
Hoe de Sint Jacobsvlinder het Jacobskruiskruid in Meijndel exploiteert

Eddy van der Meijden en Karin van der Veen–van Wijk
Instituut Biologie Leiden, Sylviuslaboratorium, Postbus 9505, 2300 RA Leiden
e.van.der.meijden@biology.leidenuniv.nl

Inleiding

Iedereen die regelmatig in Meijndel komt, kent het verschijnsel dat de geelzwarte rupsen van de Sint Jacobsvlinder in sommige jaren zo algemeen zijn dat ze op heel veel plekken in het duin het Jacobskruiskruid volledig kaalvreten. Ze worden vanwege hun opvallende bandenpatroon zebrarupsen genoemd (Figuur 1). Ondanks hun vraatzucht zijn die rupsen echter zo kieskeurig dat ze van een andere plantsoort die in de buurt staat geen hap zullen nemen, zelfs als van hun voedselplanten alleen nog maar kale stukken stengel over zijn. Ook een verwante soort als het Boskruiskruid is taboe. Dat leidt er toe dat er in jaren van voedselgebrek honderdduizenden zebrarupsen, misschien wel meer dan een miljoen, in Meijndel de hongerdood sterven. In andere jaren moet je moeite doen om zebrarupsen te vinden. Omdat de planten in die jaren weinig of niet worden beschadigd, bloeit het Jacobskruiskruid overal uitbundig. Dit typische patroon van afwisselende jaren van kaalvraat zonder bloei en jaren zonder kaalvraat met uitbundige bloei komt ook in Engelse en Franse duinen voor. Maar op groeiplaatsen in het binnenland lijken degelijke fluctuaties minder opvallend, of niet voor te komen.



Figuur 1. Zebrarupsen op Jacobskruiskruid, en wat er van over blijft.

Het totaal uitputten van een voedselbron is ongebruikelijk in de dierenwereld. Alleen bij sommige soorten bosinsecten zijn wat voorbeelden te vinden. De populatieaantallen van verreweg de meeste herbivoren blijven ver onder het niveau van voedseluitputting. In de meeste gevallen lijkt sprake te zijn van regelmechanismen die de aantallen herbivoren in toom houden. Het geboorte- en/of sterftcijfer laat vaak een terugkoppeling zien naar de populatiedichtheid van de planteneter. Dat wil zeggen dat naarmate er meer dieren zijn het geboortecijfer kan afnemen of het sterftcijfer kan toenemen doordat rovers of parasieten, of ziekteverwekkers, een hogere tol opeisen. Het kan ook een mechanisme zijn dat in het dier zelf zit, zoals een limiet op de aantallen via territoriaal gedrag.

Een en ander vormde voldoende reden om in de zeventiger jaren van de vorige eeuw in Leiden te starten met een ecologisch onderzoek naar de interactie tussen de Sint Jacobsvlinder en zijn voedselplant om te begrijpen hoe het nou met die overexploitatie zat. Het eerste onderzoek was een toets in het veld om na te gaan of de fluctuaties in het voorkomen van insect en plant in de tijd verliepen volgens het predator-prooi-model dat in de twintiger jaren was opgesteld door de wiskundigen Lotka en Volterra. Volgens dit model zouden herbivoren in aantal toenemen als er volop voedsel beschikbaar is, maar uiteindelijk hun voedsel uitputten en vervolgens in aantal afnemen. Bij een lage dichtheid van de herbivoren zouden de voedselplanten weer kunnen toenemen. Dit dynamische patroon zou resulteren in continue cycli van groei en afname. De aantalschommelingen van de herbivoren zouden net iets voorlopen op die van zijn voedselplant.

Omdat het Jacobskruiskruid in de duinen sterk geclusterd voorkomt, hadden we drie plekken uitgekozen voor onderzoek. Die clusters vormden oppervlakken van ca. 100 tot 300 m². Tot onze grote verbazing was er na één seizoen al een populatie vrijwel verdwenen na grootschalige kaalvraat door de zebra-rupsen. Na een tweede seizoen was er nog een "ter ziele". Het mooie theoretische model bleek niet toepasbaar op dit systeem. Toch was het niet zo dat voedselplant en herbivoren op een totaal andere schaal – het gehele Nederlandse duingebied – ook een duidelijke achteruitgang vertoonden. Daarmee werd snel duidelijk dat het noodzakelijk was om het ruimtelijke verspreidingspatroon van plant en insect te betrekken bij het onderzoek om uiteindelijk te begrijpen hoe deze twee soorten hun gevaarlijke interactie overleven.

Daarom was de volgende stap het in kaart brengen van het voorkomen van het Jacobskruiskruid in zo'n 6 km² duingebied. Vervolgens hebben we een honderdtal monsterplaatsen geselecteerd en gemarkeerd. Op die plekken hebben we vanaf 1973 tot 2006 jaarlijks tellingen en metingen verricht om het populatieverloop van de Sint Jacobsvlinder en het Jacobskruiskruid te bestuderen. De hoofddoelstelling was om na te gaan welke factor of factoren de dynamica van het systeem van interacterende herbivoren en voedselplant sturen. Hiertoe hebben we een poging gedaan om de volgende vragen te beantwoorden:

1. Is er sprake van lokaal uitsterven van het insect, en zo ja: hoe verlopen de processen van lokaal uitsterven en van opnieuw koloniseren van groeiplaatsen van zijn voedselplant?
2. Het draagvermogen (de carrying capacity) wat betreft voedsel voor een consument wordt bepaald door dat aantal individuen dat een standaard hoeveelheid voedsel volledig opeet. Boven die waarde treedt voedselgebrek op en zal de populatie van de consument afnemen in aantal; onder die waarde kan de populatie in omvang toenemen. Overschrijdt de Sint Jacobsvlinder het draagvermogen en leidt dit tot aantalsreductie? Is er altijd sprake van populatiegroei wanneer het draagvermogen nog niet bereikt is?
3. We hebben twee modellen opgesteld om het effect van vraat op de toe- of afname van plantengroei te beschrijven en om het effect van voedselhoeveelheid op de toe- of afname van de herbivoren te beschrijven. Geven deze modellen een goede beschrijving van de werkelijkheid en kunnen ze de dynamica van het systeem verklaren?
4. Zaadvorming in een bepaald jaar kan leiden tot kieming een jaar later. Vraat kan zaadvorming voorkomen en leiden tot afwezigheid van kieming op een later moment. Als er verhoudingsgewijs heel veel rupsen zijn, kan voedselgebrek in een bepaald jaar ertoe leiden dat ze heel kleine poppen produceren. In het volgende jaar zullen er uit die kleine poppen kleine vlinders komen die maar weinig eitjes per individu produceren. Dat zijn terugkoppelingsmechanismen. Komen dergelijke "terugkoppelingen" voor, en wat is hun effect op het populatieverloop. Komen er ook "terugkoppelingen" voor naar de situatie van twee jaar geleden?
5. Kunnen we de modellen die de populatiecycli voorspellen ook biologisch begrijpen?

Materiaal en Methoden

Het Jacobskruiskruid (tegenwoordig aangeduid als *Jacobaea vulgaris*, vroeger *Senecio jacobaea*) is een composiet die, als hij niet wordt beschadigd en op vruchtbare grond groeit, zich in twee jaar van een kiemplant via een rozetstadium ontwikkeld tot een volwassen plant met één of meer bloeistengels (Figuur 2). Na de bloei en zaadzetting (vaak meer dan 100.000 zaden) sterft de plant en wordt daarom ingedeeld bij de groep van zogenoemde tweejarige planten. In het grootste deel van de gevallen duurt de levenscyclus aanzienlijk langer. Planten op arme grond blijven vaak langer in het rozetstadium totdat



Figuur 2. Jacobskruiskruid in bloei.

ze een bepaalde minimumgrootte hebben bereikt waarna de ontwikkeling van een bloeistengel in gang wordt gezet. Beschadigde planten laten ook vaak een verlengde levenscyclus zien waardoor ze soms veel jaren achter elkaar blijven leven en zelfs tot bloei kunnen komen. Ze kunnen zich dan ook vegetatief voortplanten via worteluitlopers.

Het duin vormt een ideaal habitat voor het Jacobskruiskruid en de plant is op zeer veel plekken te vinden. Het open karakter met paden en zuidhellingen zonder struweel, kleine plaatselijke beschadigingen in het vegetatiedek (o.a. door konijnen en menselijke betreding) en een zeer lichte mate van overstuiving, stimuleren kieming en vestiging (van der Meijden en van der Waals-Kooi 1979). In dichte grasbegroeiingen, op zeer beschaduwde plaatsen, zoals noordhellingen met dichte struwelen, en op vochtige tot natte plekken, komt de plant niet voor. Kieming is daar een probleem en als er toch een plantje kiemt, wordt de concurrentie om licht hem fataal. Een en ander leidt ertoe dat het Jacobskruiskruid in de duinen een "vlekkerig" verspreidingspatroon laat zien.

Figuur 3. Mieren (*Formica polyctena*) hebben een zebraarups als prooi bemachtigd en brengen die naar hun nest.



In 1973 hebben twee biologiestudenten, Marieke Eggenkamp en Marijke Kruyt, in het eerder genoemde duingebied rond het Klippad, tussen de Klip en het fietspad van Den Haag naar Katwijk, zo'n 150 van die vlekken in kaart gebracht. We noemen die vlekken "populaties" omdat ze altijd door middel van een brede plantvrije zone gescheiden waren van andere vlekken. Daaruit zijn zo'n 100 populaties gekozen voor verder onderzoek. Die keuze berustte op eigenschappen waarvan we al wisten dat ze een effect op plant en vooral dier hadden: de grootte en dichtheid van de populatie planten, de aan- of afwezigheid van schaduw, de aan- of afwezigheid van bepaalde mierensoorten (*Formica* en *Lasius*; Figuur 3). Binnen elke populatie werd één proefvlak van 2 bij 2m uitgezet en

op de hoekpunten gemarkeerd met paaltjes. Op deze proefvlakken is elk jaar (twee tot drie maal tussen begin mei en half juni) het bedekkingspercentage Jacobskruiskruid bepaald. De hoogste waarde is gebruikt als maat voor de hoeveelheid voedsel voor de Jacobsvlinder. Bovendien is genoteerd wanneer totale kaalvraat door de zebrarupsen optrad. We hebben geconstateerd dat dit 4m²-monster representatief is voor de populatie als geheel.

De Sint Jacobsvlinder overwintert als pop. Vanaf eind april komen de eerste poppen uit. Vlinders kunnen worden waargenomen in mei en juni. Ze zijn bijzonder opvallend karmijnrood- grijszwart gekleurd (zie omslag). Het kleurpatroon is identiek voor mannetjes en vrouwtjes. De vrouwtjes zijn vooral herkenbaar door hun dikke abdomenen, gevuld met eitjes. Het zijn matige vliegers. De mannetjes hebben een slank abdomen en zijn aanzienlijk betere vliegers. De mannetjes kunnen 's-nachts op licht worden gevangen. Enkele exemplaren worden vermeld van lichtscheperen (ruim 40 km!) voor de Nederlandse kust.

De vrouwtjes leggen hun eitjes tegen de onderzijde van bladeren van het Jacobskruiskruid, soms in één of enkele exemplaren per legsel, maar meestal in pakketjes die in grootte variëren van enkele tot meer dan 100 (gemiddeld zo'n 35). Na ruim een week kleuren de eitjes grijs (het jonge rupsje ontwikkelt zich) en na ca. 10 dagen (afhankelijk van de temperatuur), komen de larfjes uit. De larven hebben vijf stadia waartussen ze zich vervellen. In een maand tijd nemen ze een factor 1000(!) in gewicht toe. In het vierde en vijfde stadium wordt meer dan 90% van de gewichtstoename (en vraat!) gerealiseerd. Daarna verpoppen ze zich in een graspolletje, onder mos of oppervlakkig in het zand. De poppen gaan in diapauze en komen het volgend jaar uit. In het najaar valt soms een enkele vlinder (tweede generatie) waar te nemen waarvan de pop niet in diapauze is gegaan. Rupsen hebben we nooit gezien in die periode. Gedurende het eilegseizoen zijn elk jaar om de zeven dagen alle Jacobskruiskruidplanten (ook de allerkleinste) in alle proefvlakken onderzocht op legfels. Het aantal legfels en het aantal eitjes in elk legsel is geteld en het blad waarop ze gelegd zijn is gemarkeerd met een viltstift.

De analyse van de gegevens van plant en insect maakte het waarschijnlijk dat er sprake was van een externe factor die invloed had op hun interactie. Daarom hebben we vanaf 1988 aandacht gegeven aan een parasitoid van de Sint Jacobsvlinder (Soldaat, 1991). Het gaat daarbij om een Braconide sluipwesp die bekend is onder verschillende namen (*Apanteles popularis* = *Cotesia popularis*, Figuur 4). *Cotesia popularis* is gregaire parasitoid van de Sint Jacobsvlinder. Het wijfje legt gemiddeld zo'n 15 eitjes in de jongste stadia van de zebrarups (van der Meijden 1981). De larven ondergaan drie stadia en ontwikkelen zich in de opgroeiende rups. Pas op het moment dat de rups zich zou gaan verpoppen, vreten de parasitoidlarven zich een weg naar buiten en hullen zich in kleine witte coconnetjes. Deze zijn meestal te vinden naast of tegen het inmiddels ontzielde rupsenlijfje. Vanaf 1988 is jaarlijks, op drie momenten tijdens het rupsenseizoen (van half juni om de twee weken), in vijf gebieden, verdeeld over het bovengenoemd onderzoeksterrein van 6 km², een monster van 5x 50 inmiddels volgroeide rupsen verzameld. Van deze rupsen is nagegaan of ze geparasiteerd waren door ze gescheiden, in met watten afgesloten glazen buizen te plaatsen. Vervolgens werd vastgesteld of ze zich verpoppten of dat ze waren geparasiteerd, wat viel af te leiden uit het feit dat *Cotesia*-larven het rupsenlichaam verlieten.

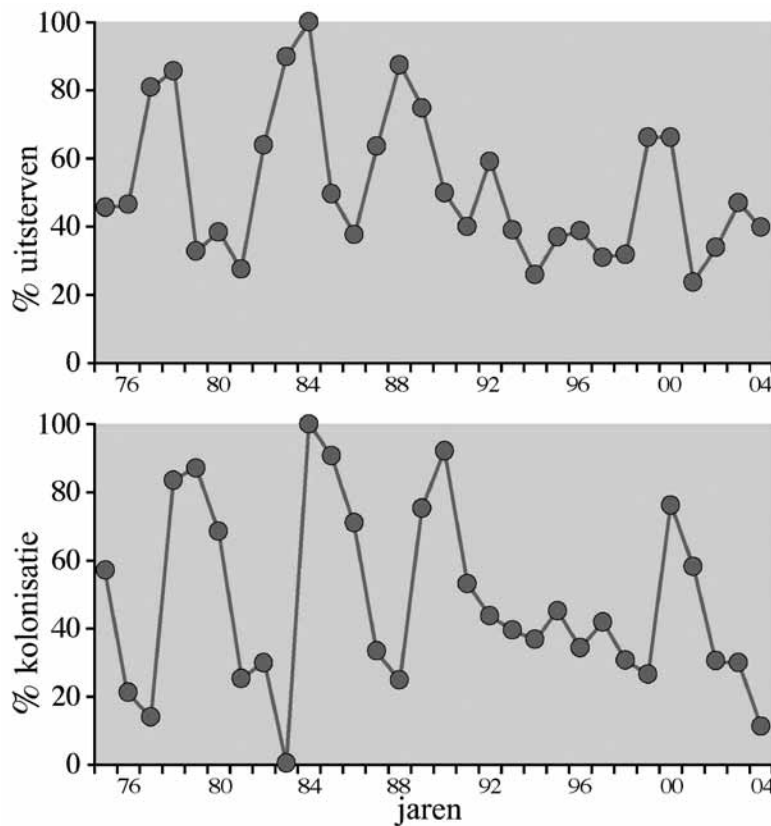


Figuur 4. *Cotesia popularis*, een parasitoid van de rupsen van de Sint Jacobsvlinder.

Resultaten en discussie

1. Is er sprake van lokaal uitsterven van het insect, en zo ja: hoe verlopen de processen van lokaal uitsterven en van opnieuw koloniseren van groeiplaatsen van zijn voedselplant?

Het gegevensbestand bestaat uit tellingen aan eitjes van de vlinder en schattingen van de bedekking van de voedselplant. Indien de eitellingen in een bepaalde populatie in een bepaald jaar uitsluitend nulwaarden opleveren, betekent dit dat er geen populatie van de vlinder aanwezig was in dat jaar. Als er het jaar ervoor wel eitjes werden gevonden, is die populatie dus uitgestorven in het lopende jaar. Indien in een bepaald jaar eitjes werden aangetroffen in een populatie waarin het jaar ervoor geen eitjes werden aangetroffen, dan is die populatie in het lopende jaar gekoloniseerd. Figuur 5 laat het patroon zien van uitsterven en koloniseren van populaties in Meijendel tussen 1975 en 2004. Er vallen twee zaken op. In de eerste plaats is de uitsterfkans bijzonder hoog en schommelt rond de 50%. Wat de grafiek niet laat zien,



maar wel suggereert, is dat lokale populaties van de Sint Jacobsvlinder slechts een zeer korte bestaansduur hebben. Twee, drie of vier jaar overleven is beslist al lang. Hoewel je zou verwachten dat grote populaties langer overleven dan kleine, is dat lang niet altijd het geval. Grote populaties komen vooral in open gebieden voor, terwijl de kleine vooral in dichterbegroeide gebieden te vinden zijn. Die laatste gebieden leveren behalve schaduw ook vaak territoria van Rode bosmieren op. Jacobskruiskruidplanten in beschaduwde gebieden en in gebieden met Rode bosmieren worden door de vrouwtjes van de Sint Jacobsvlinder gemeden bij het afzetten van hun eitjes (Tabel 1). Minder eitjes leiden tot minder vraat en daarmee tot een hogere overlevingskans van de (kleine) populaties in die gebieden.

Figuur 5. Uitsterven en koloniseren van populaties van de Sint Jacobsvlinder in Meijendel.

Tabel 1. Gemiddelde jaarlijks belasting met eitjes van de Sint Jacobsvlinder per dm² Jacobskruiskruid in 100 populaties in Meijendel in verschillend habitat (Van der Meijden and Van der Veen-van Wijk 1997).

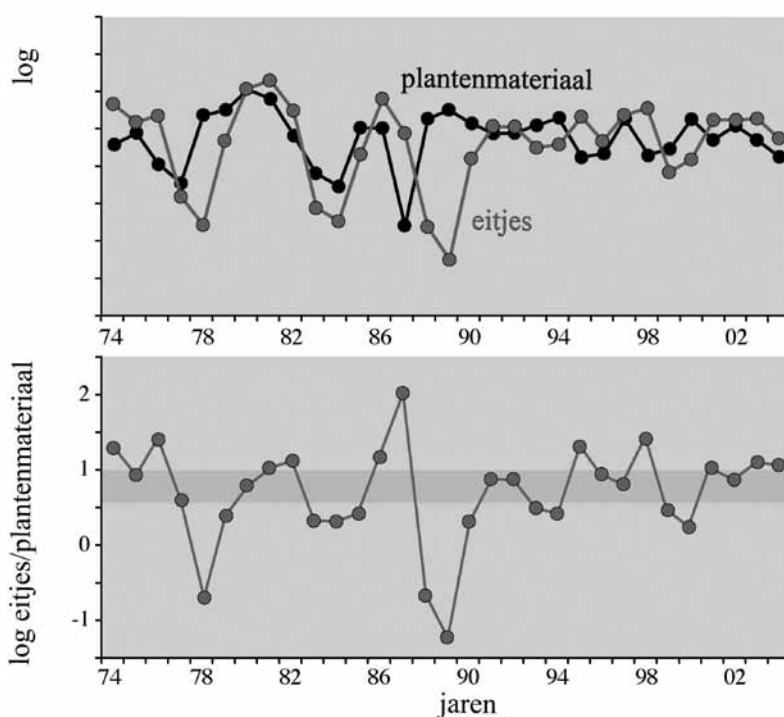
Habitat type	Aantal populaties	eitjes per dm ² Jacobskruiskruid	standard error
-S-F	65	9,08	0,83
S-F	14	3,88	1,03
-SF	16	4,79	1,57
SF	7	0,99	0,41

-S-F, onbeschaduwde, zonder *Formica*; S-F, beschaduwde, zonder *Formica*; -SF, zonder schaduw, met *Formica*; SF, beschaduwde, met *Formica*.

In de tweede plaats valt op dat er sprake is van duidelijke fluctuaties, periodes met hoge uitsterfkansen worden afgewisseld door periodes met lagere kansen. We komen later terug op die periodiciteit. De grafiek (Figuur 5) over kolonisatie laat een vergelijkbaar patroon zien. Ook hier is weer sprake van afwisselend zeer hoge en lagere waarden. Het patroon is in de tijd iets verschoven ten opzichte van de uitsterfgolven.

2. Overschrijdt de Sint Jacobsvlinder het draagvermogen en leidt dit tot aantalsreductie? Is er altijd sprake van populatiegroei wanneer het draagvermogen nog niet bereikt is?

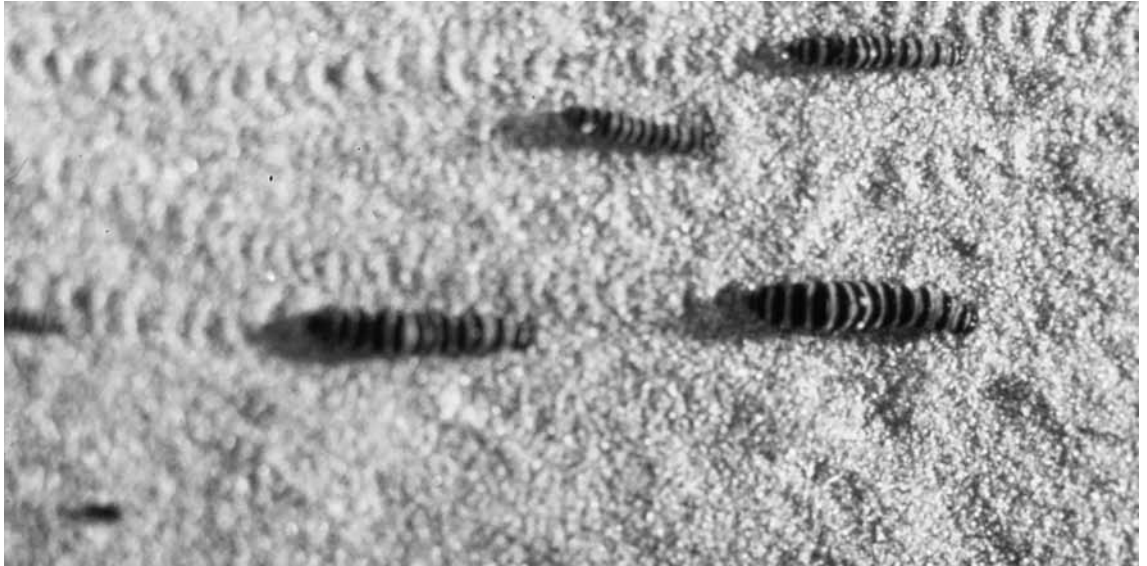
Figuur 6A toont het populatieverloop van voedselplant en herbivoor van 1974 tot 2004. Ook hierin zijn de eerder genoemde fluctuaties te herkennen, waarbij de voedselplant de fluctuaties in het aantal eitjes van de herbivoor lijken te volgen. Om het draagvermogen te bepalen is het aantal eitjes gedeeld door de hoeveelheid plantmateriaal. Deze maat geeft de reciproke waarde aan van de beschikbare hoeveelheid voedsel per individu. Een zeer hoge waarde betekent dat er heel veel eitjes gelegd zijn in relatie tot de hoeveelheid plantenmateriaal. Er is dan weinig voedsel per rups, dus een grote kans op voedselgebrek. Een lage waarde betekent dat er juist weinig eitjes per hoeveelheid plantenmateriaal zijn gelegd, dat levert dus een lage kans op voedselgebrek. We hebben een "brede" lijn getrokken door de jaren waarin we voedseluitputting in de meeste populaties constateerden (Figuur 6B). Die lijn geeft het draagvermogen weer. Boven die lijn worden er zoveel eitjes kunnen er gelegd per hoeveelheid beschikbaar plantenmateriaal dat er absoluut voedselgebrek optreedt. Onder die lijn treedt (nog) geen absoluut voedselgebrek op. Het effect is bijzonder duidelijk: In 1974, 1976, 1982, 1987, 1995 en 1998 ligt de hoeveelheid eitjes per hoeveelheid plantenmateriaal duidelijk boven de kritische waarde. In die jaren treedt massale



Figuur 6A. Het verloop van het aantal eitjes (op een logaritmische schaal) van de Sint Jacobsvlinder in 100 populaties in Meijndel; het populatieverloop van het Jacobskruiskruid in 100 populaties in Meijndel, uitgedrukt als de logaritme van de bedekking in dm^2 .

Figuur 6B. Het draagvermogen van de hoeveelheid jacobskruiskruid voor de Sint Jacobsvlinder in Meijndel. Boven een logaritmische waarde van 1 (= 10 eitjes per dm^2 voedselplant treedt absoluut voedselgebrek op.

sterfte onder de rupsen op als gevolg van voedselgebrek. In die jaren kun je in het duin overall rupsen aantreffen die op zoek zijn naar voedsel (Figuur 7). Ze zijn dan zelf op het Wassenaarse strand te vinden en op fietspaden en wegen zoals het Wassenaarse Slag. Er worden slechts weinig poppen gevormd. De poppen die gevormd worden zijn bovendien klein. Het gevolg is dat de populatie van de herbivoor instort als gevolg van voedselgebrek. Dat betekent dat er het jaar daarop ook maar weinig vlinders zijn, en dus ook weer weinig rupsen. Figuur 6B laat bovendien zien dat in de jaren waarin het draagvermogen met factor van 10 of meer werd overschreden (op de logaritmische schaal in de figuur is dat een factor 1!), het instorten van de populatie van de vlinder dramatische vormen kan aannemen. In 1988, volgend op 1987 met het hoogste aantal eitjes per hoeveelheid plantmateriaal dat we ooit gemeten hebben, zakte die waarde enorm. Dat gebeurde ook in 1978.



Figuur 7. Rondtrekkende rupsen op zoek naar voedsel.

Onder het draagvermogen (Figuur 6B) zien we telkens weer een toename optreden van het aantal eitjes, maar niet direct. In 1978, 1984, 1989 (Figuur 6A) was er geen direct herstel en stortte de populatie van de Sint Jacobsvlinder verder in om pas daarna tot een herstel te komen. In 1994 en in 2000 was het herstel eerst uiterst bescheiden.

3. Geven modellen een goede beschrijving van de werkelijkheid en kunnen ze de dynamica van het systeem verklaren?

Zoals we gezien hebben speelt de vraat van de rupsen (uitgedrukt in het aantal eitjes van de herbivoor = E) een sleutelrol bij het verloop van de hoeveelheid plantenmateriaal (uitgedrukt in het bedekkingspercentage Jacobskruiskruid = B).

We veronderstellen dat de hoeveelheid vraat door de rupsen (uitgedrukt in het aantal eitjes per hoeveelheid plantenmateriaal) in jaar n , een goede voorspeller is voor de hoeveelheid plantenmateriaal één jaar later (in jaar $n+1$). In een formule uitgedrukt levert dat op:

$$B_{(n+1)} = f(E_{(n)}/B_{(n)}) \quad (1)$$

Deze maten, dus het aantal eitjes en de hoeveelheid plantenmateriaal, hebben we gedurende een groot aantal jaren in het veld bepaald via onze populatietellingen. Daarom kunnen we het model statistisch testen. Uit die test blijkt inderdaad een duidelijk verband te bestaan tussen deze maten ($r = 0,73$; $p < 0.001$) (van der Meijden, Nisbet and Crawley 1997). Het volgende verband paste mooi:

$$B_{(n+1)} = K \exp(-\alpha E_{(n)}/B_{(n)}) \quad (2)$$

waarin K de maximale hoeveelheid plantenmateriaal is en α een constante. Schaling met de populatiegegevens levert dus op dat het aantal eitjes van de Sint Jacobsvlinder via vraat door de zebra-rupsen (de vraat intensiteit) een goede voorspeller is voor de hoeveelheid plantenmateriaal een jaar later (van der Meijden, Nisbet and Crawley 1997). De hoeveelheid plantenmateriaal is niet uitsluitend afhankelijk van de vraatzuchtige rupsen. De periode die volgt op de vraatperiode, van juli tot september kunnen de planten zich enigszins herstellen. Maar dat herstel is sterk afhankelijk van de hoeveelheid neerslag in die periode. Als het droog is, kan het herstel minimaal zijn. Ook dat element is getoetst en bleek (statistisch en biologisch) een belangrijke rol te spelen ($p < 0.002$), aanvullend op vraat (van der Meijden, Nisbet and Crawley 1997).

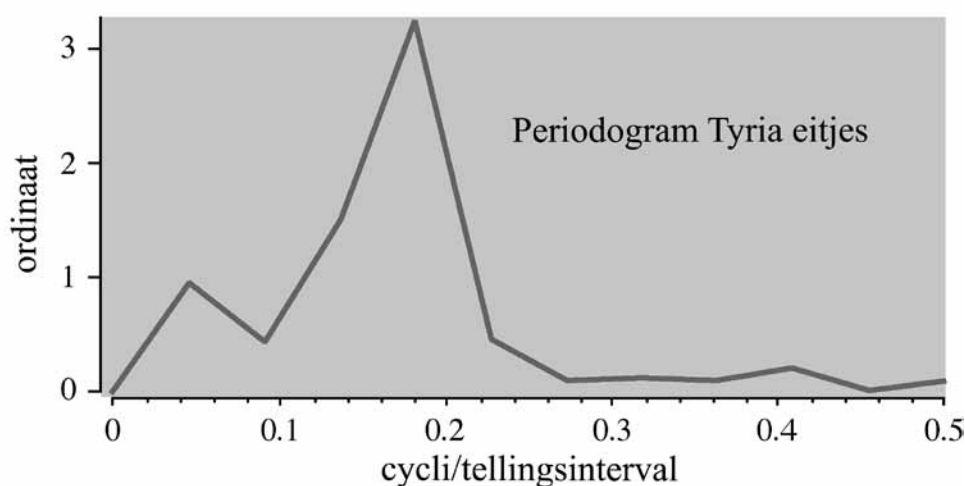
Daarnaast hebben we gezien dat de hoeveelheid beschikbaar voedsel een sleutelrol speelt bij de aantalbepaling van de vlinder. Plantenmateriaal wordt via rupsenvraat omgezet in eitjes. We veronderstellen dat de hoeveelheid voedsel per eitje ($= B_{(n)}/E_{(n)}$) in een bepaald jaar een goede voorspeller is voor de populatietoename of afname van de vlinder van het ene op het andere jaar ($= E_{(n+1)}/E_{(n)}$). Omdat $E_{(n)}$ beide malen in de teller voorkomt, kunnen we die parameter wegstrepen en dat levert dan als formule op:

$$E_{(n+1)} = g(B_{(n)}) \quad (3)$$

Het gaat hier natuurlijk om dezelfde parameters die in het model hierboven worden gebruikt. Ook dit model is statistisch getoetst met de populatietellingen uit het veld en bleek een significante fit te laten zien ($r = 0,74$; $p < 0.001$). De hoeveelheid plantenmateriaal blijkt dus inderdaad een goede voorspeller te zijn voor het aantal eieren een jaar later volgens:

$$E_{(n+1)} = \gamma B_{(n)} \quad (4)$$

waarin γ een constante is.



Figuur 8. Periodogram van de cycli van de Sint Jacobsvlinder in Meijendel.

Bij de voor Meijendel gevonden waarden van de constanten α en γ beschrijven deze modellen een interactie tussen een planteneter en zijn voedselplant met stabiele, regelmatige cycli in de tijd. Hoe lang zo'n complete cyclus leidt valt uit te rekenen met een periodogram. De Meijendelgegevens laten een cyclus zien (Figuur 8) met een periode van $1/0.18 = 5.55$ jaren per complete cyclus.

Geven deze modellen een goede beschrijving van de werkelijkheid en kunnen ze de dynamica van het systeem verklaren? Zoals al gezegd hebben we deze modellen afgeleid uit de "echte" veldcijfers. Ze geven een gedeeltelijke verklaring van de werkelijkheid. We vonden waarden voor de correlatiecoëfficiënten (r) van 0.73 en 0.74. Dat wil zeggen dat we met die modellen voor een percentage van r^2 van de populatieschommelingen konden verklaren. Dat ligt dus in de orde van grootte van 55%. Dat is mooi voor veldonderzoek, maar het betekent ook dat er nog een belangrijk deel onverklaard is

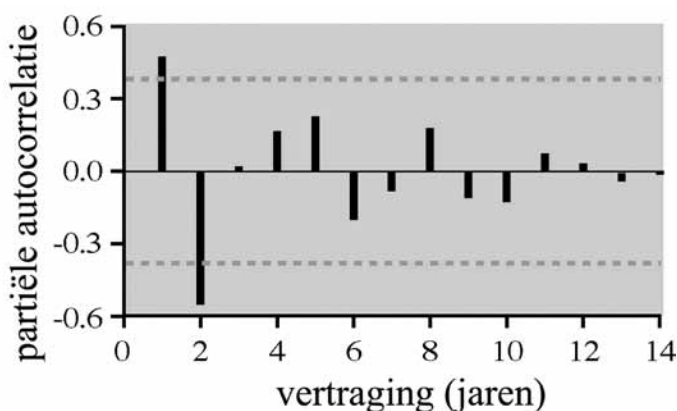
Als we naar het verloop van het aantal eitjes per hoeveelheid plantmateriaal kijken (in relatie tot het draagvermogen; Figuur 5) valt al snel een onverwacht aspect op dat helemaal niet strookt met onze modellen. In 1976, 1982, 1987, 1992 en 1998 werd het draagvermogen overschreden en volgde een populatiecrash van de Sint Jacobsvlinder. Het jaar daarop lag het aantal eitjes per hoeveelheid biomassa duidelijk onder het niveau van het draagvermogen. De verwachting was dus dat er een herstel zou optreden. Echter niets daarvan. In 1978, 1984, 1989, 1994 en 2000 was er geen herstel en zakte de het aantal eitjes per hoeveelheid plantenmateriaal verder in om pas in het jaar daarna tot een herstel te komen.

Het lijkt erop dat mechanismen een rol spelen in deze plant-dierrelatie die niet alleen terugkoppelen naar de situatie een jaar eerder, maar zelfs naar de situatie twee jaar eerder!

4. Wat is het effect van dergelijke terugkoppelingen op het populatieverloop. Komen er ook "terugkoppelingen" voor naar de situatie van twee jaar (of langer) geleden?

Het zal duidelijk zijn dat dergelijke terugkoppelingen alleen maar kunnen worden opgespoord als er populatiegegevens beschikbaar zijn over een groot aantal jaren. En die gegevens hebben we van Meijendel. Vergelijkbare gegevens, maar over een wat kortere periode, zijn beschikbaar van een gebied in Zuid Engeland, Silwood Park. Kaalvraat komt daar veel minder vaak voor. Ook de cycli die we in Meijendel vinden zijn daar afwezig. Datzelfde geldt voor het vlekkenpatroon in het voorkomen van het Jacobskruiskruid. Een van de grootste verschillen is ongetwijfeld het habitat van plant en insect. In Meijendel hebben we te maken met voedselarme zandgrond met een neutrale tot alkalische pH, in Silwood met een behoorlijk voedselrijk graslandcomplex met een lage pH (4.0).

We hebben een zogenoemde Tijdserieanalyse toegepast op de tellingen van eitjes en de hoeveelheid plantenmateriaal in Meijendel en Silwood Park (Bonsall et al. 2003). Die analyse maakt het mogelijk om inzicht te krijgen in of en hoe tellingen van nu een positieve of negatieve relatie vertonen met tellingen



Figuur 9. Partiële autocorrelatiefunctie, met significante terugkoppelingen na 1 jaar (positief) en 2 jaar (negatief).

van vorig jaar, het jaar daarvoor, enzovoort. We kunnen daarmee terugkoppelingen in de vorm van directe en vertraagde dichtheidsafhankelijkheid opsporen. Het resultaat daarvan was zeer verhelderend. Terwijl er voor Silwood geen enkele relatie te bespeuren was, lieten de Meijendelgegevens duidelijke relaties zien. De tellingen van de hoeveelheid eitjes van de Sint Jacobsvlinder blijken sterk af te hangen van de tellingen van één jaar eerder, maar ook van twee jaar eerder, maar op een verschillende manier. De tellingen in een bepaald jaar zijn positief gecorreleerd met de tellingen een jaar eerder, maar negatief met de tellingen twee jaar eerder (Figuur 9). Hetzelfde patroon kwam naar voren bij de hoeveelheid plantenmateriaal.

Kennelijk zijn de formules (2) en (4), die het verloop van het aantal planteneters (eitjes ~ rupsen ~ vlinders) modelleren iets te simpel. Het aantal eitjes in een bepaald jaar is niet alleen maar afhankelijk van de hoeveelheid voedsel één jaar eerder, maar ook van het aantal eitjes – en dus de hoeveelheid vraat – één jaar eerder, en het aantal eitjes – en dus de hoeveelheid vraat – twee jaar eerder.

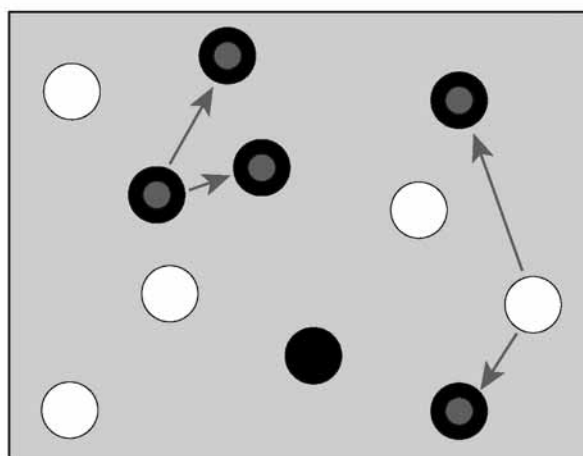
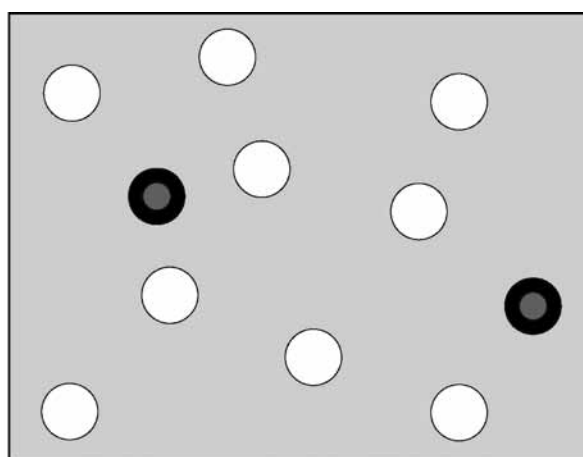
We hebben daarom een zogenoemde multiële regressieanalyse toegepast waarbij $B_{(n)}$, de hoeveelheid plantenmateriaal in jaar (n) en $E_{(n)}$, $E_{(n-1)}$, respectievelijk het aantal eitjes in jaar (n) en (n-1) zijn gebruikt als voorspellende parameters voor $E_{(n+1)}$, het aantal eitjes in jaar (n+1). De veldgegevens uit Meijendel leverden een correlatiecoëfficiënt (r) op van 0.816 met een overschrijdingskans $p < 0.001$. Dat betekent dat het model een percentage van $r^2 = 67\%$ van de populatieschommelingen verklaart. Dat is zeer aanzienlijk voor dergelijke modellen. $B_{(n)}$ en $E_{(n)}$ hebben een positief effect op $E_{(n+1)}$, $E_{(n-1)}$ heeft een negatief effect op $E_{(n+1)}$.

5. Kunnen we de modellen die de populatiecycli beschrijven ook biologisch begrijpen?

Biologische cycli zoals we die hier zien, worden gestuurd door tenminste twee sturende mechanismen. Eén mechanisme is verantwoordelijk het teruglopen van de populatieaantallen, een ander mechanisme zorgt ervoor dat de populatie weer in aantal toeneemt na een dal. Dat eerste mechanisme omvat niets dat onduidelijk of geheimzinnig is. Een Jacobsvlinder kan meer dan 400 eitjes leggen en daarmee kan het aantal rupsen in enkele generaties geweldig toenemen als er maar voldoende te eten is. Maar dat is er niet. Het draagvermogen wordt al snel overschreden en er treedt voedselgebrek op. Dat zagen we gebeuren in Figuur 6. Kennelijk zijn de rovers en parasitoiden die in andere systemen een effectieve rem

op de populatiegroei kunnen uitoefenen in dit systeem machteloos. Misschien komt dat wel door de giftige alkaloiden die de rupsen uit het Jacobskruiskruid opnemen en opslaan en gebruiken als verdediging tegen vijanden (Prins 1990, Vrieling 1991, van Dam 1995, Máčel 2003, Hol, 2003, Kirk 2009). Maar dat is een heel ander verhaal. De populatiegroei wordt pas geremd als het voedsel letterlijk op is (Figuur 7). Dat populatieverloop laat een zeer synchroon patroon zien in de lokale populaties van het Jacobskruiskruid (Van der Meijden and van der Veen-van Wijk 1997). Voor een belangrijk deel is dat het gevolg van het feit dat vlinders zich bij het afzetten van hun eitjes niet beperken tot de lokale plek waar ze uit een pop kwamen, maar ook naar andere populaties vliegen. Soms wordt het draagvermogen van het voedsel maar net overschreden door het aantal rupsen dat uitkomt, en dan sterven er niet zo veel rupsen. Maar in andere jaren, zoals in 1976 en 1998, maar vooral in 1987, was dat een factor 10 of hoger. Dan is sterfte door voedselgebrek het lot van het overgrote deel van de rupsen. Zoals we eerder zagen is de eibelasting per plant niet in alle populaties even hoog. Dit zorgt ongetwijfeld voor de broodnodige variatie. Alleen een paar rupsen die uit de allereerste eileggers kwamen, zien kans om te verpoppen. Sommige daarvan hebben maar net voldoende voedsel verorberd om te verpoppen. De poppen die dat oplevert zijn heel klein en de vlinders die daar uitkomen zullen maar weinig eitjes produceren. De populatie stort in. Dat gebeurde in 1977, 1983, 1988, 1993 en 1999. In de jaren die daarop volgden zou je weer een herstel verwachten. Maar dat herstel bleef uit. Sterker nog: in al die jaren stortten de eiaantallen zelfs verder in (zie Figuur 6).

Welke biologisch mechanismen remmen de toename van de vlinder na de crash, sterker nog welke mechanismen reduceren de aantallen na een voedselcrash en bepalen daarmee dat de toename pas een jaar later kan plaatsvinden, na een dal? Die mechanismen zijn van zeer groot belang omdat ze via die rem op de toename van de vlinder de populaties van het Jacobskruiskruid, de voedselplant, de kans geven zich gedurende een jaar vrijwel zonder vraat te herstellen?



● plantenpopulatie
● herbivorenpopulatie

Een van die mechanismen noemden we al. Naast het directe effect van voedselgebrek, de hongerdood, met als gevolg dat er een jaar later veel minder vlinders zijn, is er nog een indirect effect. De larven die wel verpoppen hebben vaak maar net kans gezien om voldoende voedsel te bemachtigen om het minimumgewicht te bereiken dat daarvoor nodig. De vlinders die het jaar daarop uit zo'n pop te voorschijn komen, zullen geen 400 of 500 eitjes leggen, zoals een vlinder die zich als rups helemaal vol kon eten, maar een veel kleiner aantal, misschien maar enkele tientallen eitjes. En dat leidt er weer toe dat er twee jaar na de voedselschaarste, als gevolg van dat kleine aantal eitjes een jaar eerder, weinig vlinders zullen zijn. De populatiegroei is vertraagd.

Figuur 10. Bovenste figuur: in het jaar na de crash treedt geen dispersie op. Onderste figuur: in het erop volgende jaar zijn nieuwe plantenpopulaties ontstaan en treedt dispersie van de Sint Jacobsvlinder naar die nieuwe populaties op.

Er is nog een tweede vertragingmechanisme, en dat heeft te maken met parasitoiden. Jack Dempster (1971) bestudeerde een populatie van de Sint Jacobsvlinder in de zestiger jaren in Weeting Heath in Engeland. Hij deed dat uiterst gedetailleerd en telde vlinders, eitjes, rupsen en poppen. Hij nam ook monsters om het percentage parasitering door *Apanteles* (= *Cotesia*) *popularis* te bepalen. Daaruit kwam naar voren dat de parasitoid vooral algemeen was (tot 36% parasitering) als de vlinder heel schaars was. Hij concludeerde daaruit dat het herstel van de vlinder na een crash, in zijn studiepopulatie, zou worden vertraagd.

Ook wij vonden in Meijndel een sterk verhoogd percentage parasitering door *Cotesia popularis* tijdens de crashes (tot 40% parasitering). Omdat het verschijnsel atypisch is hebben we geprobeerd er een verklaring voor te vinden. We geven die verklaring met behulp van Figuur 10. Na de grootschalige kaalvraat door de rupsen van de Sint Jacobsvlinder is het aantal plaatsen waar nog een populatie Jacobskruiskruid voorkomt dramatisch afgenomen. In het jaar na de crash, vinden we alleen maar rupsen in een klein aantal plantenpopulaties waarin ook het jaar ervoor al rupsen werden gesignaleerd (Figuur 10A). Met andere woorden; er vindt geen kolonisatie plaats van nieuwe plekken. Dat is hoogstwaarschijnlijk de reden dat de parasitoid in het jaar van de crash en het jaar er na zo'n hoge tol opeist. De parasitoid hoeft zijn gastheer niet op te sporen die is er al.

Het gevolg daarvan is weer dat de populaties van de Sint Jacobsvlinder geen kans krijgen om sterk in aantal toe te nemen.

In het volgende jaar heeft het Jacobskruiskruid zich inmiddels weer aardig hersteld, en zijn er weer volop voedselplantpopulaties aanwezig en (Figuur 10B). De vlinders verspreiden zich over de nieuwe plantenpopulaties. We zien dan dat tegelijkertijd het percentage parasitisme onder de rupsen sterk afneemt. Dit patroon kan veroorzaakt worden door twee verschillende processen.

1. Kolonisatie van nieuwe plantenpopulaties ($Ch_{(n)}$) leidt ertoe dat de vlinder (tijdelijk) weet te ontsnappen aan zijn parasitoid.
2. Het aantal vlinders neemt na een dal sneller toe ($E_{(n)}/E_{(n-1)}$) dan het aantal parasitoiden, waardoor het percentage parasitisme afneemt.

We hebben deze hypothesen getest met veldgegevens en behulp van een multi-pele regressieanalyse, waarin het percentage kolonisatie van nieuwe voedselplantpopulaties door de herbivoor ($Ch_{(n)}$), de toename van de herbivoor van jaar (n-1) naar jaar (n) ($E_{(n)}/E_{(n-1)}$) en het aantal parasitoiden in jaar (n-1) een voorspellende waarde hebben voor het aantal parasitoiden $P_{(n)}$. De correlatiecoëfficiënt was $r = 0.932$ ($p < 0.001$), wat inhoudt dat bijna 90% van de variatie in de gevonden parasitering in veld door het model wordt verklaard. Zowel kolonisatie ($Ch_{(n)}$) (Figuur 10) als de toename van het aantal vlinders ($E_{(n)}/E_{(n-1)}$) leverden een statistisch significante bijdrage ($p < 0.005$) met een negatieve invloed op het aantal parasitoiden.

Het proces van kolonisatie van nieuwe voedselplantpopulaties door de Sint Jacobsvlinder start een nieuwe cyclus, en is daarmee van zeer groot belang voor het biologische inzicht in de cycli van de Sint Jacobsvlinder en het Jacobskruiskruid. Maar net voor die start zorgen twee vertraagde effecten van kaalvraat, weinig eitjes per vlinder en een grote invloed van de parasitoid *Cotesia popularis*, ervoor dat er een vertraging in het herstel van de Sint Jacobsvlinder optreedt, waarmee het Jacobskruiskruid de gelegenheid krijgt zich te herstellen. Het ruimtelijk patroon van locale, van elkaar gescheiden populaties van de voedselplant vormt daarvoor de noodzakelijke basis.

Als we nog een keer naar Figuur 6A kijken, dan valt op dat de schommelingen voor 1990 heftiger lijken dan die er na. Het kan natuurlijk zo zijn dat het duinmilieu veranderd is en dat dit invloed heeft op de schommelingen. Het klimaat is aan het veranderen, het vegetatiedek van de duinen is anders geworden, begrazing is geïntroduceerd. De tijd zal het leren of er inderdaad sprake is van wijzigingen in de cycli. Overigens is het beeld van Figuur 6B niet wezenlijk veranderd. Nog steeds leiden overschrijdingen van het draagvermogen tot reductie. De grootste overschrijding van het draagvermogen, gevolgd door de zwaarste crash (1987-1989) ligt precies in het midden van de waarnemingenreeks.

Tot slot

We willen graag iedereen bedanken die in al die jaren heeft meegewerkt. Talloze studenten, zoals Marieke Eggenkamp en Marijke Kruyt. Daar was ook de belangrijke bijdrage van Rinny Kooi, tijdens de eerste tien jaren. Geert van der Putten, Jan Baris, Henk Nell, Cilke Hermans, Martin Brittijn, Rene Glas, Efy Matulesky, Tom de Jong, droegen hun steentje bij door te helpen bij het veldwerk, door tekeningen te maken en door mee te denken. We danken ook het Duinwaterbedrijf (van DWL via DZH tot Dunea) voor de gastvrijheid in Meijendel.

Referenties

- Bonsall MB, van der Meijden E., Crawley M (2003) Contrasting dynamics in the same plant-herbivore interaction. *Proceedings National Academy of Sciences of the USA (PNAS)* 100: 14932-14936.
- Dempster JP (1971) The population ecology of the cinnabar moth, *Tyria jacobaeae* L. (Lepidoptera, Arctiidae). *Oecologia (Berl.)* 7:26-67.
- Hol WHG (2003) The role of pyrrolizidine alkaloids from *Senecio jacobaea* in the defence against fungi. Proefschrift Universiteit Leiden.
- Kirk HE (2009) Natural hybridization between *Senecio jacobaea* and *Senecio aquaticus*: Ecological outcomes and evolutionary consequences. Proefschrift Universiteit Leiden.
- Máčel M (2003) On the evolution of the diversity of pyrrolidine alkaloids: The role of insects as selective forces. Proefschrift Universiteit Leiden.
- Prins AH (1990) Herbivory and plant performance of *Senecio jacobaea* and *Cynoglossum officinale*. Proefschrift Rijksuniversiteit Leiden.
- Soldaat LL (1991) Nutritional ecology of *Tyria jacobaeae* L. Proefschrift Rijksuniversiteit Leiden.
- Van Dam NM (1995) Production, distribution, and function of secondary metabolites. Proefschrift Rijksuniversiteit Leiden.
- Van der Meijden E (1979) Herbivore exploitation of a fugitive plant species: local survival and extinction of the cinnabar moth and ragwort in a heterogeneous environment. *Oecologia* 42: 307-323.
- Van der Meijden (1980) Can hosts escape from their parasitoids? The effects of food shortage on the Braconid parasitoid *Apanteles popularis* and its host *Tyria jacobaeae*. *Netherlands Journal of Zoology* 30:382-389.
- Van der Meijden E, Nisbet RM, Crawley MJ (1998) The dynamics of a herbivore-plant interaction, the cinnabar moth and ragwort. In: J.P. Dempster and IFG McLean (eds) *Insect Populations*. Kluwer. Pp.291-308.
- Van der Meijden E, Van der Veen-van Wijk CAM (1997) Tritrophic metapopulation dynamics: A case study of ragwort, the cinnabar moth, and the parasitoid *Cotesia popularis*. In: Hanski IA and Gilpin ME (eds) *Metapopulation Biology*. Academic Press. Pp.387-405.
- Van der Meijden E and van der Waals-Kooi RE (1979) The population ecology of *Senecio jacobaea* in a sand dune system. I. Reproductive strategy and the biennial habit. *Journal of Ecology* 67:131-153.
- Vrieling K (1991) Costs and benefits of alkaloids of *Senecio jacobaea* L. Proefschrift Rijksuniversiteit Leiden