

Voortplantingsgedrag bij vlinders: ruiken, wachten of zoeken?

Zich voortplanten is in het korte leven van een volwassen vlinder een cruciaal gebeuren. Maar om zich voort te planten, moet de vlinder een of meerdere partners treffen. De manier waarop ze dat doen, kan flink verschillen tussen soorten.

De eersten zullen de besten zijn

Het blijkt bij de meeste vlinders een regel te zijn dat vrouwtjes slechts éénmaal paren. Ze ontvangen dan van het mannetje een zaadpakketje, en gebruiken dat om al de eitjes te bevruchten. Bovendien paart het overgrote deel van de vrouwtjes vrij vlug na het uitsluipen uit de pop. Dit betekent dat mannetjes die vroeg in de vliegperiode uitkomen, meer paarsucces zullen hebben dan laatkomers. Vrouwtjes die reeds gepaard hebben, tonen immers een typisch afwijzigsgedrag als ze opnieuw door een paargraag mannetje worden benaderd. Dit gedrag houdt in dat ze zich met gesloten vleugels neerzetten op bijvoorbeeld een blad, terwijl het mannetje er met klapperende vleugels omheen wandelt. Als het vrouwtje deze houding een tijdje aanneemt (soms laat ze zich zelfs voor dood op haar zijde vallen), blaast het mannetje de aftocht. Er wordt aangenomen dat het snel en eenmalig paren van de vrouwtjes, een noodzaak is om voldoende tijd over te houden voor het uitzoeken van geschikte waardplanten. Vlinders leven niet zo lang, en bovendien lopen ze in ons klimaat het risico om een aantal uren of dagen te verspelen door ongunstige weersomstandigheden. Voor mannetjes is het devies wel zoveel mogelijk paren. En dat kan het best in het begin van de vliegperiode wanneer het aanbod aan maagdelijke vrouwtjes in principe het grootst is. Bij de meeste vlindersoorten zien we dan ook dat de uitkomstpiek van de mannetjes vóór die van de vrouwtjes ligt. Sneller uitkomen betekent wel een kortere ontwikkelingsduur, hetgeen zich vertaalt in een kleiner formaat voor de mannetjes in vergelijking met de vrouwtjes.

Wat het gedrag van de mannetjes betreft, onderscheiden we drie manieren om vrouwtjes te ontmoeten:

- reageren op geurstoffen verspreid door vrouwtjes,
- op een plek blijven waar de kans op het ontmoeten van vrouwtjes groot is,
- rondvliegen op zoek naar vrouwtjes.

Aangelokt worden door geuren is een typische manier die vele nachtvlinders gebruiken, terwijl we de twee andere, hoofdzakelijk visuele, manieren eerder bij dagvlinders aantreffen.

Bij nachtvlinders zit er een geurtje aan

Vrouwtjes van nachtvlinders verspreiden kenmerkende geurstoffen (feromonen) om mannetjes van een aanzienlijke afstand te lokken. Ze maken vaak gebruik van een mengsel van twee of drie verschillende chemische stoffen die in uiterst kleine hoeveelheden verspreid worden. Verschillende soorten kunnen verschillende stoffen of combinaties van stoffen uitzenden, maar ook het tijdstip van de nacht waarop ze het geursignaal verspreiden, kan variëren. Het gaat alleszins om een bijzonder complex, maar fijngestuurd mechanisme. De mannetjes zijn in staat om die lage concentraties te detecteren en in de richting van de bron, het vrouwtje dus, te vliegen. Het hoeft geen betoog dat de weersomstandigheden (regen, wind, enz.) hierbij een belangrijke rol kunnen spelen.

Dagvlinder-dilemma: wachten of zoeken

Bij dagvlinders onderscheiden we twee manieren om vrouwtjes te ontmoeten: enerzijds een 'zit-en-wacht'-strategie en anderzijds een actief zoekgedrag. Een 'zit-en-wacht'-gedrag houdt in dat een mannetje zich plaatst op een plek waar de kans op het ontmoeten van vrouwtjes groot is, en opvliegt om passerende vrouwtjes te onderscheppen. Dit wordt in de wetenschappelijke literatuur met de moeilijk vertaalbare, Engelse term 'perching' omschreven. Het alternatief is permanent rondvliegen of patrouilleren op zoek naar partners, het zogenaamde 'patrolling' (Scott, 1974). Sommige soor-

tekst:
Hans van Dyck*

* Universitaire Instelling Antwerpen
& Vlaamse Vlinderwerkgroep

ten vertonen uitsluitend dit patrouilleergedrag; voorbeelden zijn verschillende witjes (zoals Groot en Klein koolwitje, Citroenvlinder en Oranjetipje) en parelmoervlinders (zoals Keizersmantel, Veld- en Bosparelmoervlinder) (Shreeve, 1992).

Afwachten, samen of alleen

'Zit-en-wacht'-gedrag kan in een aantal verschillende vormen voorkomen. Zo kunnen mannetjes op een gezamenlijke plek samenkomen, om daar op vrouwtjes te wachten. Dit soort samenscholingsgedrag is vooral van vogels (Korhoenders en Kemphanen) bekend, maar komt dus ook bij verschillende vlinders voor, met de Sleedoornpage en de Eikepage als voorbeelden. Anderzijds kan een mannetje een plek trachten te monopoliseren door zich territoriaal te gedragen en alle indringers te lijf te gaan. Als voorbeeld geldt de Kleine ijsvogelvlinder, maar ook onze courante netelvlinders als Dagpauwoog en Kleine vos. Een gevecht tussen twee rivalen neemt vaak de vorm aan van een in de lucht draaiend wiel of spiraal. Het kan om een ritueel schijnge-

als patrouilleergedrag aangetoond binnen populaties van ondermeer Groot dikkopje, Bont zandoogje, Argusvlinder, en Hooibeestje. Hier ontspruit een boeiende vraag: welke factoren hebben een invloed op de gedragskeuze? Tenminste vier elementen spelen hierbij een rol: de populatiekenmerken, de structuur van het leefgebied, de weersomstandigheden en de bouw van de vlinder (Dennis & Shreeve, 1988)

Populatiekenmerken

De belangrijkste kenmerken van een populatie voor de gedragskeuze van de mannetjes, zijn de populatiedichtheid en de beschikbaarheid van vrouwtjes. Bij hoge dichtheden (en dus veel concurrerende mannetjes) zal een mannetje teveel tijd en energie aan het verdedigen van een territorium moeten besteden. Met andere woorden: het wordt in dergelijke omstandigheden meer lonend om patrouilleergedrag te tonen. Omgekeerd verwachten we in een situatie met weinig beschikbare vrouwtjes dat voor een mannetje de 'zit-en-wacht'-optie, eventueel vergezeld door territoriaal gedrag, de meest 'economische' keuze is. Dat het gedrag in die zin flexibel kan zijn, vonden Britse onderzoekers ondermeer bij het Groot dikkopje (Dennis & Williams, 1987).

Ontmoetingsplaatsen

Om een 'zit-en-wacht'-strategie met succes te kunnen volgen, moeten er in het leefgebied van de vlinders plekken voorkomen waar de kans om een vrouwtje te ontmoeten groter is dan elders. Dit kunnen bijvoorbeeld plekken met een hoge concentratie aan nectarplanten zijn, of plekken waar waardplanten geconcentreerd zijn en dus veel nieuwe vrouwtjes uitkomen of passeren (bijvoorbeeld een bosje brandnetels voor de Dagpauwoog, of een plek met Schapezuring voor de Kleine vuurvlinder). Maar nectar- en waardplanten komen niet voor alle soorten, of op alle plaatsen, in bosjes voor. Denk bijvoorbeeld aan de witjes die verschillende nectarplanten en tal van kruisbloemigen als waardplanten gebruiken. Die mannetjes zullen dan ook geen 'zit-en-wacht'-strategie volgen, maar zoals eerder vermeld patrouilleren.

Een ontmoetingsplaats kan eveneens een duidelijk structurelement zijn; op landschappelijke schaal bijvoorbeeld een heuvel, of op schaal van de vegetatie een alleenstaande boom of struik. In Zuid-België kan je met wat geluk en een goede timing verschillende mannetjes van de Koningspage zien samenkomen rond een uitstekende rots. Grote weerschijn-

foto: Kars Velling



Zittend op een zonbeschenen blad verdedigt een Bont zandoogje zijn territorium.

Hij wacht af wie er langsvliegt en jaagt ongewenste indringers weg.

vecht gaan zoals bij de Dagpauwoog, of het kan fysiek geweld impliceren, zoals bij het territoriale Groot dikkopje of Bont zandoogje. Als Bruine zandoogjes of Dwergblauwtjes op een plek vrouwtjes opwachten, blijkt dat dan weer helemaal niet agressief te gebeuren.

Ook twee strategieën mogelijk

Hoewel in het algemeen de meeste soorten overwegend een van de twee strategieën volgen, bestaan er aanwijzingen dat bij een aantal soorten het partnerzoek-gedrag meer variabel is, ook binnen eenzelfde populatie (Shreeve, 1992). Zo is het voorkomen van zowel territoriaal-

vlinders verzamelen dan weer bij enigszins opvallende bomen. De mannetjes van het Hooibeestje kiezen voor bomen en struiken in het open grasland, waarbij die met een piramidevorm de voorkeur genieten (Wickman et al., 1995). Andere plekken die bij sommige soorten als 'rendez-vous'-plaats worden gebruikt, hebben met opwarming te maken. Mannetjes van het Bont zandoogje plaatsen zich vaak op een door de zon beschreven plekje op de bodem, of lage vegetatie, van een bos. Zowel de mannetjes als de vrouwtjes bezoeken deze 'zonneplekken' om op te warmen, en territoriale mannetjes trachten het exclusieve heerschapp over zo'n plek in te palmen en te behouden. Sommige Bonte zandoogjes blijven meerdere dagen eenzelfde plek verdedigen. Ook de mannetjes van het Bont dikkopje verkiezen tijdens hun vliegperiode in het voorjaar plaatsen met naakte, en dus snel opwarmende, bodem als territoria (Ravenscroft, 1994). Bovendien speelt bij deze dieren de zichtbaarheid een bijkomende rol. Daarom gebruiken ze open plekken met enkele bomen en struiken van verschillend formaat als uitkijkposten (vaak wilg of berk). Al deze voorbeelden tonen het belang van diverse structuurelementen voor het leefgebied van een vlinder, en dat dit flink kan variëren tussen soorten.

Weersomstandigheden en bouw

Omdat vlinders voor hun activiteit in hoge mate afhankelijk zijn van zonnestraling, hebben weersomstandigheden, maar ook de bouw van de vlinder, een invloed op het gedrag dat mannetjes ontplooiën om vrouwtjes te ontmoeten. Bij het Bont zandoogje wordt vastgesteld dat bij lagere temperaturen de meeste mannetjes een 'zit-en-wacht'-gedrag op een zonnevlek tonen, terwijl bij een hogere temperatuur meer vlinders over een groter gebied gaan patrouilleren (Shreeve, 1984). Voor ditzelfde zandoogje blijkt uit eigen onderzoek aan de Antwerpse Universiteit dat verschillen in grootte, maar vooral in vleugelkleur een beduidende invloed op het gedrag van de mannetjes kunnen hebben; donkerbruine individuen zullen frequenter patrouilleren, terwijl bleekbruine mannetjes eerder een territoriale strategie volgen. Ook hier lijkt het regelen van de lichaamstemperatuur het mechanisme te zijn.

Deze bijdrage illustreert de fenomenale verscheidenheid in voortplantingsgedrag, die we bij vlinders terugvinden. Het loont ongetwijfeld de moeite om in de loop van het komende vlinderseizoen het gedrag van de vlinders in de tuin, park of reservaat te observeren. Voor je het weet sta je uren te staren naar die vlinders met "vlinders in de buik"...



Literatuur:

- Dennis, R.L.H. & T.G. Shreeve, 1988. Hostplant-habitat structure and the evolution of butterfly mate-locating behaviour. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 94, 301-318.
- Dennis, R.L.H. & W.R. Williams, 1987. Mate location behaviour of the large skipper butterfly *Ochlodes venata*: Flexible strategies and spatial components. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 41, 45-64.
- Ravenscroft, N.O.M., 1994. Environmental influences on mate location in male chequered skipper butterflies, *Carterocephalus palaemon* (Lepidoptera: Hesperidae). *Animal Behaviour*, 47, 1179-1187.
- Scott, J.A., 1974. Mate-locating behaviour in butterflies. *American Midland Naturalist*, 91, 103-117.
- Shreeve, T.G., 1984. Habitat selection, mate location, and microclimatic constraints on the activity of the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*. *Oikos*, 42, 371-377.
- Shreeve, T.G., 1992. Adult Behaviour. In: *The Ecology of Butterflies in Britain*, Dennis R.L.H. (red.). Oxford University Press, Oxford.
- Wickman, P.O., E. Garcia-Barros & Rappe-George C., 1995. The location of landmark leks in the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus*: evidence against the hot-spot model. *Behavioural Ecology*, 6, 39-45.

De mannetjes van het Groentje zitten vaak boven in een boompje of struik de vrouwtjes af te wachten.

Summary

Reproductive behaviour in butterflies not only differs between the sexes but also greatly between species. Males may find a female by reacting to the scent produced by the female. For other species, there are more visual ways of finding a mate, such as perching and patrolling. Reproductive behaviour is affected by several factors including population density, habitat and weather conditions.