

B. Als de abiotische en planologische voorwaarden echter gunstig zijn kunnen ook gebieden uit de categorie C gekozen worden. Deze voorwaarden zijn o.a.: een breed achterliggend duinterrein, met een hoog opbollende waterspiegel, en daardoor sterke afstroming en kwel, het ontbreken van waterwinning in het achterliggende duingebied en het ontbreken van een ingewikkelde infrastructuur in de duinzoom.

Naast het inrichten van verspreid liggende kleinere terreinen kan ook gedacht worden aan één of enkele grote duinzoomgebieden (bijv. één in het Duindistrikt en één in het Wadden-distrikt) die tesamen met het aangrenzende duingebied en een strook polderland, integraal extensief beheerd kunnen worden. Bij een extensief begrazingsbeheer zouden zowel de macrogradiënt als de microgradiënten binnen een dergelijk gebied optimaal ontwikkeld kunnen worden. Alle successiestadia, van pioniervegetatie tot opgaand bos, kunnen bij een dergelijk beheer naast elkaar voorkomen. Het ligt binnen de mogelijkheden om een gebied te ontwikkelen met dezelfde kwaliteit als de Miente een eeuw geleden had.

Bij het Noordhollands duinreservaat is men reeds op bescheiden schaal begonnen met de aankoop van gronden rond het binnenduinasland het Vennewater. Een voorbeeld dat op grotere schaal navolging verdient.

Literatuur

- Baayens, G. J., 1985. Over grenzen. *De Levende Natuur*. 86: 102-110.
- Bakker T. W. M., J. A. Klijn & F. J. van Zadelhoff, 1979. Duinen en duinvalleien. Pudoc Wageningen.
- Beyersbergen, J., J. Vermue & W. van Wijngaarden, 1982. De verarming van de plantengroei in de duinen van Goeree. *Duin* 5, 1. 3-10.
- Eeden, F. W. van, 1886. *Onkruid*. Heruitgave 1974. Schuyt & Co c.v. Haarlem.
- Hammen, H. van der & S. van 't Hof, 1983. Duinbeken. *Natura* 80, 1. 80-87.
- Heimans, E. & J. P. Thijsse, 1898. *In de Duinen*. W. Versluys, Amsterdam.
- Holkema, F., 1870. *De plantengroei der Nederlandsche Noordzee-eilanden*. Heruitgave 1976. Interbook international B.V. Schiedam.
- Melman, D., 1984. Duinen, bossen en bollen velden. *Duin* 7, 3. 9-11.
- Provinciale Waterstaat Noord-Holland, 1979-1985. *Provinciale Milieu-inventarisatie*. Haarlem.

Stuyfzand, P. J., 1985. Hydrochemie en hydrologie van het duingebied tussen Egmond en Wijk aan Zee. KIWA N.V. Rijswijk rapport nr. SWE-85.012.

Thijsse, J. P., 1927. *Texel. Verkade-album*. Zaandam.

Wams, T. J. & F. Wemelsfelder, 1984. *Grondwaterkwaliteit en vegetatie op Schiermonnikoog*. Laaglandbekenproject nr. 7 R.U. Groningen.

Wevers, Th., 1921. De plantengroei van het eiland Goeree in verband met zijn bodems en geschiedenis. *Nederlandsch Kruidkundig Archief*. 1921. 80-115.

Summary

The dune-fringe, an area with good opportunities for nature conservation

In The Netherlands there are a great many transitional zones, which are often rich in plant species. One of those zones was located between the dunes and the polder-area. The wealth of plant species there was caused by the following circumstances:

- The dunes are poor in nutrients,
- This state could persist because of the higher level of the dunes compared with the joining polder-area.

— From the polder-area to the dunes the human influence was gradually decreasing. As a result of this a transitional zone with a high natural value was created between the dunes and the polder-area, called the dune-fringe-zone. Nowadays this zone is almost completely gone, mainly due to the agricultural development. The small dunes in the dune-fringe-zone, the so-called 'nollen', were levelled and the micro-relief has vanished. At the same time the manuring and fertilizing of this zone was increased enormously. Small differences in waterquality, caused by the emerging dunewater, are no longer reflected by the vegetation. The transitional zone between the dunes and the polder-area has become very narrow.

Yet nature conservation has good opportunities in the former dune-fringe-area. The dunes are still poor in nutrients. They are mainly owned by nature conservation organisations. If these organisations buy the agricultural land bordering the dunes, there is a great possibility for parts of the former dune-fringe-zone to regenerate. Small scale experiments have shown this already: several of the former plant species reappeared within ten years.

C. ten Haaf
Emmastraat 45b
1814 DM Alkmaar

Dr. Ir. T. W. M. Bakker
S.B.B. afd. W.B.L.
Postbus 20020
3502 LA Utrecht

Dagvlinders en grote herbivoren

F. A. Bink &
J. G. van der Made

Deel 2. Invloed van grote herbivoren op voedselbronnen en landschap

Deel 1 van dit artikel heeft laten zien welk verband er bestaat tussen de eigenschappen van dagvlinders en hun voedselkeuze en landschapsvoorkeur (*De Levende Natuur* 87, 5). In dit tweede en laatste deel wordt ingegaan op de invloed die grote herbivoren hebben op de planten en het landschap en daarmee op de dagvlinderfauna.



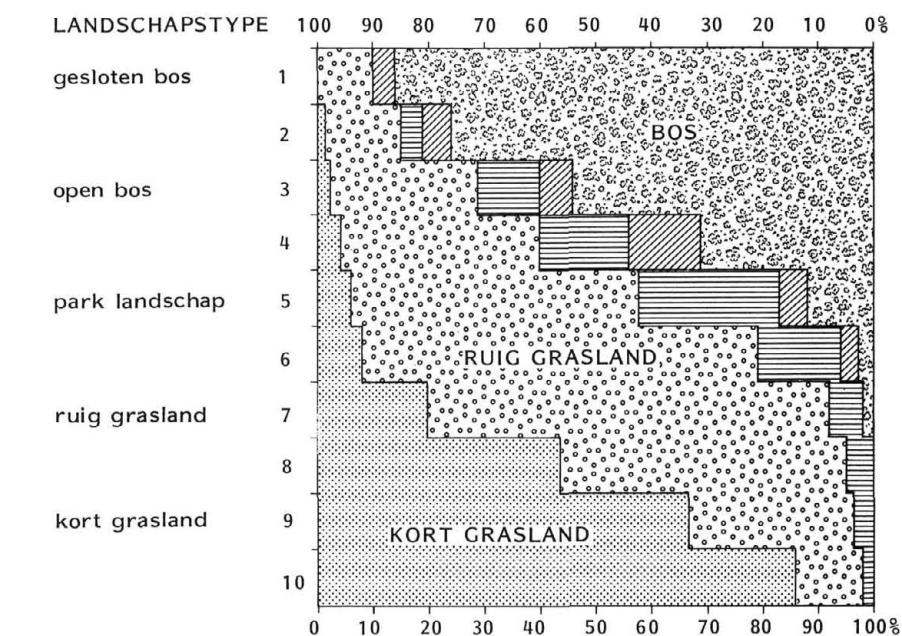
Bosparelmoervlinder (*Mellicta athalia*) Een soort van korte, grazige vegetaties langs bosranden en in bossen. Rups leeft op Hengel, Smalle weegbree en Veldereprijs. Roel van Beek/RIN

Fig. 1: Indeling landschapstypen naar verhouding bos — struweel — ruig — kort. Classification of landscape types after their proportion wood — shrub — tall grass — short turf area.

struweelontwikkeling bij
 jaarroudbeweidung
 seizoenbeweidung

Een terrein in onze klimaatzone dat aan zijn lot wordt overgelaten, zal na verloop van tijd een vegetatie dragen die voornamelijk uit bomen bestaat. In grote delen van Nederland zal dit op de matige vruchtbare tot schrale, droge zandgronden een Eiken-berkenbos of een Beukenbos zijn. Door de graasactiviteiten van grote herbivoren kan de ontwikkeling naar bos belet worden en tegelijkertijd een korte, grazige vegetatie ontstaan. In dit krachtenspel met aan de ene zijde de ontwikkeling naar bos en aan de andere zijde de grazende herbivoor die de planten afvreest, stuktrapt en zijn urine en mest er op deponereert, heeft iedere handeling zijn eigen effect. Wanneer er weinig herbivoren zijn, zal het bos gaan domineren, wanneer er veel herbivoren zijn, zal de door hen in stand gehouden graslandbegroeiing overheersen. Wat ons vooral interesseert is hoe dit proces verloopt en welke aspecten daaraan zitten. Voor de betrekkingen tussen dagvlinders en grote herbivoren zijn de volgende aspecten van belang:

- de verhouding tussen oppervlakten bos en grasland en het ruimtelijke verdelingspatroon, alsmede de structuur van de vegetaties,
- de invloed op de soortensamenstelling van de vegetaties,
- het verschuiven in de ontwikkelingscyclus van de planten,
- het versnellen van de voedingsstofenkringloop,



- het herverdelen van de plantevoedende stoffen

Het complex van factoren, zoals klimaat, bodemgesteldheid, soort herbivoor, grootte van het terrein en mate van begrazing, leiden op den duur tot de ontwikkeling van landschapstypen die men naar de verhouding tussen bos en grasland, kan aanduiden met: gesloten bos, open bos, parklandschap en open grasland. In figuur 1 wordt aangegeven hoe de verschillende landschapstypen hier gedefinieerd worden. De vermelde

getallen zijn ontleend aan de studie van Lotz en Poorter (1983). Deze figuur geeft alleen de verhouding in oppervlakte van de begroeiingstypen weer, maar zegt niets over het patroon waarin deze in de ruimte verdeeld zijn. Dit patroon wordt in sterke mate bepaald door de variatie in de bodem en de vorm en grootte van het terrein waarin de grote herbivoren rond lopen. Bij de bespreking van de eigenschappen van de dagvlinders zijn herhaaldelijk de mantel- en zoomvegetaties ter sprake gekomen. Deze zijn ge-

TABEL 1 Verdeling dagvlinders over de landschappen

		LANDSCHAPSTYPEN									
		BOS		PARK			RUIG KORT				
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Op bomen en struiken levende soorten											
WITJES											
groot geaderd witje	<i>Aporia crataegi</i>										
citroenvlinder	<i>Gonepteryx rhamni</i>										
BLAUWTJES											
berkepage	<i>Thecla betulae</i>										
eikepage	<i>Quercusia quercus</i>										
bruine eikepage	<i>Nordmannia ilicis</i>										
vuilboomblauwtje	<i>Celastrina argiolus</i>										
VOSSEN											
weerschijnvlinder	<i>Apatura iris</i>										
ijsvogelvlinder	<i>Limenitis camilla</i>										
rouwmantel	<i>Nymphalis antiopa</i>										
grote vos	<i>Nymphalis polychloros</i>										
Op kruiden levende soorten											
PAGES											
koninginnepage	<i>Papilio machaon</i>										
WITJES											
groot koolwitje	<i>Pieris brassicae</i>										
knolletwitje	<i>Artogeia rapae</i>										
klein geaderd witje	<i>Artogeia napi</i>										
oranjetipje	<i>Anthocharis cardamines</i>										
BLAUWTJES											
groentje	<i>Callophrys rubi</i>										
vuurvlindertje	<i>Lycaena phlaeas</i>										
bruine vuurvlinder	<i>Heodes tityrus</i>										
heideblauwtje	<i>Plebejus argus</i>										
bruin blauwtje	<i>Aricia agestis</i>										
klaverblauwtje	<i>Cyaniris semiargus</i>										
icarusblauwtje	<i>Polyommatus icarus</i>										
VOSSEN											
dagpauwoog	<i>Inachis io</i>										
atalanta	<i>Vanessa atalanta</i>										
distelvlinder	<i>Chyntia cardui</i>										
kleine vos	<i>Aglais urticae</i>										
gehakkelde aurelia	<i>Polygonia c-album</i>										
landkaartje	<i>Araschnia levana</i>										
PARELMOERVLIJNDERS											
keizersmantel	<i>Archynnis paphia</i>										
grote parelmoervlinder	<i>Mesoacidalia aglaja</i>										
duinparelmoervlinder	<i>Fabriciana niobe</i>										
kleine parelmoervlinder	<i>Issoria lathonia</i>										
zilvervlek	<i>Clossiana euphrosyne</i>										
veldparelmoervlinder	<i>Melitaea cinxia</i>										
bosparelmoervlinder	<i>Melicta athalia</i>										
DIKKOPJES											
aardbeivlinder	<i>Pyrgus malvae</i>										
bruin dikkopje	<i>Erynnis tages</i>										
Op grassen levende soorten											
ZANDOOGJES											
dambordje	<i>Melanargia galathea</i>										
heivlinder	<i>Hipparchia semele</i>										
kleine heivlinder	<i>Neohipparchia statilinus</i>										
bruin zandoogje	<i>Maniola jurtina</i>										
koelvinkje	<i>Aphantopus hyperantus</i>										
oranje zandoogje	<i>Pyronia tithonus</i>										
hooibeestje	<i>Coenonympha pamphilus</i>										
tweekleurhooibeestje	<i>Coenonympha arcania</i>										
bont zandoogje	<i>Pararge aegeria</i>										
argusvlinder	<i>Lasiommata megera</i>										
DIKKOPJES											
bont dikkopje	<i>Carterocephalus palaemon</i>										
zwartsprietdikkopje	<i>Thymelicus lineola</i>										
geelsprietdikkopje	<i>Thymelicus sylvestris</i>										
kommavlinder	<i>Hesperia comma</i>										
groot dikkopje	<i>Ochlodes venata</i>										
Totaal aantal soorten per landschapstype		4	9	19	30	38	32	32	28	22	7

Tabel 1: Verdeling dagvlinders over de landschappen.

Distribution over the landscape types of the butterfly species after their habitat preference.

bonden aan de grenzen van vegetatiepatronen. Een kwantitatieve aanduiding hiervan zou de lengte van de grenzen tussen de verschillende begroeiingstypen moeten zijn. Dit is echter nog niet uitvoerbaar.

De beschouwing van de betrekking tussen dagvlinders en grote herbivoren zal gericht zijn op de indirecte invloed van begrazing. De directe invloed van de grote herbivoren voor de insecten is in de regel negatief. De rupsen kunnen met de planten mee opgegeten worden of verpletterd onder de hoeven. Van vele echte graslandvlinders blijken de rupsen zich wel in te dekken tegen dit gevaar, door zich overdag diep te verschuilen in de vegetatie of zich direct van de plant te laten vallen zodra ze onraad bespeuren via bodemtrillingen of het gesnuif van een rund of paard. Bovendien kan er concurrentie optreden doordat de grote herbivoor de planten opeet die de kleine herbivoor, het insect, ook nodig heeft. In de praktijk ziet men dat een terrein dat zeer lang beweide is en waarvan de beweiding plotseling gestaakt wordt, in de eerste jaren daarna een veel talrijker vlinderbevolking heeft. Vervolgens neemt het aantal individuen en soorten geleidelijk af tegelijk met de veranderingen in de vegetatie. Welke soorten dagvlinders er bij een bepaalde begrazingsintensiteit in een terrein kunnen voorkomen, wordt in dit artikel besproken. Eerst worden nog de verschillende aspecten van begrazing onder de loep genomen.

Verhouding bos-grasland

Op een eenmaal afgegrasde plek in het grasland treedt hergroei op en de herbivoor zal bij voorkeur na enige tijd hier terugkeren om van de sappige hergroei te vreten. Een plek die in de voorzomer niet afgegrasd wordt, zal in de nazomer weinig in trek zijn doordat het gras dan minder voedingswaarde bezit. Gevolg: er treedt een patroon op van ruige en korte grazige begroeiingen in een lint- of mozaïekachtige vorm. In de ruige delen krijgt de ontwikkeling naar bos in principe een kans. De oppervlakteverhouding tussen bos en kort grasland wordt bepaald door de vruchtbaarheid van de bodem en de intensiteit van het grazen.

Er zijn bosvlinders (o.m. Ijsvogelvlinder) en vlinders die alleen van het open veld houden (o.m. Groot koolwitje, Distelvlinder, Duinparelmoervlinder). Een terrein met zowel bos als gras-



land kan een dagvlinderfauna herbergen waarin soorten van beide typen vertegenwoordigd zijn. Aan de hand van grootte en hoedanigheid van het bos, respectievelijk het grasland, kan aangegeven worden welke soorten er in een bepaald landschapstype kunnen voorkomen. Van de 52 soorten dagvlinders die in beschouwing genomen zijn, is 6% als bosvlinder en 54% als vlinder van het open veld te karakteriseren. De resterende 40% omvat soorten die normaal niet voorkomen in vrijwel gesloten bossen en evenmin in geheel open velden, maar alleen in terreinen waarin zowel bos of struweel als grasland aanwezig is. Het is te verwachten dat de soorten uit deze groep die voor hun ontwikkeling op grazige vegetatie zijn aangewezen, op grond van verscheidenheid in microklimaat de combinatie van bos en grasland nodig hebben. De eerder besproken Keizersmantel is daarvan een voorbeeld. De dagvlindersoorten van de korte vegetaties waarvan de rupsen op planten leven zoals Weegbree (*Plantago spec.*), Veldzuring (*Rumex acetosa*), Reigersbek (*Erodium spec.*), Rolklover (*Lotus spec.*) of Viooltje (*Viola spec.*), vormen een groep waarvan de betrekking met een bepaalde plantengemeenschap duidelijk is aan te geven. Het zijn vrijwel allemaal soorten van het open veld. De vraag is echter in hoeverre deze soorten ook in licht bebost terrein kunnen leven. Het microklimaat, de landschapsstructuur en het vegetatiepatroon moeten in dat geval passen bij de eigenschappen van de vlinder. Enkele soorten zijn in dit opzicht zeer tolerant, ze komen voor over de gehele reeks van kleine bosweides tot grote, open vlakten. Voorbeelden: Bruin zandoogje, Hooibeestje en Vuurvlinderdertje.

Nu de verschillende landschapstypen gedefinieerd zijn naar hun verhouding tussen de oppervlakten bos-struweel-ruig-kort (ruig = grazige vegetatie hoger dan 25 cm, kort = grazige vegetatie lager dan 25 cm) en de betrekking tussen dagvlinders en begroeiingstype geschetst is, ligt de uitdaging klaar om van de 52 dagvlindersoorten aan te geven over welk traject van bos naar korte vegetatie iedere soort voorkomt. Dit is gebeurd in tabel 1. De randvoorwaarde die gesteld wordt, is dat het terrein een oppervlakte heeft van tenminste 100 ha. In dat geval kunnen er 30 van de gekozen 52 soorten aanwezig zijn indien alle begroeiingstypen

voorkomen. Volgens deze tabel treedt het optimum op bij type 5, het parklandschap.

Soortensamenstelling

Het grazen bevoordeelt de plantesoorten die hun groeipunten vlak bij de grond hebben (en daardoor relatief tolerant zijn voor begrazing) en de plantesoorten die een mechanische (stekels, sterke beharing, houtigheid) of een chemische (giftige of vaatremmende stoffen) afweer hebben tegen grote herbivoren. Het betreden geeft bodembeschadiging; plantesoorten die kiemen in naakte bodem krijgen een kans op de plaatsen waar de hoeven een open plek hebben gemaakt.

Van veel plantesoorten is bekend dat zij goed gedijen in vegetaties die regelmatig afgegrasd worden en waar betreding plaatsvindt. Engels Raaigras (*Lolium perenne*), Kamgras (*Cynosurus cristatus*), Beemdgras (*Poa spec.*), Duizendblad (*Achillea millefolium*), Grote weegbree (*Plantago major*), Witte Klaver (*Trifolium repens*) en Akkerdistel (*Cirsium arvense*) zijn opvallende soorten in onze graslanden die alleen beweid worden. De giftige kruiden zoals Sint Jacobskruid (*Senecio jacobaea*) en de steekelige zoals Kattedoorn (*Ononis spinosa*), Speer- en Akkerdistel (*Cirsium vulgare* en *C. arvense*) weten in de regel de grote herbivoren goed van zich af te houden. De weinig giftige, onsmakelijke of weinig voedzame worden zo nu en dan mee afgegrasd. Het gras Smele (*Deschampsia cespitosa*) met zijn scherpe en stugge bladeren wordt door grote herbivoren gemeden, doch de grasetende insecten eten het over het algemeen graag. In het algemeen is de soortenrijkdom aan grassen en kruiden aanzienlijk groter dan in bossen of onbeweide grazige vegetaties. (Hooilanden zijn graslanden die door de mens mechanisch 'afgegrasd' worden.) Op grond van deze grotere rijkdom aan plantesoorten kan men reeds in begraasde graslanden een grotere rijkdom aan vlindersoorten verwachten. Onder de Europese blauwtjes en parelmoervlinders zijn nogal wat soorten die vrijwel uitsluitend in beweide graslanden voorkomen, o.a. Klaverblauwtje, Bruin blauwtje en Veldparelmoervlinder.

Verschuiving in de ontwikkelingscyclus

Door het afgrazen of stuktrappen gaan vele plantesoorten opnieuw groeien en

bloeien. Ze zijn dan veel langer aanwezig in de vorm van jonge of bloeiende planten dan zonder begrazing. Dit is van grote betekenis voor de dagvlindersoorten die meer dan één generatie per jaar maken. De eerste generatie van de Koninginnepage vliegt in mei-juni, de tweede eind juli-augustus (en soms een derde in september). De vlinder kiest kleine, jonge planten uit om er eieren op te leggen. Voor de voorjaarsgeneratie is dat geen probleem, maar de zomergeneratie komt in moeilijkheden. Dit geldt in het bijzonder voor die streken waar de Koninginnepage aangewezen is op de Wilde peen (*Daucus carota*) als voedselplant. De vlinder zal in de zomer alleen geschikte planten vinden in graslanden die voor een groot deel kortgegrasd zijn (landschapstypen 7 en 8, ruig grasland tot overwegend kort grasland). De op dat tijdstip bloeiende en zaaddragende planten negeert de vlinder. Hetzelfde geldt voor het Klaverblauwtje dat voor zijn voortplanting aangewezen is op Rode klaver (*Trifolium pratense*) die pas begint te bloeien. In onze streken geldt het ook voor het Bruin blauwtje dat overwegend op Reigersbek leeft. Beweide graslanden vallen niet op door een grote bloemenrijkdom, in tegenstelling tot ouderwetse hooilanden. Wel zijn er over een lange periode, tot laat in de nazomer, nectarrijke bloeiplanten aanwezig, met name Speerdistel en Brunel (*Prunella vulgaris*).

Versnelling van de voedingsstofenkringloop

Begrazing versnelt de afbraak van planteden tot mineralen, waardoor de productie van de korte vegetaties verhoogd wordt. Door begrazing kan in kalkgraslanden de jaarproductie tweemaal en in vochtige graslanden zelfs driemaal verhoogd worden ten opzichte van de 'standing crop' (de jaarlijkse bovengrondse gewasproductie) zonder invloed van grazers (Crawley, 1983). Voor alle herbivoren betekent dit dat er voedsel van een hogere voedingswaarde gedurende een langere periode beschikbaar is. Er treden echter twee belangrijke neveneffecten op die op den duur van veel invloed zijn op de vegetatie. In de eerste plaats wordt de vorming van een strooisellaag tegengegaan en dit heeft grote gevolgen voor zowel de samenstelling van vegetatie als de bodemfauna. Een vegetatie zonder strooisellaag heeft een armere fauna aan bodeminsekten maar



Borkumer Paradis, voorbeeld van het landschapstype 4: open bos
Borkumer Paradis, example of the landscape type 4: open woodland
foto Maurits Gleichman

Junner Koeland, koeien in *Glyceria* vegetatie. Voorbeeld van het landschapstype 5: parklandschap
Junner Koeland, cows in *Glyceria* vegetation. Example of the landscape type 5: 'parklandscape'

Kommavlinde (*Hesperia comma*)
Een soort die hitte en droogte niet deren. Verkiest het open, ruime veld met zeer schrale, grazige vegetaties.
foto Roel van Beek/RIN



een rijkere vegetatie aan één- en tweejarige plantesoorten. Het tweede effect is de mogelijkheid van sterkere uitloging van de bodem door regenval. Op goed doorlatende bodems kan begrazing een duidelijk verschrallend effect hebben omdat de voedingsstoffen uit de wortelzone bij een intensievere kringloop sneller kunnen uitspoelen naar diepere lagen.

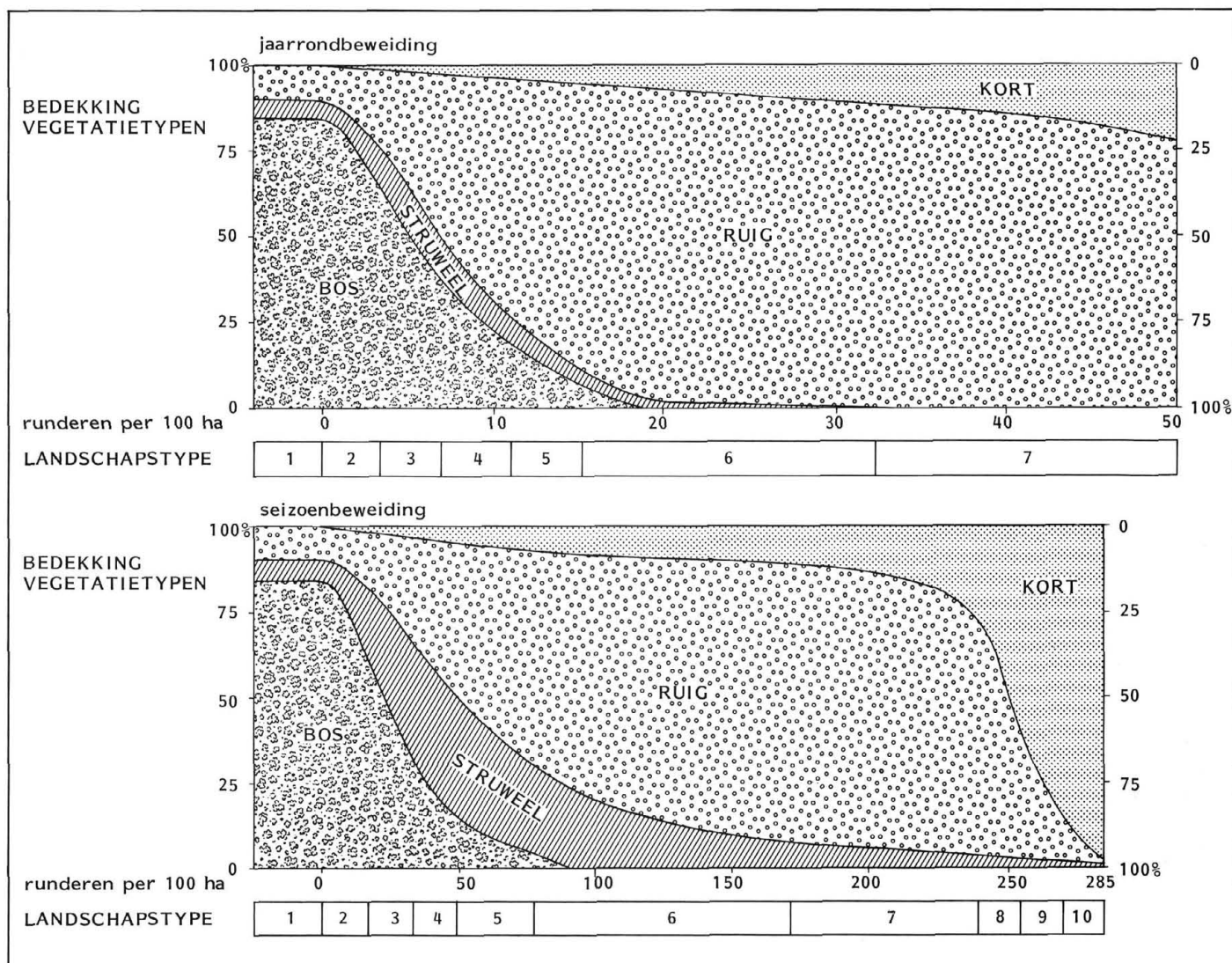
In de vanouds begraasde terreinen als Junner Koeland en Borkumer Paradis, blijven de hoger gelegen zandruggen uiterst schraal en dragen een Buntgrasvegetatie waarin de Heivlinde en Kommavlinde voorkomen. Voor de vlindeersoorten die meer dan één generatie per jaar maken is in feite de combinatie van het versnellen van de voedingsstoffenkringloop (geeft een hogere productie gedurende een langere periode) en het verschuiven in de ontwikkelingscyclus (hernieuwde groei na afvreten of beschadigen) van belang.

Herverdeling van voedingsstoffen

Binnen een terrein waar grote herbivoren actief zijn, vindt een herverdeling van plantevoedende stoffen plaats. De voorkeur van de dieren om op de ene plaats te grazen en op de andere vaak te rusten (en te defaeceren) doet de ene plaats verschrallen (vreten en afvoeren) en de andere plaats relatief bemesten. Konijnen hebben hun vaste latrineplekken, hetgeen aan de plaatselijke vegetatie goed te zien is. Schapen rusten op bepaalde plaatsen waardoor 35% van hun keutels gedeponeerd wordt op 5% van de begraasde ruimten (Crawley, 1983). Bij paarden is dit nog sterker. Begrazing kan op den duur tot een differentiatie in bodemvruchtbaarheid leiden en daaraan gekoppeld ook in de vegetatiesamenstelling: op de schrale plaats Buntgas (*Corynephorus canescens*) en Schapegras (*Festuca ovina*), op de bemeste Brandnetel (*Urtica spec.*) en Akkerdistel. In de vanouds beweidde gebieden als Junner Koeland en Borkumer Paradis lopen de produktieniveaus van de verschillende grazige vegetaties uiteen van minder dan 1 tot meer dan 10 ton per ha per jaar.

Vandaar dat in deze terreinen zowel typische schraallandsoorten voorkomen (Heivlinde, Kommavlinde) als soorten van hoog produktieve vegetaties (Kleine vos, Groot koolwitje, Groot dikkopje).

Op de Hoge Veluwe en in het Kootwijkerzand komen Buntgrasvegetaties voor



waarvan het produktieniveau zelfs onder de 1 ton per ha per jaar, zo tussen de 200 tot 500 kg per ha per jaar ligt. Dat is het domein van de in Noordwest-Europa tegenwoordig uiterst zeldzame Kleine heivlinder, een specialist van schrale steppevegetaties. De graslanden waar de meeste soorten dagvlinders in voorkomen, hebben een produktieniveau tussen de 3 en 5 ton per ha per jaar.

Samenhang dagvlinderfauna en aantal grote grazers.

In het voorafgaande zijn een vijftal aspecten genoemd die betrekking hebben op de indirecte invloed van grote herbivoren op de samenstelling van een dagvlinderfauna. Om deze invloed nader te onderzoeken moet allereerst de oppervlakteverhouding bepaald worden tussen bos en grasland die naast elkaar kunnen blijven bestaan bij aanwezigheid van grazende herbivoren.

Lotz & Poorter (1983) hebben dit probleem aangepakt door middel van

het simulatiemodel 'Procos'. Daarbij werd uitgegaan van een grazige vegetatie die een gewasproduktie had van 5,5 ton droge stof per ha per jaar, gemeten als 'standing crop'. Er wordt gemeten hoeveel voedsel de verschillende begroeiingstypen bos, struweel, ruig en kort grasland elk afzonderlijk de runderen of schapen konden bieden en wat de hergroei was bij het afgrazen. De hoeveelheid die per jaar gegeten wordt ten opzichte van de jaarlijkse gewasgroei bepaalt de oppervlakteverhouding tussen bos en grasland. Op ons verzoek heeft Poorter het programma zover uitgewerkt dat er een situatie ontstond van maximaal mogelijke veebezetting, zonder dat de dieren behoeven te worden bijgevoerd om in leven te blijven. Bij een jaarrond-beweiding, waarbij de dieren ook 's winters in het veld aan de kost moeten komen, kunnen er dan 50 runderen per 100 ha leven, waarbij het landschap zich zal ontwikkelen tot een totaal open vlakte waarvan 77% bestaat

Fig. 2: Resultaten van het rekenmodel 'Procos'.

Results of the model 'Procos', describing the proportion wood — shrub — tall grass — short turf (ordinate) and the number of cattle (abscissa) at a production of 5.5 ton/ha. y of the herblayer for a year round and for summer grazing.

uit ruig grasland en 23% uit kort grasland. Bij een seizoenbeweiding van half april tot half oktober, kunnen volgens deze berekening maximaal 285 runderen op 100 ha grazen (produktieniveau van het grasland 5,5 ton per ha per jaar!).

Volgens dit rekenmodel ontstaat een landschap dat bestaat uit geheel kort gegraasd grasland met mogelijk hier en daar een doornstruikje. De resultaten die met dit rekenmodel zijn verkregen, worden grafisch weergegeven in figuur 2. De daarin vermelde nummers van de landschapstypen zijn ontleend aan figuur 1. De belangrijkste lering die men uit dit model kan trekken is:

- het landschap verandert sterk bij een geringe verandering in graasintensiteit onder lage en hoge veebezettingen;
- er ontstaan verschillende typen landschappen afhankelijk van de duur van beweiding. Bij jaarrondbeweiding ontstaat er weinig struweel en kort grasland, bij seizoenbeweiding naar verhouding juist veel struweel en kort grasland;
- de veebezetting voor het doen ontstaan van ongeveer gelijke landschapstypen is bij een jaarrondbeweiding vijfmaal lager dan bij een seizoenbeweiding.

De volgende stap wordt nu het koppelen van de betrekking dagvlinderfauna-landschapstype aan die van landschapstype-begrazingsintensiteit. Uit de som

van het aantal soorten per landschapstypen volgt de verdeling van het aantal soorten over deze landschapstypen. Dit is in figuur 4 grafisch weergegeven. Volgens deze voorstelling van zaken treedt de rijkste dagvlinderfauna op bij een veebezetting van 10 tot 15 runderen per 100 ha in een jaarrondbeweiding en bij een veebezetting van 50 tot 75 per 100 ha runderen in een seizoenbeweiding. Dit geldt dan voor een situatie in het Nederlands klimaat bij een productie van 5,5 ton per ha per jaar van de grazige vegetatie. Er zijn dan maximaal 38 soorten dagvlinders te verwachten in terreinen die tenminste 100 ha groot zijn. Een van de knelpunten in deze benadering is de variatie in productie van de vegetatie. In de terreinen die model staan voor deze studie, o.a. het Junner Koeland en het Borkumer Paradis, zijn delen aanwezig die sterk afwijken van het gehanteerde produktniveau van 5,5 ton ha. per jaar. In deze terreinen komen dagvlinders voor die gebonden zijn aan veel lagere niveaus (Heivlinder, Heideblauwtje, Kommavlinder) en aan hogere niveaus (de op Brandnetel levende Vossen: Landkaartje, Gehakkelde aurelia, Atalanta, Dagpauwoog en Kleine vos). De verschillen in bodemgesteldheid en de mate waarin grote herbivoren de daaraan gekoppelde verschillen in vegetatie geaccentueerd hebben, spelen een belangrijke rol in de samenstelling van de dagvlinderfauna. Verder dient men

er zich goed rekenschap van te geven dat de genoemde uitkomsten het resultaat zijn van een rekenmodel, waarin van een aantal veronderstellingen is uitgegaan, gebaseerd op de thans beschikbare kennis.

Blik over de grenzen

In de literatuur zijn nog maar weinig voorbeelden gegeven over de betrekking tussen dagvlinders en grote herbivoren. Een inmiddels klassiek voorbeeld is afkomstig uit Engeland. Dit heeft betrekking op het uitsterven van het Groot blauwtje (*Maculinea arion*). Deze soort kwam vroeger ook in Nederland voor, in het grensgebied tussen Groningen en Drenthe en bij Winterswijk. In Engeland kwam de soort voor in het zuidoosten op kalkgraslanden die sinds mensenheugenis door schapen beweid werden. Rond de eeuwwisseling is de schapenteelt in Zuid-Engeland vrijwel verdwenen, maar de konijnen namen een deel van het graaswerk over. Na de introductie van myxomatose aan het eind van de jaren vijftig, verdween ook deze vorm van begrazing. Het Groot blauwtje begon toen sterk achteruit te gaan en in 1979 werd de laatste vlinder gezien (Thomas, 1979). Uit het karteringswerk in België in het kader van de European Invertebrate Survey bleek dat het merendeel van de uitgestorven dagvlinders karakteristieke soorten zijn van droge, schrale graslanden. De extensieve bewei-

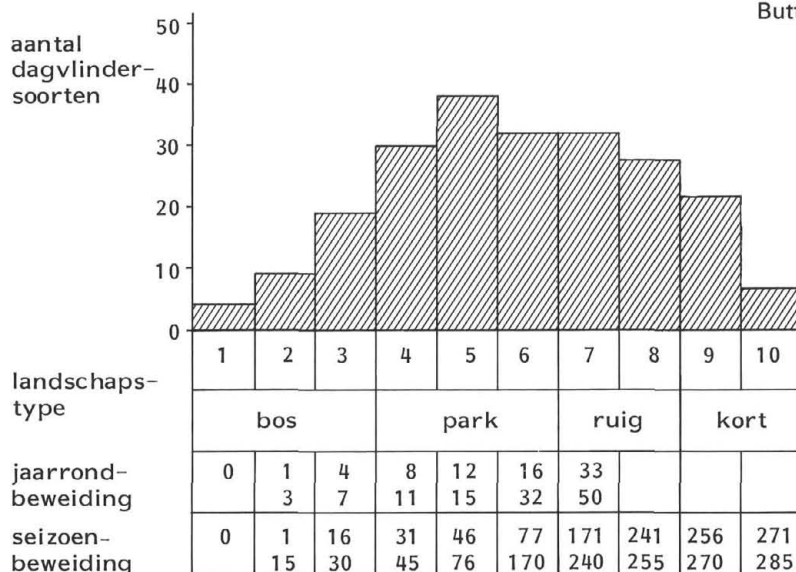
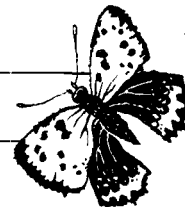


Fig. 3: Dagvlinderfauna en begrazingsintensiteit.
Butterfly fauna and grazing intensity.

minimum
maximum
runderen
per
100 ha
minimum
maximum



ding als gebruiksvorm van arme gronden is ook daar verdwenen en vele schrale graslanden zijn ingeplant met dennen (Leclercq et al., 1980). Niet gedocumenteerd maar wel bekend uit mondelinge mededelingen, is o.a. het uitsterven van de Apollovlinder (*Parnassius apollo*) in de Vogezen en in Zuid-Zweden. Op deze voormalige vliegplaatsen kwam vroeger ook extensieve beweiding voor. Het Zweedse eiland Öland, waar op vele plaatsen nog ouderwetse vormen van veeteelt in zwang zijn, is thans een van de vlindertrijkste gebieden van het Europese laagland.

Toch moet men wel oppassen met de uitspraak dat beweiding goed is voor de dagvlinders. In werelddelen waar landschappen met kortgegrasde graslanden voorheen zeldzaam waren, blijkt dat recent ontstane weidegronden waar nu runderen of schapen grazen, arm zijn aan dagvlinders. In Australië, waar pas twee eeuwen geleden met de schapenteelt en rundveehouderij begonnen is, zijn plaatselijke situaties ontstaan die in Europa uitstekende dagvlinderterreinen zouden zijn, gezien het landschapstype en de vegetatie. Opvallende vlinders hierin zijn de uit Noord-Amerika afkomstig Monarchvlinder (*Danaus plexippus*) en het uit Europa afkomstig Knollewitje. De waarneming dat in Europa in veel situaties een positieve betrekking in grote herbivoren bestaat tussen dagvlinders en moet stoelen op het feit dat de landschaps- en vegetatietypen die ontstaan onder invloed van het grazen van herkauwende runderen en schapen, al zo lang hebben bestaan dat er in de loop van de evolutie een groot aantal dagvlindersoorten zich gespecialiseerd hebben in het bewonen van deze grazige vegetaties. Vanaf de Bronstijd heeft de mens met zijn vee een zware stempel gedrukt op het Europese landschap. Daarvoor waren alleen de wilde herbivoren in het Europese landschap aanwezig die op veel plaatsen de ontwikkeling van grazige vegetaties konden stimuleren.

Meer dan de helft van de Europese dagvlinderfauna leeft in milieutypen waar het grazen van grote herbivoren een duidelijke invloed heeft op de vegetatie. Dit is een sterke aanwijzing dat voor de huidige dagvlinderfauna de relatie met grote herbivoren een fundamenteel karakter heeft. Hiervan moeten wij ons bij het behoud van vele dagvlindersoorten rekenschap geven.

Literatuur Deel 1 en 2

Baker, R. R., 1972. Territorial behaviour of the Nymphalid butterflies, *Aglaia urticae* (L.) and *Inachis io* (L.). J. Anim. Ecol. 44: 453-470.

Baker, R. R., 1978. Evolutionary Ecology of Animal Migration. London: pp. 1012.

Bink, F. A., 1985. Host plant preference of some grass feeding butterflies. Proc. 3rd Congr. Eur. Lepid., Cambridge 1982: 23-29.

Booij, C. J. H., 1976. De insektenfauna van de grote brandnetel (*Urtica dioica* L.) op verschillende standplaatsen. Verslag Vakgroep Natuurbeheer, Landbouwhogeschool Wageningen, no. 362: pp. 58.

Crawley, M. J., 1983. Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant interactions. Studies in Ecology, vol. 10. Blackwell, Oxford: pp. 437.

Davies, N. B., 1979. Ecological questions about territorial behaviour. In: Krebs, J. R. & N. B. Davies. Behavioural Ecology. Blackwell, Oxford.

Leclercq, J., C. Casper, J. L. Marchal, C. Verstraeten & C. Wonville, 1980. Analyse des 1600 premières cartes de l'Atlas provisoire des Insectes de Belgique et première liste rouge d'Insectes dans la faune belge. Notes fauniques de Gembloux, No. 4: 1-104, 28 cartes.

Lotz, B. & H. Poorter, 1983. Natuurtechnische begrazing. Een aanzet tot een modelmatige benadering. RIN-rapport 83/2, Rijksinstituut voor Natuurbeheer: pp. 65 + 9 bijlagen.

Shields, O., 1979. Hilltopping. J. Res. Lepid. 6: 69-178.

Thomas, J. A., 1979. The extinction of the large blue and the conservation of the black hairstreak (a contrast of failure and success). Ann. Rep. Inst. Terr. Ecol. 1979: 19-23.

Vielmetter, W., 1985. Physiologie des Verhaltens zur Sonenstrahlung bei dem Tagfalter *Argynnis paphia* (L.). 1. J. Ins. Physiol. 2: 13-37.

Summary

Butterflies and large herbivores

The relationship between butterflies and the grazing activity of large herbivores such as cattle, is analysed in a way that modelling of this interaction will be possible. Important insect features which give an insight in the relationship with vegetation and landscape are in our opinion: a. temperature and humidity tolerance of the adult butterflies, b. need of food quality in the larval and adult stage, c. orientation in sexual and oviposition stage. 52 butterfly species occurring formerly or at present in The Netherlands in wood and grassland areas on dry sandy soils are provisionally listed after the mentioned features.

The effects of grazing by large herbivores are described as: a. proportion grassland to woodland, b. change in plant species composition, c. shift in phenological cycle of plants, d. acceleration of decomposition, e. redistribution of plant nutrients. These effects are discussed for their impact on some butterfly species. The result of the dynamic predictive model 'Procos' (Lotz & Poorter, 1983) describing the proportion of wood — shrub — tall grass — short turf that will develop under a given grazing intensity at a given vegetation production, is used as starting-point for coupling the grazing intensity to the composition of the butterfly fauna in an area of 100 ha. The simulation model predicts that only four butterfly species will occur in dense woodland without grazing and only seven species in a very heavily grazed situation. Up to 38 species however may be expected in a situation with low grazing intensity: 12-15 cattle per 100 ha under continuous (year round) grazing and 46-76 cattle in a seasonal (summer) grazing regime. Under this grazing intensity a so called 'Park-like landscape' will evolve. The authors remind the readers of the fact that the positive effect of grazing in the butterfly fauna may be typical for Europe. Here the compound of woodland and grassland, in the mosaic of a park-like landscape, may already exist for such a long time that the present butterfly fauna reflects the importance of large herbivore impact for the natural values in the European landscape.

Drs. F. A. Bink

Rijksinstituut voor Natuurbeheer, postbus 46, 3956 ZR Leersum

J. G. van der Made

Vakgroep Natuurbeheer, Landbouwuniversiteit, Ritzema Bosweg 32a, 6703 AZ Wageningen