

Leefwijze en habitat van de sleedoornpage *Thecla betulae* (Lepidoptera: Lycaenidae)

De sleedoornpage staat op de rode lijst, niet alleen op de Nederlandse maar ook op die van onze buurlanden. Wij treffen echter al vele jaren achtereen deze soort in onze tuin aan en vragen ons af of onze tuin nu zo bijzonder is of dat de sleedoornpage gewoner is dan wordt gedacht. Na het in kaart brengen van de biologische eigenschappen van deze page kunnen we diens ecologische relaties onderzoeken. Voor dit laatste kiezen wij de volgende vragen als leidraad: 1) waarvan zijn de dieren afhankelijk, 2) waartegen zijn ze bestand en 3) waartoe zijn ze in staat. Hiermee kunnen de sterke en zwakke punten van deze soort worden opgespoord. Deze kennis verschaft ons inzicht in de habitat van deze soort en daarmee zicht op het type landschap waarin de soort zich kan handhaven. Wij komen tot de conclusie dat het zwakke punt in zijn levenscyclus de kwetsbaarheid is voor extreme koude, hitte, droogte en zijn sterke punt het ontwijken van predatie en parasitisme en het kunnen benutten van bijzondere situaties in het landschap.

Entomologische Berichten 64(4): 106-112

Trefwoorden: strategie, landschap, methodiek

Inleiding

De sleedoornpage, *Thecla betulae* (Linnaeus) (figuur 1), heeft een verborgen leefwijze en komt in een lage dichtheid voor, waardoor hij lastig in het veld te onderzoeken is. Als ei is hij in de winter gemakkelijk te vinden op kale twijgen van sleedoorn (*Prunus spinosa*) (figuur 2). Onderzoekers benutten dit om er achter te komen welke struiken de voorkeur van de vlinders genieten en hoe het de sleedoornpage van jaar tot jaar vergaat. De eitjes komen uit op het moment dat de sleedoorn in blad komt en de rupsen leven in het eerste stadium tussen de nog ineengerolde bladeren van de jonge spruit. Later zitten zij op de onderzijde van het uitgegroeide blad. Tegen de tijd dat ze gaan verpoppen verkleuren de rupsen van bladgroen (figuur 3) naar paarsbruin. Ze kruipen vervolgens naar beneden op zoek naar een plek in de strooisellaag

Frits Bink & Rosita Moenen

Zuider-Eng 6
6721 HH Bennekom
frits.en.rosita@tiscali.nl

om daar te verpoppen. De eerste vlinders verschijnen midden juli en tot begin oktober worden nog exemplaren waargenomen.

In Nederland is in de jaren tachtig de soort slechts in 26 atlasblokken aangetroffen terwijl hij daarvoor uit 127 blokken bekend was, een afname van 7,6% naar 1,6% (Tax 1989). De verspreiding in Nederland vertoont een aantal kerngebieden: de westrand van het Drents plateau, het stroomdal van de Overijsselse Vecht, de overgangen van de Veluwe naar IJssel, Rijn en Gelderse Vallei en het heuvelland van Zuid-Limburg. Het voorkomen is dus gebonden aan een bepaald type landschap. Deze gebieden vormen tevens het belangrijkste deel van het natuurlijke verspreidingsgebied van de sleedoorn in Nederland. Lempke (1955) schreef over deze soort: 'Over het algemeen vrij zeldzaam, maar plaatselijk toch ook vrij gewoon. Ongetwijfeld hier en daar achteruitgegaan door het uitroeien van sleedoornheggen en door intensieve bespuitingen van de vruchtbomen.'

In de laatste jaren is de aanwezigheid van de soort in de buitenwijken van steden opgevallen (Van der Velden 1996). In Midden-Europa, waar de waardplant vaak de gekweekte pruim (*Prunus domestica*) is, is dit echter een veel voorkomend verschijnsel (Ebert & Rennwald 1991). In 1959 deed zich in Westfalen bij Beckum in het gebied van Stromberg een uitzonderlijke situatie voor waarbij de sleedoornpage schade veroorzaakte aan kwetsen. Daar waren het vooral de bomen langs de weg die werden kaalgevreten en niet zozeer de bomen in het midden van de boomgaard (Heddergott 1962).



Figuur 1. Sleedoorndpage, mannetje. Foto: Frits Bink
Brown hairstreak, male.

Het beeld dat we aan de hand van deze gegevens van de sleedoorndpage kunnen vormen zit vol tegenstrijdigheden. Afwegingen of we deze soort wel of niet als bedreigd moeten beschouwen zijn lastig te maken.

Onderzoek

Onderzoek aan een soort met het oogmerk causale verbanden tussen diens voorkomen en de aard van zijn milieu te analyseren moet naar ons idee beginnen met het in kaart brengen van de eigenschappen van deze soort. Hiervoor zijn zowel kweekexperimenten als veldwaarnemingen nodig. Pas dan is na te gaan hoe de verschillende relaties met het landschap tot stand komen. Dit komt dus neer op eerst kijken hoe een dier in elkaar zit en daarna hoe het functioneert. Vervolgens kun je de sterke en zwakke punten van die soort opsporen en daarna maatregelen bedenken en een beschermingsplan maken. Een van de moeilijke kanten is dat veel relaties met de omgeving schaalgebonden zijn (kader 1).

Biologisch en ecologisch onderzoek aan de sleedoorndpage is een uitdaging omdat in het veld alleen de eitjes goed zijn op te sporen. Het meest uitgebreide onderzoek is uitgevoerd in Engeland door Thomas (1974). In België zijn door Jans (1981) kweekexperimenten gedaan. Winterobservaties naar het voorkomen van eieren zijn in België uitgevoerd door Guelinckx (2001) en in Nederland door Jorna (1984) en Stevens (1986).



Figuur 2. Ei sleedoorndpage, sterk vergroot. Foto: Frits Bink
Egg of brown hairstreak, enlarged.

Waarnemingen in Engeland

In Engeland heeft onderzoeker Jeremy Thomas (1974) in kaart gebracht hoe de sleedoorndpage in het landschap opereert. In het bosrijke onderzoeksgebied in Surrey en West-Sussex constateerde hij dat de soort daar verspreid en in lage dichtheid voorkomt. Hij kwalificeerde de vlinder als relatief mobiel. In een parkachtig terrein bij Cranleigh (51° 06'N 0° 28'W) met weilanden, hagen en bossen van ongeveer 30 hectare heeft hij van 1969 tot 1974 onderzoek aan een populatie gedaan. Een van de opvallendste waarnemingen was dat de jonge vlinders ieder jaar bleken samen te scholen in een bepaalde boom die op een opvallende plek in het landschap stond.

Thomas becijferde dat deze betrekkelijk geïsoleerd levende populatie in het ongunstige jaar 1972 in totaal 44 vlinders voortbracht en in het gunstige jaar 1970 in totaal 302. Het gemiddelde voor de vier onderzoeksjaren bedroeg 151 vlinders (= vijf vlinders per hectare).

In dit gebied vond Thomas ook eitjes op de verwilderde *P. insititia* (= *P. domestica insititia*). In West-Sussex is er speciaal op gelet of het voorkomen van bomen in hagen met sleedoornd tot een concentratie van eitjes zou leiden. De vlinders zouden deze bomen mogelijk als trefcentra kunnen gebruiken. Dit bleek echter niet aantoonbaar. Uit gegevens van het Biological Record Centre distilleerde Thomas overigens dat de meeste populaties (64%) in Engeland in bosgebieden voorkomen.

Thomas heeft door het volgen van de ontwikkeling van ei tot volgroeide rups de sterfte per ontwikkelingsfase in kaart kunnen brengen. Per stadium treedt 30-40% sterfte op, zodat gemiddeld slechts 9% van de eitjes het tot volgroeide rups brengt (tabel 1). Tijdens het popstadium blijkt de sterfte zelfs 60% te bedragen (tabel 2). Deze hoge sterfte werd geweten aan predatie door spitsmuizen (*Soricidae*) en door de bosmuis (*Apodemus sylvaticus* (Linnaeus)). Uiteindelijk wordt slechts 4,6% van de afgezette eitjes een vlinder en zou een vrouwtje gemiddeld 44 eitjes moeten leggen om de populatie te laten voortbestaan. Een klein deel van de eisterfte komt voor rekening van de oorworm *Forficula auricularia* (Linnaeus) en van een microwespje *Trichogramma* sp. Dit laatste wespje is zo klein dat één vlinderei ruimte biedt voor de ontwikkeling van twee wespjes (eigen waarneming).

Tabel 1. Resultaten van tellingen van eieren van sleedoorndpage in een proefgebied te Cranleigh, West-Sussex, Engeland (ontleend aan tabellen 1.3.5 en 1.3.6 in Thomas 1974). L1-L4 zijn larvestadia. *Results of egg counts of brown hairstreak in a sampling area at Cranleigh, West-Sussex, England (from tables 1.3.5 and 1.3.6 in Thomas 1974) L1-L4 are larval stages.*

seizoen	eitjes	uit	L1	L2	L3	L4 prepupa
1970/71	452	247	153	124	98	69
1971/72	637	423	160	103	78	49
1972/73	300	211	184	111	79	48
1973/74	120	90	90	-	47	-
gemiddeld	377	243	147	113	76	55
average						
percentage	100	64	39	30	20	15

Het onderzoek van Thomas was mede opgezet om na te gaan hoe schadelijk het moderne beheer van heggen voor de dieren is, in het bijzonder voor de sleedoorndpage. Hij con-

stateerde dat een jaar nadat een heg gesnoeid was al eitjes op de jonge twijgen aangetroffen konden worden en in het tweede jaar de dichtheid aan eitjes weer normaal was.

Tabel 2. Mortaliteitsbepaling van het popstadium van sleedoornpage te Granleigh, West-Sussex, Engeland (ontleend aan tabel 1.3.7 in Thomas 1974).

Mortality of pupae of brown hairstreak at Cranleigh, West-Sussex, England (from table 1.3.7 in Thomas 1974).

jaar	uitgezette poppen	uitgekomen poppen	verlies (%)
1970	19	9	53
1971	48	19	60
1972	19	5	74
1973	10	5	50
gemiddeld average	24	9,5	60

Waarnemingen in België

Jans (1981) trof in de omgeving van Mechelen sleedoornpages aan in een gebied waar geen sleedoorn voorkomt, maar maar wel de 'verwilderde' pruim. (Waarschijnlijk betrof dit *Prunus insititia* FB & RM.) Verder heeft hij er een keer een vrouwtje twee eitjes zien afzetten op een twijg van de Amerikaanse vogelkers (*Prunus serotina*). Bloeiende struiken van sporkehout (*Rhamnus frangula*) bleken als nectarbron erg in trek bij de vlinders. Uit zijn kweekervaringen bleek dat de ontwikkeling van ei tot vlinder ongeveer honderd dagen duurt. De mannetjes verschijnen een week eerder dan de vrouwtjes. De vlinders kunnen heel oud worden. Zo ving hij op 21 september een vlinder die tot 14 oktober leefde (en 58 eitjes afzette). Uit zijn kweken bleek dat de laatste op 28 juli uitkwam. Wanneer we ervan uitgaan dat de in september gevangen vlinder voor 1 augustus uitgekomen is, dan moet deze dus een leeftijd hebben bereikt van meer dan 75 dagen.

In Vlaanderen werd de soort na 1991 slechts in 28 atlasblokken aangetroffen, in de gehele periode daarvoor in 32 (Maes & van Dyck 1999). Inventarisatie door Guelinckx (2001) in de leemstreek (land van Hoegaerden) in drie achtereenvolgende winters leverde 19 bezette blokken waarvan 15 nieuwe. Dit levert voor Vlaanderen in totaal 43 bezette blokken op. Het grondgebied van Vlaanderen wordt gedekt door 644 atlasblokken.

Waarnemingen in Nederland

Jorna (1984) bestudeerde in Overijssel de verspreiding in het Junner Koeland (52° 32' N 6° 29' O) in de omgeving van Ommen. Hij lette op de effecten van begrazing en constateerde dat het vreten door de runderen wel de groei van de sleedoorn beïnvloedde maar niet de verspreiding van de sleedoornpage. Op de tot 'bonsai' afgegraasde struikjes sleedoorn trof hij ongeveer evenveel eitjes aan als op de onbegrasde. Jorna constateerde dat de hoogte waarop de eitjes werden aangetroffen afhankelijk was van de hoogte van de struik. Hij trof 95% van de eitjes aan op 0,44 tot 0,84 maal de hoogte van de struik, dus op tweederde hoogte van de struik. Hij trof ook een locatie aan die op het oog heel geschikt leek maar waar de sleedoornpage niet voorkwam. Op deze locatie, Berges (52° 31' N 6° 34' O), onderzocht hij in 1984 en 1985 maar liefst 424 meter struweel.

Stevens (1986) speurde in Zuid-Limburg naar het voor-



Figuur 3. Rups van sleedoornpage op sleedoorn. Foto: Frits Bink
Brown hairstreak larva on sloe.

komen van de sleedoornpage. Ten zuiden van de lijn Maastricht-Heerlen trof hij in alle uurhokken eitjes aan. In het gebied van de Piepert (50° 50' N 5° 55' O) dat ongeveer vier vierkante kilometer beslaat, heeft hij naar de voorkeurplekken van de sleedoornpage gezocht. Hij vond op sleedoorns langs bosranden de meeste eitjes, zowel op kleine als op grote en oude struiken. Op een geïsoleerde haag van 50 meter lengte die louter uit sleedoorn bestond en die op slechts 200 meter afstand van een bosrand lag trof hij nimmer een eitje aan. Dit was voor hem een aanwijzing dat de aard van het landschap een factor is die het voorkomen van deze soort bepaalt. Bij het opkweken van de verzamelde eitjes bleek gemiddeld 62% uit te komen. Van de sterfte was 6% te wijten aan parasitering door microwespjes.

Eigen onderzoek

Wij hebben in de periode 1981-84 sleedoornpages afkomstig uit Zuid-Duitsland en uit Zweden vanaf het eistadium opgekweekt en de verkregen gegevens zijn verwerkt in de ecologische atlas (Bink 1992). Veel van de andere daarin vermelde gegevens over de sleedoornpage zijn ontleend aan het onderzoek van Thomas (1974).

In 1989, drie jaar na de aanleg van onze tuin te Bennekom (51° 59' 34" N 5° 40' 52" O; figuur 4), namen wij daar voor het eerst sleedoornpages waar. In de daarop volgende twaalf jaar hebben wij ieder jaar eitjes kunnen vinden, vooral op blauwe pruim, in mindere mate op sleedoorn en enkele keren zelfs op de rode variëteit van de kerspruim (*P. cerasifera*). Het aantal eitjes dat we per jaar konden opsporen schommelde tussen de 2-16 en ongeveer om het jaar kregen we in augustus ook de vlinders te zien.

In 2001-02 hebben we opnieuw kweekexperimenten uitgevoerd, waaronder een bepaling van de sterfte in het winterseizoen. Een opgepot struikje waarop door vlinders in een kooi 33 eitjes gelegd waren, werd gedurende de periode 4 oktober - 8 maart in de tuin blootgesteld aan predatie door vogels en insecten. In het voorjaar werden 22 eitjes teruggevonden waarvan er slechts 14 uitkwamen. Er bleken acht eitjes opgepeuzeld te zijn door ongewervelden (alleen de bodems van de eitjes werden teruggevonden). In onze tuin kwam dus maar 42% van de eitjes uit (tabel 3). In het onderzoek van Thomas (1974) te Granleigh kwam gemiddeld 64% van de in de herfst gemerkte eitjes uit (tabel 1) en bij Stevens (1986) 62% van de verzamelde eitjes.

Kader 1. Hanteren van schalen

Er is nog geen traditie in het handig omgaan met schaalafhankelijke betrekkingen, dat moet nog groeien. De trits van micro-, meso- en macroschaal lijkt ons in de praktijk voor ruimtelijke betrekkingen erg handig. Bij microschaal sta je als het ware met je neus boven op je onderzoeksobject en de te verkennen ruimte bedraagt een are, bij mesoschaal bekijk je de zaak per hectare en gebruik je een kaart 1:10.000 en bij macroschaal kijk je per vierkante kilometer waarbij je de topografische kaart 1:25.000 of kleiner gebruikt. Thomas heeft in zijn onderzoek in Zuid-Engeland een overeenkomstig schaalprincipe toegepast. In het proefgebied te Cranleigh werd binnen dit gebied van 30 hectare op microschaal de relatie tussen conditie en positie van de sleedoornstruik en de aanwezigheid van eitjes onderzocht. Op mesoschaal keek hij hoe de vlinders zich binnen die 30 hectare verplaatsten en waar hun voorkeurplekken lagen. In een gebied van 100 vierkante kilometer in West-Sussex en Surrey werd een studie op macroschaal uitgevoerd. In 1970 werd daar steekproefsgewijs op 49 locaties 100 meter haag of bosrand op het voorkomen van sleedoorn en eitjes onderzocht. Sleedoorn kwam op 36 locaties voor en in zestien daarvan werden eitjes aangetroffen.

Tabel 3. Waarnemingen aan het overwinteringssucces van sleedoornpages in onze tuin in Bennekom, Gelderland.
Observations of winter survival of brown hairstreaks in the author's garden in Bennekom, Gelderland.

4-10-2001	33 eitjes geteld/33 eggs counted
8-3-2002	22 eitjes teruggevonden; hiervan zijn veertien goed en acht kapot/22 eggs recovered; of these, fourteen intact and eight destroyed
6-4-2002	uitkomen eerste eitje/first egg hatched
18-4-2002	uitkomen laatste eitje/last egg hatched

Verder hebben wij in deze periode veldwaarnemingen verricht in de Eifel (50° 10'N 6° 52'O), in Luxemburg (49° 56'N 6° 02'O) en in Normandië (48° 45'N 1° 34'W). We troffen een aantal situaties aan die een beeld geven van het geschikte landschap voor de sleedoornpage.

In het omvangrijke en fraaie struweel met veel sleedoorn bij Cap Blanc-Nez (50° 55'N 1° 43'O) in Noordwest-Frankrijk hebben wij geen sleedoornpages kunnen ontdekken. Mogelijk is het klimaat daar niet geschikt omdat het gebied te veel aan de zeewind is blootgesteld. In het zuidelijker gelegen Normandië troffen we de soort wel pal aan de kust aan.

Het opmerkelijke gedrag van samenscholen hebben wij alleen waargenomen op het Zweedse eiland Öland (56° 47'N 16° 37'O) op 16 augustus 1983. Daar zaten de vlinders in een laag struweel op een heuvelruggetje in een open deel van een verder bosrijk landschap. Bij het doorkruisen van dit struweel joegen we een twintigtal vlinders op.

Samenvatting biologische eigenschappen

Uit genoemde onderzoeken zijn veel gegevens te destilleren over de biologische eigenschappen. Op grond hiervan kunnen we ons een beeld vormen hoe de sleedoornpage in elkaar zit.

De sleedoornpage is een kleine tot vrij kleine vlinder (Bink 1992) die de winter als embryo in het ei doormaakt en

een obligate diapauze vertoont (Thomas 1974). De larvale ontwikkelingsduur van ei tot vlinder bedraagt bij 20°C 51 dagen en bij 16-17°C 96 dagen (Thomas 1974). In het proefgebied van Thomas bedroeg de ontwikkeling gemiddeld 52 dagen voor de rupsen en 34 dagen voor de poppen (tabel 4). In onze experimenten bedroeg de ontwikkelingstijd van de rupsen in de tuin 61 dagen en binnenshuis 31-41 dagen.

Tabel 4. Duur van rups- en popstadium van sleedoornpage te Cranleigh, West-Sussex, Engeland (uit Thomas 1974).
Development in days of larval and pupal stage of brown hairstreak at Cranleigh, West-Sussex, England (from Thomas 1974).

	1970	1971	1972	gemiddeld
rupsstadium	42,6	51,5	62,0	52 dagen
popstadium	38,1	29,4	35,0	34 dagen
totaal	80,7	80,9	97,0	86 dagen

De maximale levensduur van de vlinders in de proefopstelling van Thomas (1974) was 39 dagen. Jans (1981) kon een op 21 september gevangen vrouwtje tot 14 oktober in leven houden; deze vlinder moet naar onze inschatting meer dan 75 dagen geleefd hebben. Zelf vingen wij in Luxemburg op 28 september 2001 twee vrouwtjes die nog volop eitjes aan het afzetten waren. De vlinders stierven op 4 oktober en hun levensduur hebben wij op minstens 60 dagen geschat.

De vrouwtjes komen uit zonder eieren in hun lichaam. Er is slechts een eerste aanleg van eitjes te ontdekken. Thomas (1974) nam waar dat de vlinders gemiddeld acht dagen na uitkomst beginnen met leggen; bij ons was dit gemiddeld twaalf dagen. Na het uitkomen namen de vrouwtjes eerst veel voedsel op waardoor ze een stuk dikker werden. Pas daarna kwam de eiproductie op gang. Ze produceerden in het begin iedere dag 8-12 eitjes, later in hun leven wat minder. De op 28 september in Luxemburg gevangen vlinders produceerden in oktober gemiddeld nog 5,5 of 5 1/2 ei per dag. Op koele dagen worden er geen eieren afgezet; op de dagen dat het warm is wordt de achterstand ingelopen. Thomas nam waar dat het maximale aantal eitjes dat per dag door een vlinder afgezet werd 22 bedroeg.

Het reproductievermogen bedraagt volgens Thomas (1974) maximaal 155 eitjes. Op grond van zijn waarnemin-



Figuur 4. De tuin in Bennekom waar ieder jaar eitjes van de sleedoornpage aangetroffen worden. Foto: Rosita Moenen
The garden in Bennekom, Gelderland, where eggs of the brown hairstreak are found every year.

Kader 2. Strategie van de sleedoornpage

Op grond van de beschikbare gegevens kan de sleedoornpage 'ecologisch geportretteerd' worden en zijn sterke en zwakke kanten opgespoord. Zo krijgen we een beeld van zijn strategie.

De eieren komen uit op het tijdstip dat de planten in blad komen. Hij benut dus de periode dat de bladeren de hoogste voedingswaarde hebben. Verder heeft hij een levenswijze waardoor een lage populatiedichtheid tot stand komt en bovendien beschikt de rups over een goede camouflage. Daarmee is de sleedoornpage vele predatoren en parasieten te slim af. Het vlinderstadium is opvallend lang en daardoor kan er goed ingespeeld worden op de bijzonderheden van het landschap. Het probleem van de lage populatiedichtheid wordt opgelost door ontmoetingsplekken te benutten voor het opsporen van de andere sekse. Dat vereist weer een goed oriëntatievermogen op landschapsniveau en dit vermogen komt ook goed van pas bij het zoeken naar plekken voor het afzetten van de eitjes.

De populaties zijn kwetsbaar voor onverwachte ongunstige gebeurtenissen, omdat alle individuen in een gelijke levensfase verkeren. Het vlinderstadium is het meest kwetsbaar en daardoor aangewezen op landschappen waar de grillen van het weer gebufterd worden. Dit zijn landschappen waarin contrasterende milieutypen naast elkaar voorkomen. Dit verklaart de preferentie van de vlinders voor grensmilieus als randen van bossen en struwelen.

De strategie die gekenmerkt wordt door het goed kunnen afweten of ontwijken van gevaar van rovers en parasieten, het kunnen opsporen van de andere sekse door gebruik te maken van landschapskenmerken, maar een zwakte vertoont in het trotseren van extreme weersomstandigheden, wordt in Bink (1992) aangeduid met 'gewiekt'.

gen over ei-afzetting berekende hij de regressievergelijking: aantal afgezette eitjes = $4,9 \times \text{leeftijd vlinder} - 40,8$ ($r = 0,866$, $p < 0,001$). Daaruit volgt dat een vlinder die 60 dagen heeft geleefd 253 eitjes geproduceerd kan hebben.

Een vlinder zet per plant slechts enkele eitjes af en kiest daarbij knoppen of takoksels van twee- of driejarige twijgen. Zij is door haar lange levensduur in staat de eieren over een grote ruimte te verspreiden.

De vlinders benutten markante plekken voor het vinden van de andere sekse. Uit de verspreidingspatronen van de eitjes valt op te maken dat de vrouwtjes zich op macroschaal in het landschap kunnen oriënteren bij het speuren naar geschikte plekken.

De vlinders zijn kwetsbaar voor extreme weersomstandigheden (langdurige koel of zeer warm en droog weer). Ze worden pas actief wanneer het warmer is dan 20°C , maar zodra de temperatuur oploopt tot 30°C beginnen ze koele plekjes op te zoeken. Uit eigen ervaring weten we dat de vlinders erg gevoelig zijn voor hitte en vochtgebrek.

Gegevens over ecologische relaties

Uit onderzoeken in het veld blijkt hoe de sleedoornpage functioneert. Het gaat hierbij vooral om gegevens over het gedrag van de dieren en de dynamiek van hun populaties. In feite betreffen dit waarnemingen over de werking van een aantal biologische eigenschappen tezamen in een veldsituatie. Bij het benoemen van de levensstrategie wordt gewoonlijk van dergelijke eigenschappencombinaties uitgegaan. Ze

worden dan aangeduid met 'tactieken' en worden beschouwd als door natuurlijke selectie tot stand gekomen combinaties die de dieren in staat stellen om de strijd om het bestaan in een bepaalde situatie met succes te kunnen voeren (Southwood 1988) (kader 2).

Als voorbeeld kiezen we mobiliteit. De prestatie die hierbij geleverd wordt is afhankelijk van grootte, vleugelvorm, spierkracht, levensduur en oriëntatievermogen. Thomas noemt de soort 'fairly mobile' op grond van het feit dat hij in het proefgebied te Granleigh tot op meer dan 800 meter van de samenscholingsplek eitjes op de sleedoornstruiken vond. Slechts enkele keren heeft hij een vlinder een open veld zien oversteken. Wijzelf hadden in de Eifel het geluk een situatie te treffen waar dit gedrag waargenomen kon worden. Een vlinder stak in rechte lijn een grasland over met een vliegsnelheid van vier meter per seconde. De normale manier van verplaatsen is om over korte afstanden langs randen van bossen en struwelen te vliegen. De aard van het landschap heeft dus grote invloed op de wijze van verplaatsen. Doordat de vlinder lang kan leven zal er uiteindelijk toch een grote afstand afgelegd worden.

Analyse van ecologische relaties

Ons interesseert hoe een populatie zich kan handhaven in een bepaald type landschap. Naar onze mening kan dat simpel aangepakt worden door het stellen van drie vragen: 1) waarvan zijn de dieren afhankelijk, 2) waartegen zijn zij bestand en 3) waartoe zijn zij in staat. Bij de eerste vraag gaat het om de afhankelijkheid van bepaalde voedselbronnen, landschapskenmerken en klimaatomstandigheden, bij de tweede om tolerantie voor factoren als predatie, extreme omstandigheden en wisselvalligheden en bij de derde vraag om de vermogens op het gebied van voortplanting, verplaatsing en oriëntatie in het landschap. De verzameling van gegevens over de eigenschappen is te beschouwen als de inhoud van een schatkist waar bij iedere vraag uit geput kan worden. Voor iedere vraag wordt dan een andere combinatie van eigenschappen beschouwd.

Waarvan afhankelijk

De rupsen voeden zich met bladeren van een aantal soorten van het geslacht *Prunus*. De jonge rupsjes zijn afhankelijk van zeer jong blad. De vlinders zijn klein tot vrij klein en kunnen zich voeden met honingdauw op de bladeren. Sleedoornpages hebben een korte roltong, zodat ze voor nectar afhankelijk zijn van bloemen waarin deze gemakkelijk te bereiken is, zoals die van sporkehout en guldenroede (*Solidago* sp.). Alle voedingsstoffen die nodig zijn voor de productie van de eitjes moeten in het vlinderstadium vergaard worden en daarom over een lange tijd beschikbaar zijn.

De vlinders zijn afhankelijk van een landschap met markante plekken (onder andere opvallende bomen) om soortgenoten te kunnen treffen. In het landschap moeten tevens warme en koele vochtige plekken naast elkaar voorkomen zodat de kwetsbare vlinders naar de gunstigste plek kunnen uitwijken wanneer het weer te koud respectievelijk te warm of te droog is.

Door het optreden van een obligate diapauze treedt in alle typen klimaat binnen het verspreidingsgebied maar een generatie per jaar op. Bij koel weer duurt de ontwikkeling van de rupsen twee maanden en dat is gevaarlijk lang, daar de resterende tijd voor het pop- en vlinderstadium te krap

wordt. De vlinders moeten minstens drie weken gunstig weer hebben om voldoende eitjes te kunnen afzetten. De sleedoornpage is dus afhankelijk van een tamelijk lange en warme (geen hete) zomer. Uit het patroon van de verspreiding kan ruwweg worden opgemaakt waar de grenzen van minimaal vereiste warmte en maximaal toelaatbare hitte en droogte voor de sleedoornpage liggen. De verspreiding in Zwitserland biedt hiervoor een goede aanknopung (Gonseth 1987).

Waartegen bestand

De afweer van sleedoornpages tegen belagers bestaat uit een gedrag waarbij zij aan hun aandacht ontsnappen. De rupsen hebben een schutkleur en komen in een lage dichtheid voor, waardoor voorkomen wordt dat vogels zich gaan specialiseren in het eten van de rupsen. De vlinders bewerkstelligen een lage populatiedichtheid door hun eieren zoveel mogelijk verspreid in de ruimte af te zetten. Predatie door mieren wordt afgeweerd door het bezit van myrmecofiele eigenschappen, zij het zwak.

Het eistadium is goed bestand tegen extreme koude. De andere stadia zijn gevoelig voor koude en het vlinderstadium is ook gevoelig voor hitte en droogte. Sterke wind belemmert de vlinders naar gewenste plekken te vliegen. De sleedoornpage is dus vooral in het vlinderstadium gevoelig voor extreme fysische factoren.

De populatie overleeft veranderingen in het landschap op mesoschaal doordat de vlinders over een lange periode de omgeving verkennen en daardoor een grote kans maken de geschikte plekken op te sporen.

Waartoe in staat

De productie van eieren is laag en een vlinder moet minstens achttien dagen gunstig weer hebben om het minimale aantal eitjes te kunnen afzetten dat voor de instandhouding van de populatie nodig is. Onder gunstige omstandigheden kan er ruim vijf maal zoveel geproduceerd worden en dus een sterke aanwas optreden.

Een populatie kan jarenlang standhouden op een terrein van 15-30 hectare, mits het landschap een goede mate van heterogeniteit bezit. Een hoge predatiedruk van insecterende vogels, zoals die kan optreden in tuinen, wordt doorstaan.

De vlinder kan zich goed in het landschap oriënteren. Dit blijkt uit het samscholingsgedrag tijdens de voortplanting waarbij ze een opvallende boom of struik als ontmoetingsplaats kiezen.

Typering van de habitat

Welke kenmerken moet een cultuurlandschap bezitten om een geschikt woongebied voor de sleedoornpage te zijn? Om deze vraag te beantwoorden richten we onze aandacht eerst op de vindplaatsen waar de menselijke invloed gering is, de 'oerlandschappen'. Op dergelijke plekken zal het analyseren van de habitat het eenvoudigst zijn.

In het West-Europese landschap is de sleedoorn van oorsprong ongetwijfeld de belangrijkste waardplant geweest. Niet iedere standplaats van sleedoorn is echter een geschikte plek voor deze vlindersoort. De sleedoorn is een plant die zich vooral vestigt en duurzaam handhaaft op plekken waar fysische stress heerst. Dat zijn plekken waar het zomers heet en droog kan worden. Plekken waar het in de zomer te heet

en te droog wordt zijn ongeschikt voor de sleedoornpage. Vandaar dat er bijzondere omstandigheden moeten zijn willen sleedoorn en sleedoornpage samen voorkomen.

Actuele locaties waar nog het karakter van een oerlandschap te proeven is en waarin tevens de sleedoornpage voorkomt zijn in de eerste plaats valleien waarin een contrast optreedt tussen een warm en een vochtig koel deel. Fraaie voorbeelden die wij hebben gezien zijn de valleien van de Wiltz bij Kautenbach in Luxemburg en van Le Lude bij Carolles in Normandië (figuur 5), Frankrijk. De warme hellingen op het zuiden zijn begroeid met struweel waarin sleedoorn voorkomt, de koele hellingen op het noorden met loofbos. Dit zijn landschappen met lintvormige vegetatiepatronen. In Nederland komen natuurlijke groeiplaatsen van de sleedoorn voor op de overgangen van de Veluwe en Utrechtse Heuvelrug naar het rivierengebied. Hoewel je je ogen stevig moet dichtknijpen om je daar een oerlandschap voor te stellen, is het wel een gebied waar de sleedoornpage van oudsher voorkomt (Lempke 1955). Het karakter van een oerlandschap is in rivierduincomplexen beter te herkennen. Tegenwoordig lopen er weliswaar runderen en paarden rond om het 'gewenste landschapsbeeld' te bewerkstelligen, maar deze terreinen bezitten een grote verscheidenheid aan bodemtypen en daardoor ook een verscheidenheid aan vegetatietypen. In een echt oerlandschap moeten dit juist de plekken geweest zijn waar grote hoefdieren zich bij voorkeur hebben opgehouden. Voorbeelden zijn het Junner Koeland (met 10% bos; figuur 6) en in Duitsland het Borkener Paradijs (met 30% bos, 52° 43'N 7° 15'O). Dit zijn mozaïekachtige landschappen met bosschages waarlangs plaatselijk struweel van sleedoorn voorkomt.

Cultuurlandschappen maken echter thans het merendeel uit van de gebieden waar de sleedoornpage gedijt. In Nederland is het cultuurlandschap aan de westflank van de Veluwe een geschikt gebied, ondanks dat daar een sterke uitbreiding van de bebouwing heeft plaats gevonden. Het gebied van Wageningen, Bennekom, Ede en Lunteren is een mozaïeklandschap van boomgaardjes, tuinen, bosranden en aangeplante bosjes en struikgroepen. De aanwezige bebouwing draagt bij aan het ontstaan van contrasten tussen warme en koele plekken die dicht bij elkaar voorkomen, maar van welke hoedanigheid de ruimtelijke samenhang moet zijn tussen de verschillende plekken die deel uitmaken van de habitat is nog niet duidelijk.



Figuur 5. Vallei van Le Lude bij Carolles, Normandië, Frankrijk. Voorbeeld van een echt oerlandschap waar de sleedoornpage gedijt. *Valley of Le Lude near Carolles, Normandy, France. Example of a real natural landscape where the brown hairstreak thrives.*

Terug naar onze tuin

De gestelde vraag of onze tuin zo bijzonder is dat hij jaarlijks door sleedoornpages wordt bezocht en gewaardeerd om eieren af te zetten kan positief worden beantwoord. De drie are oppervlakte van deze insectvriendelijk aangelegde tuin bestaat voor een groot deel uit een open ruimte die wordt omzoomd door struweel. De tuin heeft zowel een warm als een koel deel. Op mesoschaal dankt de tuin zijn kwaliteit aan de topografische positie. De tuin is een onderdeel uit een reeks van aan elkaar grenzende tuinen waarin hier en daar een pruim of kerspruim staat. Op macroschaal is de tuin een onderdeel van een landschap waarin verspreid geschikte maar kleine locaties aanwezig zijn. In dit landschap, dat zich uitstrekt van Wageningen tot Ede, is geen centrum aan te wijzen waar een op zichzelf staande populatie zou kunnen voorkomen. Niet sleedoorn maar de door de mens aangeplante struiken en bomen van verschillende soorten *Prunus* blijken hier de belangrijkste voedselbron te zijn. Het gebied sluit echter wel aan bij een streek waar sleedoorn van nature voorkomt en waar de sleedoornpage van oudsher bekend is. Het feit dat de sleedoornpage schaars voorkomt maar desondanks ieder jaar present kan zijn in een kleine tuin is echter wel opmerkelijk.



Figuur 6. Halfnatuurlijk landschap waarin de sleedoornpage voorkomt: natuurreservaat Junner Koeland bij Ommen. Foto: Frits Bink
Semi-natural landscape where the brown hairstreak thrives: nature reserve Junner Koeland near Ommen, Overijssel, The Netherlands.

Literatuur

- Bink FA 1992. Ecologische atlas van de dagvlinders van Noordwest-Europa. Schuyt & Co.
- Ebert G & Rennwald E 1991. Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 2, Tagfalter II. Eugen Ulmer.
- Gonseth Y 1987. Verbreitungsatlas der Tagfalter der Schweiz (*Lepidoptera Rhopalocera*). Documenta Faunistica Helvetiae 6. Centre suisse de cartographie de la faune & Schweizerischer Bund für Naturschutz.
- Guelinckx R 2001. De sleedoornpage (*Thecla betulae*): een nieuwe kijk op de verspreiding in Zuidoost-Brabant. Natuurreservaten Oost-Brabant. Jaarboek natuurstudie 2000: 22-35.
- Heddergott H 1962. Zur Biologie von *Thecla betulae* L. (Lep., Lycaenidae). Anzeiger für Schädlingkunde 35: 152-154.
- Jans P 1981. Kweekverslag van *Thecla betulae* L. Phegea 10(1): 35-48.
- Jorna TJCMJ 1984. Sleedoornstruwelen en berkenpage (*Thecla betulae*) langs Overijsselse Vecht. Verslag Natuurbeheer nr. 731, Landbouwhogeschool, Wageningen.

- Lempke BJ 1955. Catalogus der Nederlandse Macrolepidoptera. Tijdschrift voor Entomologie 98: 320-321.
- Maes D & Dyck H van 1999. Dagvlinders in Vlaanderen - Ecologie, verspreiding en behoud. Stichting Leefmilieu Antwerpen.
- Southwood TRE 1988. Tactics, strategies and templets. Oikos 52: 3-18.
- Stevens JAM 1986. Het voorkomen en de leefwijze van de Berkepage *Thecla betulae* Linnaeus, in Zuid-Limburg. Natuurhistorisch Maandblad 75: 30-34.
- Tax MH 1989. Atlas van de Nederlandse Dagvlinders. De Vlinderstichting en Vereniging Natuurmonumenten.
- Thomas JA 1974. Factors influencing the numbers and distribution of the brown hairstreak, *Thecla betulae* L., (Lepidoptera, Lycaenidae) and the black hairstreak, *Strymonidia pruni* L. (Lepidoptera, Lycaenidae). Thesis, University of Leicester.
- Velden D van der 1996. Verhuist de Sleedoornpage naar de stad? Vlinders 11(3): 4-6.

Geaccepteerd 31 maart 2004.

Summary

Life-history and habitat of the brown hairstreak *Thecla betulae* (Lepidoptera: Lycaenidae)

The brown hairstreak *Thecla betulae* is on the Red Data List of The Netherlands and on those of neighbouring countries. However, we have observed it regularly in our garden during the past twelve years. This preposterousness was the mainspring of our investigations. Distribution maps show that this species can thrive only in certain types of landscape, so there must be a limiting factor involved. We tried to trace the connection by collecting data on life-history traits (mainly obtained by breeding experiments) and population dynamics (by observations in the field). Then we started an analysis of ecological relationships by posing three leading questions: 1) what are the requirements; 2) what kind of stress will be tolerated and 3) what are the performances. This generates understanding of the species' life-history strategy, its specialisation in the struggle for life. However, at the same time the Achilles heel of the species can be recognized, the weak chain in its life cycle. The latter is important for application of the knowledge for nature conservation and management.

The brown hairstreak can be characterized as a predation-resistant species which will maintain populations only in a heterogeneous landscape measuring at least 15-30 ha. It is able to survive disturbances like hedgerow cutting. Adult longevity, up to probably 60-70 days, is an Achilles heel because both cool shelter and warm sites are necessary for a good survival of the vulnerable mature butterfly. Hedgerows containing sloe (*Prunus spinosa*) are not essential, because some cultivated *Prunus* species in gardens and parks are good hosts as well. In the suburban area of Wageningen and Ede, Gelderland, the species occurs in a fuzzy meta-population, but nevertheless shows a high fidelity to some small sites. Because of these features we classify the species as 'being smart'.