

Hooibeestjes in Nederland (Lepidoptera, Coenonympha)

Frits A. Bink

TREFWOORDEN

Klimaat, biologische eigenschappen, ecologische relaties, onderzoekresultaten, Satyrinae

Entomologische Berichten 70(2): 37-44

In Nederland kwamen vroeger vier soorten hooibeestje voor, slechts één daarvan heeft relatief zijn oorspronkelijk verspreidingsgebied behouden: het hooibeestje. De andere soorten – tweekleurig hooibeestje, zilverstreephooibeestje en veenhooibeestje – zijn verdwenen of sterk afgenomen. In dit artikel wordt gezocht naar de oorzaken van het relatieve succes van het hooibeestje. Als eerste wordt naar het mogelijke verband tussen het voorkomen en klimaatverandering gezocht. Het hooibeestje kan onder zeer veel klimaatomstandigheden voorkomen. Voor twee soorten is het echter aannemelijk dat de opwarming van het klimaat voor ongunstige omstandigheden zorgt, terwijl voor een derde juist een positief effect is te verwachten, maar deze is echter recent uit Nederland verdwenen. Verder onderzoek aan het hooibeestje wees uit dat de rupsen een grote variatie vertonen in de wijze van overwinteren en de imago's in levensduur. Verder onderscheidt het hooibeestje zich van de verwante soorten door een facultatieve diapauze en door een snelle groei van de rupsen bij hoge temperatuur. Het hooibeestje vertoont dus een hoge mate van plasticiteit waardoor het onvoorspelbaar optredende ongunstige perioden goed te lijf kan.

De Nederlandse dagvlinderfauna telde vroeger vier vertegenwoordigers van het genus *Coenonympha*, de hooibeestjes (figuur 1). Tegenwoordig komen daarvan nog maar twee soorten voor. Het verspreidingsgebied van het veenhooibeestje, *C. tullia* Müller, dat vroeger met uitzondering van Zeeland en Zuid-Holland in alle provincies voorkwam, is thans beperkt tot enkele locaties in Drenthe en het Fochteloërveen. Het hooibeestje, *C. pamphilus* Linnaeus, behoort echter nog steeds tot een van onze algemeen voorkomende dagvlindersoorten in grazige vegetaties van de duinen, heidevelden, wegbermen en dijken. Het verloop van de geschiedenis van deze soorten is te volgen in de publicaties van Lempke (1957), Tax (1989) en Bos *et al.* (2006). De biologie van deze soorten is beschreven in Bink (1992). De twee uit Nederland verdwenen soorten zijn het zilverstreephooibeestje, *C. hero* Linnaeus, en het tweekleurig hooibeestje, *C. arcania* Linnaeus. Het zilverstreephooibeestje was onder andere bekend van de Slangenburg bij Doetinchem en uit de omgeving van Winterswijk waar de laatste vlinder werd gezien in 1959. Het verdwijnen van het tweekleurig hooibeestje gebeurde plotseling. Binnen een tijdsbestek van nog geen tien jaar verdween dit zandoogje van de verschillende locaties en de laatste vlinders werden gezien op de Hoge Veluwe in 1988.

De vraag dringt zich op waarom het hooibeestje wel in het huidige Nederlandse landschap stand kan houden, terwijl het met zijn verwanten zo slecht gaat. Voor het beantwoorden ervan wordt hier stap voor stap nagegaan welke gegevens we tot onze beschikking hebben. Vervolgens komt aan de orde in welke mate experimenteel verkregen gegevens duidelijkheid kunnen geven in openstaande vragen.

Arealen vertalen in klimaten

De verspreidingskaarten afgebeeld in de talrijke nationale en regionale faunistische werken bieden een aanknopingspunt voor een onderzoek naar de relatie tussen klimaat en het voorkomen van een soort. Aan de hand van deze verspreidingskaarten kan het areaal van een soort in Europa gereconstrueerd worden en de begrenzing ervan afgelezen. Aan de hand van de klimaatgegevens van de weerstations in de nabijheid van de grens kan afgeleid worden in welke klimaattypen een soort nog net wel en net niet kan leven. De noordelijke begrenzing hangt samen met de minimaal benodigde warmte en duur van het groeiseizoen, de zuidelijke begrenzing met de maximaal toelaatbare waarden daarvan. De warmte en de duur van het groeiseizoen in de zomer en de duur van het sneeuwdek in de winter zijn de belangrijkste thermische karakteristieken voor het typeren van een klimaat. Om met een dergelijke brei aan gegevens handig om te gaan kan de karakterisering van de verschillende klimaten vereenvoudigd worden tot een klimaatmatrix waarbij alleen van de waarden van de gemiddelde temperatuur van de warmste maand en van de jaar-amplitudo van het temperatuurverloop beschouwd worden. De vertrouwde begrippen zeeklimaat (kleine amplitudo) en landklimaat (grote amplitudo) hebben respectievelijk betrekking op een klimaat met koele zomers en milde winters en op een klimaat met warme zomers en koude winters. Deze gemiddelde temperatuur en jaaramplitudo blijken toereikend om bij benadering de warmtesom in graden-dagen en het klimaatvenster, de duur van het groeiseizoen, te berekenen (Bink & Bik 2009).



1. De besproken hooibeestje, van linksboven en met de klok mee: zilverstreephooibeestje (*Coenonympha hero*), foto: Frits Bink; tweekleurig hooibeestje (*Coenonympha arcania*), foto: Frits Bink; veenhooibeestje (*Coenonympha tullia*), foto: Frits Bink; hooibeestje (*Coenonympha pamphilus*), foto: Jeroen Voogd.

1. The discussed *Coenonympha* species, from upper-left and clockwise: *C. hero*, *C. arcania*, *C. tullia* and *C. pamphilus*.

Soortspecifieke klimaatoleranties

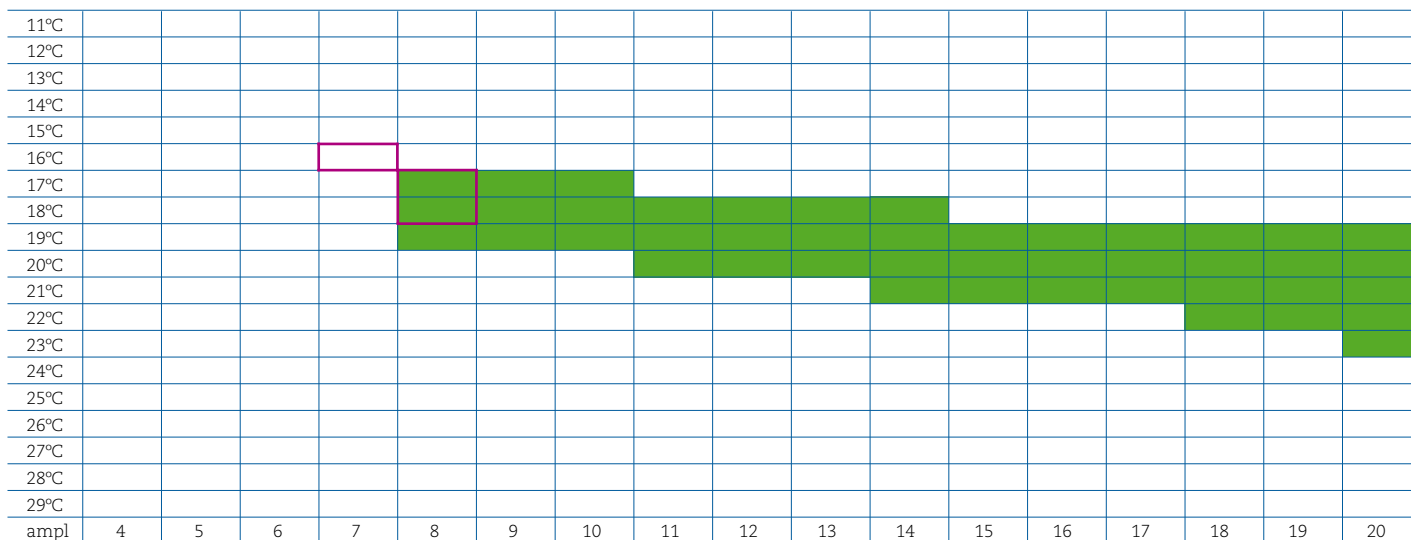
Na de vertaling van een Europees areaal in een klimaatmatrix kunnen de vier soorten elk gekarakteriseerd worden naar warmtebehoefte en -tolerantie en naar duur van het groeiseizoen. Het zilverstreephooibeestje komt uit de bus als een bewoner van plekken waar het zomers vrij warm is en in de winter een aantal weken een sneeuwdek ligt. Het verspreidingsgebied strekt zich uit van Zuid-Scandinavië en Noordoost-Frankrijk tot en met Japan. Het tweekleurige hooibeestje komt in het noordelijk deel van zijn verspreiding eveneens voor op warme plekken. Het verspreidingsgebied strekt zich uit van Zuid-Scandinavië tot Noord-Spanje en van West-Frankrijk tot aan het Altaigebirge in Centraal-Azië (Korshunov & Gorbunov 1995). Het veenhooibeestje leeft in boreale en montane klimaten en komt voor op plaatsen binnen de poolcirkel tot in de Alpen en van Ierland tot in Amerika.

Van het hooibeestje wordt op de verspreidingskaarten aangegeven dat het wordt aangetroffen zowel in gebieden binnen de poolcirkel als in de subtropische regio rond de Middellandse Zee en in Noord-Afrika en verder van Ierland tot aan het Altaigebirge. Dat houdt dus in dat deze soort in vrijwel alle mogelijke klimaten kan leven. De levenswijze is echter verschillend per klimaattype. Er treedt één generatie per jaar op in de koele

klimaten en naar men veronderstelt tot wel vier in de warme klimaten. In de mediterrane zone worden de eerste vlinders eind april gezien en de laatste eind oktober en bij een duur van de ontwikkeling van een generatie van zeven tot acht weken zouden er vier generaties mogelijk zijn (Hasselbarth et al. 1995). Dat laatste ligt echter niet zo voor de hand daar de hete, droge zomer een moeilijke periode is voor grasetende rupsen. In het Verenigd Koninkrijk verschijnt het hooibeestje in Zuid-Engeland in een generatie van mei tot juli waarop vervolgens van midden augustus tot midden september een partiële tweede volgt. In het koelere Schotland treedt maar één generatie op waarvan de vlinders vliegen in juli en augustus. Het landelijke fenogram vertoont een geleidelijke toename van het aantal vlinders in de nazomer in zuidelijke richting (Asher et al. 2001). In de Nederlandse situatie is het fenogram gewoonlijk drietoppig en dat wekt de suggestie dat er drie generaties per jaar mogelijk zijn.

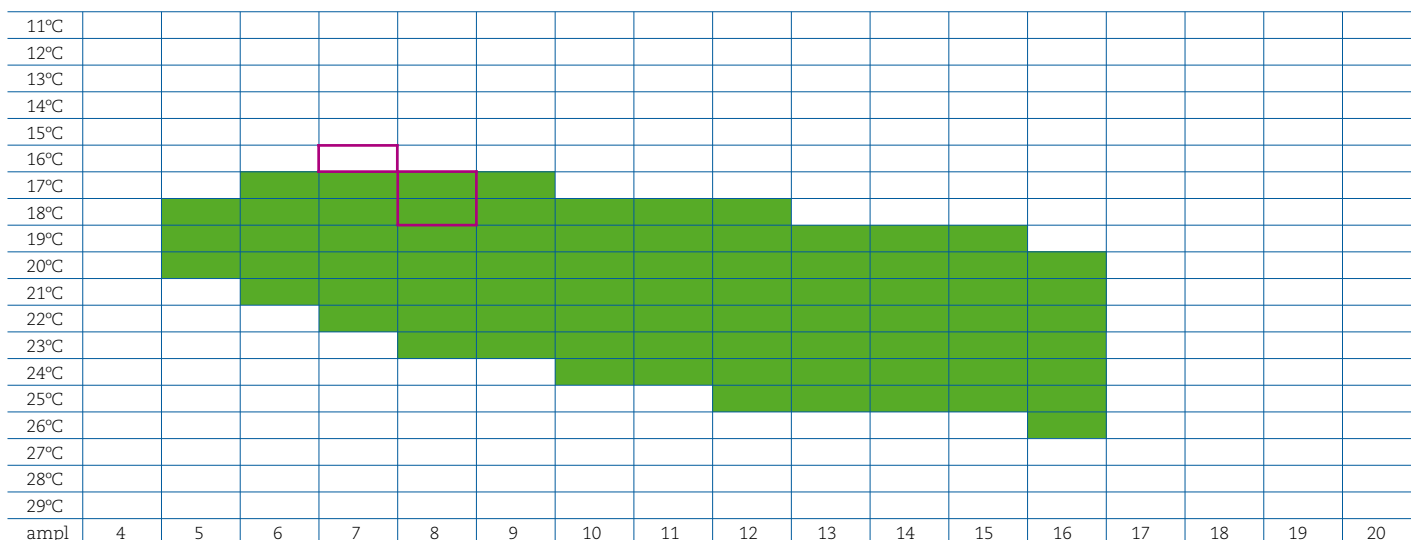
Verbanden met klimaatverandering

De soorten die uit ons land verdwenen of sterk afgenomen zijn, blijken volgens de klimaatmatrices in klimatologisch smalle zones voor te komen (figuur 2-4). Daarentegen laat de



2. Klimaatmatrix van het zilverstreephoobeestje (*Coenonympha hero*) ontleend aan de gegevens van de weerstations lang de grens van het Europese areaal. Het omkaderde deel betreft de Nederlandse klimaten. Verticaal wordt de gemiddelde temperatuur van de warmste maand gegeven en horizontaal de amplitudo; het verschil daarmee met de gemiddelde jaartemperatuur.

2. Climate matrix of *Coenonympha hero*, based on data of weather stations near the border of its European distribution area. The delineated squares represent the climate occurring in The Netherlands. Vertically the average temperature of the warmest month is given and horizontally the amplitude; the difference between this number and the yearly average.



3. Klimaatmatrix van het tweekleurig hooibeestje (*Coenonympha arcania*). Zie figuur 2 voor toelichting.

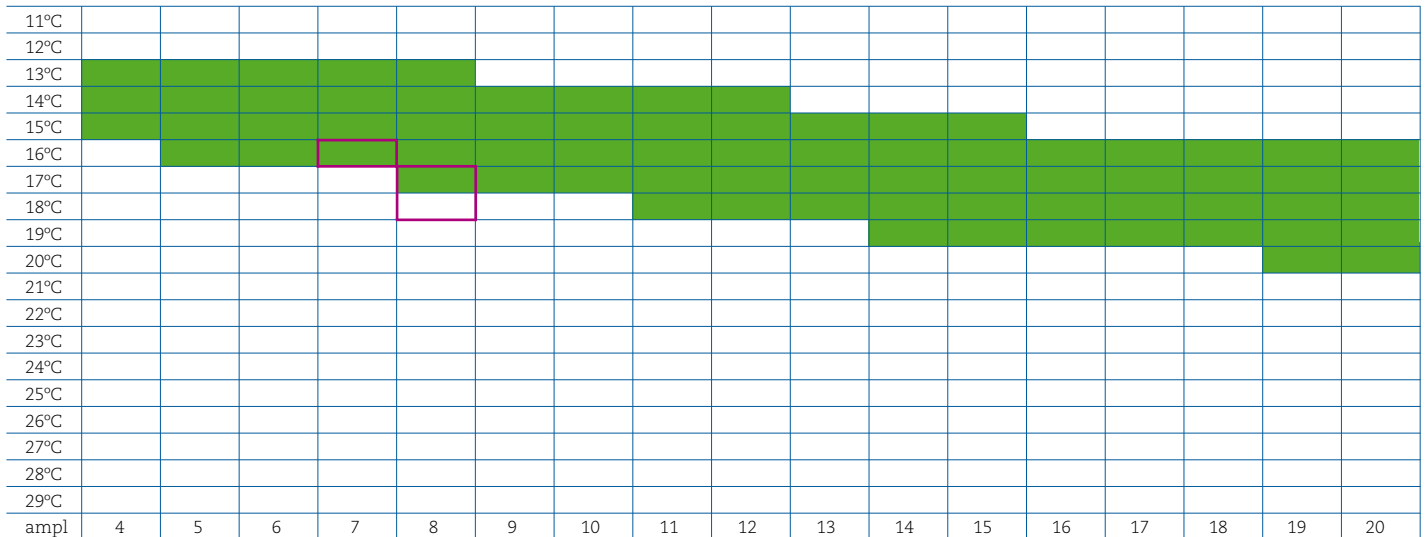
3. Climate matrix of *Coenonympha arcania*. For details see figure 2.

klimaatmatrix van het hooibeestje zien dat de soort zowel in subarctische als subtropische en eveneens in uitgesproken zee-klimaten als in landklimaten voorkomt (figuur 5). Daaruit valt direct de conclusie te trekken dat zowel het eventueel koeler worden als het warmer worden van het klimaat voor het hooibeestje niet veel verandering teweeg zal brengen in het huidige verspreidingspatroon in Nederland. In het geval van het veenhooibeestje zal het warmer worden van het klimaat ongunstig zijn. Voor het zilverstreephoobeestje, een soort van landklimaten, is vooral het milder worden van de winters ongunstig. In het geval van het tweekleurig hooibeestje had juist het warmer worden gunstig moeten zijn en is het verdwijnen uit Nederland veroorzaakt door andere factoren dan klimaatverandering. In dit geval kan mogelijk de verandering in de vegetatie een rol gespeeld hebben. De grazige vegetaties op de plekken waar het tweekleurig hooibeestje voorkwam, hebben in deze periode een meer heideachtig karakter gekregen waardoor de

voedselsituatie voor de rupsen ongunstiger is geworden (eigen waarneming).

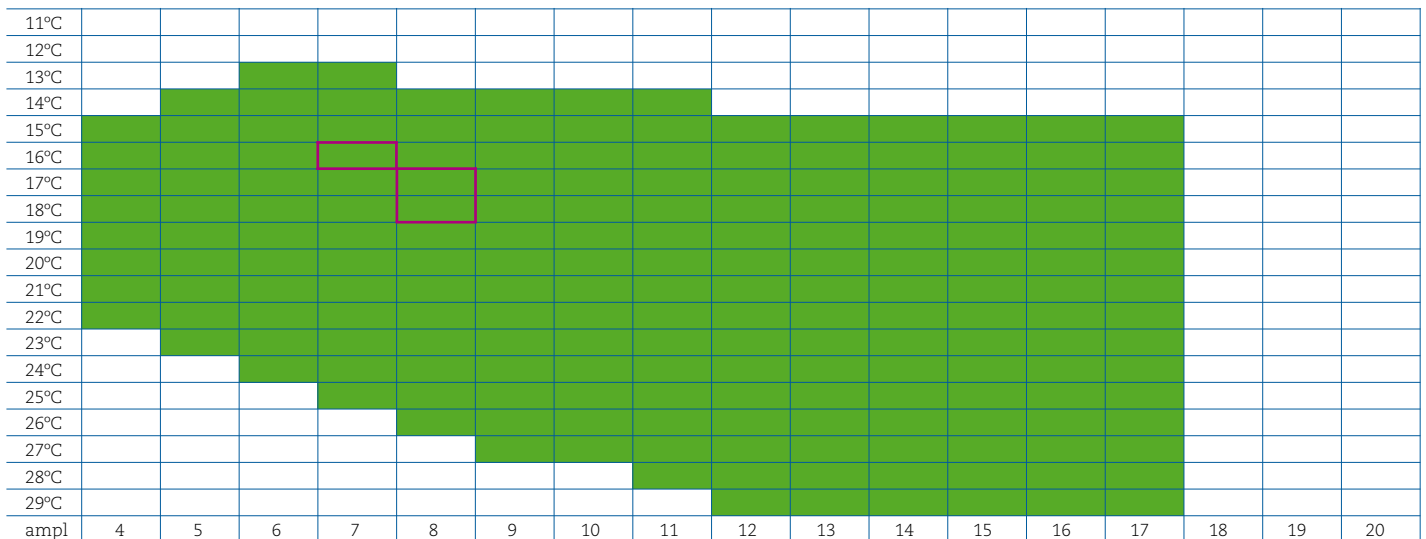
Fenogram van het hooibeestje

De fenogrammen van drie soorten vertonen een normale een-toppige piek en een vliegperiode van ongeveer vier weken, het fenogram van het hooibeestje in Nederland vertoont echter een drietoppig verloop over een periode van ongeveer 20 weken. Op het eerste gezicht lijkt het of er drie generaties per jaar optreden. Dit kan geïllustreerd worden met een fenogram uit 1995, dat gebaseerd is op waarnemingen tijdens het wekelijks lopen van een telroute op de Hoge Veluwe. Vanaf begin mei (week 18) tot eind september (week 39) zijn daar enkele transecten gelopen waarvan de waarnemingen gesommeerd zijn tot het fenogram (figuur 6). Deze tellingen werden uitgevoerd door Chris van de Bund en hij rapporteerde dat het weer in 1995



4. Klimaatmatrix van het veenhooibeestje (*Coenonympha tullia*). Zie figuur 2 voor toelichting.

4. Climate matrix of *Coenonympha tullia*. For details see figure 2.



5. Klimaatmatrix van het hooibeestje (*Coenonympha pamphilus*). Zie figuur 2 voor toelichting.

5. Climate matrix of *Coenonympha pamphilus*. For details see figure 2.

gedurende de maand mei normaal was, in juni koud en nat, in juli en augustus heel warm en droog en in september nog steeds warm. De eerste piek in het fenogram treedt op in begin juni, in week 23 en 24. De tweede piek vijf weken later in midden juli, in week 28 en 29. De derde piek vindt acht weken later plaats na de tweede piek en bereikt zijn top in week 36 en 37. Om een dergelijk fenogram te kunnen interpreteren moet je beschikken over gegevens die alleen door middel van experimenteel onderzoek verkregen kunnen worden.

Experimenteel onderzoek aan het hooibeestje

In de periode 1994-1997 zijn op het toenmalige Instituut voor Bos en Natuuronderzoek (vestiging te Arnhem) vele proeven uitgevoerd met het hooibeestje waarvan de vlinders afkomstig waren van de zuidelijke Veluwe. Achtereenvolgens worden hier de gemeten effecten van warmte, daglengte, waardplantsoort en luchtvochtigheid besproken. Apart hiervan werd ook een studie gemaakt van het voortplantingsvermogen van de vlinders.

De metingen van de invloed van de warmte en de daglengte op de ontwikkeling van de rupsen leverden de belangrijkste gegevens voor het interpreteren van het fenogram.

Warmte en ontwikkeling

Uit de proeven met het opkweken van de rupsen onder constante temperatuur en een regime van 18 uur kunstlicht per etmaal, bleek dat bij 15°C en bij 20°C de rupsen heel langzaam groeien en lange tijd treuzelen alsof de dieren weifelen of ze wel of niet in diapauze zullen gaan (figuur 7). De totale duur van het rupsstadium bedroeg bij 15°C gemiddeld 149 (standaard deviatie 32) dagen en bij 20°C 140 (s.d. 26) dagen. Bij hogere temperaturen verloopt de ontwikkeling van de rupsen echter heel snel, bij 25°C in 24,6 (s.d. 1,4) dagen en bij 30°C in 19,8 (s.d. 1,5) dagen. Dat is een opmerkelijke waarneming. Terwijl bij ieder stap temperatuurverhoging de ontwikkelingsnelheid maar weinig toeneemt, treedt plotseling van de stap van 20°C naar 25°C een meer dan vijfvoudige toename in ontwikkelingsnelheid op. Er vindt blijkbaar binnen dit temperatuurtraject bij het hooibeestje

een ingrijpende verandering plaats in het metabolisme. Hieruit kan afgeleid worden dat de gehele ontwikkeling van ei tot vlinder bij zeer warm weer op zijn kortst ongeveer vijf weken in beslag neemt maar onder koele weersomstandigheden naar verwachting zo'n 20 weken.

In het fenogram uit 1995 bedraagt het tijdsverschil tussen de eerste top en de tweede vijf weken. Het weer gedurende de maand juni was echter koel en nat zodat de ontwikkeling van de larvale stadia eerder traag dan snel zijn verlopen. Ook de tweede top in juli moet dus voortgekomen zijn uit rupsen die overwinterd hebben. De gehele vliegperiode vanaf de 20^e week tot de 30^e week heeft dus betrekking op één generatie. Daarentegen kan de derde piek geheel toegeschreven worden aan het verschijnen van vlinders van de tweede generatie. De kweek in de onverwarmde kas leverde een waarneming die dit ondersteunt. De eerste vlinders verschenen 10 april, de laatste pas 15 juni. Het uitkomen van de vlinders strekte zich dus uit over een periode van twee maanden.

Daglength en diapauze

Voor een goede interpretatie van een fenogram is het zaak dat duidelijk is onder welke omstandigheden er diapauze optreedt. De inductie van diapauze bij soorten waarbij dit facultatief is, wordt in de regel veroorzaakt door een combinatie van bepaalde waarden in daglength en temperatuur. In een experiment in een onverwarmde kas werd in wekelijkse cohorten van pas uitgekomen rupsjes nagegaan hoeveel daarvan er uiteindelijk in diapauze gaan onder invloed van verandering in natuurlijke daglength gedurende het verloop van het seizoen.

De rupsjes die voor 21 juli (daglength 15.47u op 52° NB) uit de eitjes komen gaan niet in diapauze, na 3 augustus echter allemaal (daglength 15.07u). Omstreeks 28 juli (daglength 15.26u) gaat 50% van de nieuw uitgekomen rupsjes in diapauze. De eitjes die uitkomen na de eerste week van augustus leveren dus nooit vlinders in september maar pas in de zomer van het volgende jaar. De derde piek in het fenogram van 1995 betreft dus vlinders die vóór 3 augustus als rupsje ter wereld kwamen. Er zijn dus slechts twee generaties opgetreden, de eerste generatie die als rups overwinterd heeft en een tweede generatie die bestaat uit vlinders die als ei voor eind juli afgezet zijn. Dit gegeven impliceert dat in een koud jaar de vliegperiodes verlaat kunnen zijn waardoor de meeste eitjes pas in augustus afgezet worden en de daaruit komende rupsjes in diapauze zullen gaan als gevolg van de korte dag. De derde vliegperiode zal dus gering vertegenwoordigd zijn, mogelijk zelfs geheel ontbreken, maar daaraan de conclusie verbinden dat de populatie in een ongunstige situatie zou verkeren is onjuist. De individuen zijn dan in het rupsstadium aanwezig.

Geschiktheid van waardplanten

Het hooibeestje komt op de Hoge Veluwe slechts plaatselijk voor en het ligt voor de hand dat de plaatselijke verschillen in de vegetatie hiervan de oorzaak zijn. De vraag is dus welke grassoorten van belang zijn voor de rupsen van het hooibeestje. Daartoe werd een eenvoudige preferentieproef uitgevoerd om hierop antwoord te krijgen.

In totaal zijn 22 soorten grassen en zeggen getest op hun geschiktheid als waardplant voor het hooibeestje (Soontjens 1997). De proefopstelling bestond uit bloempotten van 20 cm doorsnede waarin polletjes van drie soorten grassen aangebracht waren. Een twintigtal rupsjes in het tweede tot derde stadium werd daarop gezet en tegen de tijd dat de rupsen het verpoppingstadium bereikten, werd nagegaan welke van de grassoorten het sterkst begraasd werden. Slechts drie soorten

gras bleken in deze proefopstelling door de rupsen geweigerd te worden. Dit waren bevertjes (*Briza media*), bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) en fioringras (*Agrostis stolonifera*). De rupsjes aten van bochtige smele wel van de jonge bloeiaren. Voor acht soorten legden de rupsen in keuzeproeven een voorkeur aan de dag en opvallend was dat de cultuurvariëteit van Engels raai gras (*Lolium perenne*) daar een van was. De geprefereerde grassen die gewoonlijk een bestanddeel vormen van de vegetatie waarin hooibeestjes voorkomen zijn breed fakkelfras (*Koeleria pyramidata*), buntgras (*Corynephorus canescens*), fijn schapegras (*Festuca ovina tenuifolia*) en pijpenstrootje (*Molinia caerulea*). De laatste drie grassoorten komen op vele plaatsen voor op de Hoge Veluwe en de ruimtelijke patronen waarin deze grassen in dit terrein voorkomen bieden een aanknopingspunt bij het zoeken naar een verklaring voor het patroon in voorkomen van het hooibeestje.

Luchtvochtigheid en wintersterfte

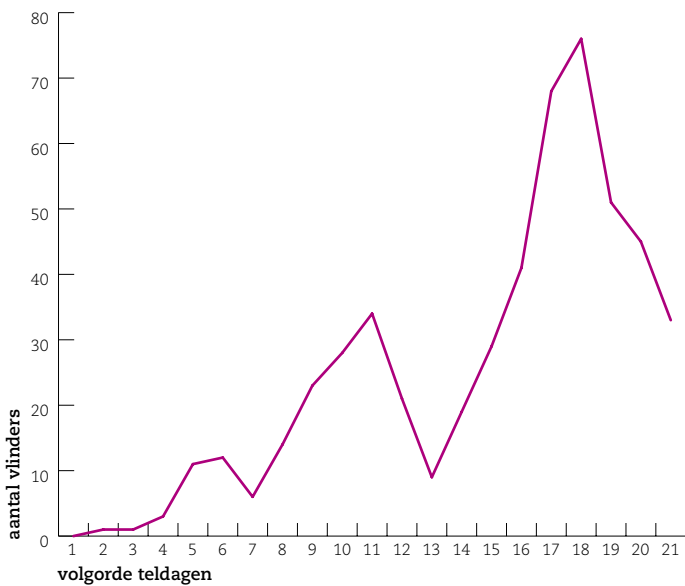
Het hooibeestje blijkt in het terrein overwegend voor te komen in lage vegetaties met een open structuur. Hoge en gesloten vegetaties worden om een af andere oorzaak gemeden. Vermoed werd dat de overlevingskansen van de rupsen in dergelijke vegetaties geringer zijn. Hoge en dichte vegetaties blijven in het winterseizoen langdurig nat en naar verwachting zou dit ongunstig zijn voor de overwinterende rupsen. Door middel van een eenvoudige proef werd deze veronderstelling getoetst. In kooitjes waar met behulp van bakjes gevuld met een bepaalde loogconcentratie een gekozen relatieve luchtvochtigheid werd ingesteld, is in de winter gedurende drie maanden de sterfte van de rupsjes nagegaan. Deze proef leverde als resultaat dat bij 60% luchtvochtigheid er vrijwel geen sterfte optrad, maar de pol gras waarop de rupsen de winter doorbrachten wel geheel verdorde. Bij 70% vochtigheid trad 24% sterfte op, bij 90% vochtigheid 65% sterfte en bij constant met waterdamp verzadigde lucht 100% sterfte. Het resultaat van deze proef ondersteunt de veronderstelling dat de overwinterende rupsen kwetsbaar zijn voor langdurige nattigheid. Deze proef droeg dus bij aan de verklaring waarom het hooibeestje maar weinig wordt waargenomen in hoge en gesloten grazige vegetaties.

Wijze van voortplanten

De mate waarin insecten als populatie vroegtijdige sterfte van individuen overleven is gekoppeld aan het voortplantingsvermogen. Weinig eieren produceren houdt in dat de soort alleen kan voorkomen onder omstandigheden waarin geringe vroegtijdige sterfte optreedt. Veel eieren produceren daarentegen compenseert een hoge juveniele sterfte en maakt het tevens mogelijk om in korte tijd een sterke aanwas van de populatie tot stand te brengen indien de omstandigheden gunstig zijn.

Een proef met vijf vrouwelijke vlinders, elk apart in een kooitje vergezeld van twee mannetjes en volop voedsel, leverde gegevens over de ouderdom die de vlinders kunnen bereiken en het aantal eitjes dat ze in hun leven kunnen produceren. De eerste opmerkelijke waarneming was dat drie vlinders gemiddeld maar dertien dagen leefden en gemiddeld 64 eitjes hebben afgezet terwijl de andere twee opvallend oud werden en gemiddeld 41 dagen leefden en 105 eitjes produceerden. Dit is een aanwijzing dat in de populatie twee typen vlinders voorkomen, de kortlevenden die binnen de eerste week 93% van hun eitjes afzetten en de langlevenden die in de eerste week 29%, in de tweede week 50% en in de derde en vierde week nog eens 21% van hun totale eiproductie afzetten.

Vergelijkbare resultaten werden verkregen in de proefopstelling van Wickman & Karlsson (1987 – hun tabel 1) met



6. Fenogram van het hooibeestje (*Coenonympha pamphilus*) op basis van wekelijkse transecttellingen op de Hoge Veluwe in 1995. Eerste waarneming in week 18 en 21^e waarneming in week 38.

6. Phenogram of *Coenonympha pamphilus* based on weekly transect counts in 1995 at the National Park Hoge Veluwe near Arnhem. On the x-axis the order of observation days is given; 1 is the first one (week 18) and 21 the last one (week 38). The y-axis gives the number of observed butterflies per day.

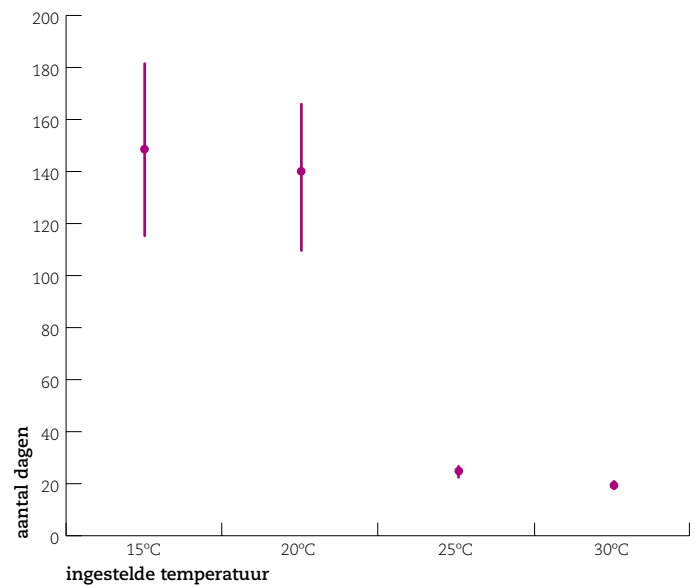
hooibeestjes uit Zuid-Zweden. De langlevende vrouwtjes bereikten een leeftijd van gemiddeld 27 dagen en produceerden 254 eitjes in de Zweedse proefopstelling. De kortlevende vlinders leefden gemiddeld veertien dagen en zetten 171 eitjes af. Karlsson & Wiklund (2005) stelden proefondervindelijk vast in welke mate warmte invloed heeft op levensduur en voortplantingsvermogen. In de proefopstelling met verschillende constante temperaturen werd de hoogste eiproductie van 178 eitjes verkregen bij 35°C waarbij de levensduur van de vlinders tien dagen bedroeg. Maar bij 40°C legde de vlinders het af, ze leefden maar vijf dagen en produceerden niet meer dan zeventien eitjes. Bij 20°C werden de vlinders 21 dagen oud maar produceerden niet meer dan gemiddeld 47 eitjes.

De eigen proeven in een onverwarmde kas te Arnhem gedurende de maanden augustus en september waarin de dagelijkse temperatuurgang verliep van ongeveer 26°C overdag tot 18°C 's nachts, lieten echter zien dat er grote individuele verschillen kunnen zijn.

Conceptuele benadering

Vershillende soorten onderling in ecologisch opzicht met elkaar vergelijken en het daarbij inpassen van gegevens die sterk uiteenlopen, is een zaak die creatief aangepakt moet worden. Het gaat hier in de eerste plaats om het ontwikkelen van een handzaam ordeningsconcept. Een eenvoudige kapstok voor het onderbrengen van de verschillende typen van gegevens is een indeling naar ecologische functies. Vier voor de hand liggende functies zijn voeden, afweren, afstemmen en verkennen (Bink 2010).

De functie 'voeden' slaat op het vergaren van voedsel in het rups- en vlinderstadium. De functie 'afweren' op de wijze waarop bedreigingen door rovers, parasieten en concurrenten (biotische stress) en van ontberingen door hitte, droogte en koude (fysische stress) worden overleefd. Onder de functie 'afstemmen' wordt alles wat te maken heeft met het gedrag in de tijd gerangschikt. Het gaat dan om de wijze van het benutten van de gunstige perioden in de voedselbeschikbaarheid en



7. Ontwikkelingsduur van de rupsen van het hooibeestje bij verschillende constante temperaturen.

7. Development in days of larvae of *C. pamphilus* at different constant temperatures.

het spreiden van risico van hoge sterfte door onvoorspelbare ongunstige perioden. Onder 'verkennen' wordt alles wat te maken heeft met gedrag in de ruimte begrepen. Dat is in de eerste plaats het opsporen van een partner voor de voortplanting, een plek voor het afzetten van de eieren en het oriënteren op de ruimtelijke kenmerken van een landschap. Dit concept van de vier functies wordt hier gebruikt voor het vergelijken van de vier soorten hooibeestje.

Voeden

Alle hooibeestjes leven als rups op verschillende soorten grassen en zeggen (Bink 1992). Het is vooral de plek die de vlinders kiezen voor het afzetten van de eitjes die bepaalt welke plantsoorten er een rol spelen als voedselbron. De vlinders voeden zich over het algemeen weinig, ze drinken van dauwdruppels en van klierafscheidingen van planten. Het veenhooibeestje wordt op bloeiende dopheide (*Erica tetralix*) gezien, het hooibeestje wordt echter op allerlei bloeiende planten aangetroffen waar het zich met nectar voedt.

Afweren

Alle hooibeestjes worden gekenmerkt door een zwak ontwikkeld vermogen om biotische stress af te weren. Ze zijn dus niet te verwachten op plekken waar veel insectenetters voorkomen. Het zilverstreephooibeestje is daarbij ook opvallend gevoelig voor fysieke stress en verdraagt in het stadium van vlinder, ei en jonge rups opvallend slecht een periode van droogte. In de groep van hooibeestjes is het hooibeestje de soort die de grootste tolerantie voor fysieke stress vertoont. De vlinders verdragen opvallend goed perioden van hitte en droogte (Bink 1992, Karlsson & Wiklund 2005).

Afstemmen

Alle hooibeestjes overwinteren als rups, gewoonlijk in het derde stadium waarin zij 7 tot 9 mm groot zijn. Alleen het hooibeestje

wijkt hiervan af. Een groot deel van de rupsen overwintert in het tweede of in het vierde stadium. In vergelijking met de andere soorten vertoont het hooibeestje een grote spreiding in het stadium van overwinteren en het verschijnen van de vlinders.

Bij drie soorten worden in het voorjaar de rupsen ongeveer gelijktijdig actief om te beginnen aan hun tweede voedingsperiode. Gewoonlijk zit daar een spreiding in van niet meer dan twee weken. Zo niet bij het hooibeestje. Binnen een populatie en onder gelijke omstandigheden kunnen de eerste rupsen omstreeks half maart al actief worden en de laatste pas half mei, een spreiding van twee maanden.

De vrouwtjes van de drie soorten hooibeestjes die het slecht doen in ons land, produceren een klein aantal grote eieren. Het hooibeestje wijkt hiervan af. Binnen een populatie komen vrouwtjes voor die in korte tijd een vergelijkbaar aantal eitjes afzetten en binnen twee weken doodgaan, naast vrouwtjes die het produceren van eitjes langer dan drie weken volhouden. Een voorwaarde om als vlinder lang te kunnen leven is dat er voldoende voedsel moet zijn. Deze vlinders zijn dus afhankelijk van bloemen. Hooibeestjes die we zien foerageren op akkerdistel (*Cirsium arvense*), op kruisdistel (*Eryngium campestre*) of hoog in de kruin van een bloeiende linde (*Tilia*) behoren veelal tot dit langlevende type vlinder.

Verkennen

De mannetjes van alle soorten hooibeestjes speuren gewoonlijk rond op een vaste plek wanneer zij op zoek zijn naar vrouwtjes. Het herkennen van soortgenoten gebeurt vooral visueel. Hooibeestjes zijn op de onderzijde van de achtervleugels daartoe opvallend versierd met oogvlekken en metaalkleurige lijnen, in het bijzonder bij de vrouwtjes. Zo niet het hooibeestje dat juist een schutkleur heeft die past bij de plek waar de vlinder zich ophoudt.

Het hooibeestje gedraagt zich ook afwijkend ten opzichte van de andere drie soorten. De mannetjes kunnen zich zowel territoriaal gedragen en iedere vlinder inspecteren die hun territorium binnenvliegt als een rondspeurend gedrag vertonen. De omschakeling van het gedrag houdt mede verband met de

heersende temperatuur. Onder koele omstandigheden treedt vooral het territoriale gedrag op, bij hoge het rondspeurende (Wickman 1985).

Een belangrijk verschil tussen het hooibeestje en zijn verwanten is het voorkomen van vrouwtjes die opvallend lang leven en tot vijf weken oud kunnen worden. Zij zijn in principe in staat om zich ver van hun geboortegrond te verwijderen door op iedere geschikte dag een stukje verder weg te trekken.

Succes van het hooibeestje

Het zilverstreephooibeestje, al een halve eeuw geleden uit Nederland verdwenen, kan gekarakteriseerd worden als een bewoner van bosweides en ruige graslandjes in beekdalen. Het veenhooibeestje staat bekend als bewoner van hoogvenen, maar correcter is het om deze soort aan te duiden als een bewoner van moerassen op zwakzure venige bodems. Dit zijn situaties die in Nederland tegenwoordig schaars voorkomen en hun verdwijnen en kwijnen kan dus in verband gezien worden met veranderingen in het landschap. Deze twee soorten kwamen en komen in de regel voor op plekken waar het hooibeestje niet aangetroffen wordt maar wel in de buurt voorkomt. Het tweekleurig hooibeestje komt daarentegen altijd voor op plaatsen waar ook het hooibeestje present is en het recent verdwijnen uit ons land gebeurde geheel onverwacht. In biologisch opzicht komen drie van de vier soorten sterk met elkaar overeen, het hooibeestje wijkt echter in een aantal opzichten af.

Beschouwd vanuit de ecologische functies, zoals hierboven besproken, zijn in de levenscyclus van het hooibeestje enkele bijzonderheden aan te wijzen die blijkbaar een groot effect hebben op de overlevingskansen van de populaties (zie ook Wickman et al. 1990). Dit zijn de grote mate van spreiding in de overwinterwijze van de rupsen, de facultatieve diapauze, snelle groei van de rupsen bij hoge temperatuur en de variatie onder de vrouwtjes in levensduur. Het succes van het hooibeestje komt tot stand door een strategie die het in staat stelt om onvoorspelbaar optredende tegenslagen in tijd en ruimte te overleven door middel van variatie in een aantal biologische eigenschappen.

Literatuur

Asher J, Warren M, Fox R, Harding P, Jeffcoate G & Jeffcoate S 2001. The millennium atlas of butterflies in Britain and Ireland. Oxford University Press.

Bink FA 1992. Ecologische atlas van de dagvlinders van Noordwest-Europa. Schuyt & Co.

Bink FA 2010. Ruimte voor insecten. KNNV Uitgeverij.

Bink FA & Bik JD 2009. Climate window and required heat in relation to the occurrence of poikilothermic animals (Lepidoptera). *Entomologia Generalis* 31: 301-315.

Bos F, Bosveld M, Groenendijk D, Van Swaay C & Wynhoff I 2006. De dagvlinders van Nederland. Nederlandse Fauna 7: 1-381.

Hasselbarth G, Van Oorschot H & Wagner S 1995. Die Tagfalter der Türkei. Band 2. Selbstverlag Sigbert Wagener.

Karlssohn B & Wiklund C 2005. Butterfly life history and temperature adaptations; dry open habitat select for increased fecundity and longevity. *Journal of Animal Ecology* 74: 99-104.

Korshunov YP & Gorbunov PY 1995. Butterflies of the Asian part of Russia. Ekaterinburg. [in het Russisch]

Lempke BJ 1957. Catalogus der Nederlandse Macrolepidoptera. *Tijdschrift voor Entomologie* 100: 470-487.

Soontjens J 1997. De invloed van waardplantkwaliteit op de ontwikkeling van het hooibeestje (*Coenonympha pamphilus*). Stageverslag, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek IBN-DLO.

Tax MH 1989. Atlas van de Nederlandse dagvlinders. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland & Vlinderstichting.

Wickman P-O 1985. The influence of temperature on the territorial and mate locating behaviour of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (L.) (Lepidoptera: Satyridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16: 233-238.

Wickman P-O, Wiklund C & Karlsson B 1990. Comparative phenology of four satyrine butterflies inhabiting dry grassland in

Sweden. *Holarctic Ecology* 13: 238-246.

Wickman P-O & Karlsson B 1987. Changes in egg colour, egg weight and oviposition rate with the number of eggs laid by wild females of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus*. *Ecological Entomology* 12: 109-114.

Geaccepteerd: 22 januari 2010

Summary

Coenonympha species in The Netherlands (Lepidoptera)

Four species satyrine butterflies of the genus *Coenonympha* occurred in The Netherlands in the 20th century. Two have gone extinct: *C. hero* and *C. arcania*. The originally widely distributed *C. tullia* is now restricted to a few localities in the northern provinces. However, one still survives all over the country in dunes, heath land, roadside verges and banks: the well known *C. pamphilus*. This rises the question what differences in biological traits are responsible for these ecological inequalities. The species *C. pamphilus* was tested out for the environmental factors climate, heat, daylight cycle, relative humidity and host plant preferences. The analysis of the factor climate goes out of the climate matrix of average temperature of the warmest month and the yearly temperature amplitude. Three species occurred at the climatological edge in The Netherlands and in two cases warming of the climate will have an adverse effect. In the case of *C. arcania* however, a beneficial effect should be expected though the species became recently extinct. The only still flourishing species, *C. pamphilus*, will be unaffected by climate change. Life history data and ecological details for the different species are considered using four ecological basic functions: feeding (way of exploitation of the nutritional resources), defending (against biotic stress and from physical stress), adjusting (behaviour in time) and exploring (behaviour in space). The threatened species appeared to be rather similar in ecological way. The flourishing species, *C. pamphilus*, however, differs in many traits. The caterpillar shows variation in the way it spends its winter diapause, it can have a facultative diapause, it can grow very fast at high temperatures and the individual adult females display a variety in the age they reach. It turned out that the success of *C. pamphilus* was mainly based on its ability to develop various ways to adjust its life cycle. Its survival strategy is the high degree of plasticity in the biological traits that improves the survival from environmental unpredictability.



F.A. Bink
Zuider-Eng 6
NL 6721 HH Bennekom
frits.en.rosita@tele2.nl