

# De dagvlinders van Meijendel, tijdens en na een kwart eeuw intensief natuurbeheer



*Eikenpage. Foto: Chris van Swaay.*

In 1991 moest worden geconstateerd dat het niet goed ging met de vlinderfauna van Meijendel. In een halve eeuw tijd was het aantal soorten gehalveerd. Alleen de landelijk heel algemene soorten hadden zich weten te handhaven. Zelfs in vergelijking met andere duingebieden in Nederland bleek Meijendel ongunstig af te steken. Vlindersoorten van droge terreinen hadden zich beter weten te handhaven dan soorten van vochtige terreinen. Maar of verdroging van het oppervlak nu echt de oorzaak was, of dat de vochtige open duingraslanden waren 'dichtgegroeid' en nectarplanten daarmee sterk waren achteruitgegaan, bleef onduidelijk. Hoe staat het er nu voor, na 25 jaar begrazing en grootschalige regeneratie van vochtige duinvalleien? Het korte antwoord luidt: veel beter, maar er is meer te vertellen. **Door Eddy van der Meijden en Chris van Swaay**

Vijfentwintig jaar geleden – in 1990 – startte het NV Duinwaterbedrijf Zuid-Holland (DZH, inmiddels Dunea) met extensieve begrazing van een deel van de duinen van Meijendel om de sterk toegenomen 'vergrassing en verstruiking' een halt toe te roepen. In de loop der jaren is het begrazingsproject in verschillende opzichten uitgebreid en aangepast. Er worden nu veel meer hec-

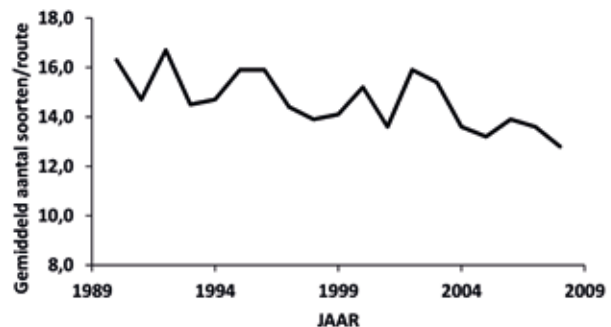
tares begraasd en naast de eerste paarden grazen er nu ook koeien en schapen. Zelfs de konijnen, die sinds de tweede helft van de vorige eeuw door myxomatose en de virusziekte VHS (Viraal Haemorrhagisch Syndroom) geplaagd werden, zijn weer in aantal toegenomen en dragen daarmee bij aan de begrazingsdruk. Daarnaast zijn op enkele plaatsen (de Kikkervalleien en Berkheide)

– tussen 1997 en 2001 – weer op redelijk grote schaal (meer dan 40ha) voedselarme vochtige duinvalleien gecreëerd. Daartoe werd de verrijkte bovenlaag inclusief vegetatie afgevoerd en het oorspronkelijke duinreliëf (van voor de infiltratie) hersteld. Vergrassing, verruiging en verdroging van de duinen zijn daarmee teruggedrongen. En dat alles gebeurde in de hoop de soortenrijke natuur van ‘daarvoor’ weer terug te krijgen. Dat gold ook voor de duinvlinders. Is dat gelukt?

In het artikel ‘De dagvlinders van Meijndel’ (van der Meijden 1991), dat verscheen in Meijndel Mededelingen, de voorloper van Holland’s Duinen, werd met cijfers onderbouwd dat de vlinderfauna van Meijndel in de twintigste eeuw was gehalveerd en dat de Zuid-Hollandse duinen in dat opzicht niet gunstig afstaken bij sommige andere duingebieden en zelfs niet bij de rest van Nederland. Voor een aantal verdwenen soorten gold dat ze heel zeldzaam waren. Slechts af en toe werd een individu waargenomen. Ook landelijk waren deze soorten zeldzaam en zijn ze achteruitgegaan of verdwenen, zoals de Grote vos, de Rouwmantel, de Veld- en de Bosparelmoervlinder. De situatie in de duinen zal weinig kunnen verklaren over hun landelijke teruggang. Maar er was ook een groep van soorten die elders minder sterk achteruit was gegaan dan in Meijndel. Daartoe hoorden het Groot dikkopje, de Oranjetip en het Boomblauwtje, de Duinparelmoervlinder, het Koevinkje en het Oranje zandoogje. Dat zijn allemaal soorten die een band lijken te hebben met vochtige terreinen, hoewel niet helemaal duidelijk is hoe die vochtigheid hun overlevings- of bestaanskansen beïnvloedt. Het kan gaan om voedselplanten voor hun larven, maar ook om bloemdragende nectarproducenten waar ze als volwassen insect hun voedsel kunnen bemachtigen. De voedselarme vochtige duinvegetaties waren in Meijndel sterk achteruitgegaan en dat zou wel eens (een deel van) de van de achteruitgang van die soorten kunnen verklaren. Het artikel concludeerde dat de extensieve begrazing die toen net van start was gegaan en de plannen tot regeneratie van voedselarme vochtige duingebieden, kansen zouden scheppen voor een (gedeeltelijk) herstel van de vlinderfauna van de Zuid-Hollandse duinen.

In 2009 publiceerden Van Swaay en Plate een artikel over de jaarlijkse tellingen binnen het Landelijk Meetnet Vlinders in het tijdschrift *Vlinders* met als titel ‘Grootste klappen in de soortenrijke duinen’. Ze lieten zien dat in Nederland het gemiddeld aantal soorten per telroute een duidelijk dalende trend liet zien (Fig. 1) en dat de duinen, die in 1990 nog tot de meest soortenrijke gebieden van Nederland behoorden, met gemiddeld 18-19 soorten per gelopen route, in 2008 waren ‘gedegradeerd tot de middenmoot’ van Nederlandse telroutes met gemiddeld 13-15 soorten.

“Waarom juist daar?” vroegen de auteurs van het artikel zich af. Ze gaven daarop het volgende antwoord: “Toen overal in ons land halfnatuurlijke graslanden verdwenen, heideterreinen verzuurden en vlinders zich moesten redden op wegbermpjes en kleine natuurgebieden, waren de duinen nog steeds één groot natuurgebied van enkele kilometers breed van Cadzand tot Schiermonnikoog. Ondanks hun harde werken hebben beheerders dat toch niet weten vast te houden. Een van de belangrijkste oorzaken achter die verarming is de struweelvorming en vergrassing. Als je foto’s vergelijkt van 1990 met nu dan zie je pas goed hoe dichtgegroeid sommige stukken geraakt zijn en daarmee zijn vele bijzondere en algemene vlinders kwijtgeraakt.”



Figuur 1. Gemiddeld aantal soorten vlinders per telroute in Nederland (van Swaay & Plate 2009).

In lijn met deze conclusie liet het Compendium voor de leefomgeving (2013) ook een achteruitgang zien van het aantal waargenomen karakteristieke dagvlinders van de duinen (zoals de Grote parelmoervlinder) over de periode 1992-2012. In 2014 publiceerde de Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren (Nijssen et al.) een studie naar de effecten van begrazing op de duinfauna, waaronder de dagvlinders. Begrazing bleek een positief effect te hebben op een deel van de soorten van vooral de open en halfopen duinen. Ook een eerder onderzoek naar de effecten van begrazing in de duinen, dat de eerste jaren van deze nieuwe beheersmaatregel analyseerde (Wallis de Vries & Raemakers 2001) kwam tot deze conclusie.

Deze achtergronden en beelden vormden voor ons aanleiding om ons te verdiepen in de cijfers (de vlindertellingen en verspreidingskaartjes) die inmiddels beschikbaar zijn over de periode na 1990 tot nu toe. We stellen ons daarbij de volgende vragen:

1. Hoe staat het er bijna 25 jaar na de start van het begrazingsregime en ruim 10 jaar na de grootschalige regeneratieprojecten in Meijndel voor met de dagvlinders? Is er sprake van een verdere achteruitgang of gaat het beter?
2. Hoe gaat het in Meijndel in vergelijking met de rest van Nederland?

3. Hoe gaat het in Meijndel in vergelijking met de andere duingebieden?
4. Tenslotte, is het mogelijk om de resultaten te vertalen naar oorzaken en op basis daarvan suggesties te doen voor het beheer van de duinen?

## De waarnemingen

In 1990 startten De Vlinderstichting, het Centraal Bureau voor de Statistiek en het Expertise Centrum LNV het Landelijk Meetnet Vlinders. Van april tot en met september tellen vrijwilligers wekelijks de vlinders op hun eigen 'vaste' route. Dat gebeurt dus inmiddels al 25 jaar (Van Swaaij et al. 2015). Het aantal routes is landelijk uitgegroeid tot ca. 800. In Meijndel is in die periode langs 12 routes geteld (Tabel 1). We hebben vijf routes geselecteerd, die gedurende het grootste aantal jaren

Tabel 1. Vlinderroutes Landelijk Meetnet Vlinders in Meijndel s.l.

Routenaam	nr	waarnemingsperiode
Parnassiapad	117	1990-2014
Kijfhoekhoogte	204	1991-1996
Hertenkamp	205	1991-2013
Helmduinen	206	1991-2011
Scheepje	307	1992-2014
Violenwater	385	1995-2012
De Klip	1753	2010-2012
Voorlinden	1764	2011-2014
Bierlap (Groot dikkopje)	1767	2001-2014
Meijndel	1844	2011-2014
Sprang A	1871	2012-2014
Lentevreugd	1985	2013-2014

geteld zijn, om de gegevens te gebruiken om trends in het voorkomen van dagvlinders in Meijndel te analyseren. Het gaat daarbij om de routes 117 Parnassiapad (1990-2014), 205 Hertenkamp (1991-2013), 206 Helmduinen (1991-2011), 307 Scheepje (1992-2014) en 385 Violenwater (1995-2012). Hooijmans en Remeus publiceren jaarlijks een verslag over hun tellingen langs de routes Parnassiapad en Scheepje in Holland's Duinen (o.a. Hooijmans en Remeus 2014). In hun verslagen worden ook tabellen met trends gepresenteerd.

Naast het Landelijk Meetnet Vlinders worden waarnemingen doorgegeven aan verschillende databanken. De telroute-waarnemingen zijn aangevuld met informatie over soorten die niet op de telroutes zijn waargenomen, maar die wel in Meijndel zijn gezien

en zijn doorgegeven aan een van deze databanken en nu deel uitmaken van de Nationale Databank Flora en Fauna (NDFF).

## Bewerking van de waarnemingen

Alle waarnemingen per soort op de 12 telroutes gedurende de periode 1990 – 2014 zijn bij elkaar opgeteld. Dat levert een cijfer op over de algemeenheid van de soort in Meijndel tijdens de hele periode (Tabel 2). Zoals al werd vermeld, is bij het samenstellen van de tabel bovendien gebruik gemaakt van waarnemingen die zijn opgenomen in de Nationale Databank. Het Bruin zandoogje is 'op afstand' de meest algemene dagvlinder in Meijndel. Het Icarusblauwtje komt op de tweede plaats en het Hooibeestje en de Kleine parelmoervlinder, een echte duinsoort, op de plaatsen drie en vier.

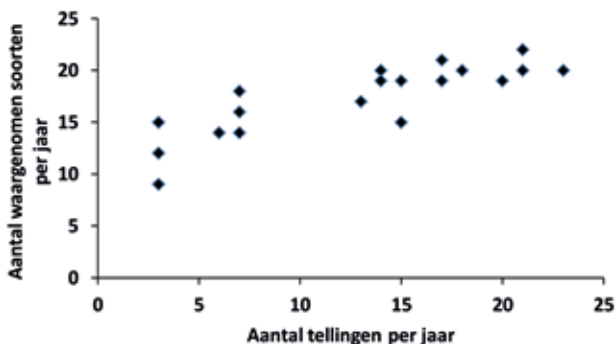
Zoals hierboven al werd vermeld hebben we de vijf meest complete tijdreeksen gebruikt om trends te analyseren over de periode 1991 – 2014. Hierna worden deze routes aangeduid als 'de vijf telroutes'. Hoewel in theorie elke route wekelijks wordt gelopen, is dat in de praktijk iets minder strikt. Een voorbeeld daarvan ziet u in Figuur 2. De betreffende route in Meijndel is in sommige jaren slechts driemaal gelopen, in andere jaren meer dan 20-maal. De figuur laat een positief verband zien tussen de frequentie van waarnemingen per jaar en het aantal waargenomen soorten per jaar (Spearman rangcorrelatie  $\rho = 0.850$ ,  $p < 0.001$ ). Een dergelijke relatie kan worden veroorzaakt doordat in 'slechte' jaren een waarnemer minder vaak naar buiten gaat en dan het vliegseizoen van sommige vlinders mist. Omdat dit verschijnsel zich bij elke route voordeed, en er slechts een klein aantal cijferreeksen beschikbaar was, hebben we ervoor gekozen om bij de trendberekeningen hiervoor niet te corrigeren. In plaats daarvan hebben we per jaar per route per soort de drie hoogste waarden geselecteerd. Vervolgens hebben we die waarden voor de vijf routes bij elkaar opgeteld en gedeeld door het aantal routes: dat levert het jaargemiddelde per soort voor Meijndel op. Dit jaargemiddelde wordt hierna aangeduid als het 'Gemiddeld aantal vlinders per route'. Voor alle duidelijkheid: *dat gemiddelde aantal slaat dus op de som van de drie bezoeken die de hoogste tellingen per soort opleverden.*

Tabel 1 laat zien dat de vijf routes niet elk jaar tussen 1991 en 2014 geteld zijn. Het jaargemiddelde berust in verreweg de meeste jaren op alle vijf routes, maar in enkele jaren op een kleiner aantal. Op basis van die jaargemiddelden zijn trends in de tijd geanalyseerd. Daartoe is in eerste instantie naar het patroon gekeken. Alleen indien er sprake is van een duidelijk patroon

Tabel 2. De dagvlindersoorten die zijn waargenomen in Meijndel op de 12 telroutes van het Landelijk Meetnet Vlinders, aangevuld met waarnemingen (\*) die zijn opgeslagen in de Nationale Databank Flora en Fauna en het totaal aantal waargenomen individuen per soort tussen 1990 en 2014.

	soorten waargenomen in Meijndel	totaal # 1990-2014		soorten waargenomen in Meijndel	totaal # 1990-2014
1	Geelsprietdikkopje	3	18	Kleine parelmoervlinder	3829
2	Zwartsprietdikkopje	2158	19	Keizersmantel	3
3	Groot dikkopje	2451	20	Atalanta	1355
4	Aardbeivlinder	1	21	Distelvlinder	738
5	Citroenvlinder	1233	22	Kleine vos	1189
6	Groot koolwitje	257	23	Dagpauwoog	764
7	Klein koolwitje	2506	24	Gehakelde aurelia	534
8	Klein geaderd witje	1282	25	Landkaartje	341
9	Oranjetipje	28	26	Rouwmantel*	20
10	Resedavlinder	1	27	Grote vos	1
11	Oranje luzernevlinder	132	28	Bont zandoogje	3355
12	Gele luzernevlinder*	3	29	Argusvlinder	1090
13	Eikenpage	104	30	Koevinkje	1506
14	Kleine vuurvlinder	3439	31	Hooibeestje	5704
15	Boomblauwtje	55	32	Oranje zandoogje	1686
16	Bruin blauwtje	1351	33	Bruin zandoogje	28956
17	Icarusblauwtje	8371	34	Heivlinder	2580

zoals toename in de tijd, afname in de tijd of een stabiel aantal, is een trendberekening toegepast. Omdat de waargenomen aantallen soms erg laag zijn (zie Tabel 2) en er in sommige jaren geen enkel individu van enkele soorten werd gezien en bovendien de aantalsverdelingen niet altijd voldoen aan normaliteit, is niet gekozen voor de berekening van een lineaire regressie, maar voor de rangcorrelatiecoëfficiënt van Spearman. Dit is een robuuste verdelingsvrije toets. In die gevallen waarbij het patroon gecompliceerder is, zullen we dit met een figuur illustreren.



Figuur 2. Het aantal waargenomen soorten/jaar op een telroute (Helmduinen) als functie van het aantal tellingen (bezoeken) op die route.

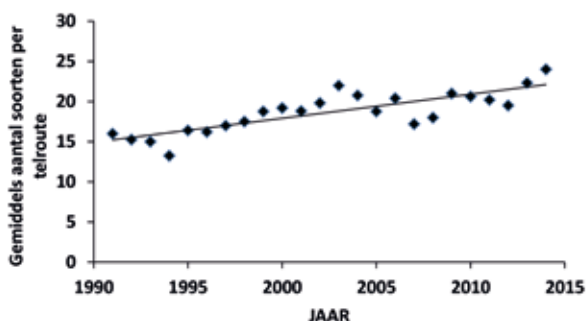
De trends van de gebieden waarmee de Meijndelgegevens vergeleken zullen worden, namelijk de Nederlandse duinkust (exclusief Waddenkust) en heel Nederland, zijn gebaseerd op een zeer groot aantal telroutes van het Landelijk Meetnet Vlinders. Bij de berekeningen wordt rekening gehouden met de frequentieverdeling van routes over de landschappen. Er vindt dus een weging plaats (van Swaaij et al. 2015). Bovendien is gecorrigeerd voor 'missing values' met het programma TRIM (Pannekoek & van Strien 2005).

## Diversiteit aan vlindersoorten

In de afgelopen 25 jaar zijn 34 soorten vlinders in Meijndel waargenomen (Tabel 2). In vergelijking met de tien jaar daarvoor (van der Meijden 1991), toen er slechts 23 soorten werden gezien, is er sprake van een zeer sterke toename. Onder de 11 'nieuwe' soorten waren twee soorten die als trekvlinder bekend staan, de Gele luzernevlinder en het Resedawitje. Daarnaast waren er zwervers, zoals de Aardbeivlinder, de Keizersmantel, de Rouwmantel en de Grote vos. Het waarnemen van deze zeldzame soorten zal zonder enige twijfel samenhangen met de veel intensievere waarnemingsfrequentie. Die frequentie is in de afgelopen 25 jaar veel hoger geweest dan daarvoor, onder

meer door het tellen op vaste routes in het kader van het Landelijk Meetnet Vlinders. Maar dat geldt in veel mindere mate voor de soorten die lang geleden wel in Meijndel gezien werden en nu weer 'vaste voet' hebben gekregen, zoals de Gehakelde aurelia, het Bont zandooogje, het Koevinkje en het Oranje zandooogje. Er is één nieuwe soort bijgekomen, het Landkaartje.

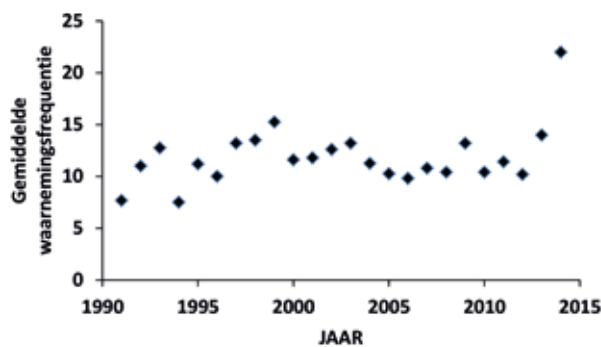
Een geschikte maat om de verandering in vlindersoortenrijkdom op een objectieve manier te analyseren is het gemiddeld aantal soorten dat per telroute wordt waargenomen (Van Swaaij en Plate 2009). Hierboven (Fig. 1) gaven we een voorbeeld daarvan voor alle Nederlandse telroutes. We hebben deze maat ook berekend met behulp van de vijf hierboven genoemde telroutes in Meijndel.



Figuur 3. Het gemiddeld aantal soorten per telroute in Meijndel tussen 1991 en 2014.

Het resultaat is zeer positief. De trendlijn in Figuur 3 laat een significante stijging (Spearman rangcorrelatie:  $\rho=0.820$ ,  $p<0.001$ ) zien van ca. 15 soorten naar 22,5, een min of meer continue toename, vanaf 1996, met 7,5 soorten in 24 jaar.

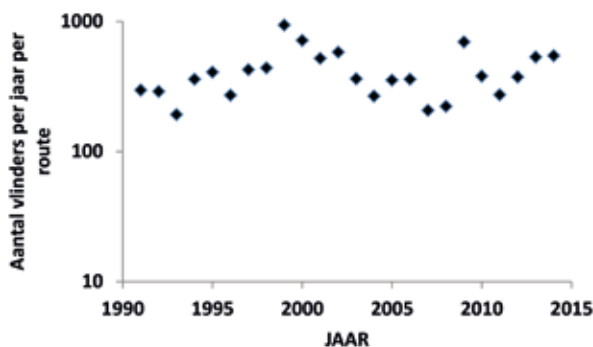
We zagen hierboven (Fig. 2) dat het aantal soorten dat per jaar per route werd waargenomen samenhangt met de waarnemingsfrequentie. Dat geldt vooral voor de zeldzamere soorten. Het is dus mogelijk dat de trend in Figuur 3 het gevolg is van een geleidelijk hogere waarnemingsfrequentie op de telroutes. In Figuur 4 is daarom de gemiddelde waarnemingsfrequentie per telroute (het aantal malen dat een telroute per jaar is bezocht door de waarnemer) over de jaren uitgezet. Aan het begin van de reeks vallen een paar lage frequenties op, aan het eind van de waarnemingsperiode juist een hoge. Die enigszins afwijkende frequenties hangen samen met een relatief klein aantal bezochte telroutes in die jaren (zie tabel 1). Maar er is geen sprake van een significante trend (Spearman rangcorrelatie:  $\rho=0.199$ ,  $p=0.355$ ). We kunnen daarom concluderen dat de toename van het gemiddeld aantal waargenomen soorten een reëel beeld geeft van de toename van de biodiversiteit aan vlindersoorten in Meijndel.



Figuur 4. Het gemiddeld aantal keren per jaar dat de vijf telroutes in Meijndel werden gelopen (gemiddelde waarnemingsfrequentie).

## Aantal vlinders in Meijndel

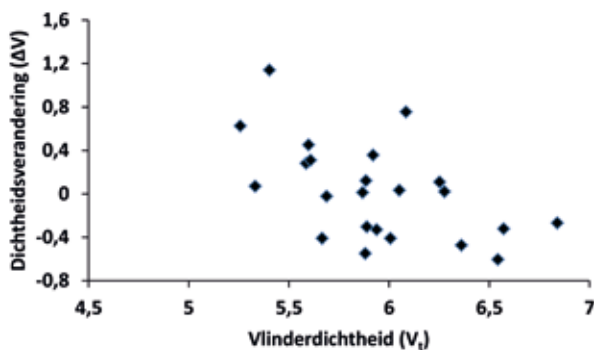
We zien dus een sterke toename van het aantal dagvlindersoorten in Meijndel gedurende de laatste 24 jaar. Hangt dat samen met een absolute toename van het aantal vlinders dat wordt waargenomen? Om die vraag te beantwoorden hebben we het gemiddeld aantal vinders dat per drie maximale tellingen is waargenomen berekend. Figuur 5 laat zien dat er wel sprake is van duidelijke verschillen tussen de jaren, met 1993 en 2007 als magere en 1999 en 2009 als allerbeste jaren, maar dat er geen sprake is van een opwaartse of neerwaartse trend (Spearman rangcorrelatie:  $\rho=0.17$ ,  $p=0.44$ ). Berekening van het gemiddeld aantal vlinders per route van alle tellingen per soort per jaar, levert een identiek constant beeld op.



Figuur 5. Het gemiddeld aantal vlinders per telroute (uitgezet op log-schaal) in verschillende jaren.

Het contrast tussen de toename van het aantal waargenomen soorten en het relatief constante aantal waargenomen individuen per telroute is uiterst boeiend. Waarom neemt ook dat aantal individuen niet toe?

Is er een maximum aan het aantal vlinders dat in een bepaalde periode in Meijndel voorkomt? Een ecologisch mechanisme dat zo'n maximum kan verklaren is dat er dichtheidsafhankelijke regulatie van de aantallen is. Als er een heel hoge dichtheid aan vlinders in een bepaald jaar is, zal dat leiden tot een achteruitgang. Als er een heel lage dichtheid is zal dat juist tot een toename leiden. In Figuur 6 hebben we die relatieve verandering uitgezet tegen het aantal waargenomen vlinders in jaar  $n$ . De relatieve verandering ( $\Delta V$ ) is berekend als het verschil in de ln-waarde (natuurlijke logaritme) van het gemiddeld aantal vlinders per route ( $V$ =vlinderdichtheid) in jaar ( $t$ ) minus de logaritme van het aantal in jaar ( $t-1$ ) ( $\Delta V = \ln V_t - \ln V_{(t-1)} = \ln(V_t/V_{(t-1)})$ ).



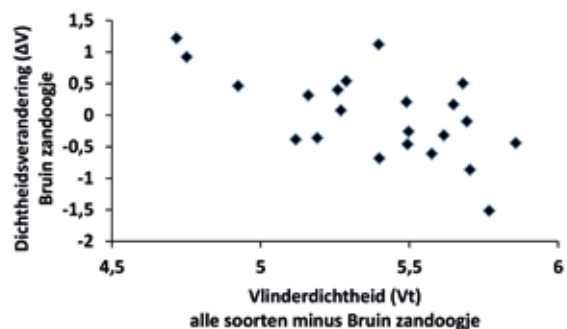
Figuur 6. De relatie tussen de natuurlijke logaritme van het gemiddeld aantal vlinders per telroute per jaar (de vlinderdichtheid,  $V_{(t)}$ ) en de relatieve populatieverandering naar het volgend jaar, uitgedrukt als  $\Delta V$ .  $\Delta V = \ln V_{(t+1)} - \ln V_{(t)}$ .

We volgen hiermee de methode omschreven in Bjornstad et al (1995) en Begon et al (2006). Bij  $\Delta V=0$  veranderen de aantallen niet, bij bijv.  $\Delta V=0,1$  is het aantal het jaar er na  $e^{0.1}=1,105$  maal hoger dan het jaar er voor, een relatieve stijging dus met 10,5%.

Er blijkt inderdaad sprake van een (negatief) dichtheidsafhankelijke relatie (Spearman rangcorrelatie  $\rho=-0.673$ ,  $p<0.001$ ). Bij lage dichtheden is de kans op een toename in het volgend jaar groot, bij hoge dichtheden is de kans op een afname juist groot. Wat precies het ecologische mechanisme, of de verschillende mechanismen achter die dichtheidsafhankelijkheid zijn, weten we niet. Er zijn een paar interessante mogelijkheden. Vlinders of hun larven – van de verschillende soorten – kunnen met elkaar concurreren om een levensbehoefte die maar in beperkte mate aanwezig is, voedsel bijvoorbeeld. De verschillende soorten hebben echter heel verschillende voedselplanten voor hun rupsen, van grassen, via viooltjes tot bomen (Tabel 3). Daar zal het dus wel niet aan liggen. Voor de imago's, het 'volwassen' vlinderstadium, ligt dat heel anders. De meeste vlinders zijn aangewezen op nectarplanten en de overlap tussen de verschillende soorten vlinders voor wat betreft hun nectarplanten is groot. Een heel andere verklaring ligt

bij de vijanden van vlinders en hun eitjes en rupsen. Het is niet uitgesloten dat de druk van predatoren en parasieten van het hele gilde aan roofvijanden, zoals vogels, spitsmuizen en andere gewervelde insecteneters, maar ook kevers, wantsen, mieren, mijten, wespen, schimmels, bacteriën, enz., tot een dergelijke relatie leidt. Maar op het niveau van een hele levensgemeenschap aan vlinders is daarover niets bekend. Voor de individuele soorten geldt dat wel. Hoewel er weinig soorten zijn die de totale voedselbron van hun larven weten op te eten en dus in het larvale stadium door voedsel worden gelimiteerd, kun je je goed voorstellen dat natuurlijke vijanden zoals predatoren en parasieten individuele soorten reguleren, en misschien zelfs een heel gilde aan planteneters. Dan is er sprake van top-down-regulatie. Maar ook een beperkte hoeveelheid nectar kan tot een plafond leiden, en dan spreken we van bottom-up-regulatie.

De meest algemene soort in Meijndel is het Bruin zandoojje (Tabel 2). De gemiddelde aantallen per route varieerden van 69 vlinders in 2007 tot maar liefst 670 in 2000. Dus van jaar op jaar waren er zeer forse schommelingen. Toch was het aantalsverloop over de periode 1991 tot 2014 stabiel: geen statistisch significante toename en geen afname. In Figuur 7 is  $\Delta V$ , de logaritme van de verandering in het aantal Bruine zandoojjes van jaar  $t$  naar jaar ( $t+1$ ), uitgezet tegen de log van het totaal aantal vlinders van de andere soorten in jaar  $t$ . Het is overduidelijk dat wanneer de dichtheid aan vlinders (van de andere soorten) hoog is in jaar  $t$ , het aantal Bruine zandoojjes het volgend jaar lager is. Wanneer de dichtheid juist laag is van de andere soorten, zien we een sterke toename van het Bruin zandoojje. Ook voor deze ene soort dus een duidelijk reactie op de dichtheid van andere soorten.



Figuur 7. De relatie tussen de natuurlijke logaritme van het gemiddeld aantal vlinders per telroute –minus het Bruin zandoojje– per jaar (de vlinderdichtheid) en de relatieve populatieverandering naar het volgend jaar van het Bruin zandoojje, uitgedrukt als  $\Delta V$ .

De correlatiecoëfficiënt  $r=0,60$ ,  $p=0,002$  en de regressiecoëfficiënt  $b=-1.31$  in Fig. 7. Dat betekent dat de dicht-

Tabel 3. Voedselplanten.

Soorten waargenomen in Meijendel 1990-2014	Voedselplanten naar Stokoe 1944
2 Zwartsprietdikkopje	<i>Holcus lanatus</i> , <i>Elymus repens</i>
3 Groot dikkopje	<i>Holcus lanatus</i> , <i>Elymus repens</i> , <i>Dactylis glomerata</i>
5 Citroenvlinder	<i>Rhamnus frangula</i> , <i>Rhamnus cathartica</i>
6 Groot koolwitje	Brassica-soorten
7 Klein koolwitje	diverse Cruciferen
8 Klein geaderd witje	diverse Cruciferen
13 Eikenpage	Eik
14 Kleine vuurvlinder	<i>Rumex</i> -soorten
15 Boomblauwtje	<i>Euonymus europaeus</i> , <i>Rhamnus frangula</i> , <i>Cornus sanguinea</i>
16 Bruin blauwtje	<i>Erodium</i>
17 Icarusblauwtje	<i>Ononis</i> , <i>Lotus</i> en andere Leguminosen
18 Kleine parelmoervlinder	<i>Viola tricolor</i> , <i>Viola canina</i> , <i>Viola odorata</i>
20 Atalanta	<i>Urtica dioica</i> , <i>Humulus lupulus</i>
21 Distelvlinder	Distelsoorten
22 Kleine vos	<i>Urtica dioica</i> , <i>Urtica urens</i>
23 Dagpauwoog	<i>Urtica dioica</i> , <i>Humulus lupulus</i>
24 Gehakkelde aurelia	<i>Humulus lupulus</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Ribes</i>
25 Landkaartje	<i>Urtica dioica</i>
28 Bont zandoogje	<i>Elymus repens</i> , <i>Holcus lanatus</i>
29 Argusvlinder	<i>Dactylus glomerata</i> , <i>Poa annua</i>
30 Koevinkje	<i>Elymus repens</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Dactylus glomerata</i>
31 Hooibeestje	<i>Poa annua</i> , <i>Cynosurus cristatus</i> , diverse andere grassen
32 Oranje zandoogje	<i>Poa annua</i> , <i>Elymus repens</i> , <i>Dactylus glomerata</i>
33 Bruin zandoogje	<i>Poa pratensis</i>
34 Heivlinder	<i>Elymus repens</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>Ammophila arenaria</i> , <i>Festuca</i> -soorten

heidsafhankelijke reactie van het Bruin zandoogje dichtheidsveranderingen van alle andere vlinders compenseert. We hebben dezelfde analyse toegepast op de tellingen van vlindersoorten waarvan de rupsen, net als die van het Bruin zandoogje, op grassen leven (zie Tabel 3). Als er sprake zou zijn van concurrentie om voedsel zou van die vlindersoorten een sterker effect op het Bruin zandoogje worden verwacht dan van alle vlinders gezamenlijk. Dat blijkt niet het geval. Concurrentie tussen rupsen om voedselplanten lijkt dus geen belangrijke rol te spelen.

## Trends in het voorkomen van dagvlindersoorten

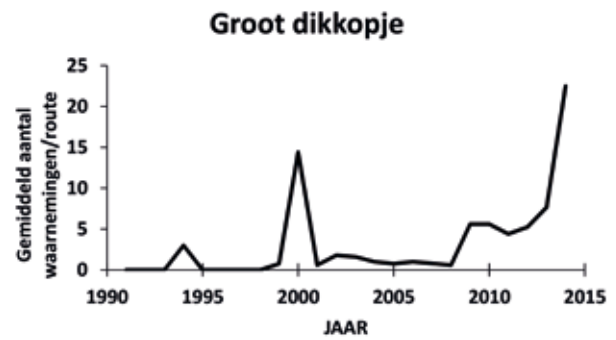
In het volgende deel zullen we per soort het aantalverloop onder de loep nemen. De soorten hebben we niet taxonomisch ingedeeld, maar naar overeenkomst in categorie: soorten met een positieve ontwikkeling, de toevalstreffers (waaronder zwervers en zeldzame trekvlinders), de zeldzame standvlinders, de algemene vlinders met een stabiel aantalverloop, de algemene trekvlinders en tenslotte de soorten die achteruit zijn gegaan.

## A. Positive ontwikkelingen

### 1. Groot dikkopje

Het aantalspatroon op de vijf telroutes is wat chaotisch (Fig. 8). In diverse jaren werd de soort niet waargenomen. De laatste jaren lijkt sprake van een opmars. Dat is echter uitsluitend te wijten aan waarnemingen in het Scheepje sinds 1998. Sinds 2001 wordt de telroute Bierlap (die zich uitstrekt over de Meeuwenhoek) speciaal bezocht om dit dikkopje te tellen. Remeus (2015) bespreekt de waarnemingsreeks in deze aflevering van Holland's Duinen.

Elk jaar leverden de drie hoogste tellingen 100 of meer exemplaren op. Het patroon is stabiel en het is niet ondenkbaar dat er al langer een vrij grote populatie in de Bierlap/Meeuwenhoek aanwezig is. De kans is groot dat het Scheepje vanuit de Bierlap werd gekoloniseerd. Deze



Figuur 8. Waarnemingen aan het Groot dikkopje op de vijf telroutes in Meijndel.

waarneming laat duidelijk zien dat populaties in een groot gebied soms zeer lokaal aanwezig zijn en telroutes ze daarom niet altijd 'vangen'. Het totale beeld van het Groot dikkopje illustreert een toename in Meijndel.



Foto 1. Gehakkelde Aurelia. Foto: Eddy van der Meijden.



## 2. Kleine vuurvliender

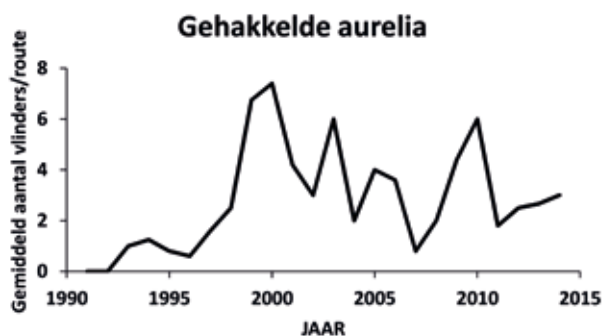
Deze vlinder was ook voor 1990 al zeer algemeen. Hij laat vooral in de eerste jaren, direct na de start van de begrazing (Fig. 9) een stijging zien (die over de gehele periode overigens significant is – Spearman rangcorrelatie:  $Rho= 0.428$ ,  $p=0.037$ ). Het is niet duidelijk of we hier met een gewone fluctuatie te doen hebben, of dat de soort echt algemener geworden is in Meijendel. Ook in het niet stijgende deel van de grafiek vanaf 1996 zijn vijfvoudige fluctuaties te bespeuren.



Figuur 9. Waarnemingen aan de Kleine vuurvliender op de vijf telroutes in Meijendel.

## 3. Gehakelde aurelia (Foto 1)

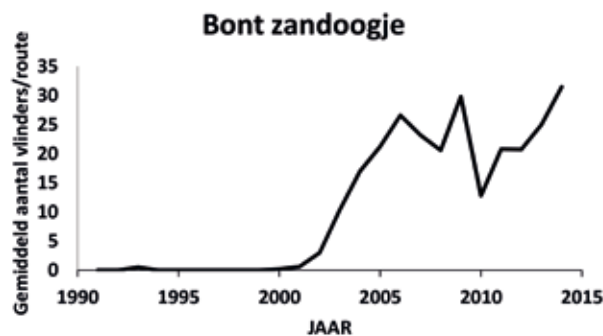
De volwassen vlinder overwintert. Vanaf 1992 heeft de vlinder opnieuw vaste grond in Meijendel. Na de koloniatiefase is sprake van een min of meer stabiel patroon. De toename vanaf 1991 (Fig. 10) is significant (Spearman rangcorrelatie:  $\rho= 0.471$ ,  $p= 0.020$ ).



Figuur 10. Waarnemingen aan de Gehakelde aurelia op de vijf telroutes in Meijendel.

## 4. Bont zandoogje

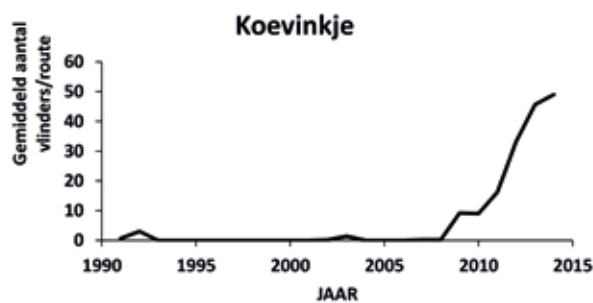
Overwintert als rups en verpopt aan grasstengels (Stokoe 1944). Na een periode van afwezigheid in Meijendel op spectaculaire wijze teruggekomen en in enkele jaren, tussen 2002 en 2006 uitgegroeid tot een van de algemenere soorten (Fig. 11). Ook landelijk laat deze soort een geweldige –achtvoudige– toename zien (van Swaay et al 2015).



Figuur 11. Waarnemingen aan het Bont zandoogje op de vijf telroutes in Meijendel.

## 5. Koevinkje

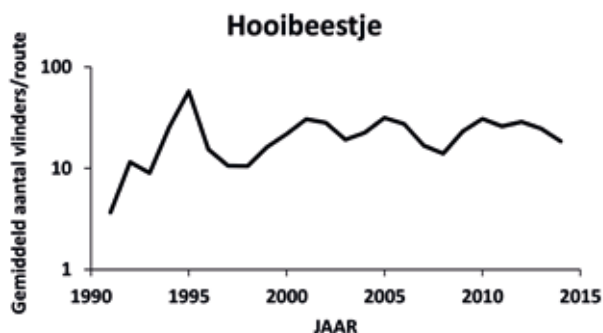
Verpopt in een spinsel in een graspol, vlak bij de grond (Stokoe 1944). Nectar wordt verzameld op bloeiende ruigteplanten zoals braam, distel en Koninginnekruid (Bos et al. 2006). Een van de meest recente kolonisten van Meijendel. Tijdens de eerste periode van ruim twintig jaar af en toe een waarneming (Fig. 12), maar vanaf 2009 een spectaculaire vestiging met gemiddeld vijftig waarnemingen per telroute per jaar. Het is niet duidelijk vanuit welke richting de kolonisatie heeft plaatsgevonden. Het Koevinkje komt zowel in de duinen ten noorden als ten zuiden van Meijendel voor, maar niet in het gebied aan de oostkant.



Figuur 12. Waarnemingen aan het Koevinkje op de vijf telroutes in Meijendel.

## 6. Hooibeestje

Altijd al een algemene verschijning in de duinen. Toch is het Hooibeestje gedurende de waarnemingsperiode significant in aantal toegenomen (Spearman rangcorrelatie:  $\rho= 0.437$ ,  $p= 0.034$ ). Het patroon (Fig. 13) is heel anders dan dat van het Bont zandoogje, het Koevinkje en het Oranje zandoogje (hieronder). De toename vindt plaats tussen 1991 en 1995 en lijkt daarmee op die van de Kleine vuurvliender.



Figuur 13. Waarnemingen aan het Hooibeestje op de vijf telroutes in Meijndel.

### 7. Oranje zandoogje

Een sterke toename gedurende de laatste 10 jaar (Fig. 14). Waarschijnlijk via kolonisatie vanuit het gebied ten zuiden van Meijndel, waar het belangrijkste verspreidingsgebied ligt. Hoewel op alle vijf telroutes Oranje zandoogjes worden waargenomen, wordt verreweg de grootste bijdrage geleverd door het Scheepje. Het lijkt geen toeval dat hetzelfde geldt voor het Koevinkje, en in iets mindere mate ook voor het Bont zandoogje.



Figuur 14. Waarnemingen aan het Oranje zandoogje op de vijf telroutes in Meijndel.

## B. Toevalstreffers?

Dit zijn de zeer zeldzame soorten die af en toe opduiken. Het gaat meestal over soorten waarvan gevestigde populaties zich heel ver weg bevinden. Met name voor deze groep soorten geldt dat naarmate de intensiteit/frequentie van waarnemen toeneemt ook de kans op een treffen met een van deze soorten toeneemt. Dat is vermoedelijk dan ook de reden dat in de afgelopen 24 jaar een groot aantal van deze soorten weer in Meijndel is gezien. Leuk voor de waarnemer en de statistiek, maar het levert weinig of geen informatie op over de geschiktheid van het gebied voor vlinders, en de veranderingen daarin.

### 1. Geelsprietdikkopje

Slechts drie exemplaren waargenomen gedurende de hele periode (1992, 2002 en 2003). Deze soort is algemener in het Oosten van het land.

### 2. Aardbeivlinder

Een zeldzame vlinder in Nederland met een al lang gevestigde populatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen. De kans is groot dat het enige exemplaar dat werd waargenomen (in 1998) een zwerver was vanuit die populatie.

### 3. Resedavlinder

Van deze soort die af en toe als zwerver wordt waargenomen in ons land en zelf soms een kleine, tijdelijke, populatie weet te stichten, werd één exemplaar waargenomen.

### 4. Oranje luzernevlinder

Een trekvlinder vanuit Zuid-Europa die (vrijwel) elk jaar in Nederland wordt waargenomen. In Meijndel 132 maal gezien tijdens de waarnemingsperiode, met een maximum van 26 in 2000.

### 5. Gele luzernevlinder

Eveneens een trekvlinder, maar schaarser dan zijn oranje verwant. Niet op de telroutes gezien, maar wel gemeld.

### 6. Keizersmantel

Een zeer zeldzame zwerver in ons land, die zich in 2013 op twee plaatsen (o.a. de Amsterdamse Waterleidingduinen) heeft voortgeplant. In 2014 werden maar liefst drie exemplaren in Meijndel waargenomen. Een paring werd gezien en gefotografeerd in de vallei Meijndel (van der Spek 2015). Van der Spek voorspelde dat een bezoek aan de vallei Meijndel in de zomer van 2015 wel eens een prettige verrassing (een ontmoeting met deze vlinder) zou kunnen opleveren. Vooruitlopend op een verslag daarvan kan gemeld worden dat zijn voorspelling voor velen is uitgekomen.

### 7. Rouwmantel

Weer een soort die niet meer inheems is in Nederland, maar ons als zwerver bereikt. Niet op de telroutes waargenomen, maar gemeld via de Nationale databank Flora en Fauna.

### 8. Grote vos

Een zeldzame zwerver die af en toe toch kans ziet zich in Nederland voort te planten. Er is één exemplaar waargenomen in de Hertenkamp in 2006.

## C. Zeldzame standvlinders

Dit is een groepje vlinders dat vrijwel elk jaar in kleine, maar wisselende aantallen wordt waargenomen. Of er is sprake van een kleine populatie, of we hebben te maken met immigranten van populaties uit naburig gebied, of er is tenminste een grotere (nog onbekende) populatie in Meijndel maar die bevindt zich niet dicht bij de vijf telroutes. Die laatste situatie zou dan vergelijkbaar zijn met het voorkomen van het Groot dikkopje.

### 1. Oranjetipje

In de afgelopen periode zijn slechts 28 Oranjetippen waargenomen in twaalf verschillende jaren. Het lijkt er sterk op dat we te maken hebben met zwervers uit naburige populaties. Maar het zijn er zoveel dat vestiging op geschikte plaatsen mogelijk zou moeten zijn.

### 2. Eikenpage

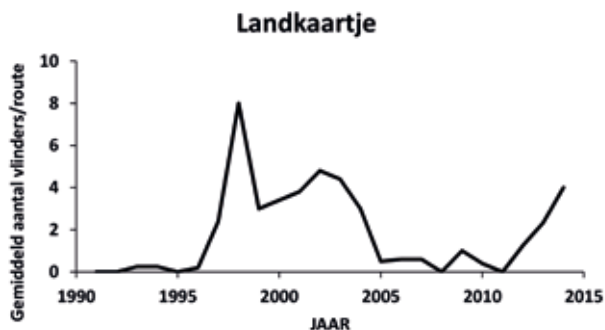
Tijdens vijftien jaar zijn Eikenpages waargenomen, met een maximum van 17 exemplaren op één dag in de Helmduinen. Het totaal aantal waargenomen exemplaren bedraagt 104. Het is zeker niet uitgesloten dat dit maar een fractie is van de werkelijke aantallen, want de Eikenpage is niet zo makkelijk waar te nemen. Dat maakt het waarschijnlijk dat we te maken hebben met een populatie in Meijndel.

### 3. Boomblauwtje

Ondanks het feit dat zijn voedselplanten, Vuilboom, Klimop en Kardinaalsmuts, redelijk algemeen zijn in Meijndel en de vlinder niet te verwarren is met andere blauwtjes, is de soort maar 55 maal waargenomen.

### 4. Landkaartje

Inmiddels een algemene soort in Nederland. Maar in Meijndel krijgt hij volgens Fig. 15 maar moeilijk een vaste plek.



Figuur 15. Waarnemingen aan het Landkaartje op de vijf telroutes in Meijndel.

Rechts: Figuur 16. Waarnemingen aan het Klein geaderd witje op de vijf telroutes in Meijndel.

## D. Stabiele standvlinders

De meeste vlinders uit deze groep zijn landelijk algemeen tot zeer algemeen. Er zijn echter twee uitzonderingen: het Bruin blauwtje is landelijk een vrij schaarse dagvlinder, de Kleine parelmoervlinder is landelijk een zeer schaarse standvlinder. Voor alle duidelijkheid nogmaals het gemiddeld aantal vlinders per route dat wordt vermeld, heeft betrekking op de som van de drie waarnemingen per jaar met de hoogste waarden per soort op elk van de vijf telroutes (zie: *Bewerking van de waarnemingen* hiervoor).

### 1. Citroenvlinder

In alle jaren aanwezig op de vijf telroutes, met gemiddeld 6,4 vlinders per route per jaar. Geen opgaande of neergaande trend waarneembaar (Spearman rangcorrelatie:  $\rho=0.030$ ,  $p=0.888$ ). Hooijmans en Remeus (2012) laten in hun analyse van de telroutes Parnassiapad en Scheepje zien dat een cyclisch patroon in het aantalverloop over de jaren aanwezig lijkt te zijn.

### 2. Groot koolwitje

Ook het Groot koolwitje werd in elk jaar waargenomen, maar is veel schaarser. In diverse jaren maar 1 exemplaar (1995, 1996, 2012) op alle telroutes samen. Gemiddeld 1,5 vlinder per jaar per route. Geen opgaande of neergaande trend waarneembaar (Spearman rangcorrelatie:  $\rho=-0.054$ ,  $p=0.803$ ).

### 3. Klein koolwitje

Een van de algemenere soorten, in alle jaren aanwezig met gemiddeld 11,4 vlinders per jaar per route. Geen duidelijke opgaande of neergaande trend te bespeuren (Spearman rangcorrelatie:  $\rho=0.319$ ,  $p=0.129$ ).

### 4. Klein geaderd witje

Hoewel het Klein geaderd witje met een gemiddelde van 5,4 vlinders per jaar per route tot de algemenere vlinders behoort, vraagt het patroon in Figuur 16 toch om nadere toelichting. Hoewel de Spearman rangcorrelatie een p-waarde  $>0.05$  oplevert ( $\rho=-0.402$ ,  $p=0.051$ ), zitten we heel dicht bij een negatieve trend. Het tweede deel van de grafiek laat inderdaad een terugloop zien.

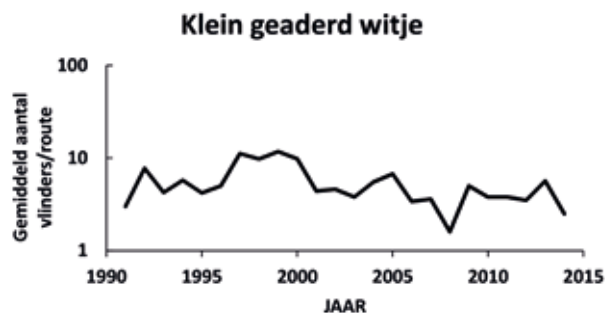




Foto 2. Bruin zandoogje. Foto: Eddy van der Meijden.

### 5. Bruin blauwtje

Per jaar werden per telroute 7,0 Bruine blauwtjes waargenomen. Er is geen sprake van een stabiel patroon in de aantallen (Spearman rangcorrelatie:  $\rho = 0.352$ ,  $p = 0.092$ ).

### 6. Icarusblauwtje

Met een gemiddeld aantal van 47,0 waarnemingen per route per jaar is het Icarusblauwtje de op één na meest algemene soort in Meijendel. Over de hele periode laat de populatie een stabiel verloop zien (Spearman rangcorrelatie:  $\rho = 0.134$ ,  $p = 0.531$ ). Zie voor een uitvoerige beschrijving van het aantalsverloop van deze soort in Meijendel het verslag van Hooijmans en Remeus uit 2014.

### 7. Kleine parelmoervlinder

Met 23,0 individuen per jaar per route is deze typische duinvlinder de op drie na meest algemene soort. Het aantalsverloop is stabiel (Spearman rangcorrelatie:  $\rho = -0.217$ ,  $p = 0.306$ ).

### 8. Kleine vos

In 2007 en 2008 werd op de vijf telroutes slechts één individu waargenomen. Inmiddels is het aantal weer op het oude niveau teruggekeerd. Gemiddeld werden 6,7 individuen per jaar gespot. Het totale beeld is stabiel (Spearman rangcorrelatie:  $\rho = -0.166$ ,  $p = 0.438$ ).

### 9. Daggauwoog

Een redelijk stabiel aantalsverloop met gemiddeld 4,9 individuen per jaar (Spearman rangcorrelatie:  $\rho = -0.213$ ,  $p = 0.317$ ).

### 10. Argusvlinder

In 1996 werden op de vijf telroutes maar 3 individuen gezien. Over de hele periode lag het gemiddeld aantal per jaar op 7,0 exemplaren. Het totale patroon is stabiel (Spearman rangcorrelatie:  $\rho = -0.263$ ,  $p = 0.214$ ).

### 11. Bruin zandoogje (Foto 2)

Met 171,1 exemplaren per jaar per route de meest algemene dagvlinder van Meijendel. Het absolute topjaar was 1999 met 670 individuen. Overigens een stabiel totaalpatroon (Spearman rangcorrelatie:  $\rho = -0.192$ ,  $p = 0.369$ ).

## E. Algemene immigranten

De twee meest algemene migranten geven natuurlijk maar een beperkt beeld van de kwaliteit van Meijendel als vlinderhabitat en worden daarom apart behandeld en later in de trendvergelijkingen met het totale beeld van Nederland en van het de duinkust van Nederland niet meegenomen.

### 1. Atalanta

Het totale aantalverloop is redelijk stabiel. Maar er zijn natuurlijk wel de uitschieters die je verwacht bij een trekvlinder. Met een gemiddeld aantal per route per jaar van 7,4 is het jaar 2000 een echte uitschieter met 177 vlinders per route. Dat aantal is zeer scheef verdeeld over de routes. Op de route Hertenkamp werden 156 individuen geteld (tijdens de drie waarnemingen per jaar met de hoogste waarden). Zeer waarschijnlijk hebben we daar te maken gehad met enkele uitgekomen legsels die leidden tot volgroeide rupsen en vervolgens vlinders.

### 2. Distelvlinder

De distelvlinder is altijd wat schaarser dan de Atalanta. Gemiddeld 4,7 exemplaren per jaar per route. In 1993 werd geen enkel exemplaar gezien, 2009 was het topjaar met gemiddeld 37 vlinders per route, goed verdeeld over de vijf telroutes.

## F. Soorten die achteruitgaan

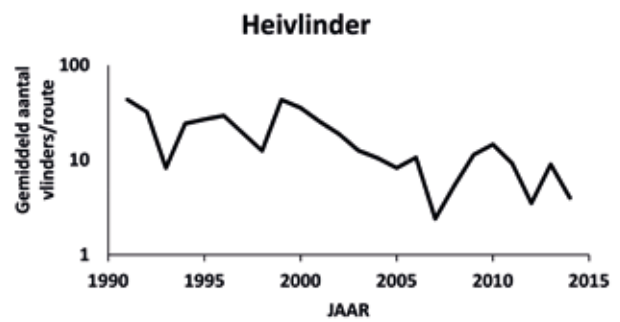
### 1. Zwartsprietdikkopje

In 1994 werden op de Hertenkamp-route op één dag 83 individuen waargenomen. In 2014 werden nog maar 2 exemplaren in Voorlinden en 3 in Lentevreugd gezien. Op de vijf routes die voor de trendberekening worden gebruikt, werd geen enkel exemplaar meer gezien (Fig. 17). Een dramatische achteruitgang (Spearman rangcorrelatie:  $\rho = -0.741$ ,  $p < 0.001$ ). Ook landelijk blijkt een sterke reductie te hebben plaatsgevonden, van maar liefst 90% (van Swaay et al 2015). Oorzaken zijn niet makkelijk aan te wijzen. De eitjes worden gelegd in juli of augustus in de droge aren van grassen (zoals *Holcus lanatus*) of in opgerolde grasscheden en overwinteren tot april (South 1956). Dat zou deze soort wel eens kwetsbaar kunnen maken voor najaars- of winterbegrazing. Ook de rupsen eten grassen en daarvoor geldt dat ze dus ook kwetsbaar zijn voor begrazing. Daarnaast wordt de afhankelijkheid van nectarplanten vermeld. Hooijmans en Remeus (2012) verbazen zich erover dat het begrazingsregime in Meijendel niet tot een meer stabiel aantalverloop van deze soort heeft geleid. Ze onderschrijven de suggestie van Wallis de Vries (2012) dat stikstofdepositie en klimaatsverandering mogelijk tot

een synchronisatieprobleem leidt (op landelijke schaal, in elk geval boven de schaal van Meijndel) tussen rupsontwikkeling en het moment waarop kwalitatief geschikt voedsel beschikbaar is.



Figuur 17. Waarnemingen aan het Zwartspriddikkopje op de vijf telroutes in Meijndel.



Figuur 18. Waarnemingen aan de Heivlinder op de vijf telroutes in Meijndel.

## 2. Heivlinder (Foto 3)

De vlinder legt in augustus eitjes op grassoorten zoals *Aira preacox* en *Festuca ovina*, grassen van het open droge duin. De jonge rupsen overwinteren daarop en verpoppen oppervlakkig in de grond in de vroege zomer (South 1956).



Foto 3. Heivlinder. Foto: Chris van Swaay.

Met een gemiddeld aantal per route per jaar (drie hoogste waarnemingen) van 35,0 en een totaal aantal waarnemingen over de hele periode op alle routes van 2580 komt de heivlinder in de middenmoot terecht. Maar zo rooskleurig is zijn status niet. Tijdens de eerste 10 jaar scoorde hij een gemiddelde van 53,8 – tijdens de laatste 10 jaar nog slechts 10,9. Dat is een terugval van 80%. Toch zien Hooijmans en Remeëus (2015) de toekomst van de Heivlinder in Meijndel niet al te somber in. Ze verwachten dat continuering van de begrazing en de uitgevoerde regeneratieprojecten waarbij weer kaal, stuivend duin is ontstaan, positief kunnen uitwerken voor deze soort. Het is boeiend dat de achteruitgang die Figuur 18 illustreert niet voor alle telroutes in dezelfde mate opgaat. De achteruitgang in de routes Hertenkamp, Parnasiapad en Violenwater is dramatisch. De Helmduinen en het Scheepje laten een iets genuanceerder beeld zien. We moeten proberen te achterhalen waaraan die verschillen liggen.

## Hoe gaat het in Meijndel in vergelijking met de rest van Nederland?

In Tabel 4 zijn de eerder besproken trends in het voorkomen van de dagvlinders in Meijndel geplaatst naast de trendberekeningen van De Vlinderstichting voor heel Nederland en voor de Nederlandse duinkust (exclusief de Waddeneilanden). Wat sterk opvalt is dat terwijl de hoofdtrend in Nederland achteruitgang is (14x), de hoofdtrend in Meijndel een stabiel patroon is (11x). De twee soorten die in Meijndel geweldig achteruitgaan, het Geelsprietdikkopje en de Heivlinder, laten ook landelijk een zeer grote achteruitgang zien. De conclusie die uit de vergelijking moet worden getrokken, is dat de vlinderfauna Meijndel er veel beter afkomt dan de landelijke situatie. Een aantal verdwenen soorten is weer 'teruggekomen'. Dit zou erop kunnen wijzen dat hun type woongebied weer in Meijndel voorkomt, dat de situatie aanzienlijk is verbeterd voor en gedurende het zichtbare herstel van deze soorten. Daarnaast is het opvallend dat een zeer groot aantal soorten een stabiel patroon laat zien. De conclusie die je daaruit kunt trekken is dat de situatie voor die soorten in Meijndel zeker niet verslechterd is. Misschien is na de terugval voor 1990, de situatie in Meijndel weer hersteld: terug naar 'normaal'. De twee soorten die ernstig zijn achteruitgegaan laten ook landelijk zo'n achteruitgang zien. Hoewel het niet is uitgesloten dat de oorzaak dan ook landelijk of op een nog hogere schaal gezocht moet worden, is het toch van groot belang om na te gaan of verbetering mogelijk is. Verschillen in mate van teruggang tussen de telroutes kunnen worden benut om eens te gaan kijken of die te maken hebben met verschillen in de kwaliteit van die gebieden.

## Hoe gaat het in Meijndel in vergelijking met de kustduinen van Noord- en Zuid-Holland en Zeeland?

Hoewel de hele Nederlandse kuststrook heel populair is bij natuurrecreanten en andere toeristen, wordt onze kust in vergelijking met buurlanden goed beschermd en beheerd. Waterwinbedrijven die de Amsterdamse Waterleidingduinen en de provinciale duinen van Noord-Holland beheren, hebben zeer vergelijkbare doelstellingen.

Toch levert de vergelijking tussen Meijndel en de kustduinen een spectaculair resultaat op (Tabel 3). Het gaat in Meijndel duidelijk beter. Van de 11 soorten die in de kustduinen een statistisch significante verbetering lieten zien in de afgelopen kwart eeuw, laten zes soorten in Meijndel hetzelfde beeld zien, terwijl vier soorten in Meijndel een stabiel verloop laten zien. Alleen het Boomblauwtje komt er in Meijndel met zijn wisselende aantal wat minder af. Maar ook bij die soort is geen sprake van een teruggang.

Slechts twee soorten laten in de kustduinen een stabiel patroon zien tegen maar liefst 11 in Meijndel. Het grootste verschil is te vinden in het aantal soorten dat er significant slechter is komen voor te staan. Dat geldt voor 12 soorten in de kustduinen tegenover slechts twee in Meijndel. Bijzondere soorten zoals de Kleine parelmoervlinder, het Bruin blauwtje en het Groot dikkopje, maar ook de algemenere soorten zoals het Groot koolwitje, de Daggauwoog, de Argusvlinder en het Bruin zandoogje doen het in Meijndel beter dan in de kustduinen.

Eén van de kustduingebieden waar de vlinderfauna duidelijk achteruitgaat, de Amsterdamse Waterleidingduinen, laat ook een duidelijke achteruitgang van de bloemplanten zien. Mourik (2015) beargumenteert dat de hoge dichtheid aan Damherten hiervan de oorzaak is. Het totale aantal Damherten dat in Meijndel is waargenomen (10) is aanzienlijk lager dan de aantallen die voor de Amsterdamse Waterleidingduinen (>3000) en het Nationaal Park Zuid-Kennemerland (200) worden vermeld (Schoon en Spek 2010). Dit is een duidelijke aanwijzing dat nectarlimitering wel eens een rol zou kunnen spelen.

## Slotbeschouwing en suggesties voor beheer

Het is natuurlijk bijzonder lastig om deze trends te duiden, ook al laten ze aan duidelijkheid niets te wensen over. Waardoor gaat een soort vooruit of achteruit? Een Heivlindervrouwtje kan 300-600 eitjes leggen. We nemen een individu dat er 450 legt. Voor een stabiel populatieverloop zou in de volgende generatie weer één eileggend vrouwtje vereist zijn en (gemiddeld) één mannetje dat kans zag haar succesvol te bevruchten. Daarvoor moet hij overigens zijn uiterste best doen, zoals blijkt uit de studie naar het paringsgedrag van deze vlinder dat Niko Tinbergen met acht studenten tijdens een cursus op de Hulshorst uitvoerde en publiceerde in 1942. Vanaf het eistadium zijn er al belagers, maar vooral de rupsen die op grassen (van Schapengras tot Helm) leven vanaf augustus tot het volgend jaar juni, zijn kwetsbaar voor weersinvloeden, predatoren en parasieten, ziekten en waarschijnlijk zelfs voor de grote grazers die ook van hun voedselplanten houden. Toch zijn er beslist geen harde aanwijzingen dat graseters het slechter doen dan andere vlindersoorten. Integendeel, van de vlinders waarbij de larven gras eten (Tabel 3 en 4) laten 5 soorten een duidelijke toename zien, terwijl 2 soorten afnemen. Dit suggereert toch dat de veranderende samenstelling van de grassen onder langdurige begrazing, positief uitwerkt voor de vlinders.

Zelfs de volwassen vlinders zijn zeer kwetsbaar. Zo'n prachtige schutkleur als de Heivlinder laat zien wanneer de vleugels zijn ingeklapt en alleen de onderzijde van de achtervleugels zichtbaar is, zal niet voor niets ontstaan zijn in de loop van zijn evolutie. Bovendien is voor de vlinders die overleven niet elk milieu even geschikt. Kunnen ze hun territorium- en baltsgedrag wel uitvoeren? Het overgrote deel van individuen dat de eischaal verlaat, zal het niet halen. Bij een stabiel populatieverloop zullen maar liefst 448 van de 450 eitjes/rupsen/poppen/vlinders vroegtijdig sterven: dat is 99,55%. Het is een tombola. Een betrekkelijk klein verschil in overleving en sterfte kan al maken dat een populatie in aantal toeneemt of juist afneemt. Van de meeste vlindersoorten is weinig of niets bekend over de factoren die de hoofdrol spelen bij die overleving of sterfte. Maar het feit dat gedurende de laatste kwart eeuw zoveel vlindersoorten in Meijndel een stabiel populatiepatroon laten zien, is een sterke aanwijzing dat de omstandigheden, waaronder het beheer, inclusief het begrazingsregime, dat sinds 1990 plaatsvindt, in elk geval niet ongunstig gewerkt hebben. Misschien zou zonder dat beheer de overwegend neergaande trend die landelijk en in de kustduinen voorkomt ook het beeld in Meijndel hebben bepaald. Om stevige conclusies over verbanden te trekken zijn echter veel gedetailleerde cijfers over overleving en sterfte gedurende de

Tabel 4. Trends in het voorkomen van dagvlinders over de periode 1990-2014 (Meijndel vanaf 1991).

Het symbool ↑ betekent een statistisch significante toename (Spearman rangcorrelatie  $p < 0.05$ ); ↓ een afname en 0 betekent een stabiel patroon (afwezigheid van een positieve of negatieve trend (Spearman rangcorrelatie  $p > 0.05$ ). V betekent een zeer variabel verloop. Voor trekvlinder en zwervers zijn geen patronen opgenomen.

	soorten in Meijndel	trend Meijndel	trend Nederland	trend Duinkust
1	Geelsprietdikkopje		↓	↓
2	Zwartsprietdikkopje	↓	↓	↓
3	Groot dikkopje	↑	↓	↓
4	Aardbeivlinder		↓	↓
5	Citroenvlinder	0	↓	↑
6	Groot koolwitje	0	↓	↓
7	Klein koolwitje	0	0	↑
8	Klein geaderd witje	0	0	↑
9	Oranjetipje	V	↑	↓
10	Resedavlinder			
11	Oranje luzernevlinder			
12	Gele luzernevlinder			
13	Eikenpage	V	↑	
14	Kleine vuurvlinder	↑	↑	↑
15	Boomblauwtje	V	↑	↑
16	Bruin blauwtje	0	↓	↓
17	Icarusblauwtje	0	↑	↑
18	Kleine parelmoervlinder	0	↓	↓
19	Keizersmantel			
20	Atalanta			
21	Distelvlinder			
22	Kleine vos	0	0	0
23	Dagpauwoog	0	↓	↓
24	Gehakkelde aurelia	↑	↑	↑
25	Landkaartje	V	↓	0
26	Rouwmantel			
27	Grote Vos			
28	Bont zandoogje	↑	↑	↑
29	Argusvlinder	0	↓	↓
30	Koevinkje	↑	↓	↑
31	Hooibeestje	↑	↑	↑
32	Oranje zandoogje	↑	↓	↑
33	Bruin zandoogje	0	0	↓
34	Heivlinder	↓	↓	↓
	trendtotalen	Meijndel	Nederland	Duinkust
	↑	7	7	11
	0	11	4	2
	↓	2	14	12



verschillende levensstadia van elke vlindersoort een vereiste. En die informatie is er niet.

Als we de aantalspatronen bekijken gedurende de jaren na de start van het begrazingsregime in Meijendel, dan zou je verwachten dat soorten die baat hebben bij begrazing een toename laten zien en soorten die schade ondervinden juist een afname. Er zijn vier soorten die zo'n toename laten zien. De Kleine vuurvlieder neemt in aantal toe sinds 1997 (Fig. 9). Zijn leefgebied in de duinen, schrale begraasde duingraslanden met Schapenzuring, heeft duidelijk baat bij begrazing. Daarnaast zie je de vlinder vaak 'zonnen' op open plekken kaal zand. Ook die plekken kunnen gecreëerd worden door begrazing.

Het Hooibeestje laat vijf jaar lang een toename zien. Een echte graslandsoort. Hoe begrazing tot hogere aantallen heeft kunnen leiden is niet echt duidelijk. De Gehakkelde aurelia is ook sinds 1990 duidelijk toegevoegd. Niet alleen in Meijendel, maar in heel Nederland. Een bosrandsoort waarvan eveneens niet duidelijk is wat begrazing aan stimulans heeft opgeleverd.

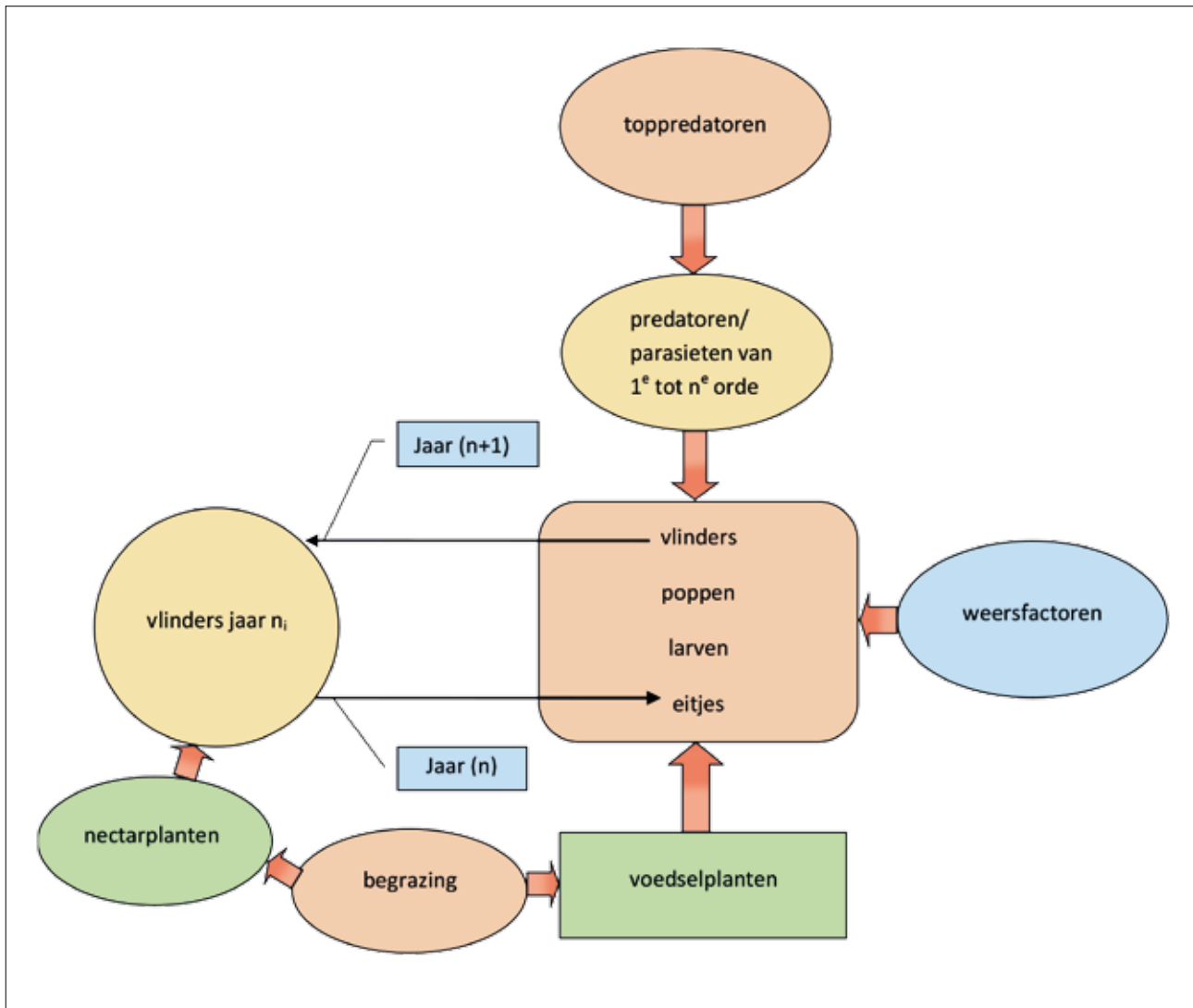
Het Zwartsprietdikkopje (Fig. 17) laat de eerste jaren een zeer sterke vooruitgang zien, maar vervolgens een dramatische terugval. We hebben al eerder aangegeven dat de levenswijze van de overwinterende rupsen in graspollen deze soort wel eens zeer kwetsbaar zou kunnen maken voor jaarrondbegrazing. Van Noordwijk et al (2012) vonden duidelijke aanwijzingen voor een verhoogde mortaliteit bij overwinterende rupsen van de Veldparelmoervlieder in begraasde plots ten opzichte van onbegraasde plots (64% versus 8-12% mortaliteit).

De zandoogjes (Bont zandoogje, Koevinkje, Hooibeestje en Oranje zandoogje) die in Meijendel een prachtig herstel laten zien, vertonen ook een duidelijke toename in de Kustduinen. Daarom is het ook voor deze groep lastig om een directe link met het lokale beheer aan te tonen. Het zandoogje dat het meest typerend is voor het droge open duin, de Heivlieder, gaat daarentegen heel sterk achteruit. Leidt begrazing niet tot behoud van zijn habitatype: het open, droge duin? Wat echter voor al deze zandoogjes geldt is dat ze het verhoudingsgewijs beter doen in het gebied Scheepje dan op de andere telroutes. Het Scheepje maakte vanaf 1990 deel uit van het eerste begraasde deel van Meijendel. De begrazingsdruk was één grazer op 12 ha. Dat leidde tot zeer veel kaalvraat en dieren die na de winter buitengewoon mager waren. Daarom werd na vijf jaar besloten hier (en in het gehele meer landinwaarts gelegen binnenduin) de begrazingsdruk te reduceren tot 1 op 18 ha. Het gevolg hiervan was dat vervolgens in het Scheepje duidelijk meer bloeiende planten werden waargenomen (mondelinge mededeling Harrie van der

Hagen). Overigens bleek dat deze lagere veedichtheid, die in de hele landinwaarts gelegen zone werd toegepast, ook nog steeds tot het ontstaan van stuifkuilen leidde. Aan de westkant van het fietspad van Den Haag naar het Wassenaarse Slag, de buitenduinen waar de telroutes Parnassiapad en Helmduinen liggen, is sinds de invoering van begrazing tot 2010 daar de begrazingsdruk op 1 op 12ha gehouden.

Bij de selectie van vlinders van een gebied waar ze hun eitjes afzetten spelen meer factoren een rol dan alleen maar of er voedsel aanwezig is. Een prachtig artikel over hoe vlinders hun habitat selecteren en het gebruiken is van Christer Wicklund en Carl Åhrberg (1978) over de Oranjetip. Vrouwtjes en mannetjes gebruiken verschillende terreingedeelten: vrouwtjes vooral de weiden, mannetjes patrouilleerden langs bosranden en waren veel honkvaster. Ze lieten ook een verschillend gebruik van nectarplanten zien. Deze paar zinnen zijn bedoeld om te illustreren dat het niet uitsluitend om een geslaagde paring en het afzetten van eitjes op een voedselplant gaat. Van diverse soorten is inmiddels bekend dat habitatselectie vooraf gaat aan waardplantselectie. Verschillende blauwtjes van het genus *Maculinea* selecteren gebieden waar bij hun voedselplanten ook de specifieke knoopmierensoort aanwezig is waarmee hun larven een symbiotische relatie aangaan. Het voordeel daarvan is direct duidelijk. Het Amerikaanse dikkopje *Polites mardon* selecteert stukjes microhabitat met een van de omgeving afwijkende structuur met grotere voedselplanten, meer open plekken en hoge grassen. Het waarom daarvan is niet onderzocht maar de kans is groot dat de overleving van rupsen op die plekken hoger is. Sommige soorten selecteren habitat ook op grond van de aanwezigheid van nectarplanten.

Nog niet zo lang geleden kreeg nectaropname door vlinders nauwelijks aandacht. In het boek 'Butterflies' (blz. 94) van E.B. Ford (1945), overigens een uitstekend werk over vlinders, krijgt het zelfs negatieve aandacht: "*Furthermore, it has been said that the Grayling (de Heivlieder) never visits flowers. This is an overstatement, as the photograph represented on Plate 11, Fig 3 shows, but it is certainly true that it seldom does so.*" Van Reusel et al. (2007) observeerden wel degelijk belangrijke nectarplanten. Ook het Hooibeestje is vermeld als een soort die als vlinder weinig voeding zou nodig hebben. Inmiddels zijn er diverse publicaties waaruit het voordeel van nectaropname voor deze soort duidelijk naar voren komt (Cahenzli et al, 2012a, 2013). Die misverstanden zijn het gevolg van het feit dat er toch maar heel weinig goed gedocumenteerde waarnemingen en gericht onderzoek naar het gedrag van dagvlinders waren. Inmiddels is er wel veel meer informatie verzameld over het belang van nectar. O'Brien et al (2004) deden experimenteel onderzoek met kunstmatige



Figuur 19. Vlinders binnen hun levensgemeenschap. Invloeden van voedselplanten, begrazing, nectarplanten, weersfactoren en rovers (predatoren en parasieten).

nectar met radioactieve koolstof in het suiker sucrose ( $^{13}\text{C}$ ) om na te gaan waar nectar voor gebruikt wordt. Ze gebruikte drie Amerikaanse Nymphaliden (schoenlappers e.d.) en één Pieride (witjes). Uiteindelijk vonden ze een toename in de eiproductie van 44-80% die berustte op (radioactief gelabeld) sucrose. Recent onderzoek van Cahenzli en Erhardt (2012a) laat zien dat ook het reproductief succes van mannetjes samenhangt met de opname van nectar. Het zijn overigens niet alleen de suikers, maar ook de aminozuren in nectar een positief effect hebben op het reproductief succes van vlinders, zelfs via de mannelijke vlinders (Cahenzli en Erhardt 2012b). Wallis de Vries et al. (2012) onderzochten de invloed van nectarproductie op een landelijke schaal op de soortenrijkdom en abundantie van dagvlinders. Ze vergeleken waarnemingen van het Landelijk Meetnet Vlinders uit de jaren 1994-1995 met 2007-2008 en vergeleken de trends met de verandering in het voorkomen van nectarbloemen over dezelfde periode. Zowel voor het hele gilde van vlinder en nectarbloemen

als voor veel individuele soorten werden duidelijk correlaties in achteruitgang gevonden.

In Figuur 5 lieten we zien dat het gemiddeld aantal vlinders dat per telroute in Meijndel wordt waargenomen gedurende de afgelopen 24 jaar constant is gebleven. We lieten eerder zien dat het aantal waargenomen soorten per route juist is toegenomen. Het patroon van Figuur 5 wordt veroorzaakt door zogenoemde 'dichtheidsafhankelijke terugkoppeling'. Er lijkt een plafond aan het aantal individuele vlinders in Meijndel te zijn. Dat werd duidelijk geïllustreerd met de analyse van de aantallen van het Bruine zandooogje. Na een jaar met wat meer vlinders van andere soorten vindt een terugval plaats; na een jaar met wat minder vlinders juist een toename. De meest voor de hand liggende verklaring voor een dergelijk mechanisme is dat er sprake is van een limiterende factor. In Fig. 19 zijn de belangrijkste invloeden op het aantal vlinders in een levensgemeenschap afgebeeld. We hebben er hard over

nagedacht en de factor die volgens ons het meest voor de hand ligt om limiterend voor het hele gilde van dagvlinders te kunnen zijn, is zeker niet hun voedsel in het rupsenstadium, want daarin komen grote verschillen voor. Misschien is het de verzameling van rovers. Buiten de specialistische parasieten zijn die rovers vaak heel polyfaag en stappen makkelijk over op andere insecten. Maar even waarschijnlijk is het hun nectarvoorziening waarin een grote mate van overlap optreedt. Een dergelijk mechanisme van nectarlimitering is tot nu toe echter nooit op deze wijze geïllustreerd. Het zal duidelijk zijn na dit verhaal dat het waarschijnlijk niet om één factor gaat, zo gemakkelijk is het niet. Een van de factoren die waarschijnlijk al een grote rol speelt, maar een steeds belangrijker rol zal gaan spelen is klimaatverandering. Over 25 jaar zal het effect daarvan wel duidelijk zijn geworden. Droogtegevoelige soorten, zoals het Koevinkje, zullen achteruitgaan, zonminnende soorten, zoals de Kleine vuurvlinder en de Gehakkelde aurelia zullen er baat bij hebben.

## Suggesties voor beheersmaatregelen

Het gaat goed met de vlinders in Meijndel en we zouden het graag zo houden. Daarom formuleren we enkele suggesties voor DUNEA, de beheerder van het gebied.

We hebben geconstateerd dat terwijl de diversiteit aan dagvlindersoorten in Meijndel gedurende de afgelopen 24 jaar is toegenomen, het aantal vlinders dat gemiddeld per afgelegde telroute werd waargenomen min of meer constant is. De vraag is dan: wil je ook meer individuele vlinders zien? Een ja op die vraag leidt tot voorstellen voor beheersaanpassingen. Die voorstellen worden hieronder geformuleerd. Maar je moet je dan wel realiseren dat er ook grenzen zijn aan wat ecologisch haalbaar is. Zo is het natuurlijk geen optie om in te grijpen in het gilde van rovers, de predatoren, parasieten en ziekten. We weten niet welke processen daarbij een rol spelen. Predatoren van een hogere orde kunnen predatoren van een lagere orde onder de knie houden. Maar soms is een gebied te klein voor die eerste groep van predatoren en dan kunnen predatoren van een lagere orde verhoudingsgewijs veel eitjes, rupsen, poppen of vlinders verorberen. Dan komen de vlinders er slechter af dan wanneer er veel toppredatoren zijn die hun directe vijanden onder de knie houden.

Het ligt anders bij het alternatief waarbij er sprake is van voedsellimitering van volwassen vlinders door een gebrek aan nectar. Je zou nectarplanten betere kansen kunnen bieden om tot bloei te komen. Maar het zal duidelijk zijn dat een toename van het aantal bloeiende planten, en daarmee een toename van

de nectarproductie geen garantie oplevert voor een verdere verbetering van de vlinderstand. Immers als vlinders meer nectar kunnen verorberen en daardoor meer eitjes produceren, zal bij een top-downregulatie door natuurlijke vijanden niet het aantal vlinders in de volgende generatie toenemen, maar het aantal predatoren. Maar dat is beslist niet zeker, en daarom is het de moeite waard om uit te proberen of een genuanceerder begrazingsregime waardoor nectarplanten beter tot bloei kunnen komen een positief effect oplevert.

Hoewel voedselgebrek tenslotte zeker niet een grote rol zal spelen, is het niet uitgesloten dat overbegrazing een probleem vormt voor het Zwartsprietdikkopje en misschien zelfs voor de Heivlinder en andere grassenetters. Een genuanceerde begrazingsregime kan ook in dit opzicht belangrijke inzichten verschaffen.

1. De aanwijzingen dat het goed gaat met de dagvlinders in Meijndel ondersteunen een pleidooi voor continuering van het huidige beheer. Er zijn echter ook aanwijzingen dat een genuanceerder begrazingsregime enkele knelpunten zou kunnen oplossen. Overigens zijn het voorlopig niet meer dan aanwijzingen.
2. Op sommige plaatsen zou jaarrondbegrazing (tijdelijk) kunnen worden beëindigd om een verbetering van de overlevingskansen van vlindersoorten met bovengronds in graspollen overwinterende rupsen te bewerkstelligen.
3. Op sommige plaatsen zou het begrazingsregime zodanig aangepast moeten worden dat daarmee nectarplanten betere kansen worden geboden om tot bloei te komen.

## Dankwoord

We bedanken Tom de Jong voor zijn zeer constructieve bijdrage aan dit artikel en Frans Hooijmans voor stimulerende discussies bij de start van de bewerking van de vlinderwaarnemingen.

---

Eddy van der Meijden  
Instituut Biologie Leiden  
Postbus 9505  
2300 RA Leiden  
e.van.der.meijden@biology.leidenuniv.nl

Chris A.M. van Swaay  
De Vlinderstichting  
Postbus 506  
6700 AM Wageningen  
chris.vanswaay@vlinderstichting.nl

## Literatuur

- Begon M, Townsend CR & JL Harper (2006). Ecology 4thEd. Blackwell.
- Bos F, Bosveld M, Groenendijk D, van Swaay C & Wynhoff I. (2006). De Dagvlinders van Nederland, Verspreiding en Bescherming. KNNV Uitgeverij Utrecht.
- Bjornstad ON, Falck WE & Stenseth NC (1995). A geographical gradient in small rodent density fluctuations: a statistical modelling approach. Proceedings of the Royal Society of London (B) 262:127-133.
- Cahenzli F & Ehrhard A (2012a). Enhancing offspring quality or quantity? Different ways for using nectar in female butterflies. Oecologia 169: 1005-1014.
- Cahenzli F & Ehrhard A (2012b). Nectar sugars enhance fitness in male *Coenonympha pamphilus* butterflies by increasing longevity or realized reproduction. Oikos 121: 1417-1423.
- Cahenzli F & Ehrhard A (2013). Nectar amino acids enhance reproduction in male butterflies. Oecologia 171: 197-205.
- Compendiumvoordeleefomgeving/indicatoren/nl1123-Broedvogels%2C-dagvlinders-en-zandhagedissen-in-de-duinen.html?i=4-26.
- Ford EB (1945). Butterflies. Collins London.
- Hooijmans F & Remeus A (2012). Vlinders in Meijndel: aantallen in 2011 langs twee telroutes. Holland's Duinen 59: 35-38.
- Hooijmans F & Remeus A (2014). Vlinders in Meijndel: aantallen in 2013 langs twee telroutes. Holland's Duinen 63:13-17.
- Hooijmans F & Remeus A (2015). Vlinders in Meijndel: aantallen in 2014 langs twee telroutes. Holland's Duinen 65: 56-60.
- van der Meijden E (1991). De dagvlinders van Meijndel. Meijndel Mededelingen 21: 1-14.
- Mourik J (2015). Bloemplanten en dagvlinders in de verdrukking door toename van Damherten in de Amsterdamse Waterleidingduinen. De Levende Natuur 116: 185-190.
- Nijssen M, Wouters B, Vogels J, Kooijman K, van Oosten H, C van Turnhout, M Wallis de Vries, J Dekker & I Janssen (2014). Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in droge duingraslanden. Rapport 2014/OBN190-DK Vereniging van Bos- en Natuureigenaren, Driebergen.
- van Noordwijk CGE, DE Flierman, E Remke, MF Wallis de Vries & MP Berg (2012). Impact of grazing management on hibernating caterpillars of the butterfly *Melitaea cinxia* in calcareous grasslands. Journal of Insect Conservation 16: 909-920.
- O'Brien DM, CL Boggs & ML Fogel (2004). Making eggs from nectar: the role of life history and dietary carbon turnover in butterfly resource allocation. Oikos 105: 279-291.
- Pannekoek J & A van Strien (2005). Trim 3 manual. CBS.
- Schoon CF & GJ Spek (2010). Faunabeheerplan damhert Noord- en Zuid-Holland. Terra Salica, De Zilk.
- South R (1956). The butterflies of the British Isles. Warne & Co, London.
- Stokoe WJ (1944). The caterpillars of the British butterflies. Warne & Co, London.
- van der Spek V (2015). Keizersmantel in opkomst? Holland's Duinen 65: 62.
- van Swaaij C & C Plate (2009). Grootste klappen in de soortenrijke duinen. Vlinders 24:14-15.
- van Swaaij CAM, K Veling, J Kok & A van Strien (2015). 25 jaar vlinders tellen. Rapport VS2015.002, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Tinbergen N, BJD Meeuse, LK Boerema & WW Varossieau (1942). De Baltz des Samtfalter *Eumenis* (= *Satyrus*) *semele* (L.) Zeitschrift für Tierpsychologie 5: 182-226.
- Wallis de Vries MF & I Raemakers (2001). Does extensive grazing benefit butterflies in coastal dunes? Restoration Ecology 9: 179-188.
- Wallis de Vries MF (2012). Metamorfose. Vlinders in een veranderend landschap. Inaugurele rede bij de aanvaarding van het ambt van buitengewoon hoogleraar In Ecologie en Bescherming van Insecten aan Wageningen University.
- Wallis de Vries MF, van Swaay CAM & CL Plate (2012). Changes in nectar supply: A possible cause of widespread butterfly decline. Current Zoology 58: 384-391.
- Wicklund C & C Åhrberg (1978). Host plants, nectar source plants, and habitat selection of males and females of *Anthocaris cardamines* Lepidoptera). Oikos 31: 169-183.