

P. J. den Boer

**De betekenis van
dispersie voor het
overleven van soorten**

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

Mededeling no. 254 van het
Biologisch Station te Wijster.

P. J. den Boer

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

De betekenis van dispersie voor het overleven van soorten *)

In een voorgaand artikel (V.B. nr. 17) hebben we kennis gemaakt met insecten, die met dusdanig instabiele leefomstandigheden worden geconfronteerd, dat zij zich meestal slechts korte tijd op dezelfde plaatsen kunnen handhaven. We hebben ook gezien, dat zij als soorten in een groter gebied aanwezig blijven door het veelvuldig vestigen van nieuwe lokale populaties op plaatsen die intussen – meestal eveneens slechts voor korte tijd – geschikt of opnieuw geschikt zijn geworden. Dit is mogelijk doordat een deel van de individuen – of zelfs alle – in een bepaalde periode van de levenscyclus vliegactiviteiten ontplooiën. De biologische betekenis van deze vormen van dispersie is hiermede duidelijk: het mogelijk maken van het vestigen of hervestigen van voldoende lokale populaties om gemiddeld het lopende verlies aan geschikte lokaties voor populaties te kunnen compenseren. In gevallen van habitatwisseling speelt zich dit af tussen opeenvolgende generaties in hetzelfde jaar of zelfs binnen dezelfde generatie, zodat men in het laatste geval onderscheid zal moeten maken tussen overlevings (bijv. overwinterings-) populaties en voortplantingspopulaties.

Dispersie als reactie op gunstig vliegweer

We hebben echter nog weinig gezegd over de veroorzaking van deze vormen van dispersie. We hebben al gesproken, dat slechts bij een minderheid van de soorten direct op het ongunstig worden van de omstandigheden kan worden gereageerd, zodat dit zelden als de oorzaak van de dispersie kan worden aangemerkt. Voor de soorten met een duidelijke dispersiefase kunnen we niet volstaan met vaststellen dat de morfologische en biochemische systemen de dieren in staat stellen tijdens die fase vliegactiviteiten te ontplooiën. Er zal ook een prikkel moeten zijn die hen tot dispersie aanzet. Overal in de literatuur kan men aanwijzingen vinden, dat dispersie (en ook migratie) van arthropoden vooral zou plaats vinden bij kalm, betrekkelijk warm en zonnig (als er overdag wordt gevlogen) weer. Kortom bij mooi weer, waarbij de kans op veron-

gelukken door wind of regen zo klein mogelijk is. Het is ook het weertype waarbij slechte vliegers – vooral kleinere – en kleine ongevleugelde arthropoden met opstijgende lucht (thermiek) omhoog kunnen worden gevoerd en in het luchtplankton terecht kunnen komen (zie V.B. nr. 16, blz. 310). Voor bepaalde arthropoden schijnt bovendien een niet te lage luchtvochtigheid begunstigend te werken. Thripsen en kleine kortschildkevers hebben aan deze mogelijke voorkeur voor 'drukkend' weer, dat dikwijls gevolgd wordt door onweer, zelfs de naam 'donderbeestjes' te danken. Welke van de factoren die 'mooi weer' bepalen is nu de prikkel tot dispersie? Palmén (1944), die veel moeite deed om

de weersomstandigheden waaronder de insectenaanspoelingen plaats vonden te analyseren, komt tot de conclusie, dat een voldoende hoge temperatuur weliswaar een noodzakelijke voorwaarde is, maar dat de directe prikkel verbonden schijnt te zijn met veranderingen die optreden tijdens frontpassages, zoals bepaalde elektrische verschijnselen. Nu vermoed ik echter, dat deze aan frontpassages gepaarde verschijnselen meer te maken hebben met het in zee vallen van de dieren (bijv. voor plotseling optredende lage temperaturen of regen), dan met het ontstaan van de dispersie zelf. Het spontaan wegvliegen lijkt echter vooral te worden 'uitgelokt' door betrekkelijk hoge temperaturen. Slechts als het weer nog

Fig. 1. Relatie tussen de temperatuur en het aantal individuen van de wolfspin *Pardosa purbeckensis* dat 'tip-toe behaviour' vertoont in een proefopstelling voor het testen van dispersiegedrag. Uit Richter (1971).

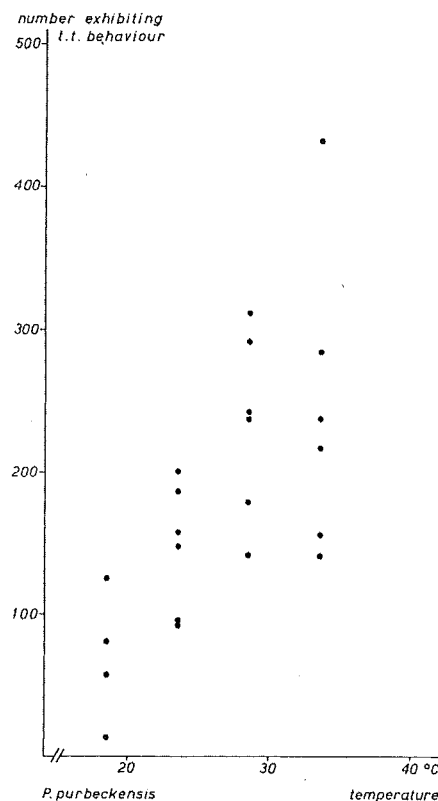
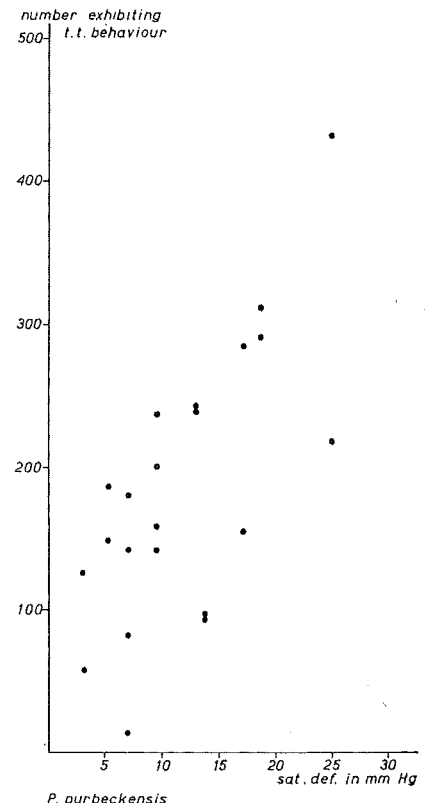


Fig. 2. Relatie tussen het verzadigings-deficit van de lucht en het aantal individuen van de wolfspin *Pardosa purbeckensis* dat 'tip-toe behaviour' vertoont in een proefopstelling voor dispersiegedrag. Uit Richter (1971).



*) Mededeling nr. 254 van het Biologisch Station te Wijster.

tijdens de overtocht omslaat, bijv. in onweer, zullen de dieren in zee belanden en aanspoelen; in andere gevallen zal de dispersie uitsluitend door de lucht plaats vinden en geheel of grotendeels onopgemerkt blijven. Tijdens een symposium te Wijster (nov. 1969) kreeg ik de indruk dat ook Palmén zelf (zie: Palmén 1971) thans de rol van de temperatuur het belangrijkste acht.

Lindroth (1949, 1953) was waarschijnlijk de eerste, die dit vraagstuk experimenteel aanpakte. Hij ontwierp een soort vliegkoepel, waarmee hij kon vaststellen, dat carabiden die tot vliegen in staat zijn (zowel voldoende grote vleugels als volledig ontwikkelde vliegspieren) over het algemeen ook tot vliegen gebracht kunnen worden door een hoge luchttemperatuur of door bestraling (met bijv. een gloeilamp), of door beide. Blijkbaar is een hoge lichaamstemperatuur de *directe prikkel* tot vliegactiviteiten. We dienen hierbij in aanmerking te nemen, dat we te doen hebben met koudbloedige dieren, die de veel-energie-vragende vliegbewegingen slechts op gang kunnen brengen bij energietoevoer van buiten. Onze ervaringen zijn geheel gelijk aan die van Lindroth. Richter (1971) toonde experimenteel aan dat spinnen van het geslacht *Pardosa* tot 'ballonnen' kunnen worden gebracht door een hoge luchttemperatuur (Fig. 1), gecombineerd met sterk licht en een zacht, opwaarts gericht windje. Als de lucht dan bovendien niet te vochtig is (Fig. 2) en de spinnen kunnen op een verhoging klimmen, vertonen ze daar een heel typisch gedrag: op het randje van de verhoging gaan ze hoog op hun poten staan (tip-toe behaviour) en laten een draad komen waarmee ze vervolgens wegzweven (ballonnen). Ook mijten schijnen een soort 'tip-toe behaviour' te vertonen alvorens zich door de wind te laten wegblazen. Het is interessant hierbij op te merken dat, hoewel ook spinnen koudbloedige dieren zijn, 'ballonnen' passief plaats vindt, zodat zij in principe ook bij lagere temperaturen dispersie zouden kunnen vertonen. Dit treedt ook inderdaad op bij een aantal Linyphiiden, die in het winterhalfjaar 'ballonnen' (Duffey 1956). Dispersie door vliegen wordt blijkbaar meer algemeen voorafgegaan door een herkenbaar – laten we zeggen 'aeronaautisch' – gedrag (ook bij loopkevers), dat in vele gevallen het beklimmen van een verhoging (meestal de toppen van planten) omvat. Door de frequentie waarmee in bepaalde jaren bepaalde luchttemperaturen in mei en juni optreden (de dispersie-periode van voorjaarsvoortplanters onder de loopkevers) te vergelijken met de frequentie van de schermvangsten van loopkevers bij die temperaturen in die jaren kon Van Huizen (1979) aantonen, dat loopkevers pas boven een luchttemperatuur van

Occurrence of flight and temperature

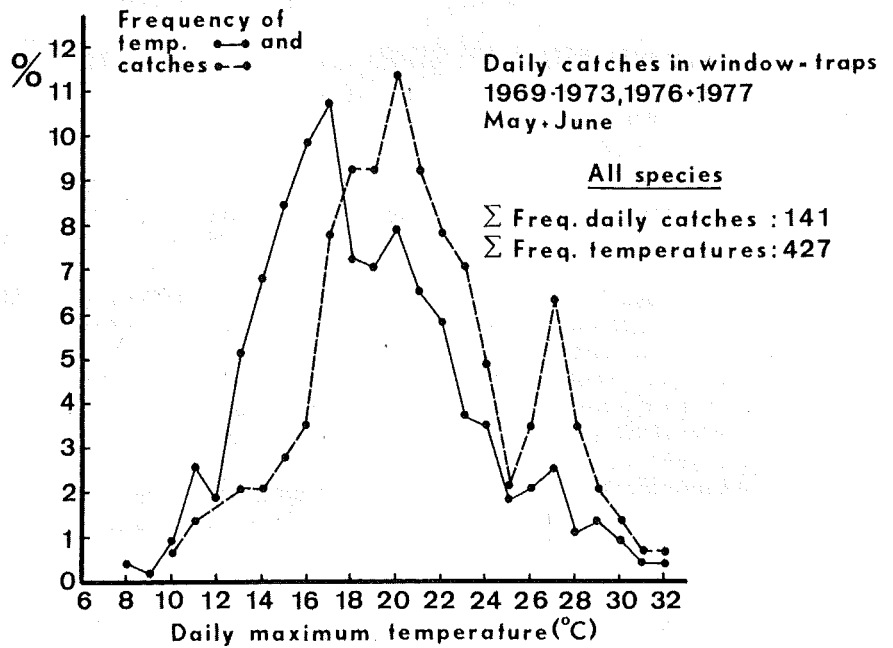


Fig. 3. Frequentie van de vangsten van loopkevers in vliedschermen (als % van de totaalvangst) in relatie tot de frequentie waarin bepaalde luchttemperaturen optreden in de maanden mei en juni gedurende 7 jaren (als % van het totaal aantal dagen). Mei en juni zijn de maanden waarin door loopkevers het meeste wordt gevlogen. Uit Van Huizen (1979).

16°C vliegen. Tussen 17°C en 25°C loopt de frequentie van schermvangsten vrijwel parallel met de frequentie van de betreffende temperaturen (Fig. 3). Stein (1973) vermeldt vergelijkbare waarden voor snuitkevers van het geslacht *Sitona*, maar iets afwijkende waarden voor enkele andere snuitkevers (Stein 1972). De geringe doch aanwezige vangsten beneden 17°C (Fig. 3) werden ongetwijfeld veroorzaakt doordat de kevers door directe zonbestraling een hogere lichaamstemperatuur wisten te bereiken. Opvallend is, dat tussen 27°C en 30°C een extra piek in de schermvangsten optreedt die niet of nauwelijks valt af te leiden uit de frequentie van de betreffende luchttemperaturen (Fig. 3). Wij vermoeden dat we hier meer te doen hebben met een 'vluchtreactie' voor té hoge temperaturen dan met normaal dispersie-gedrag. Wij vinden een vergelijkbaar verschijnsel bij de dagactieve voorjaarsvoortplanter *Pterostichus versicolor*, die niet (of nauwelijks) vliegt: bij hoge luchttemperaturen – vooral wanneer deze gepaard gaan met sterke zonbestraling – staken de kevers het, op het zoeken van prooien gerichte loopgedrag en trekken zich terug in de schaduw (Mols, pers. med.). Een derg. 'vluchten'

voor té hoge temperaturen schijnt ook oorzaak te kunnen zijn van een aantal *migraties* op geografische schaal: na een zorgvuldige analyse van de immigraties van trekvlinders in Finland gedurende 20 jaren komt Mikkola (1967) tot de conclusie, dat deze blijkbaar gestimuleerd worden door extreem hoge temperaturen in het gebied van oorsprong (vooral de steppen in Z-Rusland). Voor het overige schijnt ook 'migratie' evenals meer normale dispersie door 'gunstig vliegweer' te worden veroorzaakt (zie o.a. Dingle 1972), zoals Mikkola (1978) ook vaststelde voor wespen en hommels. Daar 'goed vliegweer' niet alleen door de temperatuur wordt bepaald, maar ook door het ontbreken van regen en het geheel of vrijwel geheel ontbreken van wind (Van Huizen 1979) (Tabel 1) varieert het aantal 'vliegdagen' in de voor vele soorten slechts korte dispersie-periode sterk tussen de jaren: in 7 jaren tussen 16 en 34 in de maanden mei + juni. Alleen al hierdoor, maar nog sterker doordat de enkele uitzonderlijke vliegdagen, waarbij massaverschijnselen kunnen optreden, de neiging hebben in slechts enkele – tóch al goede – jaren te clusteren, zijn de kwantitatieve verschillen in dispersie-activiteit

windsnelheid (in m/sec.)	frequentie (dagen) van windsnelheden	aantal van deze dagen met vangsten	fractie van deze dagen met vangsten
0-1	10	6	0.60
2	64	28	0.44
3	155	65	0.42
4	123	42	0.34
5	83	25	0.30
6	36	10	0.28
7	11	3	0.27
8	4	-	-
9 en hoger	2	-	-

Tabel 1. Frequentie van vangsten van loopkevers in vliegschermen bij verschillende windsnelheden in de maanden mei en juni van de jaren 1969-1973 en 1976-1978 (8 jaren) Uit Van Huizen (1979).

tussen de jaren zó groot, dat lang de indruk heeft bestaan, dat dispersie – en nog meer migratie – van insecten een zeer grillig verschijnsel is, dat slechts zo nu en dan optreedt en dan gepaard gaat met opvallende zwermen insecten en areaal-uitbreidingen. Dit heeft er ongetwijfeld toe bijgedragen, dat het lang heeft geduurd voor men dispersie als een *algemeen* verschijnsel beschouwde. Het dringt zich slechts *incidenteel* aan ons op en dan is men ook geneigd om de *veroorzaking* in incidenteel optredende gebeurtenissen te zoeken, zoals overbevolking, voedseltekort, uitdrogen van het habitat en derg., zodat de *biologische betekenis* slechts 'vluchten' kon zijn (V.B. nr. 17). In alle groepen waarin dit nader werd bestudeerd – en dat zijn er zo langzamerhand gelukkig vele – bleek dispersie echter een jaarlijks terugkerend verschijnsel te zijn met de opvallende massavluchten slechts als uitschieters (zie o.a.: Williams 1958, Duffey 1956, Fernando 1958, Mikkola 1967, Mikkola 1978, Van Huizen 1979, Van der Eijk 1983, en vele anderen). We stelden reeds eerder vast dat voor de insecten-aanspoelingen hetzelfde geldt, en het is de verdienste van Palmén (1944), dat hij dit reeds vroeg begreep. Onze (voorlopige) conclusie is derhalve dat dispersie (migratie inbegrepen) bij gevleugelde – en anderszins 'vliegende' (zoals bij spinnen) – arthropoden tot stand komt als een jaarlijks – hoewel in sterk wisselende intensiteit – terugkerende reactie op bepaalde weersomstandigheden, die we dus kunnen beschouwen als dispersie-sig-naal. Deze reacties vormen daarmee een normaal onderdeel van de levenscyclus, dat in een bepaalde periode – de dispersie-fase – leidt tot handhaving of zelfs uitbreiding van de aanwezigheid van de soort in de ruimte.

In deze vorm vindt de dispersie van arthropoden een duidelijke parallel in de ver-breding van planktonlarven en in de ver-breding van plantezaden en sporen. In

deze laatste gevallen hebben we eveneens te doen met een normaal onderdeel van levenscyclus, dat in een bepaalde pe-riode leidt tot handhaving of uitbreiding van de aanwezigheid van de soort in de ruimte. Ook vele ongevleugelde dieren vertonen regelmatig dispersie, waarbij waarschijnlijk op andere *signalen* zal worden gereageerd. Millioenenpoten (vooral uit de familie Julidae) verlaten regelmatig het habitat, soms in de vorm van grote groepen. Wat het signaal is, is niet duidelijk (zie bijv. Southwood 1962). We spraken over de dispersie bij *Cepaea nemoralis*, waar de dichtheid dienst doet als signaal (V.B. nr. 17).

Dispersie als uitwisseling van individuen en/of genen

Een zekere mate van uitwisseling van individuen tussen groepen, subpopulaties of populaties schijnt een gunstig effect te hebben op de netto reproductie, vooral wanneer de invloed op reproductie en mortaliteit op de plaatsen waartussen de uitwisseling plaats vindt, sterk varieert: (Kuno 1981, Den Boer 1981). Daar er aanwijzingen bestaan, dat deze uitwisseling de meest gunstige effecten zou hebben als ze slechts betrekkelijk kleine aantallen individuen betreft, die zich echter over een groot aantal groepen verdelen (Metz, De Jong en Klinkhamer 1983, Van der Eijk, in prep.), zou niet alleen diffusie tussen groepen binnen de populatie, maar zelfs dispersie tussen populaties gunstig kunnen zijn voor de overleving van die populaties, ondanks de daarbij optredende extra sterfte. Ook dit leidt dus tot een in elkaar vloeien van diffusie en dispersie: bij diffusie tussen groepen zal extra behoefte geen grote rol spelen, zodat we van *uitwisseling van individuen* kunnen spreken; dispersie echter zal over het algemeen gepaard gaan met extra sterfte, zodat het aantal individuen, dat een populatie verlaat gemiddeld groter zal zijn dan het aantal dat via dispersie uit andere populaties

binnenkomt. Het laatste geval zou ik *interpopulatie dispersie* (of *interspersie*) willen noemen. Natuurlijk is vrijwel elke dispersie tot op zekere hoogte interspersie: we zullen deze term daarom alleen gebruiken als we niet slechts geïnteresseerd zijn in het verlaten van de lokale populatie, maar ook in het – weliswaar kwantitatief veel minder belangrijke – binnenkomen in andere lokale populaties. Alleen al bovengenoemd effect van interspersie zou een belangrijke 'rechtvaardiging' voor het bestaan van dispersie in het algemeen kunnen zijn; het zou een bijdrage kunnen leveren tot verlenging van de aanwezigheid van de soort op een aantal plaatsen. Afhankelijk van de mate van instabiliteit van de bewoonde habitats zal hetzij interspersie, hetzij de bijdrage van dispersie aan een meer algemene handhaving (bijv. via hervestigingen) of zelfs uitbreiding van de aanwezigheid van de soort in de ruimte belangrijker zijn. Wij proberen langs verschillende wegen de relatie tussen deze twee aspecten van dispersie nader te onderzoeken.

Populatie-genetici weten al héél lang, dat de uitwisseling van genen tussen populaties een grote invloed kan hebben op het verloop van selectieprocessen. Zelfs het inbrengen met een betrekkelijk lage frequentie van bepaalde genen in een overigens geïsoleerde populatie kan soms al voldoende zijn om te voorkomen, dat zo'n populatie zichzelf genetisch sterk isoleert, d.w.z. zich tot een eigen ondersoort of zelfs soort ontwikkelt. Nu kan het voorkomen van zo'n genetische isolatie zowel een voordeel als een nadeel zijn; een voordeel zou kunnen zijn, dat bepaalde, slechts incidenteel nuttige eigenschappen, die binnen die populatie doorgaans onder sterke selectiedruk staan, tóch behouden kunnen blijven; een nadeel zou kunnen zijn, dat de betreffende populatie zich niet voldoende aan zijn milieu kan 'aanpassen'. Kortom, zelfs een kwantitatief onbelangrijke immigratie van individuen in bestaande populaties kan – genetisch gezien – belangrijke gevolgen hebben, ook al zal het in de meeste gevallen erg moeilijk zijn om deze invloed te vertalen in termen van 'gunstig of ongunstig voor het voortbestaan van de populatie'. Anderzijds is er echter erg veel interspersie nodig om te voorkomen, dat de verschillende populaties binnen een groot gebied duidelijke verschillen in allel-frequenties gaan vertonen. Mijn naamgenoot (Den Boer 1978) geeft een goed voorbeeld van een voldoende hoog interspersie-niveau om over een groot deel van Afrika de 'African armyworm' (*Spodoptera exempta*, Lepidoptera) – genetisch gezien – één grote panmictische populatie te laten vormen.

Het uiteenvallen van een soort in een groot aantal lokale vormen (waaronder zo

hier en daar al weer soorten) a.g.v. een slechte uitwisseling van genen tussen populaties kan merkwaardig genoeg gepaard gaan met een goed vliegvermogen. In de Alpen is de opsplitsing in lokale vormen en zelfs in regionale soorten bij de uitstekend vliegende Apollo-vlinders (*Parnassius*) en 'zwartjes' (*Erebia*) niet veel minder dan bij de ongevleugelde loopkevers van het geslacht *Carabus*. Een derg. opsplitsing in lokale vormen vinden we echter niet of nauwelijks bij onbeholpen vliegers zoals de meeste gevleugelde loopkeversoorten. Lindroth (1949) was de eerste die deze paradox onder woorden bracht: 'slechte vliegers verbreiden zich beter dan goede vliegers'. Als voorbeeld noemt hij de enige goede vliegers onder de loopkevers, de 'zandloopkevers' (*Cicindela*), die sterker uiteenvallen in regionale rassen dan andere gevleugelde loopkevers. Dit verschijnsel komt voort uit het feit, dat goede vliegers hun vleugels dagelijks gebruiken voor hun normale activiteiten, het jagen op prooien (*Cicindela*), het bezoeken van bloemen (dagvlinders), enz. Zij moeten hun 'doel' ook onder niet ideale weersomstandigheden kunnen bereiken met als gevolg dat zij slechts zelden per ongeluk buiten het habitat geraken, en als dit gebeurt dan zullen zij meestal weer snel en gemakkelijk terug kunnen keren. Als zij geen echte dispersie-fase kennen, leidt dit 'behoudende' gedrag dikwijls tot kleine en sterk versplinterde verspreidingsgebieden. Onbeholpen vliegers daarentegen kunnen tijdens de dispersie-fase (die zij – voor zover het arthropoden betreft – waarschijnlijk allen hebben) overal terecht komen, en dit leidt – naast een uiteraard grote sterfte – tot een goede verbreiding en een goede aanwezigheid van de soort in de ruimte. Habitatwisselaars nemen een tussenpositie in. De slechte vliegers onder de habitatwisselaars (zoals bladluizen) zullen zich noodzakelijkerwijs tevens goed verbreiden, hoewel de verliezen groot zullen zijn. De goede vliegers echter verkeren in een soort 'conflict-situatie'. Als zij zeer efficiënt van het ene naar het andere habitatype vliegen, zal hun verbreiding meestal slecht zijn en het areaal dat zij bewonen betrekkelijk klein blijven. Als zij dit minder goed doen, zal de fractie die het nieuwe habitat bereikt weliswaar kleiner zijn maar de verbreiding beter. Habitatwisseling op geografische schaal zal dikwijls welhaast noodzakelijkerwijs tot zo'n 'compromis' leiden, daar de efficiëntie van een habitatwisseling over zeer grote afstanden niet erg groot kan zijn.

Dispersie als aanzet tot het vestigen van populaties

Uit het voorgaande zal duidelijk zijn geworden, dat ik als de *biologische betekenis* van dispersie zie: enerzijds het ver-

plaatsen van individuen naar andere populaties en anderzijds een aanzet tot het vestigen van nieuwe populaties en/of tot hervestigen van reeds verdwenen populaties, of meer in het algemeen: *een aanzet tot het handhaven of zelfs uitbreiden van de aanwezigheid van de soort in de ruimte*. De bijdrage hieraan kan van verschillende aard zijn:

1) In bepaalde gevallen kan dispersie – als reactie op té hoge dichtheden – de populatie ter plaatse 'ontlasten' en daarmee de aanwezigheid van die populatie in de tijd verlengen; 2) Interspersie kan direct of indirect (via de ingebrachte genen) bijdragen tot het voortbestaan van die populaties; 3) Dispersie kan leiden tot hervestigen van een populatie wanneer de omstandigheden op een plaats waar de populatie verdween weer 'geschikt' zijn geworden.

Uitbreiding van de aanwezigheid van de soort in de ruimte vindt uiteraard plaats via nieuwe vestigingen. We hebben ook gezien, dat de *veroorzaking* van dispersie velerlei kan zijn: hoge dichtheden, territoriumgedrag, tijdelijk ongeschikt worden van het habitat (uitdrogen, onder water lopen, e.d.), hoge temperaturen, en ongetwijfeld nog meer als we ook andere organismen de revue zouden laten passeren (bijv. ook zeedieren en planten). Via de *veroorzaking* kunnen de verschillende dispersie-verschijnselen dus moeilijk onder één noemer worden gebracht, maar – zoals we hiervoor al zagen via de *biologische betekenis* (of het uiteindelijke effect) wel. We bespraken het eerder (V.B. nr. 16, blz. 310) dat er wat dit betreft een duidelijke parallel bestaat tussen *reproductie* en *dispersie*. Zoals een soort niet ter plaatse kan voortbestaan zonder reproductie, kan een soort niet op meer dan één plaats aanwezig zijn en blijven zonder dispersie.

Daar populaties eens uitsterven, moet dispersie alleen al hierom blijven optreden, wil althans de aanwezigheid van de soort in de ruimte gehandhaafd blijven. Deze stelling lijkt onbetwistbaar, in elk geval voorzover het soorten in instabiele habitats betreft, en zij is dan ook geheel in de lijn van Southwood (1962). Wat moeten we echter verwachten voor de dispersie van soorten die in stabiele of permanente habitats leven? Als we de lijn van Southwood doortrekken, zou géén dispersie meer moeten optreden. Maar dat zou inhouden, dat populaties in stabiele of permanente habitats zouden blijven bestaan zolang die habitats bestaan, en dan zouden we – zonder ingrijpen van de mens – moeten denken in termen van duizenden, zo niet 10.000-en of zelfs 100.000-en jaren. Dat lijkt niet erg waarschijnlijk, en het kan zelfs worden aangehouden – althans voor loopkevers – dat dit onjuist is (Den Boer, in prep.). Bovendien

vertonen vele soorten – althans loopkeversoorten – uit habitats die ook volgens de terminologie van Southwood (1962) stabiel of permanent zijn wél degelijk dispersie, al is dit dan dikwijls maar weinig. Om van deze moeilijkheden af te zijn, gaf ik de voorkeur (Den Boer 1971, 1979) aan een wat andere formulering van de stelling van Southwood; het niveau waarop dispersie optreedt, hangt samen met de mate van stabiliteit (en daarmee met de kans op voortbestaan) van de populaties van de betreffende soort zelf. Voor zover het soorten uit instabiele habitats betreft, komt dit nergens in conflict met de goed onderbouwde conclusies van Southwood (1962), maar voor soorten uit stabiele habitats houden we hiermede de deur open voor interessant onderzoek naar interspersie en naar de levensduur van populaties in stabiele habitats.

Er zijn echter ook meer directe argumenten om de mate van dispersie veeleer gekoppeld te denken aan de mate van stabiliteit van de populaties zelf dan aan die van het habitat. De 'Western-tent-caterpillar', die we al bespraken (V.B. nr. 17) geeft ons een goed inzicht in de betekenis van dit verschil: hoewel het instabiele milieu de lokale populaties (kolonies) niet 'toestaat' lang te bestaan, sterven de meeste kolonies onafhankelijk van het milieu uit door degeneratie. Evolutionair gezien is het instabiele milieu ongetwijfeld 'oorzaak' van deze vreemde 'strategie', maar het *resultaat* van die evolutionaire processen is, dat thans een directe binding met de mate van instabiliteit is 'losgelaten', m.a.w. in een meer stabiel milieu zouden de lokale populaties niet langer leven. Waterkevers en waterwantsen, die ook gedurende de reproductieperiode kunnen vliegen, blijven meestal slechts kort in hetzelfde plasje en vliegen al weer snel weg naar een ander poeltje. Ook dit gebeurt onafhankelijk van het milieu, zodat we dit als interspersie kunnen beschouwen tussen kortlevende lokale populaties, een vorm van risicospreiding (Den Boer 1968). Een goed uitgewerkt geval geven Pajunen en Jansson (1969) en Pajunen (1971) voor wantsen in tijdelijke poeltjes op eilandjes van de Schären-archipel (Finland). Wanneer men de bewoners van één plasje als een lokale populatie met een hoge 'turnover' van individuen beschouwt, zal men vaststellen dat sommige lokale populaties plotseling 'uilsterven' zonder enige aanleiding vanuit het milieu, terwijl andere populaties zich laten 'verrassen' door uitdrogen van het plasje. Verder hebben we aanwijzingen, dat loopkevers uit instabiele habitats, die 'toevallig' ook een populatie hebben gevestigd in een meer stabiel milieu – en dat komt regelmatig voor – hun oude, hoge dispersie-niveau (tijdens een dispersie-fase) blijven vertonen. Ik ben het met

Southwood (1962) eens, dat dit dispersie-niveau – evolutionair gezien – tot stand is gekomen onder invloed van de mate van instabiliteit van het gewoonlijk bewoonde habitat, maar hier ‘functioneert’ het grotendeels onafhankelijk van de stabiliteit van de werkelijk bewoonde habitats.

Als deze laatste veronderstelling juist zou zijn, zouden we mogen verwachten, dat populaties van soorten uit instabiele milieus, die bij wijze van uitzondering in een meer stabiel habitat zijn gevestigd, daar een kortere levensduur zullen hebben dan vergelijkbare populaties van soorten uit stabiele milieus, die hetzelfde habitat bewonen. Dit blijkt inderdaad het geval te zijn (Den Boer, in prep.). Ik ga dus een stapje verder dan Southwood (1962, 1977) door te stellen, dat het hoge dispersie-niveau in niet onbelangrijke mate zelf oorzaak is van de korte levensduur van lokale populaties van derg. soorten. Een consequentie van dit denkbeeld is natuurlijk, dat soorten uit instabiele milieus, die zich geregeld in meer stabiele milieus vestigen – bijv. doordat hun habitat door ontwatering stabiel is geworden – onderhevig zullen zijn aan een vorm van natuurlijke selectie, die resulteert in een verlaging van het dispersie-niveau. Immers, alle eigenschappen die met dispersie te maken hebben en een genetische component bezitten, zullen uit de populatie worden weggevoerd door die dispersie zelf. In de populatie blijven dus vooral individuen achter, die deze eigenschappen in mindere mate bezitten. Zolang die populaties kort leven zal dit, vooral als gevolg van de vele populaties die telkens weer gevestigd worden, weinig invloed hebben op het algemene dispersie-niveau van de soort. De populaties in meer stabiele milieus hebben echter in principe de mogelijkheid om zich daar langer te handhaven, zodat alle eigenschappen van de achtergebleven individuen die dit begunstigen een selectief voordeel zullen betekenen. Wanneer de meeste populaties van die soort in een derg. situatie geraken, is er daardoor een goede kans dat de eigenschappen van de individuen die in de populaties achterblijven op den duur de overhand zullen krijgen ten koste van dispersie-eigenschappen. Anders gezegd: het dispersieniveau zal achteruitgaan en waarschijnlijk zal mede hierdoor de gemiddelde levensduur van lokale populaties groter worden. Dit proces is vooral goed te volgen bij vleugeldimorfe loopkevers, daar het vleugeldimorfisme bij deze dieren genetisch is be-

paald. De processen, die voor- en achteruitgang van de fractie gevleugelden in vleugeldimorfe populaties zouden kunnen bepalen, hebben dan ook reeds vroeg de aandacht tot zich getrokken. In feite gaf Darwin (1859) hiertoe al de eerste stoot, onderzoek in die richting werd min of meer ‘volwassen’ door het werk van Darlington (1936, 1943), maar het nam pas een grote vlucht door het werk van Lindroth (1949). Aan het Biologisch Station te Wijster wordt dit onderzoek thans voortgezet (Den Boer 1970, 1971, 1979, Den Boer et al 1980). Een overzicht van dit meer evolutionaire aspect van de problematiek rondom dispersie werd al eerder in het Vakblad gegeven (Den Boer, 1981b).

Referenties

Darlington P J (1936) Variation and atrophy of flying wings of some Carabid beetles. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 29: 136–179.
 Darlington P J (1943) Carabids of mountains and islands. *Ecol. Monogr.* 13: 37–61.
 Darwin Ch R (1859) The origin of species by means of natural selection. Murray, London.
 Den Boer M H (1978) Isoenzymes and migration in the African armyworm *Spodoptera exempta* (Lepidoptera, Noctuidae). *J. Zool. Lond.* 185: 539–553.
 Den Boer P J (1968) Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta biotheor.* (Leiden) 18: 165–194.
 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.
 Den Boer P J (1979) The significance of dispersal power for the survival of species, with special reference to the Carabid beetles in a cultivated countryside. *Fortschr. Zool.* 25, 2/3: 79–94.
 Den Boer P J (1981a) On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. *Oecologia*. 50: 39–53.
 Den Boer P J (1981b) Evolutie van het vliegvermogen bij carabiden en de gevolgen voor het overleven van soorten. *Vakbl. Biol.* 61: 122–129.
 Den 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.
 Duffey E (1956) Aerial dispersal in a known spider population. *J. Anim. Ecol.* 25: 85–111.
 Fernando C H (1958) The colonization of small

freshwater habitats by aquatic insects. 1. General discussion, methods and colonization in the aquatic Coleoptera. *Ceylon J. Sci.* 1: 117–154.
 Kuno E (1981) Dispersal and the persistence of populations in unstable habitats: A theoretical note. *Oecologia* 49: 123–126.
 Lindroth C H (1949) Die Fennoskandischen Carabidae. III. Göteborgs kgl. Vetensk. Handl. B4(3): 1–911.
 Lindroth C H (1953) Some attempts towards experimental zoogeography. *Ecology* 34: 657–666.
 Metz J A J, de Jong T J, Klinkhamer P G L (1983) What are the advantages of dispersing: a paper by Kuno explained and extended. *Oecologia* 57: 166–169.
 Mikkola K (1967) Immigrations of Lepidoptera, recorded in Finland in the years 1946–1966, in relation to air currents. *Ann. Ent. Fenn.* 33(2): 65–99.
 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.
 Pajunen V I (1971) Adaptation of *Arctocoris carinata* (Sahlb.) and *Callicorixa producta* (Reut.) populations to a rock pool environment. *Proc. Adv. Study Inst. Dyn. Numbers Popul.* (1970): 148–158.
 Pajunen V I, Jansson A (1969) Dispersal of the rock pool corixids *Arctocoris carinata* (Sahlb.) and *Callicorixa producta* (Reut.) (Heteroptera, Corixidae). *Ann. Zool. Fenn.* 6: 391–427.
 Palmén E (1944) Die anemohydrochore Ausbreitung der Insekten als zoogeographischer Faktor. *Ann. Zool. Soc. Bot. Fenn. Vanamo*, 10: 1–262.
 Palmén E (1971) Translocations of insects in the archipelago of the southern coast of Finland. *Miscell. Papers L.H. Wageningen* 8: 71–76.
 Richter C J J (1971) Some aspects of aerial dispersal in different populations of wolf spiders, with particular reference to *Pardosa amentata* (Araneae, Lycosidae). *Miscell. Papers L.H. Wageningen* 8: 77–88.
 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 (1972) Untersuchungen zum Flug und Flugverhalten von Curculioniden. *Zeitschr. ang. Ent.* 71: 368–375.
 Stein W (1973) Zur Vererbung des Flügeldimorphismus bei *Apion virens* Herbst (Col., Curculionidae). *Zeitschr. ang. Ent.* 74: 62–63.
 Van der Eijk R H (1983) Population dynamics of gyridid beetles. I. Flight-activity of *Gyrinus marinus* (Col., Gyrinidae). *Oecologia* 57: 55–64.
 Van Huizen T H P (1979) Individual and environmental factors determining flight in Carabid beetles. *Miscell. Papers L.H. Wageningen* 18: 199–211.
 Williams C B (1958) Insect migration. Collins, London, 235 p.