

## Aëronautisch gedrag ('ballooning') bij spinnen (Araneae)

JEROEN VANDEN BORRE<sup>1</sup>, DRIES BONTE<sup>1</sup> & JEAN-PIERRE MAELFAIT<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Universiteit Gent, Vakgroep Biologie, Onderzoeksgroep Terrestrische Ecologie, Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent, e-mail: Jeroen.VandenBorre@UGent.be, Dries.Bonte@UGent.be

<sup>2</sup> Instituut voor Natuurbehoud, Kliniekstraat 25, B-1070 Brussel, e-mail: Jean-Pierre.Maelfait@instnat.be

### Samenvatting

*Ballooning is een bekend en wijdverspreid fenomeen bij spinnen, dat sterk tot de verbeelding spreekt. De studies rond dit gedrag waren echter tot nu toe vooral gericht op het onderzoeken van de optimale meteorologische omstandigheden voor het induceren van ballooning. Diverse andere aspecten zijn dan ook nog sterk onderbelicht. Zo zijn er nog vele vraagtekens met betrekking tot de mechanische aspecten van een verplaatsing via de lucht door een spin, de invloed van genetische en omgevingsfactoren op de ballooningintensiteit in een populatie, de evolutionaire oorzaken en gevolgen van (het ontstaan van) deze vorm van dispersie, enz.*

*In wat volgt wordt getracht een overzicht te geven van de huidige kennis rond aëronautisch gedrag bij spinnen, en de vragen die nog open blijven, aan de hand van een uitgebreide literatuurstudie. Dit artikel is een uittreksel uit een licentiaatsverhandeling, uitgevoerd aan de Universiteit Gent, Onderzoeksgroep Terrestrische Ecologie (VANDEN BORRE, 2002).*

### Résumé

*'Ballooning' est un phénomène bien connu et très commun chez les araignées, frappant vraiment l'imagination de l'homme. Pourtant, les études sur ce comportement se sont à présent surtout concentrées sur les conditions météorologiques optimales à exciter le ballooning. Divers autres aspects sont encore méconnus et beaucoup de questions restent concernant par exemple les aspects mécaniques du ballooning, l'importance de facteurs génétiques pour déterminer l'intensité de ballooning, les causes et conséquences évolutives de cette forme de dispersion, etc.*

*A l'aide d'une revue de la littérature, l'article ci-dessous veut faire un bilan des connaissances et des questions sur le ballooning chez les araignées. Cet article est un extrait d'un mémoire de licence effectué à l'Université de Gand, Terrestrial Ecology Unit (VANDEN BORRE, 2002).*

### Summary

*Ballooning is a well known and widespread phenomenon in spiders, appealing very much to man's imagination. Up till now, most studies of this behaviour concentrated on the optimal meteorological conditions to induce ballooning, leaving many other aspects mainly untouched. Lots of questions remain regarding e.g. mechanical aspects of ballooning, the importance of genetic factors in determining ballooning intensity, evolutionary causes and consequences of this aeronautic dispersal, etc.*

*By means of a literature survey, the following article aims at providing an overview of the current knowledge and questions on ballooning in spiders. This article is an extract from a master's thesis carried out at Ghent University, Terrestrial Ecology Unit (VANDEN BORRE, 2002).*

## Definitie

Aëronautisch gedrag bij spinnen is reeds geruime tijd bekend. De eerste vermelding ervan in de literatuur dateert van 1678 door Martin LISTER (SALMON & HORNER, 1977). WEYMAN *et al.* (1995) definiëren het fenomeen als volgt: “een passieve vlucht waarbij wrijving (*‘drag’*) van de wind op een zijden draad gebruikt wordt om een opwaartse kracht (*‘lift’*) te genereren.” Een veel gebruikt synoniem voor dit gedrag is *‘ballooning’*. Deze term is misschien niet zo goed gekozen omdat hij doet denken aan een beweging gedreven door opwaartse stuwkrachten die ontstaan als gevolg van dichtheidsverschillen (*cf.* wet van Archimedes), terwijl, zoals blijkt uit de definitie, de beweging toe te schrijven is aan wrijvingsweerstand van de lucht die in relatieve beweging is ten opzichte van het lichaam van de spin en de zijden draden waaraan de spin vastgehecht is (HUMPHREY, 1987). De term ballooning is echter al zo goed ingeburgerd dat hij best behouden kan blijven.

## Voorkomen

Ballooning komt bij meerdere arthropodengroepen voor. SUTER (1999) noemt ze quasi-passieve aëronauten, omdat ze weliswaar vleugelloos zijn (*‘passief’*, in tegenstelling tot actieve aëronauten), maar gedragsadaptaties vertonen (vandaar *‘quasi-’*) die hen in staat stellen zich via de lucht te verspreiden (*‘to disperse’*). Hij onderscheidt een groep die balloont zonder de hulp van zijde (b.v. sommige mijten) en een grotere groep die zich hierbij wel van zijde bedient (b.v. spinnen, rupsen van sommige vlinders).

Diverse families van spinnen werden reeds ballonend aangetroffen door studies in het veld (zie o.a. SALMON & HORNER, 1977; DEAN & STERLING, 1985; BONTE *et al.*, 1998). De meeste van deze families zijn araneomorfen

(Labidognatha), maar ook bij de mygalomorfen (Orthognatha) werden al ballonende individuen vastgesteld (COYLE, 1983), hoewel dit eerder uitzonderlijk is. Bij het overgrote deel van de families zijn het vooral de juveniele instars die zich via de lucht verplaatsen, als gevolg van een fysische beperking op de maximale massa van een spin die het luchtruim wil kiezen (BONTE *et al.*, 1998) (zie verder). Een belangrijke uitzondering hierop zijn de Linyphiidae, waarbij ook in de adulte stadia veel ballooningactiviteit voorkomt. Het feit dat deze spinnen als adult klein zijn, is hier zeker niet vreemd aan (SALMON & HORNER, 1977). In de meeste studies vormt deze familie ook het dominante taxon binnen de vangsten (SUTER, 1999).

Bij geschikte omstandigheden kan ballooning soms massaal optreden (zie verder), vooral in de gematigde streken van het noordelijk halfrond, waar de Linyphiidae een grote en belangrijke component vormen van de arachnofauna (DUFFEY, 1998). Daardoor is het verschijnsel ook in de volksmond niet onopgemerkt gebleven. De grote hoeveelheden zijden draden die bij deze gelegenheden door de lucht zweven, hebben in diverse talen namen gekregen (VUGTS & VAN WINGERDEN, 1976; ROBERTS, 1998: 361): *“fil de la Vierge”* (Frans), *“Sommerfläden”* en *“Altweibersommer”* (Duits), *“gossamer”* (Engels, afkomstig van *‘goose-summer’*, omdat bundels van zwevende draden doen denken aan ganzendons (TOFT, 1995)), *“yukimukae”* (Japans, = ‘voorbode van de sneeuw’), *“babim latem”* (Pools) en *“herfstdraden”* (Nederlands).

## Functie

Aëronautisch gedrag wordt gewoonlijk gezien als een efficiënt mechanisme voor dispersie over langere afstanden, met als doel het koloniseren van

nieuwe of vrije geschikte biotopen en/of het ontsnappen uit een leefgebied dat om de één of andere reden minder geschikt wordt (b.v. door overbevolking, voedselschaarste, vegetatiesuccessie,...) (TOFT, 1995). Ballooning wordt daarom geacht belangrijker te zijn en meer voor te komen bij soorten van onstabiele habitats die snel ongeschikt kunnen worden (b.v. akkers) (TOFT, 1995; DUFFEY, 1998), maar het is zeker niet beperkt tot soorten van dit type habitats (DUFFEY, 1998).

De migratie van individuen tussen verschillende populaties brengt met zich mee dat genen van populaties vermengd worden met die van andere populaties (gene flow). Dit heeft als gevolg dat de genetische differentiatie tussen populaties laag blijft en de genetische variabiliteit binnen een populatie hoog, wat de leefbaarheid van de populatie verhoogt. Onderzoek bij een gefragmenteerde populatie van *Argiope trifasciata* in de Verenigde Staten (een soort die als juveniel frequent balloont), bevestigt dit patroon, maar wijst erop dat het belang van dispersie via ballooning in het laag houden van de genetische differentiatie toch minder groot is dan gewoonlijk wordt aangenomen (RAMIREZ & HAAKONSEN, 1999). Ook BONTE *et al.* (2003b) vonden dat de genetische differentiatie tussen populaties van *Pardosa monticola* in de Atlantische duinen van West-Europa laag is, maar uit rechtstreekse schattingen van de dispersiecapaciteit blijkt dat deze lage differentiatie wellicht eerder een gevolg is van historische gene flow (vóór de fragmentatie van de duingebieden), dan een reflectie van de huidige dispersiecapaciteiten van de soort. M.a.w. ballooning en ook andere dispersievormen kunnen, althans bij de onderzochte grotere soorten, de negatieve invloed van fragmentatie van het biotoop niet volledig compenseren.

Over de afstanden die via ballooning kunnen worden overbrugd,

bestaan heel weinig gegevens, voornamelijk omwille van praktische moeilijkheden om dit te onderzoeken (WEYMAN, 1995). Ballooning Linyphiidae werden al gevangen op een hoogte van meer dan 6.000 m (JONES, 1994a), zodat men kan veronderstellen dat via deze weg kolonisatie van andere continenten mogelijk is, maar FOELIX (1996: 234) acht ballooning over zulke lange afstanden minder belangrijk dan vaak verondersteld wordt. Het verschijnsel is waarschijnlijk van veel grotere betekenis op regionale en zelfs lokale schaal, aangezien de meeste vluchten eindigen na een eerder korte afstand (FOELIX, 1996: 234). MORSE (1993) slaagde erin om bij tweede- instar-juvenielen van *Misumena vatia* (Thomisidae) de afgelegde afstand te meten van 20 ballooningvluchten. De gemiddelde afstand die werd afgelegd, was  $2,7 \pm 2,3$  m. Hoewel de gemeten vluchten vrijwel altijd korter waren dan de niet gemeten vluchten, illustreert dit niettemin dat ballooning ook op lokale schaal belangrijk kan zijn.

TOFT (1995) merkt op dat ballooning een tweevoudige functie kan hebben. Aan de ene kant kan het dienen voor dispersie van juvenielen vanuit hun geboortegebied. Anderzijds kan het ook een functie hebben in de seizoenale verplaatsingen die sommige soorten vertonen. Deze twee functies zijn min of meer gescheiden in de tijd:

Tijdens het warme seizoen (mei tot september) zijn de optimale weersomstandigheden voor ballooning (zie verder) vaker aanwezig dan in het vroege voorjaar en het najaar. De spinnen die uit hun populatie willen vertrekken, kunnen bij deze omstandigheden snel hoogte winnen en zo grote afstanden afleggen en eventueel een nieuw leefgebied vinden dat betere vooruitzichten biedt op een hoge fitness dan dat waaruit ze vertrekken. Dit is wat TOFT (1995) het "echte" aëronautisch gedrag noemt.

Tijdens de koudere seizoenen daarentegen (maart-april en oktober-november) zijn de optimale weersomstandigheden veel minder frequent aanwezig en de opwaartse luchtstromen die nodig zijn voor ballooning (zie verder) reiken veel minder hoog, zodat spinnen geen grote hoogtes kunnen bereiken. Ballooning in deze seizoenen gebeurt volgens TOFT (1995) voornamelijk door spinnen die migreren van een overwinteringsplaats naar een zomerhabitat of omgekeerd, over veel kortere afstanden. Naargelang de weersomstandigheden gebruikt de spin hiervoor ballooning (indien opwaartse luchtstromingen aanwezig zijn) of 'bridging' (indien geen opwaartse stromingen aanwezig zijn). Bridging (HENSCHÉL *et al.*, 1995) is een vorm van dispersie bij spinnen waarbij eveneens zijde gebruikt wordt (het wordt ook wel 'rigging' (SAMU *et al.*, 1999) of 'rappelling' (GREENSTONE *et al.*, 1985) genoemd). Hierbij spint de spin een vrije zijdedraad die wordt meegevoerd door de wind tot hij blijft kleven aan een object, waarna de spin over de draad naar de andere kant loopt.

Het feit dat massabeurtenissen van ballooning meestal in de koudere maanden waargenomen worden (najaar, soms zelfs in de winter), is volgens TOFT (1995) een vertekening van de werkelijkheid. Doordat het ballooningssucces en de afgelegde afstanden veel kleiner zijn in de koudere maanden, moeten spinnen vaker hun gedrag herhalen om een bepaalde afstand te overbruggen of een geschikt overwinteringsgebied te bereiken. Dit resulteert in grote hoeveelheden zijde die over een bepaalde oppervlakte zichtbaar zijn, die vaak gaan samenklitten tot bundels en soms kunnen gaan zweven. Indien in de zomer een zelfde aantal spinnen op een zelfde oppervlakte probeert te ballonnen, zijn de meeste na veel minder pogingen reeds succesvol, zodat deze gebeurtenis veel minder opvalt. TOFT (1995) geeft geen antwoord op de vraag

waarom deze massa-events niet tijdens het voorjaar optreden, maar het is mogelijk dat de aantallen spinnen in het voorjaar lager zijn ten gevolge van mortaliteit in het winterseizoen.

### Mogelijke nadelen

Aan de voordelen die een spin kan halen uit ballooning, is uiteraard ook een kost verbonden. Dispersie via de lucht is een activiteit die veel risico's met zich meebrengt. Om te kunnen ballonnen moet een spin zich eerst naar een hoog punt begeven, vanwaar zij een zijden draad, en uiteindelijk zichzelf, kan laten meevoeren door de wind (zie verder voor details). Het klimmen naar een hoog punt vergt veel energie (SUTER, 1999) en de spin stelt zich bij deze activiteit veel meer bloot aan allerlei predatoren (WEYMAN, 1995). Ook tijdens de vlucht is zij kwetsbaar voor predatie (b.v. gevangen worden door webben van andere spinnen of door zwaluwen) (FOELIX, 1996: 235; ROBERTS, 1998: 22). De spin heeft ook zeer weinig controle over haar vlucht (in tegenstelling tot meer actieve vliegers) en kan op plaatsen belanden die ongeschikt zijn als biotoop (b.v. wateroppervlakken, sneeuwvelden, terrestrische biotopen waar zij niet kan overleven) (ROBERTS, 1998: 23; SAMU *et al.*, 1999). Zelfs indien zij erin slaagt van hieruit weer te vertrekken, is er geen garantie dat zij ooit op een plaats terecht komt waar zij zich zal kunnen reproduceren. Tenslotte zijn er indicaties dat ballooningende spinnen getroffen kunnen worden door infectie met entomofage fungi, maar het is nog niet bekend waar de infectie gebeurt (in de lucht, of nog op de grond?) en wat de impact ervan is op een populatie ballooningende spinnen, in vergelijking met andere mortaliteitsfactoren (BISHOP, 1990a). M.a.w. de vraag of de infectie het gevolg is van ballooning, of eerder omgekeerd, is nog niet opgelost.

## Gedragsadaptaties

De gedragingen die gepaard gaan met aëronautisch gedrag kunnen worden ingedeeld in twee types: enerzijds is er het eigenlijke balloonen, de zweefvlucht door de lucht, en anderzijds is er het gedrag dat eraan vooraf gaat, dat de spin in staat moet stellen om door de luchtstromingen meegenomen te worden: het ‘*pre-ballooning behaviour*’ (VUGTS & VAN WINGERDEN, 1976; WEYMAN *et al.*, 1995). De spin moet namelijk een manier vinden om een zijden draad door de luchtstromingen te laten meevoeren tot die lang genoeg is en voldoende ‘*lift*’ genereert om de spin te dragen. Er zijn in de literatuur meerdere methoden beschreven om dit te bewerkstelligen, maar desondanks zijn er nog maar zeer weinig auteurs die zich gebogen hebben over de details van dit pre-ballooning gedrag, zodat hierover nog veel onduidelijkheden bestaan. Er wordt soms vrij gemakkelijk aangenomen dat de methodes die gebruikt worden om draden door de wind te laten meevoeren in functie van ‘*bridging*’ (zie hoger), dezelfde zijn als deze bij het pre-ballooning gedrag (b.v. JONES, 1994b), maar dit kan niet met zekerheid gesteld worden (EBERHARD, 1987). Het is ook perfect mogelijk dat in verschillende taxa verschillende methoden geëvolueerd zijn die tot hetzelfde resultaat leiden (hetzij ballooning, hetzij bridging) (DUFFEY, 1998). Hieronder wordt een overzicht gegeven van de methoden die tot nu toe in de literatuur beschreven werden, met waar mogelijk een aanduiding van de leemtes in de kennis.

- **Tiptoe-gedrag:** Wellicht de bekendste en meest aangehaalde vorm van pre-ballooning gedrag is het ‘*tiptoe behaviour*’. Het zou voor het eerst goed omschreven zijn door BRISTOWE in 1939 (DUFFEY, 1998). Een spin klimt omhoog naar een vertrekpunt dat liefst ver boven de omgeving uitsteekt. Daar richt ze zich met de kop naar de

richting waaruit de wind waait, strekt haar achterpoten (*‘tiptoe’*), en steekt haar abdomen in de lucht. Vervolgens perst ze een beetje zijde uit dat door de wrijving met de wind meegevoerd wordt en verlengd wordt tot een draad, zonder enige hulp van de achterpoten (zie figuur 1.1 A). Wanneer de draad lang genoeg is om de spin mee te nemen, laat deze laatste het substraat los en begint haar vlucht (VUGTS & VAN WINGERDEN, 1976; HUMPHREY, 1987; WEYMAN *et al.*, 1995; FOELIX, 1996: 234; BONTE *et al.*, 1998; DUFFEY, 1998; SUTER, 1999).

Op dit thema zijn een aantal variaties beschreven. RICHTER (1970b) vermeldt voor *Pardosa* expliciet dat de looplijn(en) (*‘drag line(s)’*) eerst aan het substraat vastgehecht wordt en daarna met een snelle ruk afgebroken wordt, waarna het tiptoe-gedrag begint. Bij dit laatste wordt er heftig met de spintepels geschud en meestal zes (soms acht) draden worden uitgestoten tot een lengte van 70 cm of meer alvorens de spin het luchtruim kiest. Het waargenomen aantal draden zou er op kunnen wijzen dat de acht *glandulae ampullaceae* (spinklieren geassocieerd met de voorste spintepels, zij produceren de looplijn; RICHTER, 1970a; FOELIX, 1996: 113) betrokken zijn bij het proces. DUFFEY (1998) citeert NISHIKI (z.d.) die eveneens heftige bewegingen van de spintepels waarnam, gevolgd door het aanmaken van maximaal tien draden. De identiteit van de spinnen werd niet vermeld, maar uit de bijgaande foto’s kon DUFFEY (1998) opmaken dat de Japanner een *Pardosa* sp., een *Clubiona* sp. en een *Xysticus* sp. bestudeerde.

Een speciale vorm van tiptoe-gedrag wordt beschreven door SCHNEIDER *et al.* (2001) voor *Stegodyphus dumicola* (Eresidae). Deze spin verspreidt zich als adult, wanneer ze een massa heeft van 100

mg of meer. Zij neemt de gekende tiptoe-houding aan, maar produceert tientallen tot honderden draden tegelijk, die uitwaaiëren tot een vlakke driehoek van meer dan 1 m lang en breed. Er bestaan nog heel veel vragen m.b.t. deze methode. B.v.: Maakt de spin hier gebruik van cribellate zijde (die in dit geval blijkbaar niet gekamd wordt)? Zijn elektrostatische afstotingskrachten misschien verantwoordelijk voor het feit dat de draden niet verstrikt raken? Is de driehoekige vorm belangrijk in het genereren van lift voor dergelijke zware spinnen?

- **Dropping:** Onder deze noemer vond ik twee licht verschillende methodes:

Een eerste houdt in dat een spin naar een hoog punt in de vegetatie klimt en zich vandaaruit laat vallen aan een draad. Zij begint nu een tweede draad te spinnen die door de luchtstroming meegevoerd wordt. Wanneer deze lang genoeg is om de spin te dragen, breekt de eerste draad en de spin zweeft door de lucht (JONES, 1994a; SUTER, 1999).

Een tweede manier is dat een spin zich vanaf een hoog punt laat vallen aan een draad en deze almaar verlengt (o.i.v. haar eigen gewicht), zodat deze meer en meer onderhevig wordt aan de luchtstromingen. Bij voldoende lengte breekt de draad ter hoogte van een zwakke plaats nabij het aanhechtingspunt, waardoor de spin en de draad los komen (BRÆNDEGAARD, 1938, geciteerd in: EBERHARD, 1987; BONTE *et al.*, 1998) (zie figuur 1.1 D).

Het is niet duidelijk of met deze tweede methode dezelfde bedoeld wordt als de methode beschreven door BRÆNDEGAARD in 1937 (geciteerd in: DUFFEY, 1998): Een spin hecht haar draad vast aan het substraat en loopt voorwaarts. Door haar abdomen omhoog te steken kan de wind de draad

verlengen terwijl de spin het substraat loslaat. De spin wappert daardoor eerst een tijd aan haar eigen draad tot die breekt, waardoor ze loskomt. Uit de beschrijving van DUFFEY (of van BRÆNDEGAARD?) is niet duidelijk wat er precies gebeurt als de spin het substraat loslaat: gaat dit gepaard met een valbeweging ('*dropping*') of wacht de spin met loslaten tot haar draad lang genoeg is zodat ze meteen omhoog gevoerd wordt?

- **Foot-basket:** JONES (1994a) maakt kort melding van een methode die MCKEOWN (1952) beschreef op basis van observaties door een zekere RAINBOW (z.d.). De spinnen zouden daarbij op het substraat ronddraaien en hun eigen poten omwikkelen met zijde, waardoor een soort 'voetmandje' gevormd wordt. MCKEOWN en RAINBOW zijn de enige twee auteurs die dit beschrijven, en het is ook niet duidelijk op welke manier dit gedrag ballooning kan bevorderen. De methode is daardoor van twijfelachtige waarde. Ze wordt hier enkel aangehaald voor de volledigheid.

In twee korte artikels analyseert JONES (1994a,b) op een kritische wijze de kennis over de twee eerstgenoemde methodes om ballooning in te zetten. Hij identificeert daarbij diverse hiaten in de kennis. Het zwakke punt in de beschrijving van tiptoe-gedrag door BRISTOWE (1939) is het uitpersen van het begin van de draad. Ten eerste bezitten spinnen geen spieren ter hoogte van de spinklieren, zodat zijde uitpersen onmogelijk is. Ten tweede veronderstelt JONES dat een hoge windsnelheid nodig zou zijn om een kort eindje visceus vloeibare zijde verder weg te trekken van de spintepels. Hij stelt daarom een alternatieve methode voor, die naar zijn gevoel alle observaties kan verklaren, en waarbij de spin kiest voor het tiptoe- of het dropping-gedrag afhankelijk van haar vertrekpunt (al moet hij

eerlijkheidshalve toevoegen dat de Linyphiidae de enige familie is waarbij hij het gebruik van dropping heeft vastgesteld). De methode gaat als volgt (volledig naar JONES, 1994a,b):

Een spin kan een draad produceren door haar spintepels tegen het substraat te drukken, met vorming van een vasthechtingsschijfje, en vandaar vooruit te lopen, zodat een draad als het ware uit de spintepels getrokken wordt. De spin kan de draadproductie op elk ogenblik stopzetten, en ze kan ook de diameter van de geproduceerde draad aanpassen, hetzij door het gebruik van kleppen in de spintepels (zoals voor sommige soorten is aangetoond), hetzij door sneller vooruit te lopen zodat een dunnere draad gevormd wordt. Elke spin is daardoor in staat zwakke punten in haar draden te maken.

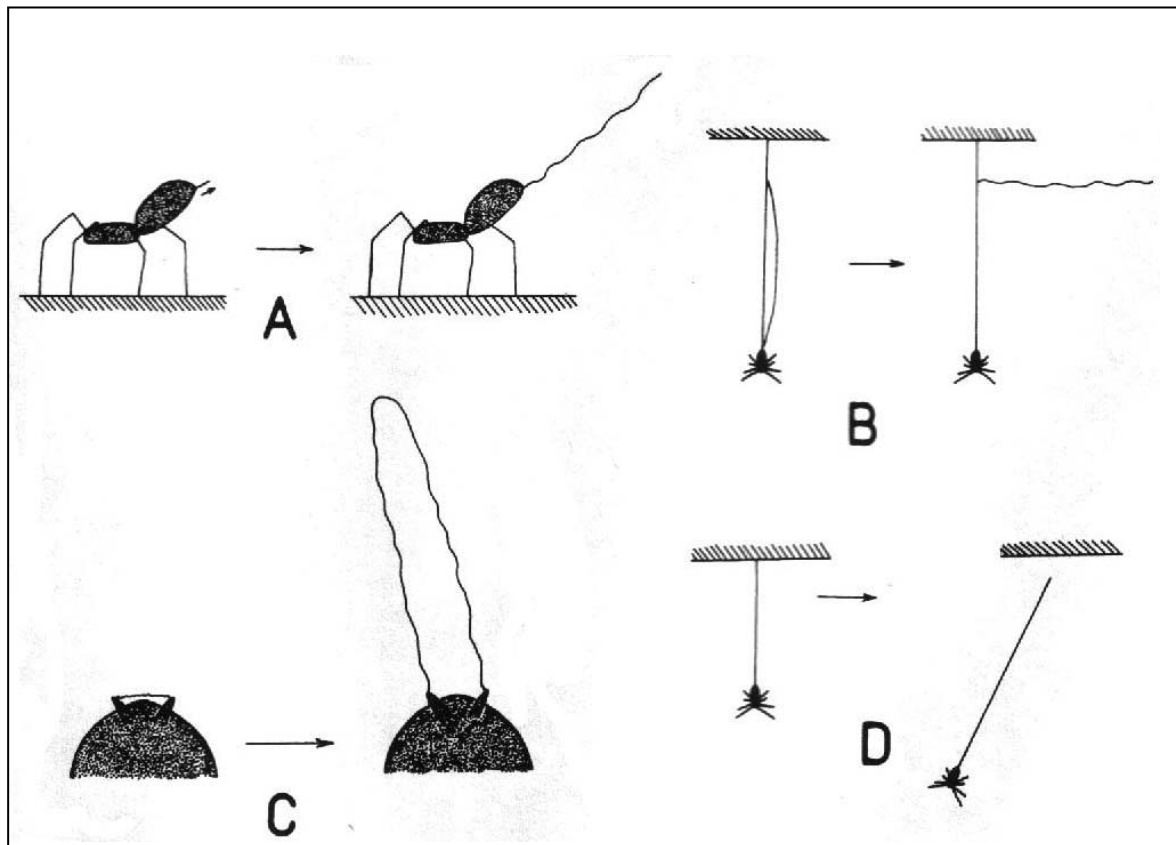
Op een oppervlak waarop een spin een eindje kan lopen, zoals een hek of een paal, zal de spin kiezen voor tiptoe-gedrag. Ze hecht daartoe een draad vast aan het substraat, creëert een dunner gedeelte nabij het vasthechtingspunt, en verlengt daarna de draad. Op een gegeven moment stopt de spin de vorming van de draad en loopt weer vooruit, zodat de draad breekt t.h.v. het zwakke punt. Hierbij wordt een vrije draad gecreëerd die door de wind verlengd kan worden en kan leiden tot ballooning.

Op kleinere oppervlakken zoals een prikkeldraad of de top van een grasstengel, kan de spin niet ver lopen, dus laat ze zich vallen. Aangezien de spintepels altijd per twee werken, bestaat een zijdedraad in feite altijd uit twee lijnen, die terzelfdertijd geproduceerd worden. De spin laat zich dus vallen aan twee lijnen. De eerste lijn die breekt, wordt door de wind verlengd tot ze lang genoeg is om voldoende lift te genereren. Op dat moment breekt de tweede lijn op een willekeurig punt, zodat de spin loskomt van het substraat. Wanneer de tweede lijn dicht bij het aanhechtingspunt breekt, bezit de spin twee lijnen om te ballonnen. Breekt ze

echter af dicht bij de spin, dan blijft ze aan het substraat hangen. Men kan volgens JONES deze lijnen soms waarnemen, wapperend vanaf het vertrekpunt, glinsterend in de zon.

DUFFEY (1994) levert kort na het verschijnen van het eerste artikel van JONES (1994a), en gelijktijdig met het tweede artikel (JONES, 1994b), enkele tegenargumenten die aangeven dat het probleem nog niet opgelost is met de theorie van JONES. Om te beginnen kan het dropping-gedrag volgens DUFFEY ook anders verklaard worden. Luchtbewegingen zijn vaak chaotisch en een aanvankelijk naar omhoog gevoerde draad kan plots naar beneden geslagen worden en tegen b.v. een plant blijven plakken. Wanneer dit gebeurt bij een spin die vanuit tiptoe-positie net het substraat losgelaten had, lijkt het net alsof de spin zich heeft laten vallen vanaf haar positie, maar dit is slechts schijn. Ten tweede, wanneer een spin zich laat vallen vanaf een grasstengel, komt ze lager te hangen dan de vegetatie in de buurt en is de kans groter dat de lijn blijft plakken aan naburige stengels. Tenslotte is de drang van spinnen om zich naar een hoog punt te begeven om te ballonnen soms zo hoog dat ze met velen hetzelfde uitstekende punt beklimmen. Een spin die in dat geval haar draad probeert te verlengen of zich laat vallen zou in haar poging meteen gestoord worden door de vele andere spinnen.

EBERHARD (1987) doet een poging om via directe observatie het probleem van het aanmaken van zwevende draden aan te pakken. (Merk op dat zijn artikel van vóór dat van JONES dateert, hoewel JONES er nergens naar verwijst.) Hij begint met een overzicht van de beschreven methodes en de bijhorende pijnpunten (alle referenties geciteerd in EBERHARD, 1987, tenzij anders vermeld):



Figuur 1.1: Schematische weergave van een aantal vroege beschrijvingen van de productie van op de wind meege dragen spindraden. Zie tekst voor verklaring. (Uit: EBERHARD, 1987)

De beschrijving van tiptoe-gedrag door BRISTOWE (1939) kan niet verklaren hoe de zwevende draad ontstaat, omdat spinnen enkel een draad kunnen uitstoten met behulp van een trekkracht op reeds uitgestoten zijde. De wrijvingsweerstand kan niet trekken aan een draad die er nog niet is. BLACKWALL (in MCCOOK, 1889) dacht dat de spintepels van eenzelfde paar eerst tegen mekaar gedrukt werden, en daarna gespreid, zodat een continue draad de spintepels verbindt. Deze draad kan dan door de wind verder uitgetrokken worden (zie figuur 1.1 C). Dit kan verklaren waarom RICHTER (1970b) en NISHIKI (z.d., geciteerd in: DUFFEY, 1998) de spinnen heftig zagen schudden met de spintepels. SAVORY (1952) stelde dropping-gedrag vast met productie van twee lijnen. Hij dacht dat de tweede lijn afgebroken werd

EBERHARD maakte zelf observaties van de manier waarop minstens 65 soorten spinnen uit 16 araneomorfe families

ter hoogte van de spintepels en wapperde in de wind vanaf een punt op de eerste lijn, dicht bij de aanhechting. De tweede lijn kon dus maar zo lang zijn als de afstand waarover de spin zich had laten zakken (zie figuur 1.1 B). Het dropping-gedrag zoals vastgesteld door BRÆNDEGAARD in 1938 (zie hoger: 2<sup>de</sup> methode bij 'dropping'; zie ook figuur 1.1 D) bij *Dictyna borealis* werd eveneens waargenomen bij mygalomorfe spinnen (COYLE, 1983). HINGSTON (1920) stelde bij *Argiope* vast dat de top van de zwevende lijn bestaat uit een bundeltje van zeer fijne fibrillen. Tenslotte stelden meerdere auteurs (w.o. RICHTER, 1970b) vast dat sommige spinnen meerdere lijnen tegelijk gebruiken, maar een verklaring hoe deze ontstonden ontbrak telkens.

zwevende draden aanmaken. Hij deed dit in bijna windstille condities en met meestal vrij grote spinnen, zodat de meeste van zijn waarnemingen waarschijnlijk betrekking

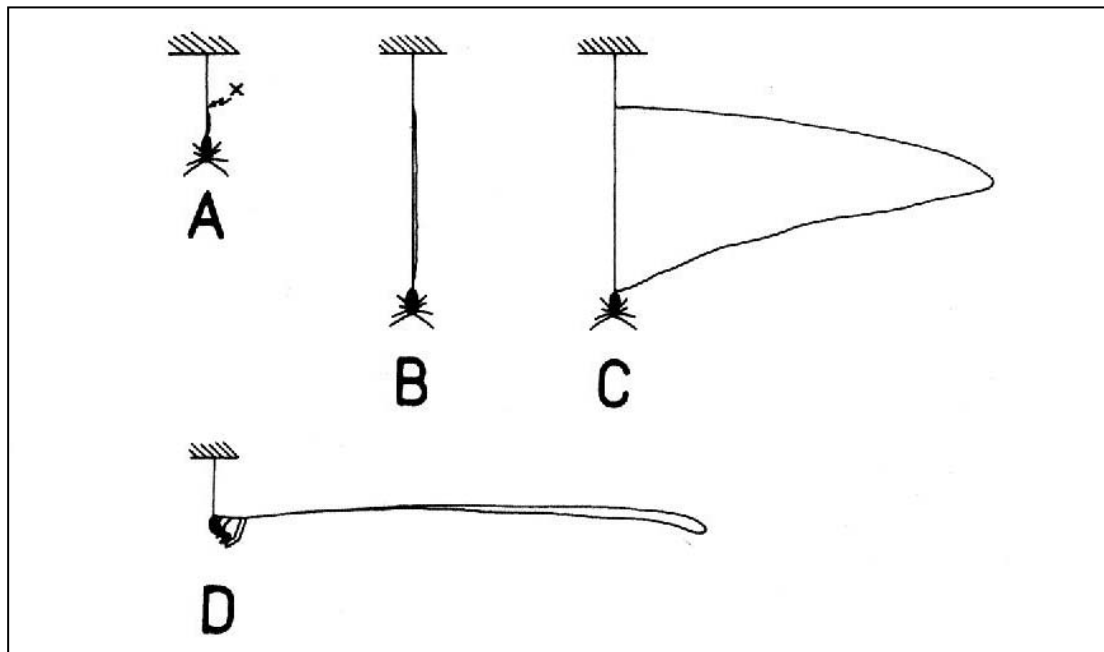


hebben op het creëren van bruglijnen tussen twee punten, wat zoals hoger reeds vermeld niet noodzakelijk dezelfde methodes hoeft in te houden als pre-ballooning gedrag. Hij kon drie verschillende methodes waarnemen:

- **Tweedelijjn-methode:** Deze methode begint met het zich laten zakken langs een draad zoals bij dropping (o.i.v. het eigen gewicht). Vrij vlug al wordt een tweede draad (soms meerdere) vastgezet op de eerste (zie figuur 1.2 A: ter hoogte van de x) en de spin daalt verder af met verlenging van twee draden (fig. 1.2 B). Op een gegeven moment stopt de spin en laat de tweede draad meevoeren met de wind zodat die zich in een V-vorm verwijderd van de eerste draad (fig. 1.2 C). Het is

mogelijk dat in een aantal gevallen deze tweede lijn breekt ter hoogte van een zwak punt nabij de aanhechting, resulterend in een situatie zoals verder beschreven bij de spontane initiatie. Indien haar pogingen geen resultaat opleveren, kan de spin besluiten de draad weer in te halen (fig. 1.2 D).

- **Wrapping-methode:** Bij deze werkwijze hangt een spin aan een draad en met afwisselende bewegingen van haar achterpoten trekt ze een tweede draad uit haar spintepels die ze laat meevoeren op de wind (analoog als wat een spin doet die een prooi omwikkelt). Deze methode werd alleen vastgesteld bij Pholcidae.



Figuur 1.2: De 'tweedelijjn'-methode. Zie tekst voor verklaring. (Uit: EBERHARD, 1987)

- **Spontane initiatie:** Bij deze techniek brengt de spin eenvoudigweg haar abdomen omhoog en begint spontaan een draad te spinnen. Dit kan zowel reeds hangend aan een draad (*cf.* 1<sup>ste</sup> methode bij dropping) als vanop een oppervlak (*cf.* tiptoe-gedrag). EBERHARD kon de details van de aanvang van deze techniek niet ontrafelen omdat de vrije uiteinden van de geproduceerde draden vaak zeer dun en onzichtbaar zijn (wat hij kon aantonen door ze op te vangen en zichtbaar te maken met talkpoeder). Dit illustreert de mogelijkheden van tenminste sommige spinnen om de diameter van hun spinsel aan te passen. Bij sommige soorten ging deze techniek gepaard met het spreiden van de spintepels, wat kan wijzen op de methode beschreven door BLACKWALL (geciteerd in: EBERHARD, 1987), maar bij tenminste één soort (*Leucauge mariana*) kon geen dubbele draad waargenomen worden en was het bovendien onduidelijk welke spintepels de draad produceerden.

Naast de drie technieken die EBERHARD waarnam, acht hij nog één techniek zeer waarschijnlijk, namelijk de tweede dropping-methode die aangetoond werd bij mygalomorfe spinnen, zodat hij besluit dat spinnen minstens vier verschillende methodes gebruiken om zwevende draden te initiëren. Een spin hoeft zich bovendien niet te beperken tot één methode, meerdere soorten waren in staat zowel de tweedelijjn-methode als de spontane initiatie toe te passen. De beschrijving van SAVORY (1952, geciteerd in: EBERHARD, 1987; zie figuur 1.1 B) is volgens EBERHARD meer dan waarschijnlijk een verkeerde waarneming van de tweedelijjn-methode. EBERHARD kon verder niet bevestigen of sommige spinnen fijne bundeltjes produceren aan de top van hun draden (*cf.* HINGSTON, 1920, geciteerd in: EBERHARD, 1987), noch of ze

eerst hun looplijn breken (*cf.* RICHTER, 1970b) maar dit kan te wijten zijn aan een mogelijk gebrek aan echte ballooningdraden (zoals hoger reeds aangehaald). Tenslotte kon een nauwkeurige beschrijving van de manier waarop spinnen een spontane initiatie van een draad bewerkstelligen ook door EBERHARD niet gegeven worden. Volgens FOELIX (1996: 114) kunnen spinnen zijde uitscheiden door actieve verhoging van de hemolymfedruk in het abdomen. Mogelijk is dit het mechanisme waarmee spinnen de spontane initiatie van draden kunnen realiseren.

Men kan concluderen dat er, zoals verwacht, binnen de grote en diverse groep van de spinnen meerdere technieken geëvolueerd zijn om draden aan de luchtstromingen bloot te stellen (*cf.* DUFFEY, 1998). De kennis omtrent deze technieken vertoont echter nog steeds grote hiaten, wat voornamelijk te wijten is aan diverse moeilijkheden bij de observatie van het verschijnsel.

Tot nog toe werd hier alleen het pre-ballooning gedrag besproken. Ook bij het eigenlijke ballonnen zijn verschillende gedragingen van de spin mogelijk, maar daarover is de kennis zo mogelijk nog beperkter. Over het algemeen wordt gesteld dat de spin geen invloed heeft op het verloop van haar vlucht en de plaats waar zij terechtkomt. Meteorologische factoren spelen hierin de bepalende rol (SAMU *et al.*, 1999): windrichting, windsnelheid, onstabiele van de luchtlagen,... Er zijn echter voorzichtige aanwijzingen dat de spin een beperkte invloed zou kunnen hebben op de duur en de afstand van haar vlucht. SUTER (1999) meent dat een spin op twee manieren controle kan uitoefenen op de grootte van de wrijvingskrachten die haar een opwaartse kracht leveren: via de lengte van de draad, en via haar houding.

HUMPHREY (1987) vond in een theoretische benadering dat de eindvalsnelheid van een spin-zijdedraad systeem in vrije val in een windstille omgeving sneller bereikt wordt en kleiner is met toenemende draadlengte voor een zelfde spin. (De eindvalsnelheid wordt bepaald door de evenwichtssituatie tussen enerzijds de valversnelling (neerwaarts gericht) en anderzijds de wrijvingsweerstand als gevolg van de beweging door de lucht (opwaarts gericht).) Hetzelfde geldt ook in een omgeving met een horizontale luchtverplaatsing met constante snelheid. Een langere draad betekent in deze situatie een tragere val en meer tijd om horizontale afstand af te leggen, dus een grotere horizontale verplaatsing (HUMPHREY, 1987). Dit opent de weg naar de veronderstelling dat de spin mogelijk bij de aanvang van haar vlucht de gebruikte draadlengte zou kunnen aanpassen aan de afstand die ze wenst af te leggen. Natuurlijke selectie zou op dit vermogen tot sturen van de dispersie kunnen hebben ingewerkt.

SUTER (1992) testte de valsnelheid van diverse spinnen met gekende, variërende draadlengte empirisch en stelde vast dat de variatie in valsnelheid niet verklaard kon worden door de wrijvingsweerstand op de draden alleen. Met behulp van video-opnames kon hij aantonen dat wijzigingen in de houding van de spin tijdens de val tot tienvoudige veranderingen in de grootte van de wrijvingsweerstand van het spin-draadsysteem konden veroorzaken. Wanneer de poten dicht tegen het lichaam getrokken worden, ondervindt een spin een lagere wrijvingsweerstand en valt ze sneller, bij het openspreiden van de poten (*'spread-eagle posture'*; SUTER, 1999) verhoogt de wrijvingsweerstand en valt de spin trager. De toepassing van dit gegeven door de spin zou een ruwe selectie van de landingsplaats kunnen bewerkstelligen. Wanneer de spin afstevent op een

ongeschikte landingsplaats, zou ze kunnen proberen haar vlucht te verlengen door haar poten te spreiden. Indien ze echter een geschikt biotoop dreigt voorbij te vliegen zou ze kunnen pogen sneller te landen door haar poten tegen zich aan te drukken. Spinnen die dit systeem leerden hanteren, zouden dan succesvoller zijn in het koloniseren van geschikte habitats en bevoordeligd worden door natuurlijke selectie. WEYMAN (1993) vindt deze visuele keuze van de landingsplaats op zijn minst onwaarschijnlijk bij spinnen die een slecht gezichtsvermogen bezitten (o.a. webbouwende spinnen).

In hoeverre de hierboven geschetste beïnvloeding door de spin van haar eigen vlucht, in een atmosfeer die als kenmerk heeft chaotisch te zijn (SUTER, 1999), realistisch is, is op dit moment totaal onbekend. Het blijft tot nader order pure speculatie.

### **Beïnvloedende fysische en meteorologische factoren**

Als een spin het luchtruim wil kiezen, moet zij gebruik zien te maken van een kracht die compenseert voor haar gewicht. Dit is slechts mogelijk binnen een set van fysische grenzen en wordt vergemakkelijkt of tegengewerkt door bepaalde weersfenomenen. Ballooning kan bijgevolg niet overal en altijd doorgaan. HUMPHREY (1987) geeft een overzicht van de mechanische beperkingen die van toepassing zijn op ballooning:

- De belangrijkste beperking is de maximale massa van een spin die wenst te ballonnen. Volgens HUMPHREY wordt deze bepaald door de grootte van de maximale trekkracht die op de zijden draad kan worden uitgeoefend. Een spin van meer dan 32 mg (theoretisch berekende waarde) maakt vrijwel geen kans om te kunnen ballonnen. Zwaardere spinnen

ondervinden ook nog andere nadelen bij het balloonen (SUTER, 1999): Ten eerste zijn de atmosferische omstandigheden niet constant, maar chaotisch. Dat maakt dat de kans dat geschikte omstandigheden (nl. overschrijding van de drempelwaarde van opwaartse luchtstroom die nodig is om de spin mee te voeren) voldoende lang aanhouden om een spin een redelijke hoogte te doen bereiken, lager is voor grote spinnen dan voor kleine spinnen (de drempelwaarde is nl. o.a. afhankelijk van de massa van de spin). Een tweede nadeel is dat klimmen naar een hoog vertrekpunt energetisch lastiger is voor een zware spin. Ten derde, omdat zware spinnen per vlucht minder horizontale afstand afleggen als gevolg van hun hogere eindvalsnelheid, moeten ze dit proces ook vaker herhalen om een zelfde totale afstand af te leggen als een kleinere spin. Tenslotte zijn grotere spinnen kwetsbaarder voor predatoren omdat ze meer opvallen.

In het veld maken kleine spinnen duidelijk het overgrote deel van de ballooners uit (b.v. DEAN & STERLING, 1985). Zoals hoger reeds vermeld, gaat het voornamelijk om juveniele spinnen die balloonen, maar bij de familie van de Linyphiidae zijn ook de adulten sterk aëronautisch actief. Wegens hun geringe grootte zijn zij hiertoe makkelijk in staat. BONTE *et al.* (1998) vonden ook adulte ballooners uit de families Clubionidae, Thomisidae, Philodromidae, Salticidae, Theridiidae en Metidae. Spinnen hebben manieren ontwikkeld om de bovengrens aan massa te verleggen. Bij *Stegodyphus dumicola* (Eresidae) werden ballooners vastgesteld van meer dan 100 mg (SCHNEIDER *et al.*, 2001). Dit kan waarschijnlijk gerealiseerd worden door het gebruik van tientallen draden tegelijk (zie hoger). HUMPHREY (1987) baseerde zijn berekening op een systeem van een spin met één draad.

- Een minimum aan de grootte van een balloonnende spin wordt veroorzaakt door het feit dat een spin altijd een minimale grootte heeft (ze kan niet oneindig klein zijn). Het minimum wordt door HUMPHREY (op basis van GREENSTONE *et al.*, 1987) geschat op 0,2 mg.
- De minimale opwaartse windsnelheid voor een balloonnende spin is die windsnelheid die nodig is om net voldoende wrijvingsweerstand op de spin en de draad uit te oefenen zodat het gewicht van de spin gecompenseerd kan worden. De wrijvingsweerstand is op zichzelf afhankelijk van het oppervlak van de spin en de draad, en dus onrechtstreeks ook van de grootte en massa van de spin.
- Uit veld- en laboratoriumexperimenten blijkt er een maximum windsnelheid te bestaan waarboven ballooning niet meer doorgaat. Deze wordt verder uitvoeriger behandeld (zie onder).
- Tenslotte is er een beperking door de omgeving. Een spin kan haar kansen om te balloonen verhogen door haar draad langer te maken. Dit resulteert in een grotere opwaartse kracht door de wind, wat grotere spinnen in staat kan stellen om te balloonen. Een langere draad maakt echter meer kans om verstrikt te raken in voorwerpen in de omgeving. Dit stelt een limiet aan de maximale lengte van de draad, maar illustreert tevens het belang van de keuze van een voldoende boven de omgeving uitstekende lanceerplaats.

Diverse weersomstandigheden werden al onderzocht naar hun invloed op het ballooningssucces van spinnen. De resultaten zijn echter niet altijd eenduidig, zodat er slechts op weinig punten een consensus is (WEYMAN *et al.*, 1995). Hieronder wordt een overzicht gegeven

van de onderzochte weersfactoren en hun bijdrage in het bevorderen van ballooningssucces. Merk op dat een gegeven weersfenomeen een tweevoudige invloed kan hebben op het waargenomen aantal ballooners, die men liefst niet moet verwarren: enerzijds kan het de slaagkans van de pogingen verhogen, en anderzijds kan het ook een stimulus zijn voor de spin om te gaan ballonnen (HUMPHREY, 1987). Deze laatste invloed wordt verderop behandeld.

- **Windsnelheid:** De enige factor waarover een vrij grote consensus bestaat in de literatuur, is de maximale windsnelheid van 3 meter per seconde (gemeten voor horizontale windsnelheid). Boven deze snelheid valt alle ballooningactiviteit stil. RICHTER (1970b) stelde bij juveniele *Pardosa (agrestis) purbeckensis* in het laboratorium vast dat de ballooningactiviteit plaatsmaakte voor een gedrag dat hij beschrijft als kruipen en schuilen van zodra de windsnelheid boven de 3 m/s ging. Pre-ballooning gedrag werd meest vastgesteld bij windsnelheden tussen 0,35 en 1,70 m/s. VAN WINGERDEN & VUGTS (1974) maten de windsnelheid in het veld op 2 m boven de grond en vingen tegelijkertijd (pre-)ballonende Linyphiidae. Zij stelden vast dat de ballooningactiviteit stilviel bij snelheden boven de 3 m/s. In een later artikel (VUGTS & VAN WINGERDEN, 1976) werd dit nogmaals bevestigd. Een aantal auteurs formuleerden verklaringen voor deze waarneming. HUMPHREY (1987) ziet twee mogelijkheden: een eerste is dat spinnen afzien van ballooning uit zelfbehoud (m.a.w. een negatieve invloed op de motivatie van de spin). Een tweede mogelijkheid is dat het substraat bij dergelijke windsnelheden zodanig oscilleert dat ballooning onmogelijk wordt. Dit kan wellicht waar zijn voor gras- of rietstengels,

maar waarom zou ballooning dan niet kunnen doorgaan vanaf b.v. houten palen? Een andere oplossing wordt gegeven door GREENSTONE (1990). De opwaartse luchtstromingen die spinnen nodig hebben voor ballooning worden vaak gecreëerd door thermiekbellen (zie onder). Bij horizontale windsnelheden hoger dan 5 m/s wordt het ontstaan van thermiek verhinderd (OKE, 1987, geciteerd in: GREENSTONE, 1990). Het verschil van 2 m/s wijt GREENSTONE aan een verschil in gebruikelijke hoogte van de meting tussen meteorologen en spinnen. VUGTS & VAN WINGERDEN (1976) voerden hun metingen nochtans uit op een hoogte van 2 m (de gebruikelijke hoogte voor meteorologen, niet voor spinnen) en zij vonden toch 3 m/s i.p.v. 5.

- **Thermiek:** Thermiekbellen zijn stijgende pakketten van warme lucht (GREENSTONE, 1990). Zij leveren de noodzakelijke verticale component van de luchtstroom om ballooning mogelijk te maken. VUGTS & VAN WINGERDEN (1976) definieerden een stabiliteitsratio  $dT/dz$  voor luchtlagen, met  $T$ =luchttemperatuur en  $z$ =hoogte. Bij een negatieve stabiliteitsratio is de lucht onstabiel. Dit komt overeen met een hogere luchttemperatuur op lagere hoogten dan op grotere hoogten, resulterend in een opwaartse beweging van de lichtere warme lucht (convectie) en het ontstaan van thermiek als gevolg. Op dagen met veel ballooningactiviteit stelden zij vast dat de lucht opgedeeld kon worden in een stabiele laag dicht tegen de grond (0-15 cm), tussen de dichte vegetatie, en een onstabiele laag daarboven (vanaf 15 cm). Het ontstaan van thermiek gebeurt meestal op warme en vrij windstille dagen, en deze worden algemeen beschouwd als ideaal voor ballooning (RICHTER, 1970b; DUFFEY, 1998).

- **Zonneschijn:** GREENSTONE (1990) onderzocht de mogelijke invloed van bewolking en zonneschijn op de waargenomen ballooningactiviteit. Zonneschijn wordt geacht thermiek te bevorderen, dus verwachtte GREENSTONE een positief verband. Zijn resultaten waren echter tegengesteld aan zijn verwachting: voor bewolking vond hij geen significante bijdrage tot de ballooningactiviteit, zonneschijn droeg wel significant bij maar op een negatieve manier. Een mogelijke verklaring, door GREENSTONE zelf gegeven, is de temporele schaal waarop gemeten werd. GREENSTONE gebruikte weekgemiddelden van meteorologische waarnemingen, terwijl de weersomstandigheden die ballooning bevorderen vaak van heel korte duur zijn. SUTER (1999) oppert dat het wellicht een probleem van ruimtelijke schaal was. De weersgegevens haalde GREENSTONE immers van een weerstation op 11 km van zijn studiegebied. Een derde mogelijke verklaring is het mechanisme hieronder beschreven.

- **Verticale gradiënt in windsnelheid:** GREENSTONE (1990) omschreef ook een alternatief mechanisme dat de opwaartse krachten kan leveren om te ballonnen, en dat onafhankelijk is van zonneschijn. Ten gevolge van wrijvingsweerstand van de lucht op de vegetatie, is de windsnelheid net boven de vegetatie altijd lager dan op grotere hoogte boven de vegetatie (behalve bij absolute windstilte). Turbulentie tussen naburige luchtlagen met verschillende snelheid veroorzaakt opwaarts en neerwaarts gerichte luchtstromingen tussen die lagen. Indien de spinnen erin slagen zo'n opwaartse luchtstroming te voelen, kunnen ze daarvan gebruik maken om zich te lanceren. GREENSTONE gelooft dat de zijden draad die de spin laat wapperen, in deze omstandigheden als een 'zintuig'

gebruikt wordt om dergelijke opwaartse stromen te detecteren.

- **Andere:** VUGTS & VAN WINGERDEN (1976) vermelden min of meer terloops dat regen en zeer lage temperaturen (naast windsnelheden hoger dan 3 m/s, zie hoger) aëronautische activiteit onmogelijk maken. Geen enkel artikel werd gevonden waarin de mogelijke invloed van luchtdruk op het fenomeen werd onderzocht, maar een positieve correlatie van ballooningactiviteit met de luchtdruk is wellicht te verwachten, omdat de ideale condities voor ballooning (warme, kalme dagen) vrijwel altijd veroorzaakt worden door hogedrukgebieden (VUGTS & VAN WINGERDEN, 1976). Relatieve luchtvochtigheid tenslotte kan de efficiëntie van de ballooningvlucht verkleinen, omdat vochtige lucht minder dens is en daardoor een lagere trekkracht genereert op de zijden draden (BISHOP, 1990b, geciteerd in: WEYMAN, 1993).

Op basis van hun waarnemingen definieerden VUGTS & VAN WINGERDEN (1976) een aëronautische index om ballooningintensiteit in het veld te voorspellen. Omdat een groot temperatuurverschil tussen dag en nacht het ontstaan van thermiekbellen bevordert, en wind thermiek tegenwerkt, definieerden ze hun aëronautische index als:

$$A.I. = (T_{\max} - T_{\min}) / \langle v \rangle$$

met  $T_{\max}$  en  $T_{\min}$  de maximum- en minimumtemperatuur van de dag, en  $\langle v \rangle$  de gemiddelde windsnelheid van de dag. Zij meenden een trend op te merken van een correlatie van de A.I. met de ballooningintensiteit, maar volgens een berekening van GREENSTONE (1990) was die trend niet significant. BONTE *et al.* (1998) gebruikten gemiddelde A.I.'s per decade en vonden wel een significante

correlatie met het aantal gevangen balloonnende spinnen in die decade.

De afwezigheid van een stevige consensus met betrekking tot de meteorologische factoren die van belang zijn in ballooning, illustreert volgens SUTER (1999) de complexiteit van de atmosferische processen en het probleem van de schaal waarop deze processen zich voordoen en hun uitwerking hebben op ballooning. Uit zijn onderzoek blijkt dat de atmosfeer zoals een spin ze waarneemt vanop een bepaald vertrekpunt aantoonbaar onvoorspelbaar en chaotisch is ('*aerial lottery*'). Het beste wat een spin in deze omstandigheden kan doen, is ten eerste een zo hoog mogelijk punt in de vegetatie kiezen, ten tweede van zodra de kans zich voordoet het substraat loslaten, en ten derde meteen na het loslaten de '*spread-eagle posture*' aannemen (zie hoger) zodat de wrijvingsweerstand verhoogd wordt en de spin sneller boven de vegetatie uitkomt, wat de kans op een vlucht van een redelijke afstand verhoogt.

### **Factoren die de motivatie tot ballooning beïnvloeden**

Heel wat onderzoek naar ballooning heeft zich toegespitst op de factoren die een spin ertoe kunnen aanzetten om te gaan ballonnen. Van een groot aantal factoren werd, al dan niet terecht, een invloed verondersteld en/of aangetoond. Zij kunnen op verschillende manieren gegroepeerd worden.

Naar de aard van de factoren worden ze ingedeeld in 1) factoren eigen aan het individu, de populatie of de soort ('*innate factors*'; WEYMAN, 1995); 2) factoren eigen aan de omgeving ('*environmental factors*'; WEYMAN, 1995); en 3) meteorologische factoren. Zoals hoger al vermeld kan deze laatste groep op twee manieren een invloed hebben op de ballooningactiviteit: ze kunnen de stimulus

leveren voor een soort om te gaan ballonnen, en ze kunnen het ballooningssucces verhogen. De laatstgenoemde mogelijke invloed werd hierboven reeds besproken, hieronder wordt gefocust op de eerste mogelijke invloed.

Algemeen wordt aangenomen dat een individu eerst biologisch klaar moet zijn om zich te verspreiden, alvorens het aan een stimulus zal beantwoorden. Men kan de invloedsfactoren aldus ook opdelen in evolutionaire factoren ('*ultimate factors*') die bepalen wanneer een soort of een individu biologisch klaar is voor dispersie, en direct inwerkende factoren ('*proximate*' of '*momentaneous factors*') die de stimulus leveren om (pre-)ballooning gedrag te vertonen (LEGEL & VAN WINGERDEN, 1980).

Nog een andere mogelijke indeling is die naargelang het tijdstip waarop de invloedsfactor inwerkt op de spin. MASSOT & CLOBERT (2000) hanteren de volgende indeling: 1) Prenatale effecten. Deze groep bevat alle factoren die voor zijn geboorte op een individu kunnen inwerken. Enerzijds is dit de genetische basis, afkomstig van de moeder en de vader. De neiging tot dispersie via ballooning kan een overerfbare eigenschap zijn. Anderzijds zijn dit de maternale effecten *s. str.* Deze groep omvat omstandigheden die een moederdier voor de geboorte van haar jongen ondervindt. Op basis daarvan kunnen haar jongen een signaal meekrijgen om zich direct na hun geboorte al of niet te verspreiden. 2) Postnatale effecten. Dit zijn omstandigheden die het juveniel zelf ondervindt en die het al dan niet ertoe aanzetten zich te verspreiden. Deze laatste kunnen extern zijn aan de soort (b.v. voedselbeschikbaarheid, parasitisme,...) of intern aan de soort (b.v. populatiedichtheid en -structuur, verwantschap,...).

Men kan opmerken dat de genoemde factoren slechts een invloed

kunnen uitoefenen op ballooning binnen het raam van de hoger geschetste fysische beperkingen waarbinnen ballooning mogelijk is (HUMPHREY, 1987). De diverse factoren worden hieronder iets uitvoeriger besproken, ingedeeld naar hun aard voor zover mogelijk.

1. *Factoren eigen aan individu, populatie en/of soort:*

- **Genetische basis:**

a) Genetische verschillen tussen soorten: De motivatie tot aëronautische dispersie is niet bij alle soorten even groot. Men neemt aan dat natuurlijke selectie het bestaan van hoge intensiteiten van dispersie vooral bevoordeligd heeft bij soorten van onstabiele habitats (MILLER, 1984; DUFFEY, 1998). Soorten van akkers zijn hier een goed voorbeeld van. De arachnofauna van akkers bestaat voor een belangrijk deel uit makkelijk disperserende soorten van de familie Linyphiidae (WEYMAN *et al.*, 1995). Omdat akkers een recent ontstane, antropogene biotoop vormen, is het vrijwel onmogelijk dat de huidige akkersoorten evolutionair ontstaan zijn in dit habitattypen. Men neemt aan dat hun oorspronkelijke habitat bestaat uit zeer dynamische, onstabiele omgevingen zoals b.v. slikken en schorren, en dat zij gepreadapteerd waren om de nieuw ontstane habitat 'akker' in te nemen (MAELFAIT, J.-P., pers. med.). Een ander voorbeeld is de wolfspin *Pardosa (agrestis) purbeckensis*, eveneens van slikken en schorren. RICHTER (1970b) vond dat deze soort een hoge proportie ballonende juvenielen vertoonde ( $40,75 \pm 25,80$  %, gemiddelde  $\pm$  standaarddeviatie). In een analyse van het aëronautisch gedrag van acht *Pardosa*-soorten in functie van hun habitat vond RICHTER (1970b) dat de abundantie van de habitat belangrijker zou zijn dan de stabiliteit: soorten van zeldzame habitats vertoonden meest ballooningactiviteit.

b) Genetische verschillen tussen populaties:

Over eventuele verschillen in voorkomen van ballooning tussen populaties van een zelfde soort, is nog heel weinig bekend, laat staan over de eventuele genetische basis ervan (BONTE *et al.*, 2003a). Het is niet ondenkbaar dat er lichte verschillen met een genetische basis zouden kunnen voorkomen tussen populaties, maar de aard van het fenomeen, dispersie, brengt automatisch gene flow met zich mee die precies als gevolg heeft dat genetische differentiatie tussen populaties tegengewerkt wordt. Wellicht is het hier van belang te weten tot op welke schaal dispersie via de lucht effectief is voor gene flow. Gesteld dat in een soort genen voorkomen die de neiging om te ballonnen beïnvloeden, dan kan men zich voorstellen dat in jonge populaties, recent gesticht door enkele ballonners, de allelenverdeling van die genen tijdelijk zal wegen in het voordeel van die allelen die ballooning bevorderen (analoog met de hogere proportie langvleugelige exemplaren in recent gevestigde populaties van sprinkhanen- en loopkeversoorten met vleugeldimorfisme; b.v. THOMAS *et al.*, 2001). RICHTER (1971) probeerde dit te testen bij jonge en oude populaties van *Pardosa amentata*. Hij kon echter geen ondubbelzinnige significante verschillen tussen populaties aantonen (BONTE *et al.*, 2003a).

c) Genetische verschillen tussen individuen:

Ook hierover is nog maar heel weinig informatie beschikbaar. RICHTER (1971) besloot uit experimenten met *Pardosa (agrestis) purbeckensis* dat aëronautisch gedrag beperkt was tot bepaalde individuen in een populatie. WEYMAN *et al.* (1995) daarentegen vonden bij *Erigone* spp. dat stressfactoren de kans op het vertonen van ballooning-gedrag bij alle individuen verhoogden, eerder



dan het motiveren van bepaalde gevoelige individuen.

- **Leeftijd:** RICHTER (1971) stelde voor acht *Pardosa*-soorten in het laboratorium een hogere mate van ballooning vast bij jonge instars dan bij oudere instars. Ook in diverse veldonderzoeken bleken de juveniele spinnen in de meerderheid t.o.v. de adulten (SALMON & HORNER, 1977; DEAN & STERLING, 1985; BONTE *et al.*, 1998). Alleen bij de Linyphiidae werden er soms meer adulten gevangen dan juvenielen (BONTE *et al.*, 1998). VAN WINGERDEN & VUGTS (1974) vonden een maximum aan balloonende *Erigone arctica* in de derde en vierde instars (= subadulten). WEYMAN *et al.* (1995) vonden meer balloonende adulten dan juvenielen voor vijf linyphiide soorten. Globaal gezien kan men dus stellen dat bij de meeste families meer juvenielen ballonnen dan adulten, behalve bij de Linyphiidae, waar de resultaten geen uitsluitsel geven. Diverse mogelijke verklaringen voor deze waarnemingen werden geopperd. Een eerste, en wellicht belangrijkste verklaring is de beperking op de massa van een balloonende spin. Bij veel families zijn de adulten te groot om te ballonnen (SALMON & HORNER, 1977; BONTE *et al.*, 1998). Dit geldt niet voor de Linyphiidae, vandaar dat deze familie afwijkt van de andere families. Een andere verklaring is het bestaan van een fase in de levenscyclus waarvan dispersie een inherent deel uitmaakt (LEGEL & VAN WINGERDEN, 1980; DUFFEY, 1998). Voor de meeste families zijn dit wellicht de juveniele stadia. Voor de Linyphiidae is geen eenduidig antwoord te geven. Voor *Stegodyphus dumicola* echter is dit duidelijk het adulte stadium (SCHNEIDER *et al.*, 2001). Een derde mogelijkheid is dat de ratio juvenielen/adulten een weerspiegeling is van de leeftijdsverdeling in de populatie, met vooral grote aantallen juvenielen in de zomer, en relatief meer adulten in de winter (WEYMAN *et al.*, 1995; DUFFEY,

1998). DEAN & STERLING (1985) bogen zich over de vraag waarom ze meer jonge instars aantreffen in hun stalen dan oudere instars. Hun verklaring is vergelijkbaar met de vorige: er is geen verschil in ballooningmotivatie tussen jongere en oudere instars, maar hun verschillende aantallen zijn een reflectie van de mortaliteit die een cohorte juvenielen vanaf hun geboorte ondergaat. DUFFEY (1994) besluit dat er geen uniek antwoord is voor alle spinnen, maar dat veel afhangt van de soort en de omstandigheden. Voor bepaalde soorten bestaat er wellicht een stadium in de levenscyclus dat meer geneigd is om zich te verspreiden. Voor grote spinnen zou dit meestal het juveniele stadium zijn (DUFFEY, 1998). Het is wel waarschijnlijk dat deze neiging verzwakt of versterkt kan worden door uitwendige factoren (LEGEL & VAN WINGERDEN, 1980; WEYMAN, 1995).

- **Geslacht:** Ook het geslacht kan van invloed zijn op de neiging tot ballonnen van een individu. De reden voor een onevenwicht in dispersie tussen de seksen wordt meestal gezocht in het vermijden van inteelt en competitie voor partners (MASSOT & CLOBERT, 2000). Hogere dispersie van mannetjes is meest waarschijnlijk omdat zij de energie die zij investeren in reproductie kunnen spreiden over meerdere cocons bij meerdere wijfjes en daardoor minder afhankelijk zijn van een optimaal habitat voor het welslagen van de reproductie (wijfjes zullen minder geneigd zijn te vertrekken uit een geschikt habitat), maar bij sommige soorten van onstabiele habitats is het ook mogelijk dat wijfjes zich verspreiden en in verschillende leefgebieden een cocon produceren als een vorm van risicospreiding (THOMAS & JEPSON, 1999). BONTE *et al.* (1998) vonden in een veldstudie een groter aandeel balloonende mannetjes bij het genus *Erigone*, maar in het laboratorium werden geen geslachtsgebonden

verschillen in ballooningactiviteit vastgesteld bij *Erigone atra* (BONTE *et al.*, 2003a). SCHNEIDER *et al.* (2001) toonden voor *Stegodyphus dumicola* aan dat enkel de wijfjes ballonnen.

- **Maternale effecten:** Over de invloed die moederspinnen op het ballooninggedrag van hun jongen kunnen hebben, is nog maar weinig onderzoek gebeurd. BONTE *et al.* (2003a) vonden voor *Erigone atra* geen significante correlatie tussen de fitness van de moeder (gedefinieerd als aantal juvenielen / grootte van de moeder) en de neiging van de juvenielen tot ballonnen. MORSE (1993) onderzocht eventuele verbanden van enerzijds de biomassa van de eicocon (als maat voor het aantal juvenielen) en de grootte van de pas uitgekomen instars (als maat voor de dooierreserves die ze met zich meedragen) (deze grootheden weerspiegelen de fitness van de moeder) met anderzijds de ballooningactiviteit van juveniele *Misumena vatia* (Thomisidae), maar hij vond geen significante effecten.

- **Populatie-densiteit en kannibalisme:** Er wordt vaak aangenomen dat juveniele spinnen tot dispersie overgaan wanneer ze uit de eicocon komen omdat ze daardoor overbevolking en kannibalisme vermijden, wat resulteert in een verhoging van hun overlevingskansen (TURNBULL, 1973, geciteerd in: WEYMAN *et al.*, 1995). WEYMAN *et al.* (1995) vonden voor een aantal soorten Linyphiidae een positief verband tussen de populatie-dichtheid en de ballooningactiviteit en stelden dat het aantal emigranten een eenvoudige functie is van de populatie-densiteit. M.a.w. de proportie balloniers in een populatie is constant en onafhankelijk van de densiteit. LEGEL & VAN WINGERDEN (1980) gingen na of individuen van *Erigone atra* die bij hogere populatie-dichtheden verbleven een

verhoogde neiging tot ballooning vertoonden. Dit bleek te kloppen, maar zij konden niet uitsluiten dat het in essentie om een indirecte invloed van voedseltekort kon gaan als gevolg van de hoge dichtheden. In het veld staan beide factoren, populatie-dichtheid en voedselbeschikbaarheid, niet los van elkaar. Ook het optreden van kannibalisme wordt beïnvloed door deze factoren (FOX, 1975). Een hogere populatie-densiteit kan de proportie balloniers in de populatie wellicht wel verhogen, maar de vraag blijft of dit rechtstreeks is of onrechtstreeks via limitatie van het voedselaanbod (zie hieronder voor een bespreking van de voedselbeschikbaarheid).

## 2. Factoren eigen aan de omgeving:

- **Voedselbeschikbaarheid:** Uit diverse onderzoeken blijkt een tekort aan voedsel een belangrijke stimulus te zijn voor een spin om andere leefgebieden op te zoeken. LEGEL & VAN WINGERDEN (1980) vonden bij *Erigone arctica* dat ondervoede individuen hun eerste ballooninggedrag in een vroeger levensstadium vertoonden dan goed gevoede individuen. BONTE & MAELFAIT (2001) zagen dat tiptoe-gedrag bij jonge instars van *Pardosa monticola* slechts optreedt in uitgehongerde toestand. THOMAS & JEPSON (1999) stelden in het veld meer aëronautische activiteit door Linyphiidae vast boven een graanveld met lage prooidensiteit dan boven een grasveld met hoge prooidensiteit. DUFFEY (1994, 1998) observeerde een massaal optreden van ballooning in een vloeuweide van een rioolwaterzuiveringsinstallatie, volgend op het stilleggen van de installatie omwille van een defect. Dit had als gevolg dat de voedselketen van bacteria, microflora en herbivore prooien stilviel, waarna de spinnen massaal vertrokken naar betere oorden. WEYMAN & JEPSON (1994) tenslotte draaiden de redenering

om en stelden twee types 'habitat' op in het veld: gerstkiemplanten die geïnficeerd waren met bladluizen (voedselrijk), en niet-geïnficeerde gerstkiemplanten (voedselarm). Ze stelden een hogere accumulatie vast van spinnen in de voedselrijke 'habitat', spinnen die er als gevolg van de proefopstelling enkel via ballooning terecht konden zijn gekomen en een geringere neiging vertoonden om opnieuw te vertrekken dan spinnen die in de voedselarme 'habitat' terechtkwamen.

- **Seizoenale variaties:** WEYMAN *et al.* (1995) onderzochten gedurende een jaar de motivatie om te ballonnen bij uit het veld gehaalde *Erigone* spp. Zij vonden geen verschillen doorheen het jaar en concludeerden dat de oorzaak van seizoenale verschillen in aantallen ballooners moet worden gezocht in variaties in de populatiedensiteit op de grond en/of in het relatieve voorkomen van optimale weersomstandigheden voor ballooning. In het kader van de tweede functie die TOFT (1995) aan ballooning toeschrijft (nl. het opzoeken van een overwinteringsplaats, zie hoger) kan het interessant zijn na te gaan of er een seizoenale variatie in motivatie waar te nemen is bij een soort die in verschillende habitats overzomert en overwintert. Een eventuele variatie zou kunnen wijzen op een inwendige klok, het ontbreken van variatie kan er op wijzen dat de soort aangewezen is op externe signalen om te bepalen wanneer ze een overwinterings- of overzomeringshabitat moet opzoeken.

- **Dag/nacht variaties:** De ballooningactiviteit gedurende de nacht is heel laag (BISHOP, 1990b, geciteerd in: WEYMAN, 1995). Daarvoor zijn twee mogelijke verklaringen: de optimale weersomstandigheden zijn 's nachts niet aanwezig, of spinnen staken hun pre-ballooning activiteit op een bepaald punt in een licht-donker cyclus of ten gevolge

van een endogeen circadiaan ritme. WEYMAN (1995) testte *Erigone* spp. 's nachts in het laboratorium naar hun ballooninggedrag, bij infrarood licht (waarvoor hij spinnen niet gevoelig acht). Hij stelde geen verschillen in gedrag vast tussen dag en nacht. Meteorologische omstandigheden zouden bijgevolg de beperkende factor zijn op het nachtelijke ballonnen van spinnen.

- **Andere:** Een verhoogde kans op predatie is een mogelijke factor die een spin ertoe kan aanzetten naar een ander leefgebied uit te wijken. Hierover zijn echter geen data voorhanden. BONTE *et al.* (2003a) stelden bij *Erigone atra* een invloed vast van de kweektemperatuur op het aëronautisch gedrag: spinnen opgekweekt bij 20°C vertoonden sneller pre-ballooning gedrag dan spinnen opgekweekt bij 15°C. Dit kan wijzen op een fysiologische respons van de spin op de temperatuur, wat ook in het veld zou kunnen voorkomen en daar zou kunnen instaan voor verschillen in ballooninggedrag tussen generaties die in een verschillend seizoen zijn opgegroeid (b.v. lente- vs. zomergeneratie).

### 3. Meteorologische factoren:

De invloed van meteorologische factoren op de graad van succes van ballooning werd reeds besproken. Meteorologische factoren kunnen echter ook een stimulus vormen die ballooning uitlokt (VUGTS & VAN WINGERDEN, 1976). Vroege beschrijvingen, o.a. van BRISTOWE (1939) en NIELSEN (1932) (beide geciteerd in: DUFFEY, 1998) suggereren dat één of ander aspect van de omgeving onverdraagzaam wordt voor de spin, b.v. hoge vochtigheid of een dag met hoge temperatuur wanneer de spinnen al gewend waren aan lagere temperaturen, maar er is weinig bewijs om dit te staven. Wel werden enkele mogelijke factoren uitvoeriger onderzocht.

- **Luchtstromingen:** Over de maximale windsnelheid van 3 m/s werd al bericht (zie hoger). Naast het feit dat bij deze snelheid geen thermiekbellen kunnen ontstaan, suggereert de beschrijving van RICHTER (1970b) ('kruipende en schuilende spinnen') dat deze windsnelheid ook de motivatie om te ballonnen tot nul herleidt, b.v. uit zelfbehoudsoverwegingen (HUMPHREY, 1987). VUGTS & VAN WINGERDEN (1976) keken in het veld naar het gedrag van een aantal spinnen die zich al op een hoog punt in de vegetatie bevonden. Zij stelden vast dat de windsnelheid op 20 cm hoogte een directe invloed had op het aandeel tiptoeënde spinnen binnen de geobserveerde groep. Bij windsnelheden hoger dan 2 m/s (op 20 cm hoogte) werd al het tiptoe-gedrag onderdrukt. WEYMAN (1995) onderzocht in het laboratorium of wind als stimulus voor ballooning kan fungeren. Significant meer spinnen klommen naar een hoog punt na stimulatie door wind (door het aanschakelen van een ventilator) dan zonder stimulatie. In een volgende serie experimenten werd gekeken hoe lang ballooning-gedrag, na een initiële stimulatie, aangehouden werd. Eens de gedragsrespons was opgewekt, bleken de spinnen dit gedrag een tijdlang aan te houden: ook wanneer de ventilator uitgeschakeld werd, bleven de spinnen hoog zitten. Tiptoeing bleef echter uit, tot het moment dat de ventilator weer aangeschakeld werd, waarna de spinnen hun tiptoe-gedrag hernamen. WEYMAN interpreteert dit als het bestaan van een 'Fixed Action Pattern' (FAP). Wanneer de spin een stimulus gewaarwordt die haar tot ballooning aanzet, houdt ze dit gedrag vol, hetzij tot ze erin slaagt te ballonnen, hetzij tot een bepaalde limiet bereikt is en ze haar pogingen opgeeft. De reden van ontstaan van dit patroon ligt mogelijk

in het feit dat de atmosfeer boven de vegetatie niet constant is, maar chaotisch (SUTER, 1999), zodat geschikte stimuli vaak slechts kortstondig aanwezig zijn. De FAP verhindert in dit geval dat de spin constant afdaalt en weer omhoog klimt, daarbij veel energie verspilt en het risico loopt periodes van geschikte condities mis te lopen. BONTE *et al.* (2003a) testten individuen van *Erigone atra* twee maal binnen het uur en stelden vast dat de spinnen in de tweede test niet significant sneller gingen tiptoeën dan in de eerste. Het bestaan van een FAP wordt bij deze soort dus niet bevestigd. Er was wel een hoge herhaalbaarheid, m.a.w. spinnen die in de eerste test al heel snel gingen tiptoeën, deden dat ook in de tweede test.

- **Temperatuur en luchtvochtigheid:** RICHTER (1970b) testte in het labo de invloed van temperatuur en luchtvochtigheid op het ballooning-gedrag van juveniele *Pardosa (agrestis) purbeckensis*. Hij vond significante positieve correlaties van temperatuur en relatieve luchtvochtigheid (uitgedrukt als saturatiedeficit) met aëronautisch gedrag en concludeerde daaruit dat warme, droge lucht dispersie via de lucht vergemakkelijkt. NIELSEN (1932, geciteerd in: WEYMAN, 1993) dacht dat net een hoge luchtvochtigheid de aanzet tot ballooning kon betekenen omdat spinnen de hoge luchtvochtigheid als ongemakkelijk zouden ervaren. VUGTS & VAN WINGERDEN (1976) ervoeren relatieve luchtvochtigheid in het veld als niet zo belangrijk bij het bepalen van de ballooningactiviteit. Zij argumenteerden ook dat de positieve invloed van temperatuur in het veld niet noodzakelijk de causale factor is die aanzet tot ballonnen. Volgens hen is het meer waarschijnlijk dat dagen

met ideale ballooningomstandigheden (thermiek) vrijwel altijd gepaard gaan met een stijgende temperatuur in de voormiddag (het tijdstip van de dag waarop zij de meeste ballooningactiviteit waarnemen), zodat het verband tussen temperatuur en ballooningactiviteit indirect is. De mogelijkheid dat temperatuur, over langere perioden, een fysiologische respons uitlokt bij spinnen, werd hoger al vermeld.

Een relevante vraag indien men de invloed van meteorologische factoren nagaat, is hoe spinnen in staat zijn deze factoren waar te nemen? HUMPHREY (1987) stelt dat spinnen geringe luchtstromingen kunnen waarnemen met behulp van talrijke tactiele haren en trichobothria op hun lichaam. VUGTS & VAN WINGERDEN (1976) verwonderen zich over het feit dat spinnen die rondlopen in een stabiele luchtlag tussen de vegetatie, via hun trichobothria zouden kunnen voelen wanneer de luchtlag boven de vegetatie onstabiel wordt (wat samenvalt met het moment waarop de spinnen naar boven klimmen), maar ze kunnen geen alternatief voorstellen. WEYMAN (1993) oppert de mogelijkheid dat spinnen de vibraties van de vegetatie voelen die veroorzaakt worden door de luchtstromingen langs de toppen van de vegetatie. GREENSTONE (1990) wijst op de mogelijke rol van de zijden draad als lang, sensorieel aanhangsel om te bepalen of er genoeg opwaartse kracht is en op welk moment de spin best kan loslaten, maar dit kan uiteraard enkel een rol spelen op het moment dat een spin reeds pre-ballooning gedrag vertoont. Omdat de ideale weersomstandigheden voor ballooning vaak gepaard gaan met hogedruksystemen, is het ook mogelijk dat een stijgende luchtdruk de stimulus vormt om te ballonnen, maar het is onbekend of spinnen baroreceptoren bezitten (WEYMAN, 1993).

## Fenologie

De fenologie van het verschijnsel ballooning is vrij eenvoudig vast te stellen, b.v. door bemonstering van balloonnende spinnen gedurende een jaar of een groeiseizoen. Dit werd reeds vele malen toegepast. Vanuit de geobserveerde patronen werd gepoogd verbanden te leggen met o.a. levenscyclus en beïnvloedende weersomstandigheden, maar vanwege de veelheid aan factoren die een rol spelen in ballooning, zijn eenduidige conclusies onmogelijk. Het tijdstip waarop ballooning doorgaat, en waarop pieken zich voordoen, de hoogte van de pieken, enz. zijn afhankelijk van de taxonomische samenstelling van de bemonsterde spinnengemeenschap, de levenscyclus van de soorten, de leeftijdsstructuur en dichtheid van populaties, de heersende weersomstandigheden, de functie van de aëronautische bewegingen, de habitatkwaliteit met zijn eventuele variatie doorheen het jaar (b.v. voedselaanbod), en zelfs van de gebruikte vangstechniek. Deze complexiteit kan de waargenomen patronen heel sterk doen verschillen. Daarmee is het ook duidelijk dat een gemeenschap van balloonnende spinnen op een bepaalde plaats geen representatief staal is van de gemeenschap op de grond (SUTER, 1999). Hieronder worden kort enkele voorbeelden gegeven van onderzoek met betrekking tot de fenologie van ballooning.

Ballooning grijpt plaats het hele jaar door, maar de wintermaanden worden gekenmerkt door een lage intensiteit (DUFFEY, 1998). Pieken in intensiteit worden meestal geconstateerd in mei-juni en augustus-september (b.v. SALMON & HORNER, 1977; DEAN & STERLING, 1985; BONTE *et al.*, 1998). Soorten en families kunnen echter afwijken van deze algemene pieken. Massale dispersie van Linyphiidae b.v. kan optreden in de herfst en zelfs in de winter (FOELIX, 1996: 235).

VAN WINGERDEN & VUGTS (1974) telden balloonende exemplaren van *Erigone arctica* en zagen dat deze gelijk varieerden met de twee generaties van deze soort in een jaar: er was een piek in juni, en één in augustus. Binnen de ballooners waren de subadulten het sterkst vertegenwoordigd.

RICHTER (1970b, 1971) bepaalde de frequentiedistributie van de grootteklassen van acht *Pardosa*-soorten in het veld op het einde van de zomer, en de ballooningactiviteit van de respectievelijke grootteklassen. Daaruit kon hij de kans afleiden dat ballooning bij een gegeven soort doorgaat op het einde van de zomer. Uit een studie van de levenscyclus van *Pardosa monticola* konden BONTE & MAELFAIT (2001) afleiden dat aëronautische dispersie voor deze soort meest waarschijnlijk is in juli en (augustus-)september. De mogelijke invloed van voedseltekort werd hierbij wel buiten beschouwing gelaten.

TOFT (1995) tenslotte telde balloonende spinnen op twee manieren. Een eerste manier bestond uit vangsten met een zuigval, die balloonende spinnen aantrok op een hoogte van 12,2 m. De tweede manier was via handvangsten op prikkeldraad (hoogte 1 m). De eerste methode gaf een piek in september. De tweede gaf twee pieken, één in maart en één in oktober, en zeer lage aantallen in de zomer. Op basis van deze waarnemingen stelde TOFT dat ballooning naargelang het tijdstip van het jaar een andere functie kan hebben: 'echte' dispersie via de lucht in de zomer, en migratie tussen winter- en zomerhabitats in voor- en najaar (zie hoger). Hiermee meende hij ook te kunnen verklaren waarom massale optredens van ballooning vrijwel altijd in het najaar vastgesteld worden (zie hoger).

## Dankwoord

JVB en DB zijn respectievelijk aspirant en postdoctoraal onderzoeker van het Fonds voor Wetenschappelijk Onderzoek (F.W.O.-Vlaanderen).

## Referenties

BISHOP, L., 1990a. Entomophagous fungi as mortality agents of ballooning spiderlings. *Journal of Arachnology* **18** (2): 237-238.

BISHOP, L., 1990b. Meteorological aspects of spider ballooning. *Environmental Entomology* **19** (5): 1381-1387.

BONTE, D., HOFFMANN, M. & J.-P. MAELFAIT, 1998. Resultaten van een onderzoek naar aëronautisch actieve spinnen in het duingebied van Oostduinkerke (West-Vlaanderen). *Nieuwsbrief van de Belgische Arachnologische Vereniging* **13** (3): 77-85.

BONTE, D. & J.-P. MAELFAIT, 2001. Life history, habitat use and dispersal of a dune wolf spider (*Pardosa monticola* [Clerck, 1757] Lycosidae, Araneae) in the Flemish coastal dunes (Belgium). *Belgian Journal of Zoology* **131** (2): 145-157.

BONTE, D., DEBLAUWE, I. & J.-P. MAELFAIT, 2003a. Environmental and genetic background of tiptoe-initiating behaviour in the dwarfspider *Erigone atra*. *Animal Behaviour* **66**: 169-174.

BONTE, D., LENS, L., MAELFAIT, J.-P., HOFFMANN, M. & E. KUIJKEN, 2003b. Patch quality and connectivity influence spatial dynamics in a dune wolfspider. *Oecologia* **135** (2): 227-233.

BRÆNDEGAARD, J., 1937. Observations on spiders starting off on "ballooning excursions". *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.* **10**: 115-117.

BRÆNDEGAARD, J., 1938. Aeronautic spiders in the Arctic. *Meddelelser om Grønland Bioscience* **119** (5): 3-9.

BRISTOWE, W. S., 1939. *The comity of spiders*. Vol. I. Ray Society, London.

COYLE, F. A., 1983. Aerial dispersal by mygalomorph spiderlings (Araneae, Mygalomorphae). *Journal of Arachnology* **11** (2): 283-286.

- DEAN, D. A. & W. L. STERLING, 1985. Size and phenology of ballooning spiders at two locations in Eastern Texas. *Journal of Arachnology* **13** (1): 111-120.
- DUFFEY, E., 1994. Ballooning in spiders. *Newsletter of the British Arachnological Society* **70**: 5-6.
- DUFFEY, E., 1998. Aerial dispersal in spiders. In: SELDEN, P. A. (ed.). *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology*, Edinburgh, pp. 187-191.
- EBERHARD, W. G., 1987. How spiders initiate airborne lines. *Journal of Arachnology* **15** (1): 1-9.
- FOELIX, R. F., 1996. *Biology of spiders*. 2nd edition. Oxford University Press, Inc. & Georg Thieme Verlag, New York, Oxford, 330 pp., ill.
- FOX, L. R., 1975. Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* **6**: 87-106.
- GREENSTONE, M. H., MORGAN, C. E. & A.-L. HULTSCH, 1985. Spider ballooning: development and evaluation of field trapping methods (Araneae). *Journal of Arachnology* **13** (3): 337-345.
- GREENSTONE, M. H., MORGAN, C. E., HULTSCH, A. L., FARROW, R. A. & J. E. DOWSE, 1987. Ballooning spiders in Missouri, USA, and New South Wales, Australia: family and mass distributions. *Journal of Arachnology* **15** (2): 163-170.
- GREENSTONE, M. H., 1990. Meteorological determinants of spider ballooning: the roles of thermals vs. the vertical windspeed gradient in becoming airborne. *Oecologia* **84** (2): 164-168.
- HENSCHER, J. R., SCHNEIDER, J. & Y. D. LUBIN, 1995. Dispersal mechanisms of *Stegodyphus* (Eresidae): do they balloon? *Journal of Arachnology* **23** (3): 202-204.
- HINGSTON, R. W. G., 1920. *A naturalist in Himalaya*. Small, Maynard & Co., Boston.
- HUMPHREY, J. A. C., 1987. Fluid mechanic constraints on spider ballooning. *Oecologia* **73** (3): 469-477.
- JONES, D., 1994a. How ballooning spiders become airborne. *Newsletter of the British Arachnological Society* **69**: 5-6.
- JONES, D., 1994b. How ballooners become airborne: a postscript. *Newsletter of the British Arachnological Society* **70**: 4.
- LEGEL, G. J. & W. K. R. E. VAN WINGERDEN, 1980. Experiments on the influence of food and crowding on the aeronautic dispersal of *Erigone arctica* (White, 1852) (Araneae, Linyphiidae). In: GRÜBER, J. (ed.). *Proceedings of the 8th International Congress of Arachnology*, Vienna. Verlag H. Egerman, pp. 97-102.
- MASSOT, M. & J. CLOBERT, 2000. Processes at the origin of similarities in dispersal behaviour among siblings. *Journal of Evolutionary Biology* **13** (4): 707-719.
- MCCOOK, H. C., 1889. *American spiders and their spinningwork*. Vol. I. Published by the author, Philadelphia.
- MCKEOWN, K. C., 1952. *Australian spiders*. 2nd edition. Angus & Robertson, Sydney.
- MILLER, G. L., 1984. Ballooning in *Geolycosa turricola* (Treat) and *Geolycosa patellonigra* Wallace: high dispersal frequencies in stable habitats. *Canadian Journal of Zoology* **62**: 2110-2111.
- MORSE, D. H., 1993. Some determinants of dispersal by crab spiderlings. *Ecology* **74** (2): 427-432.
- NIELSEN, E., 1932. *The biology of spiders*. Vols I & II. Levin & Munksgaard, Copenhagen.
- OKE, T. R., 1987. *Boundary layer climates*. 2nd edition. Methuen, New York.
- RAMIREZ, M. G. & K. E. HAAKONSEN, 1999. Gene flow among habitat patches on a fragmented landscape in the spider *Argiope trifasciata* (Araneae: Araneidae). *Heredity* **83**: 580-585.
- RICHTER, C. J. J., 1970a. Relation between habitat structure and development of the glandulae ampullaceae in eight wolf spider species (*Pardosa*, Araneae, Lycosidae). *Oecologia* **5**: 185-199.
- RICHTER, C. J. J., 1970b. Aerial dispersal in relation to habitat in eight wolf spider species (*Pardosa*, Araneae, Lycosidae). *Oecologia* **5**: 200-214.
- RICHTER, C. J. J., 1971. Some aspects of aerial dispersal in different populations of wolf spiders, with particular reference to *Pardosa amentata* (Araneae, Lycosidae). *Miscellaneous Papers Landbouwhogeschool, Wageningen* **8**: 77-88.
- ROBERTS, M. J., 1998. *Spinnengids*. B.V. Uitgeversmaatschappij Tirion, Baarn, 397 pp., 32 platen + ill.

- SALMON, J. T. & N. V. HORNER, 1977. Aerial dispersion of spiders in North Central Texas. *Journal of Arachnology* **5** (2): 153-157.
- SAMU, F., SUNDERLAND, K. D. & C. SZINETÁR, 1999. Scale-dependent dispersal and distribution patterns of spiders in agricultural systems: a review. *Journal of Arachnology* **27** (1): 325-332.
- SAVORY, T. H., 1952. *The spider's web*. Warne, New York.
- SCHNEIDER, J. M., ROOS, J., LUBIN, Y. & J. R. HENSCHEL, 2001. Dispersal of *Stegodyphus dumicola* (Araneae, Eresidae): they do balloon after all! *Journal of Arachnology* **29** (1): 114-116.
- SUTER, R. B., 1992. Ballooning: data from spiders in freefall indicate the importance of posture. *Journal of Arachnology* **20** (2): 107-113.
- SUTER, R. B., 1999. An aerial lottery: the physics of ballooning in a chaotic atmosphere. *Journal of Arachnology* **27** (1): 281-293.
- THOMAS, C. F. G. & P. C. JEPSON, 1999. Differential aerial dispersal of linyphiid spiders from a grass and a cereal field. *Journal of Arachnology* **27** (1): 294-300.
- THOMAS, C. D., BODSWORTH, E. J., WILSON, R. J., SIMMONS, A. D., DAVIES, Z. G., MUSCHE, M. & L. CONRADT, 2001. Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature* **411** (6837): 577-581.
- TOFT, S., 1995. Two functions of gossamer dispersal in spiders? In: TOFT, S. & W. RIEDEL (eds.). *Arthropod natural enemies in arable land - I, Density, spatial heterogeneity and dispersal. Acta Jutlandica* **70** (2): 257-268.
- TURNBULL, A. L., 1973. Ecology of the true spiders (Araneomorphae). *Annual Review of Entomology* **18**: 305-348.
- VANDEN BORRE, J., 2002. *Onderzoek naar het aëronautisch en kannibalistisch gedrag bij juveniele duinwolfspinnen (Pardosa monticola (Clerck, 1757) (Araneae, Lycosidae))*. Ongepubliceerde licentiaatsverhandeling, Universiteit Gent, 124 pp. + bijlagen.
- VAN WINGERDEN, W. K. R. E. & H. F. VUGTS, 1974. Factors influencing aeronautic behaviour of spiders. *Bulletin of the British Arachnological Society* **3** (1): 6-10.
- VUGTS, H. F. & W. K. R. E. VAN WINGERDEN, 1976. Meteorological aspects of aeronautic behaviour of spiders. *Oikos* **27** (3): 433-444.
- WEYMAN, G. S., 1993. A review of the possible causative factors and significance of ballooning in spiders. *Ethology Ecology & Evolution* **5** (3): 279-291.
- WEYMAN, G. S. & P. C. JEPSON, 1994. The effect of food supply on the colonisation of barley by aerially dispersing spiders (Araneae). *Oecologia* **100** (4): 386-390.
- WEYMAN, G. S., 1995. Laboratory studies of the factors stimulating ballooning behavior by linyphiid spiders (Araneae, Linyphiidae). *Journal of Arachnology* **23** (2): 75-84.
- WEYMAN, G. S., JEPSON, P. C. & K. D. SUNDERLAND, 1995. Do seasonal changes in numbers of aerially dispersing spiders reflect population density on the ground or variation in ballooning motivation? *Oecologia* **101** (4): 487-493.