

Oecologische achtergronden van migratie bij vlinders

J. H. KUCHLEIN

KUCHLEIN, J. H., 1991. ECOLOGICAL BACKGROUNDS OF MIGRATION IN LEPIDOPTERA. – *ENT. BER., AMST.* 51 (12): 175-178.

Abstract: A short survey is given on the ideas on the ecological significance of migration in insects, especially in Lepidoptera. In this context the widening of the migration concept is explained, and some examples of field studies are discussed.

Reeboklaan 1, 6705 DA Wageningen.

Het denken over de oecologische achtergronden van het migreren van insecten – en we denken hierbij speciaal aan de vlinders – heeft een moeizame ontwikkeling doorgemaakt. Dit is vooral het gevolg van het feit, dat pas in recente tijd het grote belang van de verplaatsingen van insecten door de oecologen ten volle is herkend. Omgekeerd namen veel onderzoekers, die zich met de bestudering van trek bezighielden, nauwelijks notitie van de vooreringen, die op het gebied van de oecologie werden gemaakt. Daarbij komt nog, dat de gehanteerde definities voor migratie en aanverwante begrippen sterk uiteenlopen.

Tot voor kort beperkte zich het onderzoek naar migratie bij vlinders hoofdzakelijk tot de registratie van massavluchten en verplaatsingen over grote afstand. De aandacht ging daarbij vooral uit naar het gedrag van de migranten, die afkomstig waren uit verre streken, zoals het mediterrane gebied. Dit zijn de migranten, waarvan de eventuele nakomelingen in onze streken 's winters vrijwel alle weer uitsterven. Veel feitenmateriaal over het gedrag en de oriëntatie van dit type migranten is bijeengebracht in de twee bekende boeken van Williams (1930; 1958), waarin vooral de vlinders aan de orde komen. Williams verstaat onder insectentrek een periodieke, ononderbroken beweging in één richting; het dier werkt daaraan zelf mee en het oefent invloed uit op de richting. Dit heeft – zo vervolgt de definitie – tot resultaat, dat het dier verdwijnt van de plaats, waar het zich tevoren ophield.

Rond 1960 merkte men de frappante over-

eenstemming op tussen de gedragingen van insecten die migreren en insecten die in diapauze gaan. Zo ontstond het idee, dat zowel migratie als diapauze strategieën zijn om aan minder gunstige milieuomstandigheden te kunnen ontsnappen (Kennedy, 1961). Bij de diapauze vindt deze ontsnapping plaats in de tijd, bij de migratie in de ruimte.

De volgende stap – en die heeft geleid tot de integratie van de migratieproblematiek in de oecologie – is gezet door Southwood (1962). Southwood stelde vast, dat migreren een dwingende noodzaak is voor insecten, die in efebere (dat wil zeggen vergankelijke) milieus leven. In zijn visie wordt de drijvende kracht voor het migreren gevormd door de habitat. De noodzaak tot migreren bestaat eveneens voor populaties, die bewoners zijn van heterogene habitats, waarbinnen de geschikte plekken zich steeds op andere plaatsen bevinden.

Het zal duidelijk zijn dat migratie volgens Williams' definitie niet op de zoëven genoemde situaties van toepassing is. Dergelijke verplaatsingen over meestal geringe afstanden duiden men vaak aan met de termen dispersie of zwerfen. Evenmin zou volgens de definitie van Williams het onvrijwillige transport van insecten door de wind – en dat vindt massaal plaats – als migratie kunnen worden beschouwd. Bovendien heeft Williams' definitie van de zijde van de oecologen kritiek ondervonden, omdat daarin het resultaat (de verplaatsing) en het middel waarmee dit wordt bereikt (bepaalde gedragingen) worden verenigd. Verwijderd men het „middel” uit de definitie van Williams,

dan reesteert alleen de „verplaatsing” en aldus werd migratie inderdaad door Baker (1978) in zijn grote boek over de evolutionaire oecologie van de migratie bij dieren gedefinieerd. Volgens deze ruime opvatting van migratie is de trek van de doodshoofdvlinder (*Acherontia atropos* (Linnaeus)) vanuit het mediterrane gebied een extreem voorbeeld uit een continue reeks van verplaatsingspatronen. Aan de andere kant van dit continuum bevindt zich de verplaatsing van een rups door middel van een spinseldraad van de ene boom naar de andere, zoals bij de kleine wintervlinder (*Operophtera brumata* (Linnaeus)) voorkomt.

Vóór de visie van Southwood pleit, dat een groot deel van de in het boekje over de Nederlandse trekvinders van Lempke (1972) genoemde soorten gebonden is aan ruderaal vegetaties, dat wil zeggen aan planten uit efemere milieutypen. Ook onder de micro's treft men hiervan voorbeelden aan, zoals het koolmotje (*Plutella xylostella* (Linnaeus); Plutellidae), *Udea ferrugalis* (Hübner); (Pyralidae) en *Nomophila noctuella* (Denis & Schiffermüller); (Pyralidae).

Lange tijd heeft men gemeend dat het type migratie, waarbij insecten zich ver buiten hun eigenlijke verspreidingsgebied begeven, alleen verklaarbaar zou zijn, wanneer hun nakomelingen in de herfst naar het zuiden terugkerden. Zulke retourvluchten zijn maar zelden waargenomen. Wanneer dergelijke migranten worden gezien als bewoners van efemere milieus, die bij het migreren extreem grote afstanden afleggen, wordt dit laatste begrijpelijk.

Al vaker was gewezen op het grote verschil tussen de problemen waarmee populaties in de stabiele milieus te maken hebben en die waarvoor de populaties in de efemere oecosystemen zich gesteld zien. MacArthur & Wilson (1967) hebben deze gedachte nader uitgewerkt. Het tijdelijk karakter van woonplaats gebiedt een snelle exploitatie, dat wil zeggen een hoge reproductiecapaciteit en een korte ontwikkelingstijd. De dieren die aan deze milieus zijn gebonden, moeten, zoals Southwood al duidelijk naar voren had gebracht, over goede verbreidingsmogelijkheden beschikken, teneinde de dan weer hier en dan eens daar ontstane,

geschikte milieus te kunnen bereiken. Wat de micro's betreft kunnen we hierbij denken aan tineiden, waarvan de rupsen in de vacht van een kadaver leven of aan momphiden, waarvan de rupsen aan wilgeroosje (*Chamaenerion angustifolium* (Linnaeus) Scopoli) op een kapvlakte gebonden zijn.

Aan de andere kant zijn er populaties die milieus bevolken, die gedurende langere tijd onveranderd blijven, zoals bij ongestoorde climaxvegetaties het geval is. Concurrentie, predatie en parasitisme zullen hier van veel groter belang zijn, dat wil zeggen dichtheidsafhankelijke processen zullen hier een overheersende rol spelen. Voor het begrip dichtheidsafhankelijk wordt verwezen naar Klomp & Van der Meijden (1985).

Refererend aan het logistisch model voor de populatiegroei worden de organismen, die zo snel mogelijk de beschikbare milieus koloniseren, „r-strategen” genoemd. De organismen in de aan weinig veranderingen onderhevige milieus worden als „K-strategen” aangeduid. Immers, laatstgenoemde populaties worden voornamelijk geconfronteerd met problemen, die verband houden met het handhaven van het niveau „K” uit het logistische model. Dit niveau „K” zal echter door de „r-strategen” zelden worden bereikt, omdat die steeds druk in de weer zijn met het opbouwen van nieuwe populaties. Derhalve bevinden de aantallen van deze populaties zich eigenlijk steeds in het stijgende gedeelte van de logistische curve.

Vanzelfsprekend zijn alle populaties niet gelijk in deze beide extremen in te delen, omdat in werkelijkheid van een continuum sprake is. Men zal dan ook worden geconfronteerd met soorten, die in meerdere of in mindere mate K- of r-strategie zijn dan andere.

Onderzoek naar de oorzaken en de gang van zaken bij migratie van vlinders in het veld is technisch erg lastig. Dit heeft tot gevolg gehad dat daarover tot dusver maar betrekkelijk weinig gegevens zijn gepubliceerd. Sommige oecologen zijn dan ook van mening, dat migratie in werkelijkheid nog van veel grotere betekenis is, dan men tot dusver al heeft kunnen vaststellen. Zij veronderstellen, dat insecten bij hoge populatiedichtheden veelvuldig emigreren en op

plaatsen terecht komen waar de aantallen lager zijn (Taylor & Taylor, 1983; Taylor, 1986). Daardoor ontwijken deze insecten zeer hoge populatiedichtheden met de daarmee gepaard gaande grote dichtheidsafhankelijke sterfte. Dit zou betekenen, dat migratie zich niet zou beperken tot de r-strategen, zoals Southwood meende, maar ook bij K-strategen vaak voorkomt, doordat hun aantallen in veel gevallen worden gereguleerd door dichtheidsafhankelijke migratie. Wordt deze zienswijze door de feiten ondersteund?

In Nederland is op de Hoge Veluwe de migratie van de dennespanner (*Bupalus piniaria* (Linnaeus)) uitvoerig onderzocht door Botterweg (1978). Hij concludeerde dat migratie van adulten in het veld slechts in geringe mate optrad en hij achtte het bovendien onwaarschijnlijk, dat deze verplaatsingen dichtheidsafhankelijk zouden zijn. Anderzijds zijn van de dennespanner uit ons land opvallend veel waarnemingen bekend van vlinders, vooral van wijfjes, die ver van de voedselplant op licht werden gevonden (Lempke, 1970). Bij de in Canada bestudeerde sparrenknoprupps (*Choristoneura fumiferana* (Clemens); Tortricidae) bleek, dat de migratie van de vlinders aanzienlijk kan zijn, maar daarbij kon geen dichtheidsafhankelijkheid worden vastgesteld (Morris, 1963). Ook bij de grijze lariksbladroller (*Zeiraphera diniana* (Guenée); Tortricidae), die in de Zwitserse Alpen werd bestudeerd, kan migratie van de adulten een belangrijke rol spelen bij het tot stand komen van de aantallen en bij deze soort kon bovendien dichtheidsafhankelijkheid worden aangetoond (Baltensweiler & Von Salis, 1975). Dempster (1971) stelde bij de jacobsvlinder (*Tyria jacobaeae* (Linnaeus)) in Engeland vast, dat dichtheidsafhankelijke migratie zowel bij de vlinders als bij de rupsen optrad.

Samenvallend moeten we in de eerste plaats opmerken, dat het veldonderzoek naar oecologische achtergronden van migratie nog in de kinderschoenen staat. Voorts kunnen we vaststellen, dat veel feitenmateriaal pleit voor de juistheid van de hypothese van Southwood. Evenwel, de zienswijze van de Taylor's, die veel moeilijker te verifiëren is, wordt gesteund door

de resultaten van een aantal veldonderzoekingen.

De integratie van migratie in de oecologie heeft gevolgen gehad voor het populatieconcept. Het inzicht, dat verplaatsingen bij insecten veel vaker voorkomen dan men veronderstelde, heeft de populatie zo mogelijk nog ongrijpbaarder gemaakt dan deze al was. Dit wordt bijvoorbeeld geïllustreerd door het onderzoek van Connor et al. (1983), die dertig soorten bladmineerders op individuele bomen bestudeerden. Op deze bomen, die door kooien van de buitenwereld waren afgesloten, stierven de mineerders spoedig uit. De bij hun veldexperimenten verkregen resultaten suggereren, dat de subpopulaties op de onderzochte bomen tot stand zijn gekomen door immigratie vanuit andere subpopulaties, die persistent zijn. Migratie moet eveneens ten grondslag liggen aan de grote hoeveelheid vouwmijnen, die men in het najaar op straatbeplanting kan aantreffen, zoals bijvoorbeeld die van *Phyllonorycter platani* (Staudinger) (Gracillariidae) op plataan (*Platanus* sp.). Immers, jaarlijks worden de afgevallen bladeren (inclusief de popjes) opgeruimd!

Literatuur

- BAKER, R. R., 1978. *The evolutionary Ecology of Animal Migration*: 1-1012. Hodder and Stoughton, London.
- BALTENSWEILER, W. & G. VON SALIS, 1975. Zur Dispersionsdynamik der Falter des Grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera diniana* Gn., Tortricidae). - *Z. angew. Ent.* 77: 251-257.
- BOTTERWEG, P. F., 1978. Moth behaviour and dispersal of the Pine Looper, *Bupalus piniarius* (L.) (Lepidoptera, Geometridae). - *Neth. J. Zool.* 28: 341-464.
- CONNOR, E. F., S.H. FAETH & D. SIMBERLOFF, 1983. Leafminers on oak: The role of immigration and in situ reproductive recruitment. - *Ecology* 64: 191-204.
- DEMPSTER, J. P., 1971. The population ecology of the cinnabar moth, *Tyria jacobaeae* L. (Lepidoptera, Arctiidae). - *Oecologia* 7: 26-67.
- KENNEDY, J. S., 1961. A turning point in the study of insect migration. - *Nature, Lond.* 180: 785-791.
- KLOMP, H. & E. VAN DER MELJEN, 1985. Populatiodynamica. In: *Inleiding tot de oecologie* (K. Bakker et al. eds.): 150-187. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht, Antwerpen.
- LEMPKE, B. J., 1970. Catalogus der Nederlandse Macrolepidoptera (zestiende supplement). - *Tijdschr. Ent.* 113: 125-252.

- MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON, 1967. *The Theory of Island Biogeography*: 1-203. Princeton, New Jersey.
- MORRIS, R. F. (ed.), 1963. The dynamics of epidemic Spruce Budworm populations. - *Mem. ent. Soc. Can.* 31: 1-332.
- SOUTHWOOD, T. R. E., 1962. Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. - *Biol. Rev.* 37: 171-214.
- TAYLOR, L. R., 1986. The Four Kinds of Migration. In: *Insect Flight, Dispersal and Migration* (W. Dantharayana ed.): 265-280. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- TAYLOR, L. R. & R. A. J. TAYLOR, 1983. Insect migration as a paradigm for survival by movement. In: *The Ecology of Animal Movement* (I. R. Swingland & P. J. Greenwood eds.): 181-214. Clarendon Press, Oxford.
- WILLIAMS, C. B., 1930. *The Migration of Butterflies*: 1-473. Oliver and Boyd, Edinburgh, London.
- WILLIAMS, C. B., 1958. *Insect Migration*, 1-13: 1-235. Collins, London.