

# Hoe stikstof de vlinders laat stikken

Michiel F. Wallis de Vries

## TREFWOORDEN

Biodiversiteit, dagvlinders, ecologie, stikstofdepositie

Entomologische Berichten 73 (4): 158-163

De verstoring van de stikstofkringloop door de mens, via de productie van kunstmest en via industrie en verkeer, wordt als één van de grootste bedreigingen beschouwd voor de ecologische stabiliteit van de aarde. De atmosferische depositie van stikstof dringt tot ver in de natuurgebieden door. De effecten op de biodiversiteit zijn voor planten al goed onderzocht, maar de doorwerking op de dierenwereld is nog goeddeels onbekend. Dit artikel belicht de invloed op dagvlinders. De meeste soorten daarvan komen in stikstofarme milieus voor. Bij deze groep overheerst de neerwaartse trend, in tegenstelling tot soorten van stikstofrijkere milieus. Ook de afname in aantallen vlinders blijkt sterker te zijn met toenemende stikstofdepositie. Drie mechanismen lijken daarbij een rol te spelen: afname van voedselplanten, afname van voedselkwaliteit en afkoeling van het microklimaat in het voorjaar.

## Inleiding

Het boek *Silent Spring* van Rachel Carson opende in 1962 de ogen van de mensheid voor de sluipende effecten van de uitstoot van chemische stoffen op onze omgeving. De desastreuze werking van DDT op met name vogels stond daarbij centraal en het boek droeg sterk bij aan het reduceren van het gebruik van dergelijke pesticiden. Het blijft ook 50 jaar later belangrijk om alert te zijn op dergelijke, in eerste instantie onopgemerkte, negatieve neveneffecten van het gebruik van chemische producten. Naast pesticiden zijn er veel meer stoffen waarmee de mens zijn omgeving belast. Dat kunnen ook stoffen zijn die niet toxisch zijn, maar uiteindelijk wel een negatieve werking hebben op het functioneren en de biodiversiteit van ecosystemen. In dit artikel belicht ik de sluipende dreiging van antropogene stikstofdepositie voor dagvlinders.

## Stikstof als bedreiging?

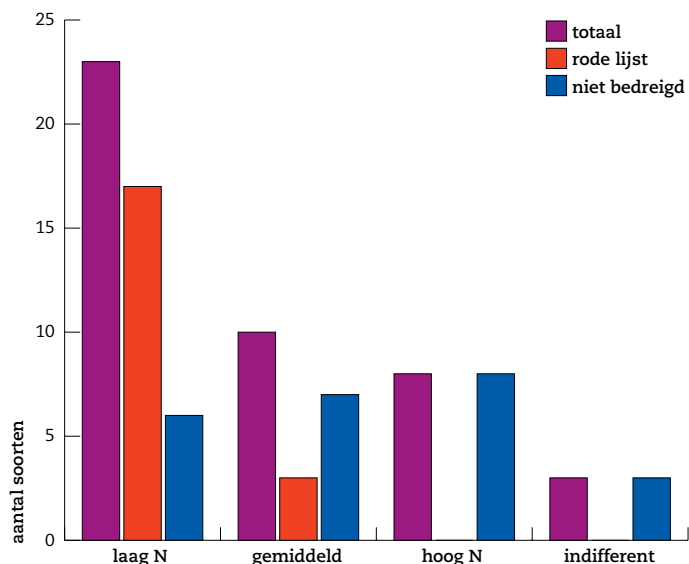
Op het eerste gezicht lijkt stikstof een onwaarschijnlijke kandidaat om de biodiversiteit te bedreigen. Het is immers een essentiële bouwsteen voor alle levende wezens, met name voor de productie van eiwitten en DNA. In veel ecosystemen vormt stikstof ook een beperkende factor voor de productiviteit. Men zou dus kunnen verwachten dat het inbrengen van extra stikstof in de voedselketen geen problemen oplevert. Dat dit toch wel het geval is heeft twee belangrijke oorzaken: de mate van verstoring van de stikstofkringloop en de mate waarin soorten met een stikstofovermaat kunnen omgaan. De verstoring van de stikstofkringloop is door Rockström *et al.* (2009) aangewezen als één van de drie belangrijkste bedreigingen voor de ecologische stabiliteit van planeet Aarde, naast klimaatverandering en verlies van biodiversiteit. Dit is vooral het gevolg van de enorme groei in de omzetting van niet-reactief  $N_2$ -gas uit de atmosfeer tot reactieve vormen van stikstof, zoals ammoniak en stikstof-oxiden, die in de nutriëntenkringloop worden opgenomen. De toegenomen uitstoot van reactieve stikstof komt vooral voort uit de kunstmestproductie, maar ook uit verkeer en industrie.

Deze stikstof komt onder meer terecht in de atmosfeer en verspreidt zich zo ook naar voorheen onbemeste ecosystemen. De stikstofdepositie in Nederland behoort al decennia tot de hoogste binnen en buiten Europa ([www.emep.int](http://www.emep.int)).

De meeste soorten hebben zich ontwikkeld onder een schaarste aan stikstof. Slechts weinig soorten zijn aangepast aan de hoge productiviteit die een overmaat aan stikstof mogelijk maakt. Het is daarom ook niet zo vreemd dat de huidige stikstofovermaat maar weinig soorten bevoordeelt en voor veel soorten juist een belasting vormt. Voor planten is er al veel bekend over de achteruitgang in soortenrijkdom die teveel stikstof veroorzaakt (Clark & Tilman 2008, Bobbink & Hettelingh 2011). Voor insecten is dat veel minder het geval. Voor herbivore insecten kan een stikstofovermaat net als bij planten leiden tot een grotere biomassa (meer individuen) maar een verlies aan soorten (Haddad *et al.* 2000). De mechanismen daarachter zijn echter nauwelijks onderzocht. Het onderzoek aan dagvlinders werpt daar enig licht op.

## Dagvlinders: trends en stikstofdepositie

Er is dankzij de grote belangstelling van amateurs en onderzoekers veel bekend over het voorkomen en de ecologie van dagvlinders. Er zijn 73 soorten dagvlinders als standvlinder uit Nederland bekend wanneer daarbij ook de trekvlinders *atalanta*, *Vanessa atalanta* (Linnaeus), en distelvlinder, *V. cardui* (Linnaeus), worden gerekend. Voor 17 soorten geldt dat ze inmiddels geen vaste populaties meer hebben in Nederland en 31 andere soorten staan op de rode lijst. Slechts 25 soorten gelden thans als niet bedreigd (Bos *et al.* 2006). Voor 44 soorten is dankzij het Landelijk Meetnet Vlinders de relatie met de productiviteit van de omgeving, waarin het stikstofaanbod een belangrijke factor is, bekend (figuur 1, Oostermeijer & Van Swaay 1998). Meer dan de helft van de soorten is beperkt tot een stikstofarme omgeving en slechts een kwart is niet gevoelig voor stikstof of komt alleen onder hoogproductieve omstandigheden voor. Opvallend genoeg zijn dat alleen soorten die niet bedreigd



1. Aantal soorten Nederlandse dagvlinders in relatie tot het stikstofaanbod van de omgeving voor bedreigde en niet-bedreigde soorten. De binding van afzonderlijke soorten aan het stikstofaanbod is gekwantificeerd aan de hand van het stikstofgetal van Ellenberg voor de vegetatie langs transecten uit het Landelijk Meetnet Vlinders (N-getal <4 voor Laag N en > 6 voor Hoog N; naar Oostermeijer & Van Swaay 1998).

1. Number of species of Dutch butterflies in relation to nitrogen availability for threatened (red) and non-threatened (blue) species. Species-specific nitrogen preferences were determined on the basis of Ellenberg's nitrogen indicator value from vegetation relevés along transects of the Dutch Butterfly Monitoring Scheme (N-value <4 for 'Laag N' and >6 for 'Hoog N'; after Oostermeijer & Van Swaay 1998).

zijn. De bedreigde rode lijstsoorten bevinden zich juist in de stikstofarme milieus.

Recent is ook duidelijk geworden dat de aantalsontwikkeling van vlinders in gebieden met een hoge stikstofdepositie ongunstiger is dan bij lage depositie (Wallis de Vries & Van Swaay 2013). Dit geldt in het bijzonder voor de soorten van stikstofarme milieus, zoals de duinparelmoervlinder, *Argynnis niobe* (Linnaeus) (figuur 2a), maar het blijft niet tot deze soorten beperkt. Een landelijk nog steeds gewone soort van wat voedselrijke milieus zoals het bruin zandoogje, *Maniola jurtina* (Linnaeus), vertoont in de duinen hetzelfde patroon, zij het dat de daling minder sterk is (figuur 2b). Stikstofdepositie lijkt dus niet alleen voor rode lijstsoorten een probleem. Van Dyck *et al.* (2009) constateerden al dat de achteruitgang van dagvlinders tegenwoordig ook de gewone soorten betreft. Het lijkt nu aannemelijk dat stikstofovermaat daarbij een rol speelt.

## Verklarende mechanismen

De gebleken samenhang tussen stikstofaanbod en de zeldzaamheid en populatietrends van dagvlinders vraagt om een nadere oorzakelijke verklaring. Drie verschillende oorzaken achter de verandering van de habitatkwaliteit voor dagvlinders lijken vooral belangrijk: afname van voedselplanten, afname van de kwaliteit van aanwezige voedselplanten en afname van plekken met een geschikt microklimaat.

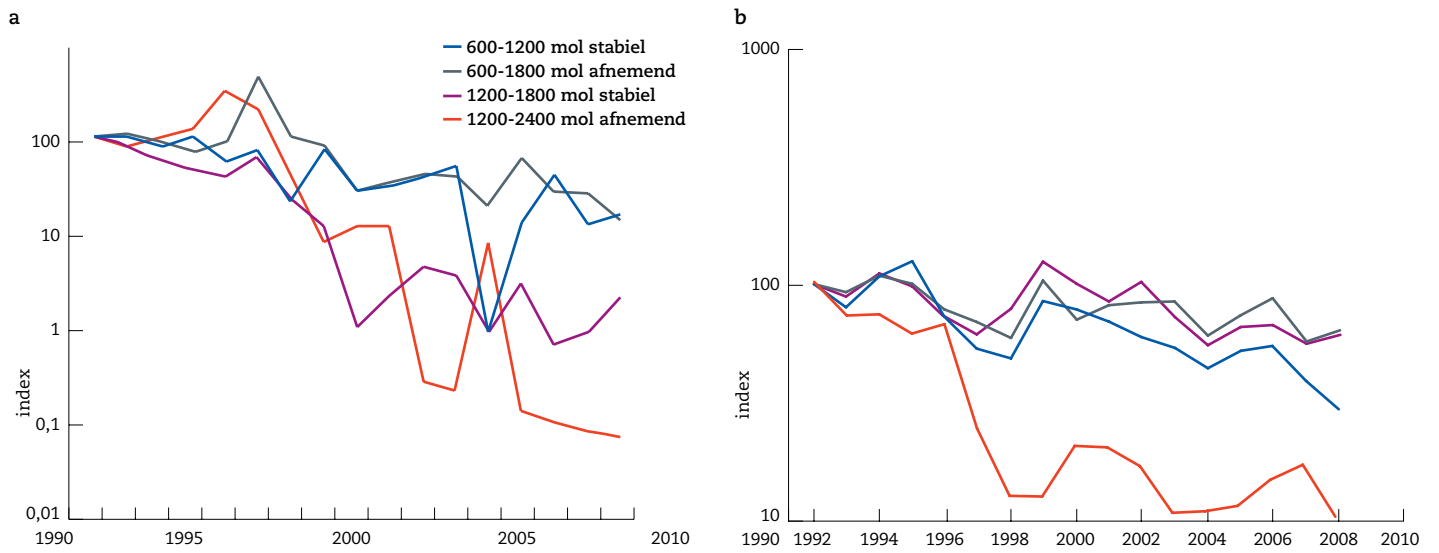
De afname van voedselplanten bij hoge stikstofdepositie kan zowel de waardplanten voor rupsen als de nectarplanten voor vlinders betreffen. In beide gevallen is vooral de afname in de kruidenrijkdom van vegetaties problematisch, omdat veel soorten juist zowel als rups als vlinder afhankelijk zijn van kruiden. De afname van kruiden is een bekend gevolg van de toename in productiviteit van planten bij een hoger stikstofaan-

bod, waardoor concurrentiekrachtige grassen en een klein aantal ruigtekruiden gaan domineren ten kosten van laag blijvende kruiden (Bobbink *et al.* 1998, Stevens *et al.* 2004). Op voedselarme zandgronden zorgt de verzurende werking van ammonium voor een verdere belemmering van de kruidenrijkdom (Roem & Berendse 2000, Bobbink & Hettelingh 2011). Behalve in de afname van waardplanten, lijkt dit zich ook te vertalen in de afname van het aanbod aan nectarplanten. Tussen de jaren 1994-1995 en 2007-2008 nam het bloemenaanbod langs transecten van het Landelijk Meetnet Vlinders gemiddeld af met 34%. Deze afname werd weerspiegeld in een vergelijkbare afname van de aantallen vlinders, met name voor de soorten met een sterke binding aan goede nectarleveranciers als distels (*Cirsium* sp.) en knoopkruid (*Centaurea jacea*) (Wallis de Vries *et al.* 2012). In de transecten door halfnatuurlijke graslanden nam het stikstofgetal in vegetatieopnamen daarbij juist toe op de voedselarmere locaties, wat duidt op eutrofiëring, terwijl het stikstofgetal op de productievere locaties weliswaar afnam, maar deze afname bleef beperkt.

Voor zover voedselplanten aanwezig blijven, kan ook de kwaliteit ervan afnemen onder invloed van stikstofdepositie. Door de stikstofovermaat ontstaat een verschuiving in de verhouding tussen beschikbare stikstof en andere voedingsstoffen, zoals fosfor en mineralen. Daardoor kunnen gebreksverschijnselen voor deze nutriënten optreden. De stikstofovermaat kan zelfs worden omgezet in extra vraatwerende stoffen. Deze stikstofgestuurde afname van de voedselkwaliteit zou kunnen leiden tot een verminderde groei en overleving. Aanwijzingen hiervoor zijn gevonden in experimenteel onderzoek naar de bruine vuurvlinder, *Lycaena tityrus* (Poda) (Fischer & Fiedler 2000), en de veenbesparelmoervlinder, *Boloria aquilonaris* (Stichel) (Turlure *et al.* 2013). De bruine vuurvlinder is in regio's met hoge stikstofdepositie, zoals in het zuiden en oosten van Nederland ook vrijwel verdwenen en veel sterker achteruitgegaan dan in het Noorden en op de Veluwe, waar het voorkomen stabiel is gebleven (Bos *et al.* 2006). Er blijven echter nog veel vragen open staan op welke manier de voedselkwaliteit door de stikstofovermaat vermindert. Vermoedelijk speelt dit effect vooral voor soorten van uitgesproken voedselarme milieus, zoals stuifzanden, heide en hoogvenen.

Tenslotte kan stikstofdepositie zelfs een bedreiging vormen voor soorten die als rups leven van zeer algemene waardplanten; namelijk door afkoeling van het microklimaat in het voorjaar. Deze verklaring blijkt van toepassing op een groot aantal soorten, maar kwam pas naar voren bij het zoeken naar de oorzaken voor het verdwijnen van de veldparelmoervlinder, *Melitaea cinxia* (Linnaeus), uit het Nederlandse landschap (Wallis de Vries 2001). Deze soort heeft een van de meest algemene plantensoorten als waardplant: de smalle weegbree (*Plantago lanceolata*). De rupsen overwinteren groepsgewijs in dichte spinsels en worden vroeg in het voorjaar al actief. Ze kunnen dan ook bij een luchttemperatuur van maximaal 15 °C hun optimale lichaamstemperatuur van 30-35 °C benaderen (figuur 3). Dit doen ze vooral door in de zon op te warmen op dood plantenmateriaal; hun voedselplanten warmen nauwelijks op boven de luchttemperatuur. Wanneer de productiviteit van de vegetatie toeneemt onder invloed van stikstofdepositie, wordt het benutten van de zonnearmte moeilijker doordat dood plantenmateriaal overgroeit raakt door groene planten. Deze warmen weinig op doordat ze veel vocht bevatten en zorgen bovendien voor schaduw.

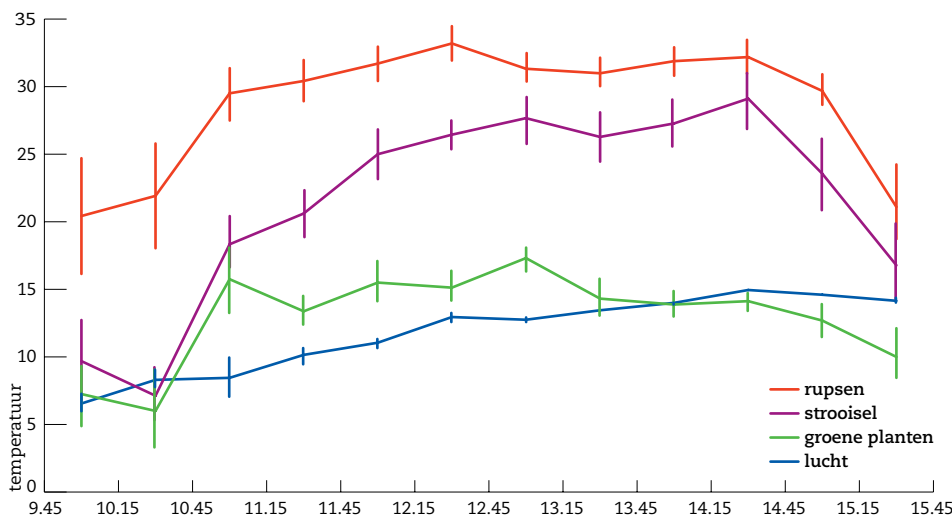
Op grond van deze bevindingen mocht worden verwacht dat vooral soorten die zich in het voorjaar als rups ontwikkelen door de afkoeling van het microklimaat worden belemmerd. Soorten die als pop of vlinder overwinteren zouden er geen last van moeten hebben. En inderdaad blijkt uit het Landelijk Meet-



**2.** Aantalsontwikkeling in het Landelijk Meetnet Vlinders van a) duinparelmoervlinder (*Argynnis niobe*) en b) bruin zandoogje (*Maniola jurtina*) in Natura 2000-habitattype grijze duinen (H2130) bij verschillende niveaus van stikstofdepositie (in mol/ha/jaar). De aantallen zijn weergegeven als een index met een startwaarde 100 in 1992 (zie Wallis de Vries & Van Swaay 2013). Foto's: Kars Veling (a) en Chris van Swaay (b)

**2.** Changes in abundance for the Dutch Butterfly Monitoring Scheme of a) *Argynnis niobe* and b) *Maniola jurtina* in Natura 2000 habitat type grey dunes (H2130) under different levels of nitrogen deposition (in mol/ha/year). The abundance is shown as an index with initial value 100 in 1992 (see Wallis de Vries & Van Swaay 2013).





3. Dagverloop van de temperatuur (°C ±s.e.) van rupsen van de veldparelmoervlinder (*Melitaea cinxia*) (n=8 groepen) en van substraat in de vorm van dood plantenmateriaal (strooisel) en groene voedselplanten in vergelijking met de luchttemperatuur in de schaduw op een zonnige voorjaarsdag (28 maart 2002) (naar Wallis de Vries 2006). Foto: Michiel Wallis de Vries

3. Daily change in temperature (°C ±s.e.) of caterpillars from *Melitaea cinxia* (red; n=8 larval groups) and of substrate consisting of dead plants (violet) and green food plants (green), in comparison to ambient temperature in the shade (blue) on a sunny day in spring (28 March 2002) (after Wallis de Vries 2006).



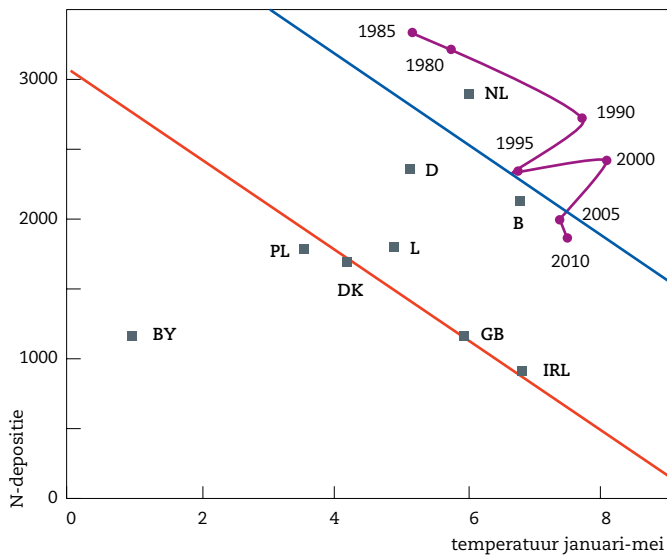
net een aanhoudende afname in de aantallen vlinders van soorten die als ei of rups overwinteren, terwijl degene die als pop of vlinder overwinteren sinds 1992 een stabiele aantallen vertonen (Wallis de Vries & Van Swaay 2006).

Paradoxaal genoeg wordt de afkoeling van het microklimaat versterkt door de opwarming van het klimaat! De winters worden milder, waardoor de plantengroei eerder begint, terwijl de luchttemperatuur te laag blijft voor rupsenactiviteit zonder de directe instraling van de zonnewarmte. Op Europese schaal blijkt de trend in de verspreiding van vlinders voor 80% van de onderzochte soorten goed verklaard te kunnen worden op grond van slechts drie factoren: stikstofdepositie, voorjaarstemperatuur en wijze van overwinteren (figuur 4, Wallis de Vries & Van Swaay 2006). Voor Nederland, met zijn hoge stikstofdepositie en ten opzichte van continentale landen milde winters, pakt dat slecht uit. De kans dat een als ei of rups overwinterende soort hier een afnemende trend in verspreiding vertoont, ligt op 90%. Weliswaar is de stikstofdepositie sinds 1985 met meer dan 40% afgenomen, maar volgens het model zou een dubbele afname nodig zijn om de afname van deze groep vlinders te stabiliseren. Nader onderzoek is nog nodig om hier beter inzicht in te krijgen.

## Veranderende soortengemeenschappen

Niet alleen afzonderlijke vlindersoorten worden door de gevolgen van stikstofdepositie getroffen: de hele gemeenschap van dagvlinders verandert. De soorten van voedselrijke milieus nemen in aantal toe, terwijl die van voedselarme milieus afnemen (zie figuur 1). De vlindergemeenschap raakt dus geleidelijk gedomineerd door individuen van soorten uit een stikstofrijke omgeving. Dit zijn vooral soorten die er goed op ingericht zijn om de van oudsher zeldzame voedselrijke plekken te vinden en te benutten voordat ze weer uitgeput zijn: ze verspreiden zich makkelijk en planten zich snel voort met grote aantallen eitjes. Daarmee samenhangend overwinteren ze vooral als pop of vlinder, waardoor ze minder kwetsbaar zijn voor afkoeling van het microklimaat in het voorjaar. In het huidige landschap vormen deze soorten de groep van 'winnaars'.

Het aantal soorten onder de 'verliezers' is groter. Het gaat om soorten die zijn ingesteld op de stabiliteit van een relatief voedselarme omgeving. In een dergelijke omgeving is een goede verspreiding minder belangrijk, net zo min als een snelle voortplanting of het leggen van veel eitjes. De overleving als ei of rups biedt betere kansen bij koude en droogte, maar bij



4. Isoclines voor een 50% kans op een krimpend verspreidingsgebied voor dagvlinders met overwintering als ei of rups (rode lijn) en pop of vlinder (blauwe lijn) in relatie tot voorjaarstemperatuur (°C, gemiddeld voor januari-mei) en stikstofdepositie (mol/ha/jaar); de kans op afname neemt toe boven en rechts van de lijn. De grijze punten geven de ligging van de onderzochte Europese landen. De violette lijn laat de ontwikkeling zien van stikstofdepositie en voorjaarstemperatuur voor Nederland tussen 1980 en 2010 (naar Wallis de Vries & Van Swaay 2006).

4. Isoclines for a 50% probability of a declining range for butterflies hibernating as eggs or larvae (red line) and pupae or adults (blue line) in relation to spring temperature (°C, average for January-May) and nitrogen deposition (mol/ha/year); the probability of decline increases above and right from the line. Grey squares indicate the position of the European countries studied. The violet line shows the development of spring temperature and nitrogen deposition for the Netherlands from 1980 till 2010 (after Wallis de Vries & Van Swaay 2006).

klimaatopwarming lijken de nadelen te gaan overheersen. In het moderne geëutrofeerde en gefragmenteerde landschap is niet alleen het leefgebied voor deze soorten schaars geworden, maar ontbreekt het ze ook nog aan de veerkracht om te herstellen van calamiteiten en aan het vermogen om zich te verspreiden naar de zeldzaam geworden geschikte leefgebieden. Ten opzichte van de winnaars zijn ze nu dus dubbel in het nadeel.

## Conclusie

Stikstofdepositie blijkt een enorme verandering in de omgeving van dagvlinders teweeg te brengen. Net als de werking van de in 1962 door Rachel Carson naar voren gehaalde pesticiden gebeurt dit sluipenderwijs, maar met grote gevolgen. De oorzakelijke verbanden beginnen we pas net te begrijpen, maar duidelijk is wel dat de afname van veel soorten in hoge mate samenhangt met de stikstofovermaat. Uiteindelijk leidt dit tot een radicale verandering van de samenstelling van de hele vlin-dergemeenschap, zowel qua soorten als qua eigenschappen.

Het goede nieuws is nu dat de stikstofdepositie belangrijk is afgenomen en dat het probleem ervan via het overheidsbeleid van veel aandacht krijgt. Uit onderzoek aan plantengemeenschappen weten we dat een afname van de stikstofbelasting tot herstel van de soortenrijkdom kan leiden (Clark & Tilman 2010). Voor de vlinders moet dit nog blijken. Extrapolatie van de modelverwachting suggereert wel dat er nog een lange weg te gaan is (Wallis de Vries & Van Swaay 2006). Een heroriëntatie op het sluiten van nutriëntenkringlopen en op de potenties van een extensiever landgebruik voor het herstel van soortenrijke en stikstofarme systemen lijkt geboden (Wallis de Vries 2012). Tegelijkertijd ligt er ook nog een grote uitdaging om meer inzicht te verwerven in de mechanismen waarmee stikstof de vlinders laat stikken.

## Literatuur

- Bobbink R & Hettelingh JP (ed) 2011. Review and revision of empirical critical loads and dose-response relationships. Report Coordination Centre for Effects, National Institute for Public Health and the Environment (RIVM).
- Bobbink R, Hornung M & Roelofs JGM 1998. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology* 86: 717-738.
- Bos FG, Bosveld MA, Groenendijk DG, Van Swaay CAM, Wynhoff I & De Vlinderstichting 2006. De Dagvlinders van Nederland: Verspreiding en Bescherming. Nederlandse Fauna 7. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & EIS-NL.
- Carson R 1962. *Silent Spring*. Houghton Mifflin.
- Clark CM & Tilman D 2008. Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature* 451: 712-715.
- Clark C & Tilman D 2010. Recovery of plant diversity following N cessation: effects of recruitment, litter, and elevated N cycling. *Ecology* 91: 3620-3630.
- Fischer K & Fiedler K 2000. Response of the copper butterfly *Lycaena tityrus* to increased leaf nitrogen in natural food plants: evidence against the nitrogen limitation hypothesis. *Oecologia* 124: 235-241.
- Haddad NM, Haarstad J & Tilman D 2000. The effects of long-term nitrogen loading on grassland insect communities. *Oecologia* 124: 73-84.
- Oostermeijer JGB & Van Swaay CAM 1998. The relationship between butterflies and environmental indicator values: a tool for conservation in a changing landscape. *Biological Conservation* 86: 271-280.
- Rockström J, Steffen W, Noone K et al. 2009. A safe operating space for humanity. *Nature* 461: 471-475.
- Roem WJ & Berendse F 2000. Soil acidity and nutrient supply ratio as possible factors determining changes in plant species diversity in grassland and heathland communities. *Biological Conservation* 92: 151-161.
- Stevens CJN, Dise B, Mountford JO & Gowing DJ 2004. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science* 303: 1876-1879.
- Turlure C, Radchuk V, Baguette M, Meijrink M, van den Burg A, Wallis de Vries MF & Van Duinen G 2013. Plant quality and local adaptation undermine assisted dispersal in a bog specialist butterfly. *Ecology and Evolution* (in press).
- Van Dyck H, Van Strien AJ, Maes D & Van Swaay CAM 2009. Declines in common, widespread butterflies in a landscape under intense human use. *Conservation Biology* 23: 957-965.
- Wallis de Vries MF 2001. Beschermingsplan Veldparelmoervlinder 2001-2005. Rapport Directie Natuurbeheer 2001/013, Expertisecentrum-LNV, Wageningen.
- Wallis de Vries MF 2006. Larval habitat quality and its significance for the conservation of *Melitaea cinxia* in northwestern Europe. In: *Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa* (Fartmann T & Hermann G ed). Abhandlungen Westfälischen Museum für Naturkunde, Heft 68(3/4): 281-294.
- Wallis de Vries MF 2012. *Metamorfose: vlinders in een veranderend landschap*. Oratie, Wageningen University.
- Wallis de Vries MF & Van Swaay CAM 2006. Global warming and excess nitrogen may induce butterfly decline by microclimatic cooling. *Global Change Biology* 12: 1620-1626.
- Wallis de Vries MF & Van Swaay CAM 2013. Effects of local variation in nitrogen deposition on butterfly trends in the Netherlands. *Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting* (in druk).
- Wallis de Vries MF, Van Swaay CAM & Plate CL 2012. Changes in nectar supply: a possible cause of widespread butterfly decline. *Current Zoology* 58: 384-391.

## Summary

### How nitrogen suffocates butterflies

Anthropogenic distortion of the nitrogen cycle, through the production of chemical fertilizers, industry and traffic, is considered as one of the three major threats to the ecological stability of planet Earth. The resulting atmospheric deposition of reactive nitrogen spreads far and wide over previously nitrogen-poor ecosystems. This paper addresses the impact on butterflies in The Netherlands and northwestern Europe. The impact appears to be considerable. The majority of butterfly species thrive under low nitrogen levels and this group of species shows a predominant decline. Among the fewer species adapted to or indifferent to high nitrogen levels, none are threatened. Butterfly abundance shows a comparatively declining trend at higher levels of nitrogen deposition. Three mechanisms are discussed to explain the detrimental effect of excess nitrogen on butterflies: loss of larval food plants and nectar plants, deterioration of food plant quality and microclimatic cooling in spring. There is evidence for effects of all three mechanisms. These ultimately lead to changes in the butterfly community with a predominance of species from high nitrogen environments. These often show a rapid development, high reproductive capacity and are well suited to colonize the formerly rare and temporary eutrophic environments. In contrast, most species from low-nitrogen environments show a poor resilience to the changing environment, being slower to reproduce and weak dispersers. Excess nitrogen thus threatens the majority of indigenous butterfly species. Reduction of nitrogen loads in natural and semi-natural ecosystems therefore deserves top priority.



Michiel F. Wallis de Vries

De Vlinderstichting  
Postbus 506  
6700 AM Wageningen

Wageningen University  
Laboratorium voor Entomologie  
Postbus 8031  
6700EH Wageningen  
[michiel.wallisdevries@vlinderstichting.nl](mailto:michiel.wallisdevries@vlinderstichting.nl)