicospreiding; Den Boer 1968) om zich als soort te handhaven op het Saanich Peninsula (Brits Columbia), een sterk heteroog gebied van 311 km<sup>2</sup> met grote en onvoorspelbare, lokale verschillen in weersomstandigheden. Doordat in dit geval lokale populaties 'so-wieso' slechts kort kunnen overleven door de sterk wisselende weersomstandigheden valt de nadruk geheel op *dispersie* als 'overlevingsstrategie' en kan hiervoor blijkbaar zelfs als 'prijs' het degenereren van lokale populaties worden 'betaald'.

N.B.: dit is géén voorbeeld van groepselectie (in de zin van Van Valen 1971), daar de activiteit en de daaraan gebonden eigenschappen van larven en vlinders niet of nauwelijks door genetische factoren worden bepaald (dit in tegenstelling tot de situatie bij *Cepaea nemoralis* waar genetische factoren een belangrijke rol spelen; Oosterhoff 1977).

Hoewel er over de relatie tussen dichtheid en dispersie veel meer te zeggen (en vooral ook te onderzoeken) is, beperk ik mij hier verder tot de opmerking, dat het Palm n (1944) al opviel, dat slechts voor enkele van de 868 keversoorten die hij in het aanspoelsel van de Finse Golf aantrof, zou kunnen worden aangenomen, dat overbevolking in het gebied van oorsprong (de landen die in het zuiden aan de Finse Golf grenzen, vooral Estland) de oorzaak van de dispersie zou zijn geweest. Dit was slechts een gissing, maar het klopt goed met onze ervaringen uit het bemonsteren van loopkevers met

vlieg-schermen: hoewel we in verschillende terreinen gedurende een aantal jaren met zowel bodemvallen als vlieg-schermen monsterden, hebben we nooit een relatie kunnen vaststellen tussen dichtheid (aantallen in bodemvallen) en vliegactiviteit (aantallen in vlieg-schermen). Ook Botterweg (1978) slaagde er niet in een relatie te vinden tussen dichtheid en dispersie bij *Bupalus piniarius*, terwijl Baars (niet gepubl.) al evenmin verandering in het loopgedrag van loopkevers kon vaststellen na een sterke verhoging van de dichtheid. We gaan er daarom voorlopig van uit, dat de *biologische betekenis* van dispersie slechts voor betrekkelijk weinig soorten all en verlagen van een meestal (te) hoge dichtheid kan zijn. Dichtheid zou echter voor meer soorten een geschikt 'signaal' kunnen zijn, waarmee een geregeld weerkerende dispersie zou kunnen worden bereikt.

### Dispersie als vluchten voor ongeschikt worden van het habitat

Palm n (1944) vond onder de keversoorten, die hij in het aanspoelsel van de Finse Golf aantrof, betrekkelijk veel hygrophiele soorten. Hij veronderstelde daarom dat een belangrijke *oorzaak* van de dispersie, die aan het aanspoelen voorafging, zou kunnen zijn geweest: het uitdrogen van vochtige habitats en plassen. Hoezeer deze conclusie ook voor de hand ligt, ze is waarschijnlijk slechts voor een deel van de hygrophiele kevers juist. Voor het ontplooiën van derg. noodzakelijke vlieg-activiteiten zijn goede vleugels niet voldoende. Ook de vliegspieren moeten volledig zijn ontwikkeld, en juist onder kevers komt het betrekkelijk veel voor, dat de vliegspieren tijdens het reproductiesizoen zijn gereduceerd. Onder de loopkevers, die we tot dusverre op dit punt onderzochten, vonden we er slechts  en, *Loricera pilicornis*, waarbij tijdens de reproductieperiode de vliegspieren als regel volledig zijn ontwikkeld (maar zelfs hier niet bij alle individuen) (Den Boer et al. 1980), zodat een groot deel van de adulten van deze bewoner van vochtige habitats inderdaad op een algehele uitdroging zouden hebben kunnen reageren met wegvliegen (Palm n trof deze soort in het aanspoelsel aan). Er zijn redenen (maar slechts weinig relevant onderzoek) om aan te nemen, dat de situatie in een aantal andere keverfamilies, zoals bij Staphilinidae en misschien ook bij een deel van de Curculionidae (snuitkevers) en Chrysomelidae (haantjes) niet veel anders zal liggen. Misschien gaat de veronderstelling van Palm n voornamelijk op voor een aantal waterkevers: Van der Eijk (1983) vond dat het schrijvertje (*Gyrinus marinus*) waarschijnlijk zijn vliegspieren

altijd behoudt en dus in principe steeds in staat is om te vliegen; als deze dieren op het droge worden gebracht, vliegen de meesten ook prompt weg, maar onder veldomstandigheden vliegen ze heel weinig. Iets dergelijks lijkt te gelden voor andere waterkevers (Dytiscidae, Gyrinidae, Hydrophilidae), zie bijv. Fernando (1958), maar zie ook Jackson (1956). Daarnaast zijn er natuurlijk nog wel andere kevers die globaal genomen altijd hun vliegvermogen behouden, zoals mest- en aaskevers, die zich in habitats voortplanten die slechts kort geschikt blijven. Zoals te verwachten was, worden ook derg. kevers (Scarabaeidae, Silphidae, Histeridae) veelvuldig in het aanspoelsel aangetroffen.

Als een groot deel van de hygrophiele kevers die Palm n (1944) in het aanspoelsel aantrof tijdens de reproductieperiode inderdaad niet over functionele vliegspieren konden beschikken en daardoor gedurende verreweg het grootste deel van hun actieve leven niet op een ev. uitdrogen van het habitat konden reageren met wegvliegen, vraagt men zich af hoe ze dan in het aanspoelsel terecht zijn gekomen. Om hierin enig inzicht te kunnen krijgen, moeten we de vraag naar de *directe oorzaak* van deze dispersie even laten rusten en ons afvragen wat de *biologische betekenis* zou kunnen zijn. We kijken weer allereerst naar loopkevers, en dan valt op, dat een z er groot deel van de door Palm n in het aanspoelsel aangetroffen loopkevers, soorten uit instabiele habitats zijn (zoals oevers van plassen en rivieren, moerassen, cultuurland). Dit houdt in, dat populaties van derg. soorten slechts korte tijd ( en of enkele generaties) aanwezig zouden kunnen blijven op dezelfde plaats, zodat we het bestaan van deze soorten slechts kunnen begrijpen als ze in staat blijken te zijn om snel allerlei plaatsen te bereiken en te koloniseren zodra deze 'geschikt' worden. Of anders gezegd: ze kunnen slechts blijven bestaan als het hoge tempo waarin populaties verdwijnen tenminste wordt gecompenseerd door een even hoog tempo van vestigen, en het laatste is alleen mogelijk via een aanzienlijke dispersieactiviteit. Dit geldt natuurlijk niet alleen voor loopkevers maar voor alle bewoners van instabiele habitats. We zouden dispersie dus kunnen zien als een algemene 'aanpassing' aan de instabiliteit van het habitat. Tot die conclusie komt althans Southwood (1962) wat betreft terrestrische arthropoden na een grondige bestudering van de literatuur. Hij ziet dispersie (of migratie, zoals hij het noemt) als een evolutionaire verworvenheid die de soort in staat stelt de veranderingen in de lokatie van geschikte habitats bij te houden. Het niveau waarop dispersie (migratie) bij verschillende (vergelijkbare) soorten op-

treedt, zou dan afhankelijk moeten zijn van de mate van instabiliteit van geschikte habitats, en deze relatie zou via natuurlijke selectie telkens worden 'bijgesteld' (Southwood spreekt van 'geared to the rate of change of its habitat'). Hij komt tot de conclusie dat zo'n relatie inderdaad binnen elke groep grofweg is terug te vinden.

Wat moeten we ons nu voorstellen bij zo'n 'evolutionair verworven aanpassing'? Daarop probeert Johnson (1969) een antwoord te geven door erop te wijzen dat bij insecten (althans  $\varphi\varphi$ ) een 'oögenesiss-flight-syndroom' optreedt. Hij bedoelt hiermee, dat in een periode snel na het uitkomen, als de geslachtsorganen nog onontwikkeld zijn, de vleugels, vliegspieren en bijbehorende biochemische systemen maximaal zijn ontwikkeld, zodat de jonge dieren a.h.w. zijn 'toegerust' om vliegactiviteiten te ontplooiën. Dispersie vindt dan ook in deze periode plaats. Zodra de eieren zich in de ovaria gaan ontwikkelen (oögenese), neemt de dispersie-drang af, worden de vliegspieren afgebroken zodat verdere vliegactiviteit onmogelijk wordt, en begint de reproductie. De dieren worden geacht dan in een geschikt habitat te zijn beland. De twee 'strategieën' die tezamen het voortbestaan van de soort mogelijk maken (Southwood 1977), zijn bij deze insecten dus binnen de levenscyclus gescheiden: een dispersie-fase, waarin de dieren zich verbreiden over geschikte habitats, wordt gevolgd door een reproductie-fase in de aldus bereikte habitats. Dingle (1972) beschouwt dit vooral daarom als een 'aanpassingssyndroom', omdat de jonge adulten na de dispersie-fase hun gehele reproductieve leven nog voor zich hebben en dus een hoog kolonisatie-potentieel bezitten. Uit dien hoofde zou selectie dispersie die vóór de reproductie plaats vindt ook begunstigen (aldus Dingle). Een groot deel van de hygrophiele kevers die Palmén in het aanspoelsel van de Finse Golf aantrof, waren dus niet gevluht voor uitdrogen van het habitat, maar waren in de normale dispersie-fase. Ze hadden na het belanden in een op dat ogenblik geschikt habitat zelfs niet meer kunnen wegvliegen als dit na verloop van tijd zou gaan uitdrogen; ze hebben dan immers geen vliegspieren meer (met uitzondering van vele waterkevers, zie boven). Ook vele andere (niet hygrophiele) kevers waren kennelijk niet in het aanspoelsel terecht gekomen tijdens het wegvluhten uit een ongeschikt geworden habitat, maar tijdens de normale dispersie-fase (uitzonderingen hierop zijn vooral aas- en mestkevers). Voorzover men deze dispersie-fase tóch nog wil zien als een 'zich onttrekken aan ongunstige omstandigheden', moet dit inderdaad 'evolutionair' worden beschouwd, zoals Southwood,

Johnson en Dingle doen, dus als een via natuurlijke selectie vastgelegd gedrag dat onafhankelijk van de werkelijke veranderingen in het milieu wordt afgewikkeld en waarvan vooral de frequentie van deelnemende individuen (het niveau van de dispersie dus) onder invloed staat van natuurlijke selectie.

Hoewel we nu kunnen begrijpen hoe een belangrijk deel van de dispersie die leidde tot het aanspoelsel in de Finse Golf tot stand kwam, vraag ik me wel af, of zo'n gescheiden dispersie- resp. reproductiefase (oögenesiss-flight-syndroom) als een 'aanpassingssyndroom' moet worden beschouwd. Zouden kevers van natte habitats er niet beter aan toe zijn als ze hun vliegspieren ook tijdens de reproductieperiode zouden behouden (zoals een aantal waterkevers, aas- en mestkevers), zodat ze bij uitdrogen van het habitat nog een redelijke kans hebben om de rest van hun reproductiepotentieel op een andere plaats te realiseren? Een ander nadeel voor de insectensoorten, die onderhevig zijn aan het 'oögenesiss-flight-syndroom', is dat de  $\varphi\varphi$  gewoonlijk als 'maagden' de dispersie-fase ingaan, d.w.z. dat ze bij aankomst in een potentieel te koloniseren habitat slechts nageslacht kunnen voortbrengen als daar toevallig óók enkele  $\sigma\sigma$  arriveren die in staat zijn om die  $\varphi\varphi$  te vinden. Kortom, het lijkt waarschijnlijker dat dit 'syndroom' een noodzakelijk gevolg is van de algemene fysiologie in een aantal insectenorden, en dat slechts enkele groepen binnen die orden – zoals een aantal waterkevers, aas- en mestkevers binnen de Coleoptera – kans hebben gezien (evolutionair gesproken) om dit complex te doorbreken. Ik verwacht dan ook, dat binnen groepen die nog aan dit 'syndroom' zijn 'onderworpen' natuurlijke selectie – in tegenstelling tot Dingle (1972) – juist afwijkingen hiervan zal begunstigen. Wij menen dat dit gezichtspunt goed in overeenstemming is met de situatie zoals wij die bij loopkevers aantreffen (Van Huizen 1979).

Tot dusverre heb ik vooral over kevers gesproken, terwijl het 'oögenesiss-flight-syndroom' allereerst is voortgekomen uit onderzoek aan hetero-metabole insecten: vooral de soorten met meer generaties per jaar zijn in vergelijking tot kevers wat dit betreft duidelijk in het voordeel. Niet alleen de afbraak en opbouw van vliegspieren, maar zelfs de vorming van vleugels is bij deze dieren zeer plastisch, en kan dikwijls in hoge mate worden beïnvloed door uitwendige omstandigheden die een ongunstig worden van het habitat zouden kunnen aankondigen en dus als *signaal* werken. Ik noemde al hoge dichtheden, maar ook kwaliteit van het voedsel, voedseltekort, hoge temperaturen, e.d. Dit betekent nog steeds niet, dat deze dieren *direct* op ongunstige om-

standigheden zouden kunnen reageren, maar alleen dat de tijd die verloopt tussen het ontvangen van het *signaal* en bijv. het vormen van volledige vleugels betrekkelijk kort is (in de grootte-orde van enkele weken). Bij kevers is de aan- of afwezigheid van vleugels echter genetisch bepaald (Jackson 1928, Lindroth 1946, Stein 1973, Den Boer et al. 1980) en onze huidige kennis over vliegspieren doet vermoeden, dat ook wat dit betreft (loop)kevers afwijken van heterometabole insecten.

Samenvattend komen we – althans wat arthropoden betreft – tot de conclusie, dat dispersie slechts voor een klein deel kan worden beschouwd als het *direct* ontvluchten van ongunstige omstandigheden, maar dat van een meer evolutionair standpunt dispersie alles te maken heeft met de mate van instabiliteit van de leefomstandigheden. Men zou dispersie kunnen beschouwen als de enige 'strategie' waarmede het verdwijnen van populaties (beperking van de aanwezigheid op een bepaalde plaats) min of meer kan worden gecompenseerd door het vestigen van nieuwe populaties (uitbreiding van de aanwezigheid over plaatsen), en dat derhalve het niveau waarop deze dispersie plaats vindt hoger zal zijn naarmate de gemiddelde levensduur van de populaties van die soort lager is (Den Boer 1977). N.B. Dit lijkt erg veel op de hypothese van Southwood (1962), maar verschilt er in zoverre van, dat het niveau van de dispersie niet wordt verondersteld allereerst gekoppeld te zijn aan de mate van instabiliteit van het habitat maar veeleer aan de gemiddelde levensduur van de populaties zelf (verg. Western Tent Caterpillar): voor veel situaties – maar niet voor alle en dat is in dit geval van groot belang – zal dit onderscheid er weinig toe doen.

### Dispersie als habitatwisseling

Bepaalde soorten kunnen hun levenscyclus niet geheel in hetzelfde habitat volbrengen: in een bepaald stadium zullen zij een ander habitat moeten opzoeken. Dit is vooral goed bekend van soorten die gastheerwisseling vertonen, zoals een aantal parasieten (bijv. de leverbot). Soms speelt deze gastheerwisseling zich tussen generaties af, zodat de ene generatie zich op (of in) een andere gastheer ontwikkelt dan een andere generatie. We vinden dit o.a. bij een aantal bladluizen en dan heeft dispersie de betekenis van verplaatsing van de ene gastheer naar de ander. Een aantal trekvlinders vertoont facultatieve habitatwisseling op een geografische schaal, d.w.z. in twee opeenvolgende generaties in twee verschillende geografische gebieden bewonen zij niet zo zeer verschillende habitats, maar zoeken zij veeleer naar dezelfde omstandigheden (bijv. bepaalde voedselplanten) in ver-

schillende tijden van het jaar. Men zou kunnen zeggen, dat om twee keer in hetzelfde jaar (twee generaties) dezelfde omstandigheden te kunnen aantreffen zij met de geografische verschuiving van die omstandigheden in de loop van het jaar (bijv. van zuid naar noord) moeten meertrekken. Iets dergelijks geldt waarschijnlijk voor veel soorten die op een min of meer geografische schaal trekken. Treksprinkhanen bijv. trekken met de regenbrengende winden mee; zij vliegen dus letterlijk mee met de milieufactoor die hen voedsel moet bezorgen. Doordat dit soort habitatwisseling dikwijls min of meer is 'geritualiseerd', d.w.z. het treedt geregeld, soms zelfs elk jaar op, zal het meestal meer een zoeken naar gunstige omstandigheden zijn, dan een vluchten voor ongunstige.

Een veel voorkomende vorm van habitatwisseling is het trekken van een voortplantingshabitat naar een 'overlevings'-(bijv. overwinterings- of diapause-) habitat en vice versa. Het enige goede voorbeeld, dat we hiervan onder loopkevers hebben onderzocht, is *Amara plebeja*, die zich in grazig akkerland voortplant en in loofbos overwintert (Van Huizen 1977); we hebben aanwijzingen, dat dit voor nog enkele (vooral cultuurland bewonende) loopkeversoorten geldt. Opvallend is, dat *Amara plebeja* tot dusverre de enige onder de door ons hierop onderzochte soorten is, die geheel aan het 'oögeneseflight-syndroom' (Johnson 1969) voldoet. We hebben daarom het vermoeden (maar nog niet meer) dat dit 'syndroom' vooral een eigenschap is van soorten die habitatwisseling vertonen, zodat we deze bijzondere vorm van dispersie, waarbij zowel een zekere gerichtheid als een zekere mate van terugtrek optreedt 'migratie' zouden willen noemen. Het is m.i. geen toeval dat we juist onder deze 'migrerende' insecten de beste vliegers vinden (zoals trekvlinders, libellen, sprinkhanen): vliegen is bij deze dieren een noodzakelijk onderdeel van de levenscyclus van vrijwel elk (gevluegeld) individu. In overeenstemming hiermee laat Mikkola (1978) zien, dat ook omgekeerd goede vliegers als echte wespen (*Vespa*) en hommels (*Bombus*) migratie – en soms zelfs over grote afstanden – vertonen, welke eveneens als habitatwisseling dient te worden aangemerkt.

Bij soorten die habitatwisseling op geografische schaal vertonen, zou men het trekken van het ene gebied naar het andere, om daar nog een tweede migratie

in hetzelfde jaar te kunnen realiseren (zoals bij een aantal trekvlinders), als een alternatief voor diapause kunnen beschouwen. In beide gevallen onttrekken de dieren zich aan ongunstige omstandigheden, die periodiek, dus voorspelbaar, optreden (Dingle 1972). Zolang een vergelijking tussen diapause en migratie beperkt blijft tot dit soort gevallen kan dat zeker verhelderend zijn voor ons denken over 'strategieën'. Men moet derg. vergelijkingen echter niet te ver willen doortrekken, zoals vooral Southwood (1962, 1977) geneigd is te doen. Dan dreigt het fundamentele verschil tussen dispersie (migratie inbegrepen) en diapause onder tafel te raken: diapause kan slechts de aanwezigheid ter plaatse verlengen, maar levert geen bijdrage aan het tot stand komen van aanwezigheid op andere plaatsen, waaraan juist dispersie – ook in de vorm van migratie – een belangrijke (in feite zelfs de enig mogelijke) bijdrage moet leveren.

Voor het overige kan habitatwisseling worden beschouwd als een bijzonder geval van het vorige punt: het zich onttrekken aan (of zelfs vluchten voor) ongunstige omstandigheden. Ook habitatwisseling heeft – van een meer evolutionair standpunt gezien – alles te maken met de instabiliteit van de leefomstandigheden. Wanneer we in een volgend artikel de directe veroorzaking van de twee laatste vormen van dispersie nader bekijken, zal hierdoor tevens een ander licht worden geworpen op het verschijnsel 'dispersie' als geheel, m.a.w. dispersie als vluchtreactie zal hierdoor sterk worden gerelativeerd.

## Referenties

- Andrewartha H G, Birch L C (1954) The distribution and abundance of animals. Chicago Univ. Press, 782 p.
- Botterweg P F (1978) Moth behaviour and dispersal of the pine looper, *Bupalus piniarius* (L.) (Lepidoptera, Geometridae). Neth. J. Zool 28: 341–464.
- Den Boer P J (1968) Spreading of risk and stabilization of animal numbers. Acta biotheor. (Leiden) 18: 165–194.
- Den Boer P J (1977) Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. Miscell. Papers L. H. Wageningen 14. 190 p.
- De Boer P J, Van Huizen T H P, den Boer-Daanje W, Aukema B, den Bieman C F M (1980) Wing polymorphism and dimorphism in ground beetles as stages in an evolutionary process. Ent. gen. 6 ((2/4): 107–134.
- Dingle H (1972) Migration strategies of insects. Science 175: 1327–1335.
- Fernando C H (1958) The colonization of small

freshwater habitats by aquatic insects. I. General discussion, methods and colonization in the aquatic Coleoptera. Ceylon J. Sci 1: 117–154.

Jackson D J (1928) The inheritance of long and short wings in the weevil *Sitona hispidula*, with a discussion of wing reduction among beetles. Trans. Roy. Phys. Soc. (Edinb.) 55: 665–735.

Jackson D J (1956) Observations on flying and flightless water beetles. J. Linn. Soc. Zool. 43: 18–42.

Johnson C G (1969) Migration and dispersal of insects by flight. Methuen, London, 763 p.

Lindroth C H (1946) Inheritance of wing dimorphism in *Pterostichus anthracinus* Ill. Hereditas (Lund) 32: 37–40

Mikkola K (1978) Spring migrations of wasps and bumble bees on the southern coast of Finland (Hymenoptera, Vespidae and Apidae). Ann. Ent. Fenn. 44(1): 10–26.

Oosterhoff L (1977) Variation in growth rate as an ecological factor in the landsnail *Cepaea nemoralis* (L.). Neth. J. Zool. 27: 1–132.

Palmén E (1944) Die anemohydrochore Ausbreitung der Insekten als zoogeographischer Faktor. Ann. Zool. Soc. Bot. Fenn. Vanamo, 10: 1–262.

Southwood T R E (1962) Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. Biol. Rev. 37: 171–214.

Southwood T R E (1977) Habitat, the templet for ecological strategies? J. Anim. Ecol. 46: 337–365.

Stein W (1973) Zur Vererbung des Flügeldimorphismus bei *Apion virens* Herbst (Col., Curculionidae). Zeitschr. ang. Ent. 74: 62–63.

Thompson W A, Cameron P J, Wellington W G, Vertinsky I B (1976) Degrees of heterogeneity and the survival of an insect population. Res. Pop. Ecol. 18: 1–13.

Uvarov B P (1928) Locusts and Grasshoppers. London, 352 p.

Van der Eijk R H (1983) Population dynamics of gyridid beetles. I. Flight activity of *Gyrinus marinus* Gyll. (Col., Gyrinidae). Oecologia 57: 55–64.

Van Huizen T H P (1977) The significance of flight activity in the life cycle of *Amara plebeja* Gyll. (Coleoptera, Carabidae). Oecologia 29: 27–49.

Van Huizen T H P (1979) Individual and environmental factors determining flight in Carabid beetles. Miscell. Papers L. H. Wageningen 18: 199–211.

Van Valen L (1971) Group selection and the evolution of dispersal. Evolution 25: 591–598.

Wellington W G (1964) Qualitative changes in populations in unstable environments. Can. Entom. 96: 436–451.

Wellington W G, Cameron P J, Thompson W A, Vertinsky I B, Landsberg A S (1975) A stochastic model for assessing the effect of external and internal heterogeneity of an insect population. Res. Pop. Ecol. 17: 1–28.

Wolda H (1970) Variation in growth rate in the landsnail *Cepaea nemoralis*. Res. Pop. Ecol. 12: 185–204.