

## HOOFDSTUK 4 DE LEVENSCYCLUS

Vlinders behoren tot de insecten met een volledige gedaante-omwisseling. Dit betekent dat een vlinderleven bestaat uit vier fasen: het eitje, de rups, de pop en de volwassen vlinder of imago. Veel andere insecten hebben geen popstadium en behoren tot de insecten met een onvolledige gedaante-omwisseling. Bij hen gaat de larve (ook wel nimf genoemd) steeds meer op het volwassen dier lijken.

Het doorlopen van deze vier fasen heet een cyclus. Het leefgebied stelt verschillende eisen aan deze fasen om te overleven. Daarom verschillen soorten niet alleen in hun aanpassing aan hun omgeving maar ook in de timing van de verschillende fasen. In dit hoofdstuk gaan we eerst in op enkele algemene kenmerken van de levenscyclus, daarna op de afzonderlijke fasen.

### GENERATIES, OVERWINTERING EN VLEGTIJD

#### Generaties

Het doorlopen van de cyclus van eitje-rups-pop-vlinder heet een generatie. Veel soorten doorlopen deze cyclus een keer per jaar (univoltien). Gesproken wordt dan van een soort met één generatie (per jaar). Voorbeelden van zulke soorten zijn de aardbeivlinder, het oranjeitje, de duinparelmoervlinder en de kleine heivlinder.

Doorloopt een soort de cyclus meerdere malen per jaar, dan spreekt men van evenzoveel generaties. Een voorbeeld van een soort met twee generaties is het landkaartje. Daarvan vliegt de vlinder eerst in mei en daarna weer in juli, tussen mei en juli en tussen augustus en april verkeert deze soort in de stadia van ei, rups of pop. Doorgaans leven soorten met meerdere generaties op voedselrijke kruiden of zaden en knoppen, zodat de rups snel kan groeien. De rups van het landkaartje leeft op brandnetel en die van het icarusblauwtje op zaden van vlinderbloemigen. Sommige soorten hebben nog meer generaties. Doordat de rupsen van de derde generatie in de zomer snel groeien, vliegen de vlinders van de tweede en derde generatie deels door elkaar heen. De vlinders van de eerste en de tweede generatie zijn dan nog op grond van de vliegtijd van elkaar te onderscheiden; of een individu van een tweede, derde of nog latere generatie is, is vaak lastig te bepalen. Men spreekt dan van overlappende generaties.

Een aantal soorten in het Middellandse Zeegebied vliegt het gehele jaar door. Dit verschijnsel heet polyvoltinisme. Deze soorten hebben geen specifieke overwinteringsfase en zijn doorgaans niet in staat om in Noordwest-Europa te overwinteren. Sommige trekvlinders horen hiertoe.

De rupsen van sommige erebia's leven van relatief voedselarme grassen en groeien zo traag dat zij niet in staat zijn hun cyclus in één jaar te voltooien. Het eerste jaar overwinteren deze soorten als eitje, het tweede als halfvolgroeide rups. De boserebia bijvoorbeeld is bijna anderhalf jaar rups.

Daarnaast kan het voorkomen dat een soort een gedeeltelijke of partiële generatie heeft. Dit is het meest opvallend bij soorten die één generatie per jaar hebben. Dan ontwikkelt zich een deel van de eitjes hetzelfde jaar nog tot vlinder, het andere deel zal dat jaar geen vlinders meer voortbrengen. Of zo'n partiële generatie vliegt hangt vooral af van de weersomstandigheden. Tijdens een warme zomer

vliegt zo'n partiële generatie vaak in hogere aantallen. Een voorbeeld van een soort met zo een merkwaardige en wisselvallige partiële tweede generatie is het bruin dikkopje. Meestal is daarvan in augustus geen enkel individu op de vliegplaatsen te vinden, maar in sommige jaren vliegen er ineens meerdere.

#### Overwintering

Een belangrijke periode voor de vlinders is de winter. Van de Nederlandse dagvlinders is doorgaans slechts één fase in de levenscyclus in staat om deze periode te overleven; als de soort in een andere fase moet overwinteren, sterft deze meestal. Vaak is alleen de overwinterende fase in staat om in een zogenaamde diapauze te gaan. Tijdens zo'n diapauze valt de stofwisseling vrijwel stil en worden de ademhalingsopeningen of stigma's gesloten, waardoor uitdroging wordt voorkomen. Ook de samenstelling van de hemolimfe, het 'bloed' van een insect, verandert: het gehalte aan suikers wordt hoger waardoor hij niet bevroert (DENNIS 1992). Hoewel dus slechts één fase in de levenscyclus in staat is te overwinteren, verschilt het per soort welke fase dat is. Van de Nederlandse standvlinders overwintert 14% als eitje, 61% als rups, 16% als pop en 9% als volwassen vlinder (tabel 1).

Tien soorten overwinteren als ei. De meeste van deze soorten hebben vaak al ver ontwikkelde rupsen in het eitje. In het voorjaar komt het eitje op de eerste warme dagen uit en de rups gaat meteen eten. Alleen bij de sleedoornpage moet het ei zich in het voorjaar nog verder ontwikkelen. Dit eitje ligt overigens open en bloot in een vork van een takje; het heeft een dikke wand, waardoor het binnenste beschermd is tegen uitdroging in de koude schrale wind.

Verreweg de meeste soorten, maar liefst 43, overwinteren als rups (fig. 1). Sommige rupsen bouwen voor de overwintering



**Figuur 1**

De kleine ijsvogelvlinder *Limenitis camilla* overwintert als halfvolgroeide rups in een speciaal gesponnen hibernaculum (overwinteringsnestje).

|                                             |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
|---------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Overwintering als eitje</b>              | Zwartsprietdikkopje, komnavlinder, sleedoornpag, eikenpag, bruine eikenpag, iepenpag, heideblauwtje, vals heideblauwtje, duinparelmoervlinder, purperstrepparelmoervlinder.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           |
| <b>Overwintering als rups</b>               |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| Nuchtere eerste-stadiumrups                 | Keizersmantel, grote parelmoervlinder, veenbesparelmoervlinder, kleine heivlinder.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| Nuchtere eerste-stadiumrups in hibernaculum | Dwergdikkopje, geelsprietdikkopje.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| Halfvolgroeide rups                         | Groot geaderd witje, grote vuurvinder, bruine vuurvinder, kleine vuurvinder, rode vuurvinder, klaverblauwtje, donker pimperlblauwtje, pimperlblauwtje, gentiaanblauwtje, tijmblauwtje, veenbesblauwtje, bruin blauwtje, icarusblauwtje, grote weerschijnvlinder, kleine parelmoervlinder, zilveren maan, zilvervlek, woudparelmoervlinder, bosparelmoervlinder, veldparelmoervlinder, moerasparelmoervlinder, heivlinder, bruin zandoogje, oranje zandoogje, veenhooibeestje, hooibeestje, tweekleurig hooibeestje, zilverstreephooibeestje, koevinkje, argusvlinder. |
| Halfvolgroeide rups in hibernaculum         | Spiegeldikkopje, groot dikkopje, grote ijsvogelvlinder, kleine ijsvogelvlinder.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| Volgroeide rups                             | Dwergblauwtje.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
| Volgroeide rups in hibernaculum             | Bont dikkopje, bruin dikkopje.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
| <b>Overwintering als pop</b>                | Aardbeivlinder, koninginnenpag, groot koolwitje, klein koolwitje, klein geaderd witje, boswitje, oranjetipje, groentje, boomblauwtje, landkaartje, bont zandoogje.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| <b>Overwintering als vlinder</b>            | Citroenvlinder, dagpauwoog, gehakkelde aurelia, grote vos, kleine vos, rouwmantel.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |

**Tabel 1**  
Overwinteringstadium van de Nederlandse standvlinders.

een schuilplaats, het zogenaamde hibernaculum. Veel dikkopjes spinnen zo'n hibernaculum. Dit wordt gemaakt van enkele grasstengels die bijeen worden gesponnen of van een breedbladige grasstengel die rondom de rups wordt gesponnen. De binnenzijde van zo'n hibernaculum wordt bedekt met een spinsellaagje (fig. 2). Ook ijsvogelvlinders spinnen zo'n hibernaculum, vaak in de vork van een tak of blad.



**Figuur 2**  
Het groot dikkopje *Ochlodes faunus* overwintert als halfvolgroeide rups in een hibernaculum.

**Figuur 3** ▶  
Het oranjetipje *Anthocharis cardamines* overwintert als pop.



**Figuur 4** ▶▶  
De dagpauwoog *Inachis io* overwintert als vlinder, soms in groepjes bij elkaar.

Maar de meeste overwinterende rupsen liggen onbeschut in het strooisel of weggekropen tussen graspollen te 'wachten' op het voorjaar. Vaak moet in hun biotoop dan ook wat mos of strooisel aanwezig zijn, anders kunnen ze daar niet overleven. Enkele blauwtjes en kleine pages overwinteren als rups in een mierennest. Hoe dit verloopt is te lezen in het kader bij het donker pimperlblauwtje (p. 186). Een paar zandoogjes, zoals de argusvlinder, overwinteren weliswaar als rups maar gaan niet in diapauze. Tijdens zachte winterdagen komen deze rupsen weer tevoorschijn en eten verder. Bij deze soorten zit de rups tijdens koude diep weggekropen in een polletje gras. Wel is de concentratie suikers in de hemolimfe hoger dan in de zomer zodat de rups beter bestand is tegen de kou. Zeventien soorten overwinteren als pop of als volwassen vlinder (fig. 3, 4). Deze soorten vliegen vroeg in het jaar. Het vrouwtje moet dan in het kille voorjaar voldoende voedsel vinden om de eitjes aan te maken en te laten rijpen.

**Vliegtijd**

Omdat een soort in één fase overwintert, heeft hij ook een min of meer vaststaande periode als eitje, rups, pop of vlinder. In dit boek zijn deze verschillende perioden in een diagram bij elke soort weergegeven.



De fase wanneer de vlinder aanwezig is, is het meest opvallend. Vlinderoverwinteraars zijn soms al op de eerste warme dag in het jaar actief. Hun vliegtijd begint soms al in februari. Daarna verschijnen de soorten die als pop hebben overwinterd. Het oranjetipje en de koolwitjes overwinteren als pop en zijn half april al als vlinder te zien. Vlinders die als rups overwinteren, vliegen ongeveer vanaf midden mei. Voorbeelden zijn het icarusblauwtje, het hooibeestje en het bruin zandoogje. Vlinders die als eitje overwinteren, zijn het laatst. De sleedoornpage bijvoorbeeld vliegt pas in augustus.

Doordat niet alle poppen tegelijkertijd uitkomen, vliegen ook niet alle vlinders op hetzelfde moment. Aan het begin en het einde van de vliegtijd vliegen slechts enkele vlinders, in het midden de meeste. Daarnaast zijn de vlinders aan het begin van de vliegtijd doorgaans mannetjes, de langst doorvliegende over het algemeen vrouwtjes. In deze atlas is de vliegtijd gedefinieerd als de periode waarbinnen 90% van de vlinders is gezien. De vlinders van de bosparelmoervlinder zijn bijvoorbeeld gezien tussen 20 april tot 18 augustus; 90% van de vlinders vliegt tussen 16 juni tot 15 juli. Deze laatste periode wordt de vliegtijd genoemd.

Ook de duur van de vliegtijd verschilt. Dit heeft diverse oorzaken. Sommige soorten kunnen in verschillende rupsstadia overwinteren. Het hooibeestje bijvoorbeeld overwintert in het tweede, derde of vierde rupsstadium. Hierdoor verschilt ook het moment waarop de soort zich verpopt en de vlinder vliegt. Het hooibeestje heeft dan ook een lange, nauwelijks onderbroken vliegtijd van midden mei tot in oktober. Het bruin zandoogje en enkele kleine pages hebben ook een lange vliegtijd. Maar dit heeft een andere oorzaak: deze vlinders leven relatief lang en worden doorgaans meer dan een maand oud. Ook komt het voor dat het tijdstip van ontpoppen onder gelijke omstandigheden aanzienlijk varieert. Bij het klein geaderd witje is dit het geval.

Daarnaast verschilt de vliegtijd tussen jaren door de weersomstandigheden. Het einde van een vliegtijd kan aanzienlijk worden vervroegd door het invallen van een periode met aanhoudende regen. In jaren met een warm voorjaar vliegen de meeste soorten wat eerder. De aanhoudende warme zomers van de laatste jaren heeft voor een verschuiving van de vliegtijd van veel soorten gezorgd. Vooral de vroegste waarneming van vlinders is de afgelopen jaren snel verschoven. Zo was de vroegst bekende datum van het bruin blauwtje in de periode tot 2000 begin mei, maar inmiddels is dit 23 april.

## FASEN VAN DE LEVENSCYCLUS

### Ei

Een vlindervrouwte legt gemiddeld zo'n tweehonderd eitjes (fig. 5), maar dit aantal verschilt sterk van soort tot soort,



**Figuur 5**

Het landkaartje *Araschnia levana* zet de eitjes af in strengen op de grote brandnetel.

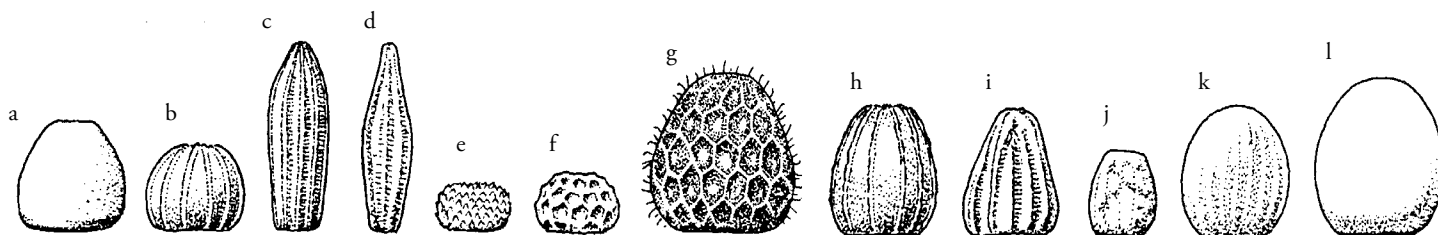
tussen vrouwtjes van dezelfde soort en tussen jaren. Het aantal eitjes dat gelegd wordt, komt binnen de verschillende soortgroepen min of meer overeen: dikkopjes leggen er zo'n honderd, kleine pages vijftig tot honderdvijftig, blauwtjes en kleinere parelmoervlinders ongeveer driehonderd en zandoogjes zo'n honderd tot tweehonderd. Grotere aantallen leggen de dagpauwoog, de kleine vos en het groot koolwitje. Zij kunnen wel tot duizend eitjes leggen (BINK 1992). Ook de vorm van de eitjes verschilt aanzienlijk per familie, binnen een familie verschilt de vorm wat minder (fig. 6) (GARCIA-BARROS 1996).

### Aanmaak

Een Indonesisch gezegde luidt 'een vlinder telt geen maanden doch momenten en heeft tijd genoeg'. Dit geldt in geen geval voor vrouwtjes van Nederlandse dagvlinders. In een relatief korte tijd moeten ze paren, de eitjes aanmaken en afzetten. Belangrijk zijn dan ook de weersomstandigheden tijdens de vliegtijd. Bij langdurig slecht weer kan een vrouwtje niet naar een geschikte plek vliegen om de eitjes af te zetten of is er te weinig tijd om voldoende voedsel op te nemen, waardoor de aanmaak van eitjes achterblijft of zelfs stopt. Bij onvoldoende zonnewarmte zullen de eitjes niet rijpen. Ze heeft dan (te) veel eitjes in haar achterlijf, is relatief zwaar, vliegt langzaam en is een gemakkelijke prooi. Vaak is het vrouwtje dan ook niet in staat om al haar eitjes af te zetten en sterft met veel eitjes in het achterlijf.

**Figuur 6**

Voorbeelden van eitjes van dagvlinders: (a) kommavlinder *Hesperia comma*, (b) aardbeivlinder *Pyrgus malvae*, (c) klein geaderd witje *Pieris napi*, (d) citroenvlinder *Gonepteryx rhamni*, (e) icarusblauwtje *Polyommatus icarus*, (f) kleine vuurvlinder *Lycaena phlaeas*, (g) grote ijsvogelvlinder *Limnitis populi*, (h) kleine vos *Aglais urticae*, (i) duinparelmoervlinder *Argynnis niobe*, (j) zilveren maan *Boloria selene*, (k) bruin zandoogje *Maniola jurtina*, (l) koninginnenpage *Papilio machaon*.



Vlindervrouwtjes zijn globaal in twee groepen in te delen: vrouwtjes die met (bijna) rijpe eitjes uit de pop komen en vrouwtjes waarvan de eitjes zich nog moeten ontwikkelen (fig. 7) (BINK 1992). De eerste groep bestaat uit soorten die maar enkele dagen leven en doorgaans nauwelijks eten. Deze soorten zijn in staat om kort nadat ze uit de pop zijn gekomen en hebben gepaard, de eitjes af te zetten. Na circa een week gaat zo'n vrouwtje alweer dood. Tot deze groep horen het gentiaanblauwtje, het veenhooibeestje en de pimpernelblauwtjes. Het gentiaanblauwtje kan nog dezelfde dag nadat ze uit de pop is gekomen haar eerste eitjes leggen. Maar door het gewicht van de eitjes die ze bij zich hebben, zijn zij niet in staat om grote afstanden af te leggen. Ze blijven dus in de buurt van de plaats waar ze uit de pop kwamen. Hierdoor worden van het veenhooibeestje alleen mannetjes buiten het voortplantingsgebied gevonden; zwerfende vrouwtjes zijn uiterst zeldzaam.

De vrouwtjes van de andere groep leven veel langer. Bij deze soorten rijpen de eitjes zich eerst nog in het achterlijf, wat bij oudere vlinders overigens langzamer gaat dan bij jongere. Bij deze soorten bepalen het voedselaanbod en het weer het aantal eitjes dat wordt aangemaakt. Voor hen geldt: weinig

### Figuur 7

Het vrouwtje van het veenbesblauwtje *Plebeius optilete* heeft al enige eitjes bij zich als ze uit de pop komt; de meeste moeten zich nog ontwikkelen. Dit is overigens een mannetje.



eten, weinig eitjes. Voorbeelden zijn de kleine pages en de weerschijnvlinders die voornamelijk van honingdauw leven; deze soorten leggen slechts enkele eitjes per dag. Zij compenseren dit door lang te blijven leven, waardoor ze toch nog in staat zijn om in totaal zo'n vijftig tot honderd eitjes af te zetten. Soorten die meer kunnen eten, leggen ook meer eitjes. Sommige witjes en grotere aurelia's kunnen wel duizend eitjes leggen. Maar als het weer aanhoudend slecht is of als er weinig nectarplanten aanwezig zijn, zetten ook zij veel minder eitjes af.

Soorten die als volwassen vlinder overwinteren, maken de eitjes pas in het voorjaar aan, in het najaar en de winter hebben ze alle energie nodig om te overwinteren. Bij de trekvlinders, zoals de distelvlinder, begint de aanmaak van eitjes pas veel later. Bij deze soort trekken de vrouwtjes eerst nog over een grote afstand en zouden alleen maar gehinderd worden door de aanwezigheid van de eitjes.

### Ploffers en doorleggers

Sommige soorten zetten alle eitjes in één keer af, dit zijn de zogenaamde ploffers. Deze ploffers sparen de eitjes op die zij over meerdere dagen aanmaken. Soms leggen ze nog een tweede keer, maar dit zijn slechts de eitjes die in het achterlijf zijn achtergebleven; een nieuwe productie van eitjes komt na het eerste legsel nauwelijks meer op gang. De veldparelmoervlinder en de kleine vos zijn zulke ploffers.

De meeste dagvlinders behoren tot de zogenaamde doorleggers: zij zetten de eitjes over een langere periode één voor één af. Het aantal eitjes dat uiteindelijk door deze soorten wordt gelegd, is afhankelijk van de duur van de periode dat de eitjes worden aangemaakt. Maar deze productie is niet constant en stopt geregeld, doorgaans door een voedseltekort. Ook als het achterlijf overvol zit, bijvoorbeeld wanneer bij slecht weer geen eitjes kunnen worden afgezet, stopt de productie.

Uiteraard is het aantal eitjes dat wordt aangemaakt afhankelijk van de grootte van het achterlijf en de grootte van de eitjes. Een voorbeeld van een soort met kleine eitjes is de moerasparelmoervlinder: dit vrouwtje kan wel tot vijfhonderd eitjes in het achterlijf hebben. De kleine eikenpage en de argusvlinder daarentegen hebben maximaal zo'n 40 rijpe eitjes in het achterlijf.

### Ei-afzet

De plaats en de wijze waarop de eitjes worden afgezet hangen onder andere af van de voedselvoorkeur van de rups. De plant waarvan de rups leeft, heet de waardplant. Sommige soorten hebben maar één soort waardplant. Dit heet monofaag. De kleine vos is zo'n monofaag soort waarvan de rupsen alleen brandnetels lusten. Andere soorten zijn beperkt tot een aantal plantensoorten. Dit heet oligofaag. Het icarusblauwtje is oligofaag en legt de eitjes alleen op vlinderbloemigen. Andere soorten zijn minder kieskeurig (polyfaag). Het boomblauwtje bijvoorbeeld legt de eitjes op diverse struiken, klimplanten en enkele (tuin)kruiden.

Ook de wijze waarop de eitjes worden afgezet verschilt tussen de soorten. Vrouwtjes van bepaalde zandoogjes, waarvan de rups van diverse grassen leeft, strooien de eitjes boven een grazige vegetatie uit. Andere soorten zijn daarentegen uiterst precies wat betreft de plaats waar de eitjes worden afgezet en plakken ze zorgvuldig vast. Dit kan zijn omdat de waardplant schaars is of omdat alleen bepaalde delen van de plant geschikt zijn als voedsel voor de rups. In het laatste geval plakken de vrouwtjes de eitjes bijvoorbeeld direct naast of op een bloem of vrucht. Het pas uitgekomen rupsje kan dan onmiddellijk gaan eten van de voedselrijke vrucht.

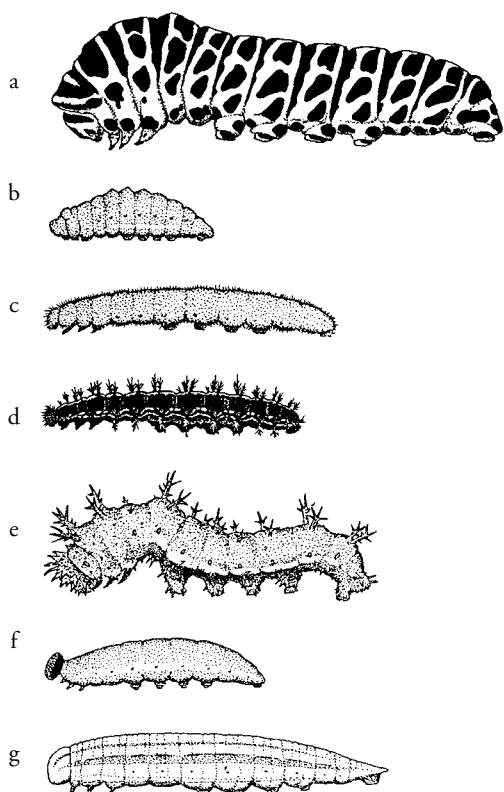
Daarnaast let het vrouwtje ook op de structuur van de vegetatie. Veelal hebben vlinders een voorkeur voor grotere planten die op een zonnige plaats groeien, bijvoorbeeld aan een bosrand of in een lage vegetatie. Een reden daarvoor kan zijn dat juist deze planten veel zonnewarmte krijgen, die de rups nodig heeft om zich te ontwikkelen. Dus niet alleen de soort waardplant is van belang, deze dient ook op de juiste plaats te groeien.

De meeste vlinders zetten de eitjes afzonderlijk of slechts in kleine aantallen bij elkaar af. Het voordeel hiervan is duidelijk. Indien diverse rupsen op een plant leven, zullen ze elkaar beconcurreren en mogelijk zal geen rups het volgende stadium halen. Sommige rupsen zijn daarom zelfs kanni-

balistisch. Bij soorten die veel eitjes bij elkaar afzetten, leven de rupsen aanvankelijk met velen bijeen. Dit kan alleen op bomen, grote voedselrijke planten of waardplanten die met veel individuen bijeen groeien. Wanneer deze rupsen groter worden en meer voedsel nodig hebben, gaan zij echter ook alleen leven. Voorbeelden zijn het groot koolwitje, de grote vos en de bosparelmoervlinder. Een ander voordeel van het verspreid afzetten van de eitjes is de spreiding van het risico. Als er iets gebeurt met een bepaalde plant, zijn er nog voldoende eitjes elders afgezet.

### Rups

Volwassen insecten hebben een harde, gepantserde huid die hun stevigheid verleent, maar groeien kunnen zij daardoor niet. Om te groeien moeten ze vervellen en in een vlinder-



leven is alleen de rups hiertoe in staat. Rupsen vervellen vier tot vijf keer voordat ze volgroeid zijn. Deze verschillende fasen heten stadia. Het eerste stadium is het rupsje dat uit het eitje komt en na het laatste stadium gaat de rups zich verpoppen. Aanvankelijk zijn de rupsen klein en vrijwel kleurloos. Kleur, vorm en tekening (fig. 8) verschillen tussen de vlinderfamilies, maar ook tussen de stadia. Zo lijkt het derde stadium van een koninginnenpage op een vogelpoepje, maar het laatste stadium is groen met zwarte en oranje vlekken.

Vlak voor een vervelling stopt de rups met eten en blijft enkele uren tot dagen verstarde zitten. Hij maakt een spinskussentje waarop hij zich met de buikpoten verankert. Daarna barst de oude huid open, rekt het lichaam zich uit en komt het volgende stadium rups tevoorschijn. Oude rupsenhuidjes worden slechts zeer zelden gevonden, omdat de 'nieuwe' rups vaak zijn oude huid opeet. (CARTER ET AL. 1987).

De rups is de fase die de grootste ecologische invloed heeft op zijn omgeving. Belangrijk voor het voorkomen van een vlindersoort zijn dan ook - naast de eisen van het vlinder-vrouwje - de eisen die de rups aan zijn omgeving stelt. Daarnaast worden ze zelf ook door andere organismen gegeten. Rupsen hebben dan ook twee problemen: hoe krijg ik genoeg te eten en hoe voorkom ik zelf te worden opgegeten.

### Eten

Rupsen eten veel (fig. 9). De rups van een koninginnenpage kan zijn lichaamsgewicht in enkele weken verduizendvoudigen en een rups van een atalanta eet ongeveer een halve brandnetel op (RUCKSTUHL & HUISENGA 1994).

Op grond van de voedselkeuze van de rupsen kunnen de Nederlandse dagvlinders in vier groepen worden verdeeld: boombladetters (ca. 16% van de rupsen), kruideneters (44%), graseters (25%) en bloemen- en vruchteneters (15%). Van deze laatste groep stappen vier soorten, de zogenaamde mierenblauwtjes in het vierde stadium van plantaardige vruchten over op dierlijk voedsel; dat is mierenbroed of voedsel dat de mieren aanslepen voor hun larven. (BINK 1992). De groeisnelheid van de rups is afhankelijk van de kwaliteit



◀ ◀  
**Figuur 8**

Voorbeelden van rupsen van dagvlinders: (a) koninginnenpage *Papilio machaon*, (b) icarusblauwtje *Polyommatus icarus*, (c) klein koolwitje *Pieris rapae*, (d) kleine vos *Aglaia urticae*, (e) kleine ijsvogelvlinder *Limenitis camilla*, (f) groot dikkopje *Ochlodes faunus*, (g) kleine heivlinder *Hipparchia statilinus*.

**Figuur 9**

Vraat van de rups van de sleedoornpage *Thecla betulae*.

**Figuur 10**

De rups van de atalanta  
*Vanessa atalanta* zit overdag in  
een bijeen gesponnen blad.



Soorten met meerdere generaties per jaar veranderen soms in de loop van het seizoen van waardplant. De rupsen van het boomblauwtje bijvoorbeeld leven in het voorjaar vaak van sporehout en hult, maar in de zomer van klimop, struikhei of verschillende kruiden. Ook leven sommige rupsen juist van planten die groeien onder wat minder gunstige omstandigheden. Dit zijn juist de planten die minder afweerstoffen in de bladeren hebben.

#### *Gegeten worden*

De rupsen van veel soorten eten alleen 's nachts. Overdag verschuilen zij zich voor allerlei rovers zoals vogels, kleine zoogdieren en parasitaire wespen. De jonge rups van de citroenvlinder verbergt zich overdag aan de onderzijde van

**Figuur 11**

De rupsen van de veldparelmoervlinder *Melitaea cinxia* leven aanvankelijk in groepen.



het blad en eet 's nachts van de bovenzijde. De rups van de atalanta bijt de steel van een brandnetelblad gedeeltelijk door, waardoor het blad verwelkt en naar beneden gaat hangen. Hij spint dit blad bij elkaar en brengt in deze 'tent' de dag door en gaat pas 's avonds eten (fig. 10). Sommige dikkopjes spinnen een schuilplaats van een of meer grassprietten waarin zij overdag schuilen. Bij andere soorten hebben de rupsen een gemeenschappelijke schuilplaats, bijvoorbeeld die van de kleine vos, de grote vos en de veldparelmoervlinder (fig. 11).

De meeste rupsen vallen niet op in hun omgeving. Rupsen die van kruiden leven zijn vaak groenig gekleurd. Rupsen die van gras leven, zoals die van dikkopjes en zandoogjes, zijn vaak in de lengte gestreept zodat ze niet opvallen in een graspol.

Andere hebben een merkwaardige vorm of tekening waardoor een mogelijke predator hen niet als voedsel herkent. De rups van de grote ijsvogelvlinder heeft een grote doorn achter de kop en hangt vaak geknikt. Sommige rupsen lijken op iets oneetbaars, bijvoorbeeld een blad of een vogelpoepje.

Rupsen zijn tamelijk weerloos, maar sommige kunnen zich enigszins verdedigen. De rups van de koninginnenpage stulpt bij gevaar het osmaterium uit, waarmee belagers worden afgeschikt. De rupsen van de blauwtjes hebben een dikke huid en kunnen de kop in het lichaam terugtrekken. Zo kunnen zij niet door insecten, bijvoorbeeld mieren, worden gebeten. Indien belaagd kan de rups van het heideblauwtje bepaalde stoffen afscheiden waardoor mieren hem beschermen. Rupsen van witjes, vooral het groot koolwitje, nemen de mosterdoliën (glucosinolaten) uit de waardplant op, die giftig zijn voor veel belagers. Rupsen die in groepen leven maken bij een aanval gelijktijdig schokkende bewegingen en lijken daardoor op een enkel groot organisme.

(BINK 1992).

#### **Pop**

Na de laatste vervelling komt er geen grotere rups tevoorschijn maar een pop. Dit heet de verpopping. Kort voor de verpopping stopt de rups met eten en legt soms nog een aanzienlijke afstand af om een plekje te vinden om zich te verpoppen. In de pop wordt de rups omgebouwd tot vlinder: de zogenaamde metamorfose of gedaanteverwisseling. Een aantal organen van de rups wordt omgezet in die van de vlinder. Soms zit de pop in een door de rups gesponnen huls, de cocon.

Veel dieren eten ook graag poppen. Daarom zijn poppen doorgaans goed gecamoufleerd of verborgen. Sommige poppen kunnen tsjirpen, vooral die van de kleine pages en sommige blauwtjes. Waarschijnlijk wordt dit geluid geproduceerd om mieren gunstig te stemmen. De mieren beschermen de pop tegen andere belagers. Soms nemen ze hem mee naar het nest of bedekken hem met strooiseldeeltes.

(ELFFERICH 1998A).

Er zijn verschillende vormen van poppen te onderscheiden (fig. 12): vrijliggende poppen, hangende poppen en gordelpoppen. Vrijliggende poppen liggen in het strooisel, in mierennesten of in de bodem. Alle kleine pages, vuurvlin-  
ders en blauwtjes hebben vrijliggende poppen. Sommige zandogen zoals de heivlin-  
ders, graven een holte en verpop-  
pen zich vrijliggend onder de grond. Sommige dikkoppen

spinnen een ijle cocon waarin ze zich vrijliggend verpoppen (fig. 13). (DENNIS 1992).

Bij hangende poppen hangt de rups aan een kransje van haakjes die aan het uiteinde van het achterlijf zijn gehecht, het zogenaamde cremaster. Nadat de rups eerst een zijden aanhechtingskussentje heeft gesponnen hecht hij dit cremaster daaraan vast. Deze poppen hangen dus met hun kop naar beneden aan deze constructie. Vrijwel alle aurelia's hebben zo'n hangende pop. De grote en de kleine parelmoervlinder spinnen eerst nog een nestje van los spinsel waarbinnen zij zich eveneens hangend verpoppen. Soorten die aan bladeren van loofbomen als pop overwinteren, zoals weerschijnvlinders, spinnen eerst een versteviging aan de stengelvoet van het blad; pas daarna verpoppen ze zich. Dit voorkomt dat het blad in de winter van de boom afvalt.

Gordelpoppen (fig. 14) 'staan' op het cremaster met de kop naar boven; zij worden overeind gehouden door een zijden gordel. Alle witjes en grote pages hebben zo'n gordelpop. Zowel hangende als gordelpoppen verpoppen zich doorgaans dichtbij de grond.

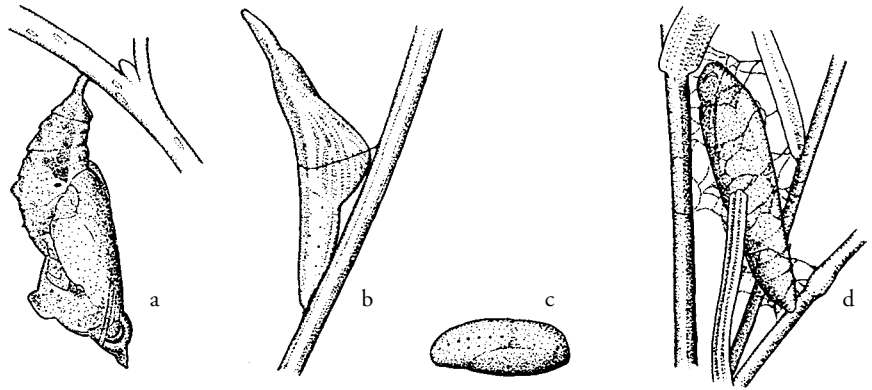
Het einde van de verpopping kondigt zich aan als de pophuid doorschijnend wordt. De vleugels van de vlinders zijn dan al goed door de pophuid heen te zien. Ten slotte breekt een klepachtige structuur bij de kop open. De vlinder komt naar buiten (fig. 15-18) en kruipt omhoog naar een zonnig plekje, waar hij de vleugels strekt en droogt. Vlinders van de mierenblauwtjes en de heideblauwtjes komen in de gangen van een mierennest uit de pop. Op dat moment zijn ze een gemakkelijke prooi voor de mieren. Vaak komen zij 's ochtends uit, als de mieren nog niet zo actief zijn. De vlinder rent dan zo snel mogelijk uit het nest en kruipt langs een stengel omhoog. Pas dan pompt hij de vleugels op.

### Vlinder

De volwassen vlinder - het imago - is het meest opvallende en meest mobiele stadium in de levenscyclus. Dit stadium verzorgt de voortplanting. Maar hiervoor moeten zij voedsel opnemen en het lichaam op temperatuur houden.

#### Lichaamstemperatuur

Vlinders zijn koudbloedige dieren die, om actief te zijn, hun lichaamstemperatuur op ongeveer 32-34°C moeten houden. Zij warmen zich daarvoor op. Tijdens relatief koel maar zonnig weer zonnen ze op open luwe plaatsen zoals boomstammen of kale stukjes open grond. Met de relatief grote vleugels wordt de warmte opgevangen en naar het behaarde lichaam getransporteerd. Donkergekleurde vlinders spreiden hun vleugels geheel uit, zodat zij daar veel warmte opnemen om naar het lichaam te transporteren (fig. 19). Lichtgekleurde vlinders houden de vleugels schuin, zodat de warmte naar het donkere lichaam wordt gekaatst (fig. 20). Een aantal soorten houdt de vleugels juist dicht en warmt zich door dwars op de richting van de zon te gaan zitten. Bij deze soorten zorgt de onderzijde van de vleugels voor camouflage, zoals bij de heivlinder en de citroenvlinder (fig. 21). Bij hogere temperaturen, boven de 36° in de zon, schuilen vlinders. Meestal rusten ze op een schaduwrijke plek. Voor de kleine heivlinder, die in augustus nabij het stuifzand leeft, is de aanwezigheid van een schaduwrijke schuilplaats een eis waaraan het leefgebied moet voldoen. Vlinders die



**Figuur 12**

Poppen van dagvlinders: (a) hangende pop van de gehakkelde aurelia *Polygonia c-album*, (b) gordelpop van het oranjepijpje *Anthocharis cardamines*, (c) bodempop van de eikenpage *Neozephyrus quercus*, (d) pop van het geelsprietdikkopje *Thymelicus sylvestris* in losse cocon tussen grassprietten.



**Figuur 13**

De pop van de heivlinder *Hipparchia semele* ligt vaak in een holletje onder de grond.

**Figuur 14**

Het groot geaderd witje *Aporia crataegi* heeft een gordelpop.



**Figuur 15-18**

Ontpopping van een landkaartje  
*Araschnia levana*.



in bossen leven hebben eerder last van de warmte en rusten tijdens het warme deel van een gemiddelde zomerse dag.

#### Voedsel

Alle vlinders hebben energie nodig. Mannetjes hoeven geen eitjes aan te maken en hebben doorgaans minder voedsel nodig dan vrouwtjes. Sommige mannetjes eten dan ook als volwassen vlinder vrijwel niet meer, zoals die van het koevinkje. Zij hebben al voldoende reserves als rups opgebouwd. Vrouwtjes hebben meer energie nodig. Zij ontwikkelen immers de eitjes en moeten soms grote afstanden vliegen om geschikte plaatsen te vinden om ze af te zetten.

Om voedsel op te nemen hebben vlinders een lange buisvormige roltong, waarmee ze uitsluitend vloeistoffen kunnen drinken. De meeste gebruiken nectar als voedsel. Dankzij hun lange tong zijn zij in staat om uit veel bloemen nectar te halen, ook uit bloemen met een diepe bloemkroon. Omdat

veel andere insecten hier niet toe in staat zijn, zijn deze bloemen zeer geschikt als vlinderplant. Voorbeelden van zulke 'echte' vlinderplanten zijn de vlinderstuik en veel composieten zoals distels, koninginnenkruid en knooppkruid. Maar sommige vlinders gebruiken (ook) andere voedselbronnen. Sommige kleine pages en blauwtjes likken van de honingdauw die door bladluizen wordt achtergelaten. Iepenpages leven hier voornamelijk van. Deze vlinders hebben een veel kortere tong. Wanneer zij overstappen op nectar, bijvoorbeeld als aanhoudende regen de honingdauw uit de bomen spoelt, zullen zij vooral te zien zijn op kruiden met een ondiepe bloemkroon, zoals bramen, liguster of schermbloemigen. Ook leeft een aantal vlinders van het suikerrijke vocht van bloedende bomen, bijvoorbeeld die van grove dennen of berken. De rouwmantel wordt wel eens drinkend van bloedende berken gezien. Andere soorten komen af op rottend fruit, zoals de atalanta en de gehakelde aurelia. Ijs-

#### Figuur 19

Om zich te warmen spreidt de donkergekleurde atalanta *Vanessa atalanta* de vleugels uit.



#### Figuur 20

Om zich te warmen spreidt een licht gekleurde vlinder, zoals het kleine koolwitje *Pieris rapae*, de vleugels schuin uit, zodat de warmte naar het donkere lichaam wordt gekaatst.



vogelvlinders en weerschijnvlinders likken van zweet, stinkende kazen, mest en vocht van kadavers (zie kader op p. 24) (fig. 22). Op hete dagen in de zomer verzamelen allerlei soorten vlinders zich bij plassen en stukjes vochtige grond, om daar te drinken of mineralen op te nemen.

#### Trefwijze

Om zich voort te planten moeten vlinders paren. Maar voordat het tot een paring komt dienen de partners elkaar te vinden. Meestal zoekt het mannetje naar het vrouwtje en bij de verschillende soorten zijn er drie manieren waarop hij dit doet: hij kan patrouillevluchten houden, hij kan een territorium bezetten en hij kan gezelschappen vormen (BINK 1992). In het eerste geval vliegt hij rond en speurt de omgeving af op zoek naar onbevuchte vrouwtjes. Dan steekt het mannetje tijd en energie in het zoeken naar een partner; het vrouwtje kan langer zonnen en besteedt meer tijd aan het leggen van de eitjes. De mannetjes speuren vrijwel uitsluitend naar pas uitgekomen vrouwtjes die in de vegetatie zitten. Hierdoor komt de plaats waar de mannetjes vliegen overeen met de plaatsen waar de eitjes worden afgezet. Het nadeel van deze methode is dat ei-afzettende vrouwtjes worden gehinderd door deze zoekende mannetjes.

Als het mannetje een territorium bezet, worden de vrouwtjes minder gehinderd door de mannetjes. Alleen met een vrouwtje dat zijn territorium binnenvliegt tracht hij te paren. Andere mannetjes worden uit zo'n territorium verjaagd, meestal met een verticale vlucht waarbij de rivalen om elkaar heen draaien. De heivlinder verjaagt ieder bewegend voorwerp; ook mensen 'valt' hij aan wanneer ze het wagen zijn gebied te betreden. Bij deze soorten zoekt het vrouwtje naar het (territorium van het) mannetje, wat haar wel tijd en energie kost. Bij de grote vuurvlinder bijvoorbeeld bezet het mannetje een territorium van circa 100 tot 400 m<sup>2</sup>. De waardplant hoeft in zo'n territorium niet aanwezig te zijn. Overigens komt het bij veel dagvlinders voor dat het mannetje zowel een territorium bezet als patrouillevluchten houdt. Het bont zandoogje bijvoorbeeld bezet bij lagere temperaturen doorgaans een territorium, terwijl hij bij warmer weer patrouillevluchten houdt. (VAN DYCK 1997).

Sommige soorten hebben specifieke ontmoetings- of samenscholingsplaatsen. Kleine pages en de kleine heivlinder hebben zo'n ontmoetingsplaats. Koninginnenpages hebben

zulke plaatsen bij opvallende heuveltoppen (hill-topping) en kleine pages bij markante bomen.

#### Trefkans

Naast de trefwijze bepaalt ook de trefkans het voortplantingssucces. De trefkans is afhankelijk van het aantal vlinders of de dichtheid waarin vlinders in een gebied vliegen. De grootte en kwaliteit van een gebied bepalen of een soort er zal voorkomen en in welke aantallen. Wil een populatie overleven dan dient er een minimaal aantal individuen aanwezig te zijn. Soorten die in een hoge dichtheid vliegen, kunnen in een relatief klein gebied voorkomen. Voorbeelden hiervan zijn het bruin zandoogje en de purperstreepparelmoervlinder. Indien er slechts een klein aantal vlinders op een bepaald oppervlak kan leven, moet het totale oppervlak leefgebied veel groter zijn. De soort leeft dan in lage dichtheden. Zo is het onmogelijk dat de grote parelmoervlinder overleeft in een schijnbaar geschikte biotoop die slechts enkele hectaren groot is.

Het aantal individuen dat in een bepaald gebied vliegt, fluctueert ook van jaar tot jaar. Door verschillen in weersomstandigheden, groeiomstandigheden van de waardplant of kleine veranderingen in het beheer is het mogelijk dat het ene jaar slechts 1/10 of juist wel 10 maal meer dan in een gemiddeld jaar vliegt. Indien populaties voldoende groot zijn, moeten dergelijke fluctuaties geen probleem vormen voor het overleven van de soort (THOMAS 1990). Ook verschilt de dichtheid van een bepaalde soort per biotoop. In bepaalde biotopen vliegen meer individuen per hectare dan in andere gebieden. Zo vliegt de zilveren maan in diverse schrale vochtige graslanden en zelfs langs bosranden, maar de hoogste dichtheden zijn te vinden in de vochtige hooilanden van het laagveengebied.

#### Balts

Als het mannetje een paringsbereid vrouwtje heeft gevonden, kan de paring plaatsvinden, vaak voorafgegaan door een speciale balts. Bij sommige soorten duurt deze balts heel kort. Koolwitjes doen niet zo moeilijk en sommige dikkopjes paren al terwijl het vrouwtje net uit de pop is gekomen. Andere soorten daarentegen hebben een uitgebreid baltsgedrag. De mannetjes van sommige dikkopjes, de heivlinder en het bruin zandoogje gebruiken bepaalde geurstoffen



#### Figuur 21

Om zich te warmen, draait de heivlinder *Hipparchia semele* de gesloten vleugels naar de zon; zo valt hij niet op in zijn omgeving.



#### Figuur 22

De grote weerschijnvlinder *Apatura iris* drinkt soms vocht uit kadavers.



die ze naar het vrouwtje wapperen. Ook vrouwtjes van het boswitje herkennen de 'eigen' soort aan bepaalde specifieke geurstoffen (LORKOVIC 1993). Andere soorten doorlopen een ingewikkeld loop- en/of vluchtpatroon voordat zij gaan paren. Dit soortspecifieke gedrag voorkomt dat verschillende soorten met elkaar paren. Zo verschilt dit patroon bij de duin- en de grote parelmoervlinder.

#### Paring

Vlinders zitten tijdens de paring omgekeerd aan elkaar gekoppeld; zij kunnen zich dan slecht verplaatsen en vliegen moeizaam (fig. 23). Veelal duurt de paring lang, gemiddeld enkele uren.

Tijdens de paring wordt sperma overgedragen dat door het vrouwtje wordt opgeslagen; de eitjes worden pas bevrucht

op het moment dat ze worden afgezet. Daarom is het voor sommige soorten vrouwtjes niet nodig om meerdere malen te paren, ook niet als zij meerdere perioden hebben waarin de eitjes worden aangemaakt. Veel vrouwtjes paren dan ook maar eenmaal en meestal direct na de metamorfose. Het komt bij sommige soorten voor dat het vrouwtje al paart terwijl de vleugels nog moeten uitharden. Bij andere soorten paart het vrouwtje vaker. Een reden hiervoor kan zijn dat zij het sperma wil verversen. Een andere reden kan zijn dat naast het sperma ook voedingsstoffen worden doorgegeven. Bij weerschijnvlinders, maar ook bij dikkopjes, verzamelt het mannetje zout dat tijdens de paring aan het vrouwtje wordt gegeven. Dit is de reden dat van deze soorten vooral de mannetjes op zweet afkomen of drinkend bij modderpoelen worden waargenomen.

#### Figuur 23

Bij de paring zitten vlinders omgekeerd aan elkaar gekoppeld en kunnen zich dan slecht verplaatsen (bleek blauwtje *Polyommatus coridon*).

