

P. J. den Boer

Het verschijnsel dispersie

Populatie-ecoloog aan het
Biologisch Station (L.H. Wageningen),
Kampsweg 27, 9418 PD Wijster.

Mededeling no. 246 van het
Biologisch Station te Wijster.

P. J. den Boer

Populatie-ecoloog aan het Biologisch Station (L.H. Wageningen), Kampsweg 27, 9418 PD Wijster.
Mededeling no. 246 van het Biologisch Station te Wijster.

Het verschijnsel dispersie

Onder 'dispersie' zou ik willen samenvatten: alle vormen van verplaatsing van organismen of ontwikkelingsstadia van organismen vanuit de lokale populatie en buiten deze populatie. Bepaalde vormen van dit verschijnsel worden aangeduid als 'migratie', en velen zullen daarom alleen die aspecten als 'dispersie' willen beschouwen die in de literatuur geen 'migratie' worden genoemd, daar ze niet aan bepaalde criteria voldoen. Helaas echter vindt men thans in de literatuur geen éénduidige omschrijving meer van 'migratie'. Er bestaat niet alleen veel misverstand over deze termen en de ermee aangeduide verschijnselen, maar zo mogelijk nog meer over de veroorzaking en de biologische betekenis van deze verschijnselen. Een poging tot synthese leek daarom gewenst en zal in dit en in twee volgende artikelen worden gegeven.

N.B.: In het volgende zal ik mij vooral beperken tot arthropoden, daar ik hiervan een redelijk representatief beeld heb, zowel wat feiten als wat literatuur betreft.

Migratie

Vóór de tweede wereldoorlog was het nog duidelijk wat men onder 'migratie' verstonde: een actieve verplaatsing over dikwijls vrij grote afstanden en in een min of meer vaste richting. Aanvankelijk had men daarbij vooral het oog op de meer spectaculaire verplaatsingen in groepsverband, zoals bij vogeltrek, treksprinkhanen, bepaalde soorten libellen, koolwitjes, lieveheersbeestjes, e.d. Maar vooral Williams (bijv. 1930) realiseerde zich, dat er geen werkelijk onderscheid kan worden gemaakt tussen het trekken van groepen en van afzonderlijke individuen (althans bij insecten), temeer daar beide vormen bij dezelfde soort kunnen voorkomen, zoals bij de distelvlinder (*Vanessa cardui*). Een groter probleem was het al of niet optreden van *terugtrek*. Onderzoekers van vogeltrek weigerden aanvankelijk zelfs om de min of meer gerichte verplaatsingen van insecten over grote afstanden als migratie te beschouwen wanneer terugtrek ontbreekt; volgens hen zouden we dan te doen hebben met een spectaculaire vorm van het ontvluchten van slechte omstandigheden. Vooral Williams (o.a. 1958) heeft zich veel moeite gegeven om aan te tonen dat ook bij insecten terug-

trek – hoewel zelden van dezelfde exx., maar dat is niet essentieel – optreedt, en dat dit niet beperkt blijft tot de Monarchvlinder (*Danaus plexippus*) waarvoor dit al lang bekend was. Hij liet zien, dat niet alleen bij een aantal trekvlinders, maar ook bij andere zgn. 'migrerende insecten', zoals vele sprinkhanen, bladluizen, een aantal Coccinelliden (lieveheersbeestjes), en misschien zelfs enkele libellen terugtrek aantoonbaar is. Tot zover lijkt er dus nog steeds een bruikbaar verschil te bestaan tussen actieve en min of meer gerichte migratie (trek) enerzijds en de meer passieve en grotendeels ongerichte dispersie (verbreiding) anderzijds.

Maar vooral gedurende de laatste twintig jaar gaat ook dit onderscheid steeds meer verloren. Allereerst doordat een aantal entomologen is gaan betwijfelen of insecten wel in een bepaalde, zelfgekozen richting kunnen blijven vliegen, vooral in gebieden met veranderlijke winden. Williams tracht in 1958 nog aan te tonen, dat bepaalde trekkende vlinders onafhankelijk van de windrichting een *vliegrichting* weten aan te houden – zolang de wind niet te sterk is – waarbij ze zich op het licht, het magnetisch veld van de aarde, één of andere gradiënt (bijv. temperatuur) of derg. zouden oriënteren. Daarnaast zouden in gebieden met zeer stabiele winden (zoals in passaat- of moessongebieden) vele vlinders en vooral ook treksprinkhanen zich rechtstreeks op de wind oriënteren. Lindroth daarentegen beschouwde al in 1949 alle vliegactiviteiten van loopkevers (behalve die van *Cicindela*- en enkele *Bembidion*-soorten, die hun vleugels ook bij de jacht gebruiken) als verbreiding of dispersie, d.w.z. in essentie als ongericht, daar ze zich – óók als ze zich ergens op zouden willen oriënteren (en er zijn aanwijzingen, dat dit inderdaad gebeurt, bijv. op de zon) – niet aan de wind kunnen onttrekken en daardoor ook in groten getale bijv. in aanspoelsel en tot een hoogte van 1800 m in het luchtplankton terecht komen (Glick 1939). Maar loopkevers zijn natuurlijk geen vlinders, hoewel anderzijds ook weer niet alle vlinders trekvlinders zijn.

Johnson (1969) beschouwt daarom het al of niet gericht zijn van de verplaatsingen van insecten niet als een goed criterium om migratie van dispersie te onderscheiden. Hij ziet evenals bijv. Kennedy

(1961) en Dingle (1972) veel meer het actief *volharden* in het *vliegedrag* als een criterium voor migratie. Maar wat is dan bijv. het 'balloonen' van spinnen (de zgn herfstdraden) wat geheel passief plaats vindt, maar in veel opzichten vergelijkbaar is (o.a. de massaliteit) met het slechte vliegen van vele zgn. 'migrerende insecten', zoals bladluizen? Johnson (1969) probeert zijn denkbeelden te onderbouwen door met *fysiologische criteria* migratie bij insecten te definiëren als 'adaptieve dispersie', en dit te stellen tegenover, van de fysiologie onafhankelijke 'toevallige' of anderszins 'ongewilde dispersie'. Maar hoewel deze fysiologische verschijnselen op zich van groot belang zijn, geven ze weer nieuwe moeilijkheden als we hiermee migratie en dispersie willen onderscheiden. Bovendien zijn derg. fysiologische migratie-criteria wel erg sterk toegespitst op insecten en waarschijnlijk niet of nauwelijks van toepassing op de dikwijls massale verplaatsingen van bijv. miljoenpoten, die voor het overige juist weer goed voldoen aan de meer 'klassieke' criteria voor 'migratie', zoals gerichtheid.

Deze nog steeds groeiende verwarring heeft mij doen besluiten om alle verplaatsingen vanuit en buiten het lokale habitat met '*dispersie*' aan te duiden. Ik sta hierin niet meer alleen; deze neiging wordt de laatste tijd sterker, als mijn literatuurstekproeven representatief blijken: zie bijv. Rose (1972), Roff (1977) en Harrison (1980). 'Migratie' wordt daarmee één of meer bijzondere vorm(en) van 'dispersie', en iedere onderzoeker kan daar op eigen wijze inhoud aan geven. Mijn voorkeur gaat er naar uit om alleen actieve, vrij duidelijk gerichte dispersie waarmee ook één of andere vorm van terugtrek is verbonden 'migratie' te noemen, zodat ik mij aansluit bij Williams (1958), en waarschijnlijk ook bij onderzoekers van vogeltrek. Het gaat mij hierbij niet om het gebruik van woorden, maar ik probeer slechts verschijnselen, die wat betreft hun biologische betekenis bijeenhoren, ook onder dezelfde noemer te brengen. Ik geef deze noemer de naam 'dispersie', maar Southwood (1962), die hetzelfde probleem onderkent, noemt hem juist 'migratie'. Ik geef de voorkeur aan 'dispersie' omdat ik hieronder niet alleen het verbreiden of verplaatsen van adulte organismen

wil vangen, maar bijv. ook de verbreiding van planktonlarven of zelfs eieren door water, de verbreiding van ontwikkelingsstadia van evertebraten (soms ook eieren zoals bij nematoden) door de wind, de verbreiding van allerlei stadia van ontwikkeling met andere organismen (phoresie), en zelfs de verbreiding van plantezaden en -sporen. Het druist wat tegen mijn taalgevoel in om bijv. dit laatste 'migratie' te noemen.

Dispersie

Uit het voorgaande is al duidelijk geworden, dat 'dispersie' blijkbaar een algemeen verschijnsel is, dat we allemaal uit eigen ervaring kennen. Iedereen heeft wel eens een wolk spreeuwen gezien of trekende kieviten, en we hebben allemaal wel eens een vlucht ganzen zien (en horen) overvliegen. Iedereen is op een mooie dag tijdens een fietstocht wel eens geplaagd door het gekriebel van thripsen (de zgn. 'donderbeestjes') of van bladluizen. Ook kennen we allemaal de zgn. 'herfstdraden', het voertuig waarmee spinnen zich door de lucht verplaatsen, en de 'parachutjes' van paardebloemen. Enkelen hebben misschien zelfs wel eens de massavluchten van koolwitjes of van bepaalde libellen waargenomen, of zijn getuige geweest van de trek van bepaalde miljoenpoten, of hebben zich verbaasd over het plotseling massale optreden op dikwijls héél vreemde plaatsen van lieveheersbeestjes. Eén van de vormen waarin dispersie zich sterk aan onze aandacht kan opdringen, wil ik nader bespreken, n.l. de *massa-aanspoelingen van insecten* aan de kusten van zeeën en meren. Niet alleen omdat hiermede één van de oudste onderzoeken naar de mogelijke betekenis van dispersie is verbonden, maar vooral ook omdat dit verschijnsel ons enig inzicht geeft in de mate van algemeenheid van dispersie binnen het dierenrijk.

Het betreft hier het onderzoek van Palmén (1944) naar de samenstelling van insecten-aanspoelingen in de Finse Golf en naar de omstandigheden waaronder deze optreden. Allereerst zij opgemerkt, dat aanspoelingen van insecten geen zeldzaam verschijnsel zijn, en evenmin beperkt blijven tot de Finse Golf. Het is een jaarlijks terugkerend verschijnsel op vele plaatsen aan allerlei kusten (ook die van de Noordzee). Op enkele gunstige plaatsen op het schiereiland Hankoniemi (bij Tvärminne) en een paar van de ontelbare eilandjes van de Schären-archipel (Fig. 1) nam Palmén enkele malen in 1939, 1940 en 1942 standaardmonsters van 1/4 m² uit derg. insectenaanspoelingen. Om enig idee te geven: gemiddeld trof hij 1000-6000 insecten aan (met een maximum van 24.000), die uit alle groepen van gevleugelde insecten af-

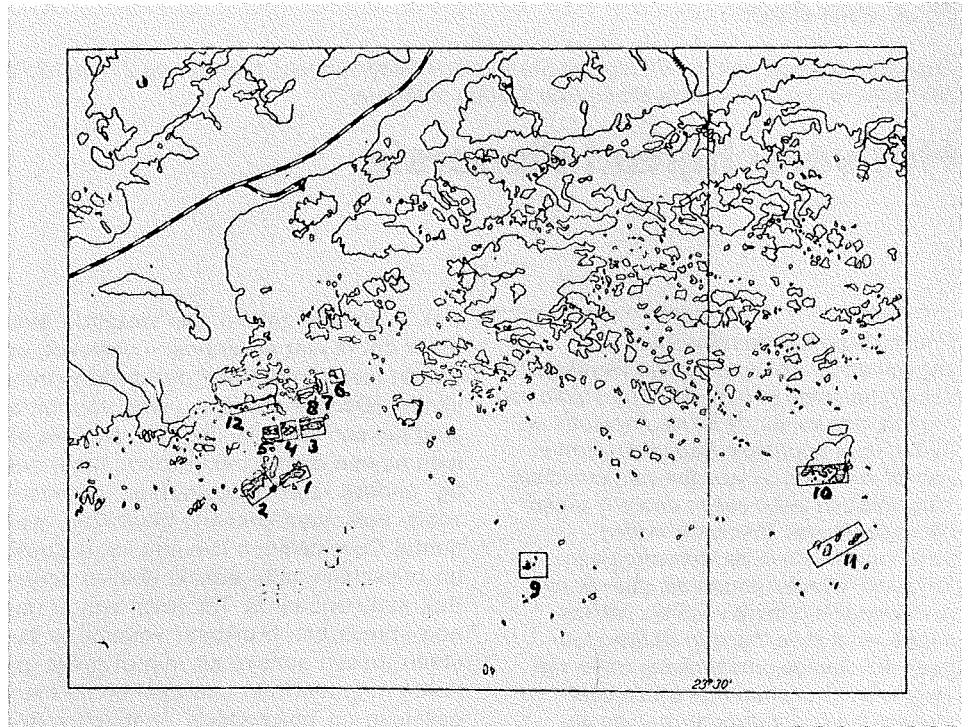
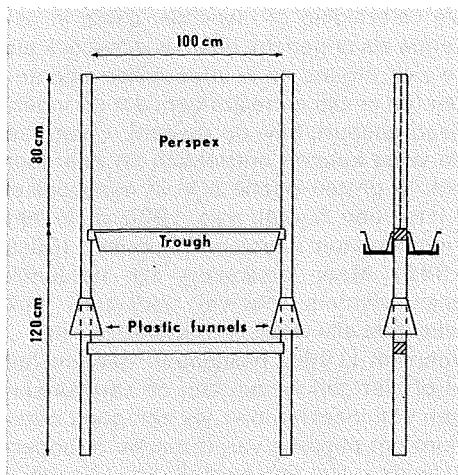


Fig. 1. De Schärenarchipel bij Tvärminne (Finland), het onderzoekgebied van Palmén (1944). De nummers geven de plaatsen aan waar aanspoelselmonsters werden genomen; 12 is de kust van het schiereiland Hankoniemi, de overige nummers hebben betrekking op de kusten van eilanden.

komstig waren, maar vooral uit de grote orden: Coleoptera, Hemiptera, Diptera en Hymenoptera. Daar het om enorme hoeveelheden materiaal ging, bestudeerde hij alleen de vele tienduizenden kevers uit de monsters van 1939 en uit enkele oudere monsters van collegae. Per monster trof hij tussen 32 en 542 keversoorten aan, in

totaal 868 soorten. Dat het hier om relatief zeer grote aantallen soorten gaat, blijkt uit de carabiden (loopkevers), waarvoor ik dit het beste kan beoordelen: hij vond 111 carabidensoorten, en dat is ongeveer gelijk aan het aantal loopkeversoorten uit de omgeving van Wijster (75% bestaat zelfs uit dezelfde soorten), waarvan zo nu en dan (of zelfs regelmatig) vliegactiviteiten kunnen worden verwacht (gevlugelde + vleugeldimorfe soorten: Den Boer 1977), en het is zelfs meer dan het aantal soorten waarvoor we in de loop van 14 jaar (1969-heden) het bestaan van die vliegactiviteiten konden aantonen met vlietschermen (88 spp.: zie o.a.: Van Huizen 1980) (Fig. 2). Als we het beeld, dat we voor loopkevers vormden, mogen generaliseren, dan zouden bij alle soorten waarvan ten minste een deel van de individuen morfologisch en fysiologisch in staat is tot vliegen regelmatig verplaatsingen van individuen buiten de lokale populatie (= dispersie) optreden. We kunnen deze conclusie onderbouwen door ook eens te kijken naar de resultaten van een nog ouder onderzoek, n.l. dat van Glick (1939) naar de samenstelling van luchtplankton in N-Amerika (uit Lindroth 1949). Ook hier blijken - evenals in het aanspoelsel van de Finse Golf - de vier grote insectenorden Hemiptera, Coleoptera, Diptera en Hymenoptera, zowel wat aantallen individuen als wat aantallen

Fig. 2. Vlietscherm (window trap) voor het bemonsteren van vliegende kevers; in de goten bevindt zich 4% formol. De manchetten om de poten verhinderen het inklimmen van kevers.



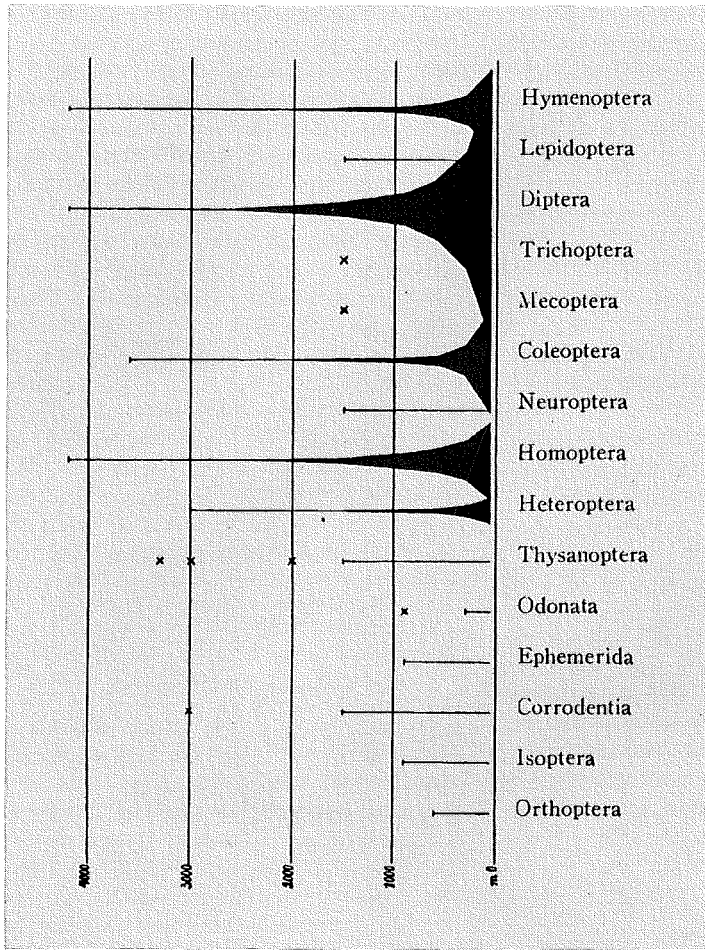


Fig. 3. Hoogteverdeling en de relatieve abundantie van vliegende insecten in luchtplankton (Glick 1939). Kruisjes geven enkelvoudige vangsten aan.

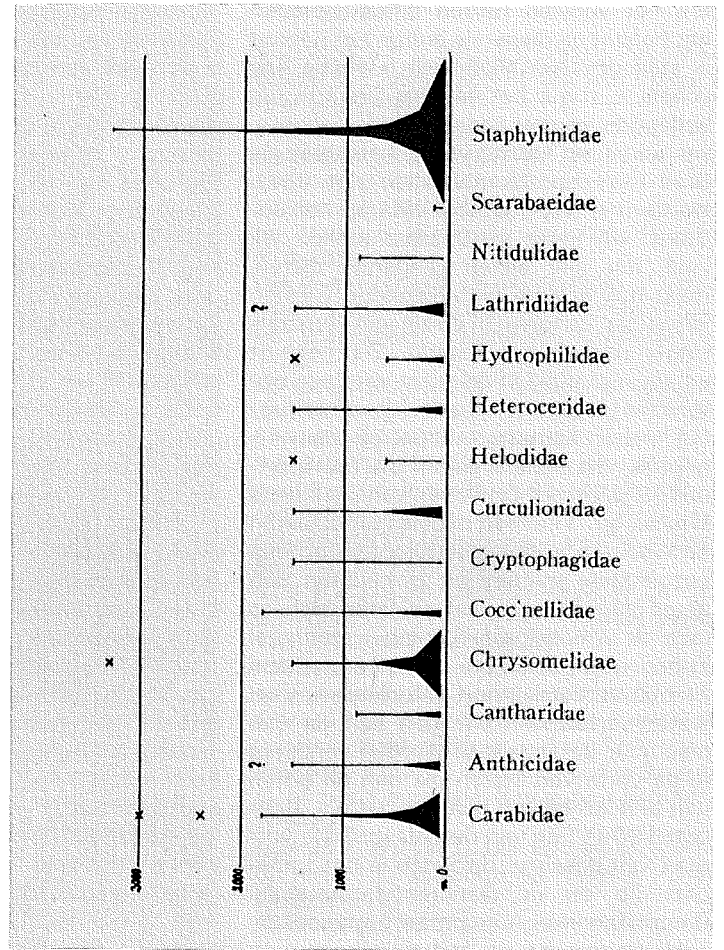


Fig. 4. Hoogteverdeling en relatieve abundantie van vliegende kevers in luchtplankton (Glick 1939).

soorten betreft, het sterkst vertegenwoordigd te zijn (fig. 3). Evenals in het materiaal van Palmén (1944) valt op dat een grote insectenorde als Lepidoptera (vlinders) slecht is vertegenwoordigd. Het is m.i. geen toeval, dat we juist onder de Lepidoptera een groot aantal actief migrerende (in de meer klassieke zin: Williams 1958) soorten aantreffen, d.w.z. relatief goede vliegers. Ongeveer hetzelfde geldt voor orden als Odonata (libellen) en Orthoptera (sprinkhanen). Binnen de Coleoptera (kevers) vinden we in het luchtplankton boven N-Amerika ongeveer dezelfde massaverhoudingen als in het aanspoelsel van de Finse Golf: Staphyliniden (kortschildkevers) zijn het sterkst vertegenwoordigd (Palmén: 211 soorten), gevolgd door Carabiden (Palmén: 111 soorten) en Chrysomeliden (haantjes) (Palmén: 71 soorten, waarvan relatief veel in zeer grote aantallen) (Fig. 4).

Een verrassing is het regelmatig optreden van ongevleugelde arthropoden in het luchtplankton (Fig. 5). Voor spinnen (Araneiden) konden we dit verwachten, daar ze m.b.v. hun 'herfstdraden' in feite kunnen 'vliegen' (ballonnen), maar voor

springstaarten (Collembola), mijten (Acarinen), kleine mieren (Formiciden) en vooral voor diverse larven is dit minder vanzelfsprekend. Uiteraard is een derg. vorm van dispersie alleen mogelijk voor kleine, lichte dieren. Vertonen grotere ongevleugelde vormen dan géén dispersie? Zeker wel, maar deze vindt over het bodemoppervlak plaats hetgeen bijv. periodiek optreedt bij muizen, ratten en lemningen. Maar ook grotere, ongevleugelde evertrebraten kunnen zich soms vrij ver van het oorspronkelijke habitat verwijderen. Ik noemde al miljoenpoten, die zo nu en dan spectaculaire trektochten kunnen ondernemen.

Niet-vliegende loopkevers kunnen via het *looppatroon* dat zij vertonen buiten het habitat geraken en dan tot dispersie overgaan, d.w.z. min of meer rechtuit blijven lopen in de eenmaal ingeslagen richting (gericht lopen: Baars 1979). Op deze wijze kunnen individuen van de bosloopkever *Carabus problematicus* tot ver in de heide doordringen (Den Boer 1970) (Fig. 6). Rijnsdorp (1980) schatte dat langs deze weg 4-8% van de individuen jaarlijks uit de door hem bestudeerde popula-

tie van deze soort zouden verdwijnen. Interessant is, dat deze laatste vorm van dispersie rechtstreeks in het verlengde ligt van de meer normale locomotorische activiteiten binnen het habitat (althans bij loopkevers, maar hoogstwaarschijnlijk bij veel dieren). Ook binnen het habitat komt nl. regelmatig 'gericht lopen' voor (Baars 1979), en het ziet er naar uit dat dit iets te maken heeft met de heterogeniteit van het habitat: loopkevers begeven zich van de ene gunstige plek (bijv. wat betreft voedsel) naar de andere door 'gericht lopen'. Bij een andere (wat moeilijk te hanteren) definitie van 'habitat' zou men dus zelfs alle 'gericht lopen' kunnen beschouwen als 'dispersie'; ik noem het echter liever 'diffusie' (Engels: spread) zolang het zich binnen de woonplaats van de lokale populatie afspeelt. Iets dergelijks geldt voor bepaalde vliegactiviteiten binnen een heterogeen habitat, welke voor bepaalde soorten wel maar voor andere niet fysiologisch te onderscheiden zijn van 'echte' dispersie. In feite is het niet zo belangrijk dat op de schaal van heterogene habitats dit soort begripsproblemen optreden, daar vooral bij niet-vliegende die-

ren het verschil tussen diffusie binnen het habitat en dispersie buiten het habitat in vele gevallen alleen een kwestie van schaal is, d.w.z. het één ligt direct in het verlengde van het ander. Verder is dispersie buiten het habitat vooral belangrijk als deze begripsproblemen klein zijn, d.w.z. als de ruimtelijke schaal waarop het optreedt vrij groot is. Daarom stellen wij vast, dat niet alleen vliegende dieren, maar ook grotere niet-vliegende vormen 'dispersie' vertonen in de zin van verplaatsingen buiten het habitat. Dit gebeurt echter niet altijd in de vorm van locomotorische activiteiten: bepaalde evertelaten maken hiervoor – actief of passief – gebruik van andere dieren als transportmiddel: *phoresie*. De larven van oliekevers (*Meloe*) bijv. klimmen in gele composieten en wachten in het bloemhoofdje op een bezoekende solitaire bij; zij hechten zich actief aan zo'n bij vast en laten zich zo naar de voedselbron (honing + stuifmeel in het nest van de bij) vervoeren, waarin ze zich verder kunnen ontwikkelen. Veel waterevertebraten schijnen van de ene plas naar de andere te worden verslept in de vorm van eieren die aan de poten van eenden blijven hangen (zie o.a. Boycott 1936). Eén van de belangrijkste vormen van passieve dispersie is het transport op en in plantaardig materiaal (boomstammen, vruchten, graspollen, e.d.) via rivieren en zeestromingen: een niet onbelangrijk deel van de fauna van geïsoleerde eilanden komt op deze wijze tot stand.

Wanneer we aan dit, reeds rijk geschaakte beeld toevoegen, dat planten zich via zaden en sporen verbreiden en vele waterdieren zich in de vorm van planktonlarven verplaatsen, krijgen we opnieuw sterk de indruk dat dispersie een zéér algemeen verschijnsel is, dat misschien zelfs bij elke plant- en diersoort regelmatig in enigerlei vorm optreedt. Voor een goed overzicht van dispersie op een geografische schaal zie Udvardy (1969), die 100 bladzijden aan dispersie wijdt.

Dispersie en reproductie

Nu we de uiterlijke verschijningsvorm min of meer kennen, dienen we dieper door te dringen in de vraag: *Wat is dispersie?* Daarbij moeten we onderscheid maken tussen twee soorten vragen: 1) vragen naar de *veroorzaking* van het verschijnsel, en 2) vragen naar de *biologische betekenis*. Dit onderscheid komt ongeveer overeen met wat in het Engels wordt genoemd: 'proximate factors' = directe veroorzakers naast 'ultimate effect' = het uiteindelijk effect. Dikwijls vallen de antwoorden op deze twee vragen (ten dele) samen, maar zelfs dan heeft het zin de verschillen zo duidelijk mogelijk te formuleren. Soms echter zijn de antwoorden geheel verschillend, en ik wil dit illustre-

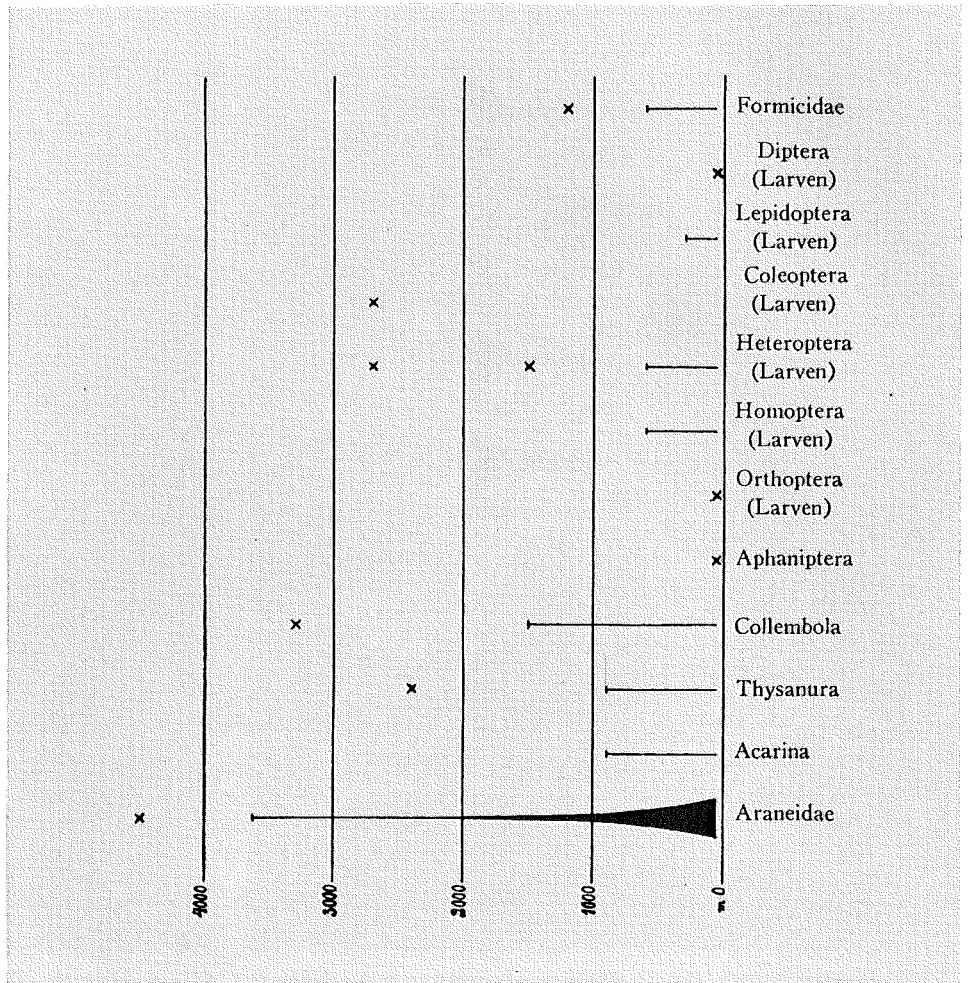
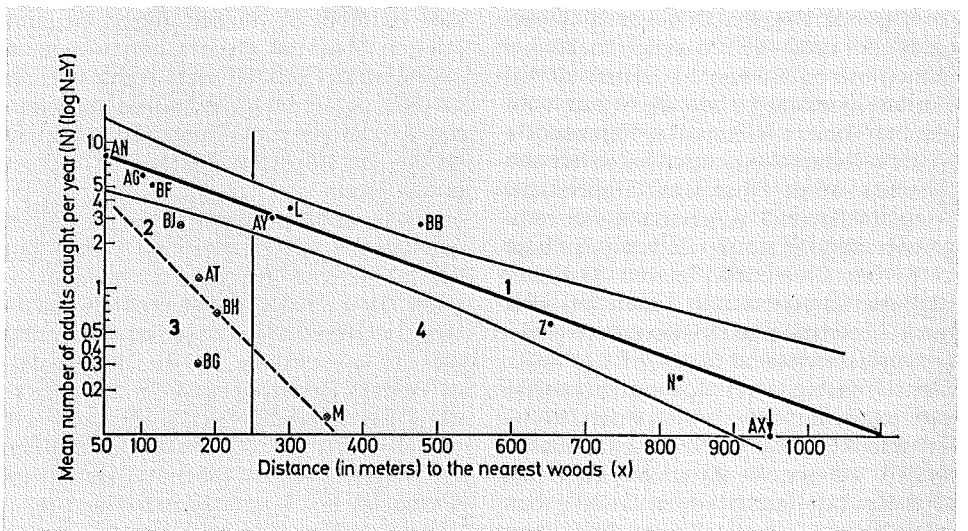


Fig. 5. Hoogteverdeling en relatieve abundantie van ongevleugelde arthropoden in luchtplankton (Glick 1939).

Fig. 6. Aantal adults van *Carabus problematicus* (de grootste Drentse loopkever: 21–27 mm), dat gemiddeld per jaar werd gevangen in vangblikseries op de Kralose heide, die op verschillende afstanden van het dichtstbijzijnde bos (met reproducterende populaties) waren opgesteld.

Regressie-lijn 1 (met betrouwbaarheidsgrenzen): monsterplaatsen die zonder het overwinnen van barrières konden worden bereikt.

Regressie-lijn 2 (gestreept): monsterplaatsen die in of achter een uitgestrekte en dichte *Molinia*-vegetatie lagen en welke een relatieve barrière voor de kevers betekent.



ren met de vraag: *Wat is reproductie?** De vraag naar de *veroorzaking* leidt voor verschillende organismengroepen niet steeds tot eenzelfde antwoord. Voor bisexuele insecten bijv. zou het antwoord kunnen luiden: reproductie komt tot stand door het tesamenkomen en versmelten van mannelijke en vrouwelijke geslachts-cellen, welke zich door bepaalde hormonale processen in mannelijke resp. vrouwelijke geslachtsorganen hebben ontwikkeld. De vraag naar de *biologische betekenis* echter leidt voor alle organismengroepen tot een in principe gelijkkluidend antwoord: het zodanig vermenigvuldigen van het genenmateriaal dat de soort – ondanks de relatief korte levensduur van de individuen – ter plaatse kan voortbestaan. Wat dispersie betreft, komen we in de literatuur verschillende antwoorden tegen op de vraag: *Wat is dispersie?* De meeste van deze antwoorden hebben betrekking op de veroorzaking, terwijl men er wat de biologische betekenis betreft – min of meer stilzwijgend – vanuit gaat dat het verschijnsel gunstig zou moeten zijn voor het individu (zie bijv. discussie: Den Boer 1971). Dit is echter niet vanzelfsprekend en zelfs niet noodzakelijk, en ik wil dit weer illustreren met reproductie waarvoor hetzelfde geldt; allereerst: het individu zelf zal niet langer leven door zich te reproduceren, dikwijls het tegendeel (soms houdt reproductie zelfs 'zelfopoffering' in héél dramatische vorm in, zoals bij bidsprinkhanen en bepaalde spinnen waar de ♀♀ gewoon zijn om na de copulatie de ♂♂ op te vreten). Belangrijker is echter dat het lang niet zeker is voor elk individu dat reproductie ook zal leiden tot fertiel nageslacht, maar dat alleen gemiddeld over vele individuen de kans op fertiel nageslacht meestal vrij groot is (maar nooit =1, want populaties – en zelfs soorten – sterven uit). Maar zelfs als die kans voor een gemiddeld individu maar klein zou zijn, dan nóg zou die geringe reproductie de betreffende populatie waarschijnlijk langer doen overleven dan wanneer alle reproductie achterwege zou zijn gebleven. Kortom, of de kans voor een bepaald individu tot het verkrijgen van fertiel nageslacht nu groot of klein is (maar niet =0), alléén d.m.v. reproductie kan de overlevingsduur van de populatie a.h.w. 'uitgetild' worden boven de maximale levensduur van een individu. Er is gewoon géén andere oplossing! Ik vertel dit omdat er een duidelijke parallel bestaat tussen reproductie en dispersie, en

wat we voor reproductie vanzelfsprekend vinden, zou dit ook voor dispersie moeten zijn, maar is het – getuige de literatuur – lang niet altijd.

Dispersie en reproductie zijn de beide zijden van dezelfde medaille: *het voortbestaan van de soort*. Zoals een soort ter plaatse niet kan voortbestaan (aanwezig blijven in de *tijd*) zonder *reproductie*, kan een soort niet voortbestaan over een groot gebied (aanwezig blijven in de *ruimte*) zonder *dispersie* (weer gevolgd door reproductie uiteraard). Hoe klein de kans voor een bepaald individu, dat het habitat verlaat, op voortplanting elders ook moge zijn, zonder dispersie is die kans altijd nóg kleiner (n.l. =0). Er is gewoon géén andere oplossing om het voortbestaan van de soort over een groot gebied mogelijk te maken. De 'ecologische strategie' (zoals men dit tegenwoordig noemt) van een soort zal dus zowel moeten voorzien in een goede 'reproductie-strategie' (het tijd-aspect) als in een voldoende 'dispersie-strategie' (het ruimtelijke aspect) om die soort evolutionair gezien een redelijke kans te geven. Een vergelijkbaar denkbeeld is ontwikkeld door Southwood (1977): tijd en ruimte zijn de twee assen waarop men de 'ecologische strategie' van een soort geprojecteerd kan denken: één as is hiervoor niet toereikend. Andrewartha en Birch hadden al in 1954 hetzelfde op het oog toen zij in 'The distribution and abundance of animals' de aantallen in de populatie en de verspreiding van de soort als twee onverbreekelijk aan elkaar verbonden aspecten van hetzelfde probleem 'Het overleven van de soort' beschouwden.

Met het voorgaande in het achterhoofd zullen we in twee volgende artikelen de verschillende antwoorden die in de literatuur worden gegeven op de vraag 'Wat is dispersie' wat nader onder de loupe nemen, en zullen we proberen tot een synthese te komen.

* Ter voorkoming van misverstand: onder reproductie versta ik het vormen van geslachtsellen, die hetzij zelfstandig (parthenogenese) hetzij na versmelting (bevruchting) in principe in staat zouden moeten zijn uit te groeien tot nieuwe, fertiele individuen van die soort.

Literatuur

- Andrewartha H G, Birch L C (1954) The distribution and abundance of animals. Chicago Univ. Press, 782 p.
- Baars M A (1979) Patterns of movement of radio-active carabid beetles. *Oecologia* 44: 125-140.
- Boycott A E (1936) The habitats of fresh-water Mollusca in Britain. *J. Anim. Ecol.* 5: 116-186.
- Den Boer P J (1970) On the significance of dispersal power for populations of Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia* 4: 1-28.
- Den Boer P J (1971) On the dispersal power of carabid beetles and its possible significance. *Miscell. Papers L.H. Wageningen* 8: 119-137.
- Den Boer P J (1977) Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. *Miscell. Papers L.H. Wageningen* 14: 190 p.
- Dingle H (1972) Migration strategies of insects. *Science* 175: 1327-1335.
- Glick P A (1939) The distribution of insects, spiders and mites in the air. U.S. Dept. Agric. Techn. Bull. 673. Washington.
- Harrison R G (1980) Dispersal polymorphisms in insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 95-118.
- Johnson C G (1969) Migration and dispersal of insects by flight. Methuen, London, 763 p.
- Kennedy J S (1961) A turning point in the study of insect migration. *Nature (London)* 189: 785-791.
- Lindroth C H (1949) Die Fennoskandischen Carabidae. III. Göteborgs kgl. Vetensk. Handl. B4 (3): 1-911.
- Palmén E (1944) Die anemohydrochore Ausbreitung der Insekten als zoogeographischer Faktor. *Ann. Zool. Soc. Bot. Fenn. Vanamo*, 10: 1-262.
- Rijnsdorp A D (1980) Pattern of movement and dispersal from a Dutch forest of *Carabus problematicus* Hbst. (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia* 45: 274-281.
- Roff D A (1977) Dispersal in Dipterans: its costs and consequences. *J. Anim. Ecol.* 46: 443-456.
- Rose D J W (1972) Dispersal and quality in populations of *Cicadulina* species (Cicadellidae). *J. Anim. Ecol.* 41: 589-609.
- 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.
- Udvardy D M F (1969) Dynamic zoogeography (with special reference to land animals). Van Nostrand Reinhold Co, New York, 445 p.
- Van Huizen T H P (1980) Species of Carabidae (Coleoptera) in which the occurrence of dispersal by flight of individuals has been shown. *Ent. Ber.* 40: 166-168.
- Williams C B (1930) The migration of butterflies. Edingburgh, 473 p.
- Williams C B (1958) Insect migration. Collins, London, 235 p.