

Spinvermogen, stamoriëntatie en gezichtsvermogen bij de rupsen van de dennespanner, *Bupalus piniarius* L.

door

J. KLEINHOUT

Rustende rupsen van de dennespanner, *Bupalus piniarius* L., houden de lengte-as van hun kop in het verlengde van hun lichaam en een klein eindje van de dennenaald. Uit de spintepel op de onderlip komt een spindraadje, dat de naald met de rups verbindt (zie ook OUDEMANS, Nederl. Insecten, blz. 482). Dit draadje is gemakkelijk te ontdekken door plotseling de kop van een rustende rups op te wippen. Rupsen, die dus uit de boom waaien door windstoten, komen, wanneer deze niet te krachtig zijn, aan een spindraadje te hangen, zodat ze niet op de grond vallen.

Aan deze draad trachten ze zich daarna weer in de boom te hijsen. Ze doen dit door kronkelende bewegingen met het voorste gedeelte van het lichaam. Dit wordt telkens naar boven gekromd, de borstpoten grijpen zich vast boven de kop, waarna deze laatste naar boven wordt gebracht en contact zoekt met de spindraad. De draad wordt dus steeds dubbel gelegd tussen de borstpoten, die kleine naar binnen gebogen klauwtjes dragen. Wanneer de rups tenslotte met de onderzijde van het lichaam tegen een naald raakt, kromt hij zijn achterlijf sterk naar boven en tracht met zijn naschuivers de naald te omklemmen. Dit naar boven krommen van het achterlijf kan men ook te voorschijn roepen als men een naar boven kronkelend dier even aanraakt.

De ineengekluwde spinseldraad wordt bij het eerste contact van de kop met de naald daaraan vast gemaakt. Wanneer het gekromde lichaam vervolgens wordt gestrekt, schuiven de borstpoten zonder belemmering langs de draadmassa.

Op windstille dagen laten de rupsen zich gemakkelijker uit de kroon schudden dan bij wind. Ze houden zich dan dus krachtiger vast. Ondanks dit feit en de bovengenoemde gebruikmaking van het spinvermogen komen er toch wel rupsen op de grond terecht, b.v. bij krachtige windstoten. Waarschijnlijk waaien er in de herfst ook veel rupsen uit de bomen, wanneer ze op dorre naalden zijn gaan zitten, welke in die tijd op grote schaal afvallen. Daarnaast zullen slagregens hun invloed uitoefenen, vooral op de jongere rupsen.

Door de dennenaald, waarop een rups zit, te schudden of te trillen, en door het lichaam van de rups aan te raken, kan men gemakkelijk vaststellen, dat het contactverlies met de voedselplant hier geen reactie is op roofvijanden, zoals vele insectensoorten, vaak reeds bij een geringe verstoring, vertonen (b.v. *Vanessa*-rupsen, GÖTZ 1936).

Hoe is het gedrag der rupsen, die op de grond zijn terechtgekomen? Om deze vraag te beantwoorden werden een aantal proeven uitgevoerd, waarvan het algemene verloop zal worden gegeven als inleiding tot een meer gedetailleerde beschrijving ervan. Een aantal pas van de grove den geschudde *Bupalus*-rupsen (4e—5e stadium) werd in een kring rond een tamelijk geïsoleerd staande boom gezet, op een afstand van ongeveer 60 cm van de stam. Vlak na het uit de boom schudden vertoonden zij weinig activiteit; daarna maakten zij zwaaiende bewegingen met het voorste deel van het lichaam, gevolgd door een gericht voort-

kruipen naar de boom. Ze gingen dus niet kriskras rondkruipen, maar bewogen zich vrijwel allen in de richting van de stam. De toevalskans mag hier worden uitgesloten, zodat wij kunnen spreken van oriëntatie op grote verticale voorwerpen, nadat de dieren op de grond zijn terecht gekomen. Ontmoetten ze echter op hun weg verticaal staande grashalmen, takjes etc., dan kropen ze er in tot de top. Daarna keerden ze er weer uit terug en vervolgden hun weg stamwaarts. Door deze omstandigheid was de oriëntatie het mooiste te zien bij rupsen, die op een zeil bij een boom waren neergelegd. Zodra de rupsen de stam hadden bereikt (waarop soms een korte rustpauze volgde, welke echter ook op een andere plaats in het traject kon voorkomen), ging het in snel tempo naar boven. Deze oriëntatie op grote verticale voorwerpen tezamen met de drang tot het er in omhoog kruipen zal tot gevolg hebben, dat ze in vrijwel alle gevallen de dennekroon weer weten te bereiken. Anders wordt het, wanneer het grove dennenbos een sterke onderbeplanting heeft (vgl. de werking van insecticiden met een knock-down effect in dergelijke bossen). Hierbij dient men zich echter te realiseren dat de proeven van HUNDERTMARK (1937) over de stamoriëntatie van *Lymantria*-eirupsjes hebben uitgewezen, dat de aard der handeling niet bestaat uit het kruipen naar een verticaal voorwerp zonder meer, maar uit een keuze naar afmetingen uit het aantal verticale voorwerpen aanwezig binnen de gezichtskring van het dier. Wij mogen verwachten, dat dit eveneens het geval is bij de dennespanner. Wanneer de voorkeur wordt gegeven aan dikke stammen, zal het verdwalen dus sterker optreden in een gemengd bos dan in een bos met onderbeplanting.

De uitwendige situatie, die het gedrag van naar de boom kruipen ontketent, is waarschijnlijk van zeer eenvoudige aard. De rupsen vertonen precies hetzelfde gedrag als de boom van vele van zijn kenmerken is ontdaan (geen kroon meer, alleen een rechte paal, deze zonder schors en dus wit van kleur, niet rond maar vierkant). In de bovengenoemde proeven van HUNDERTMARK werd bij diverse series van verschillende modellen steeds een keuze gedaan door de dieren, zodat in de ene serie het attractieve model van een andere serie niet werd gekozen. Het effectiefste model en tevens ook het vormonderscheidingsvermogen is dus slechts in uitgebreide keuzeproeven te vinden. Deze werden echter niet door mij verricht.

I. In een grove dennenbos 6 *Bupalus*-rupsen van het 4de (of 3de) stadium plus 6 *Semiothisa liturata*-rupsen uitgezet in een kring rond een denneboom in een straal van ongeveer 60 cm; rupsen op zeil, dat op de grond was uitgespreid. Naburige bomen op een afstand van 2 meter of meer. De rupsen waren enkele minuten tevoren uit een den geschud. 10 rupsen bereikten de dichtstbijzijnde boom en kropen er in omhoog; 2 *Semiothisa*'s bewogen zich niet naar de stam, maar namen een andere koers. Ze kropen van het zeil af en begaven zich in een heitakje.

II. Een 1,80 meter hoge blankhouten paal (rechthoekig; omtrek 8×5 cm) opgericht op open grasveld. Bosranden ongeveer 50 m verwijderd. Op een op de grond uitgespreid zeil 9 *Bupalus*-rupsen van het 5de stadium uitgezet op ongeveer 2 meter afstand. Na 15 minuten bereikt de eerste rups de paal en kruipt er in omhoog; na 20 minuten de tweede; na 23 minuten de derde; na 30 minuten de vierde; na 40 minuten de vijfde. Na 30 minuten heeft de eerste rups de top van de paal bereikt en gaat weer naar beneden. Twee rupsen kruipen wel in de richting van de paal, maar blijven halverwege rusten. Twee rupsen bewegen zich niet in de richting van de paal. De proefdieren waren ongeveer een kwartier te voren uit dennen geschud. Proef tegen de avond gedaan, bij tegenlicht.

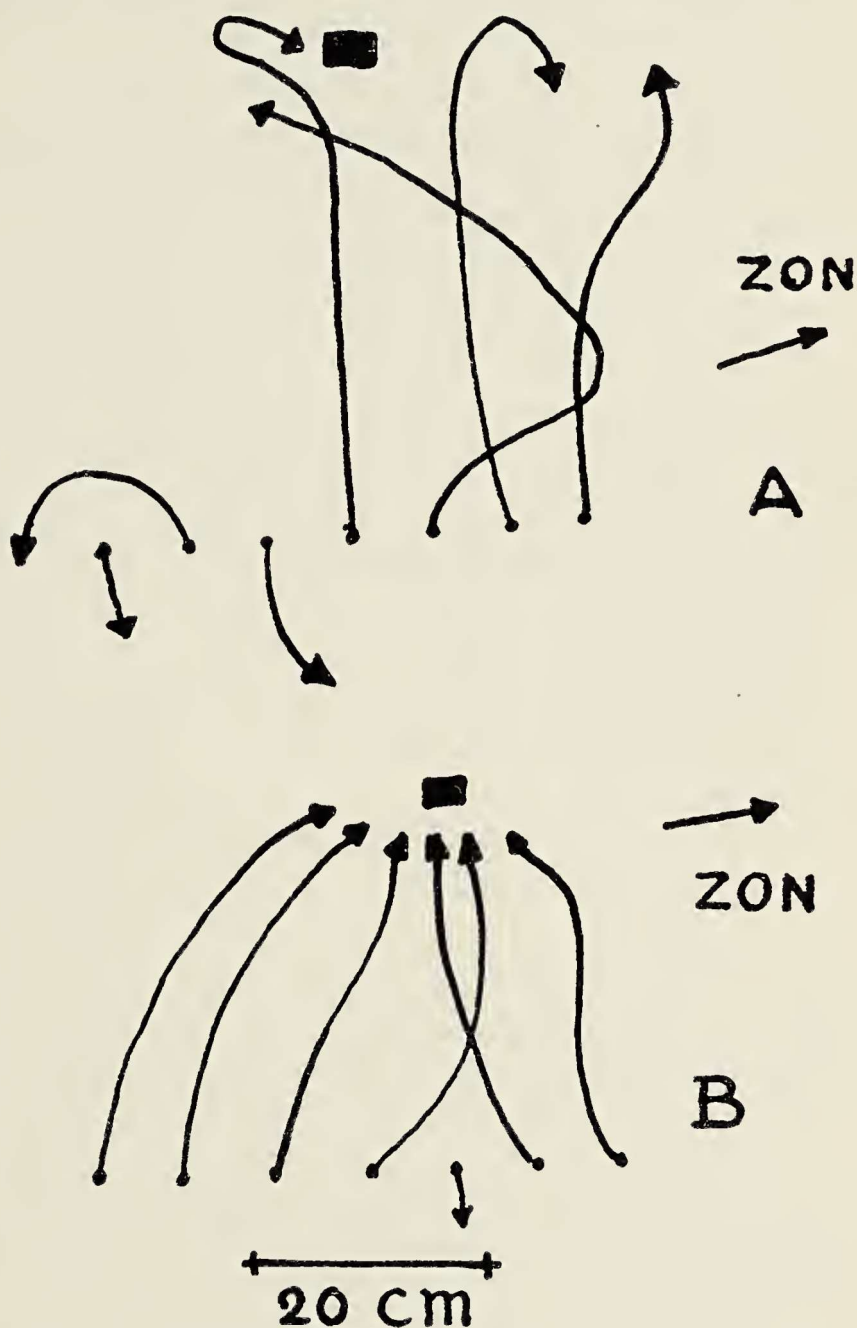
Bij de op brandnetels levende *Vanessa*-rupsen bepalen chemische prikkels uitgaande van de plantvoet en visuele prikkels uitgaande van de bladmassa bovenaan de plant, of de rupsen al dan niet naar boven kruipen, hetgeen GÖTZ (1936) in experimenten aantoonde. In proef II zien wij, dat de indruk wordt gewekt, dat deze prikkels bij de dennespanner geen rol spelen, waardoor de rupsen ook in inadequate objecten kruipen. Wel is het waarschijnlijk, dat chemische en misschien ook visuele prikkels van de kroon van de boom invloed uitoefenen op het dier, dat naar boven is gekropen. Een aanwijzing hiervoor is, dat de rupsen in proef II later weer naar beneden gingen. Het was geen directe reactie op afwezigheid van voedsel, aangezien de dieren vrijwel uitsluitend in de duisternis vreten, wat door mij kon worden aangetoond.

Het ligt voor de hand, dat het zintuig, waarmee de stamoriëntatie geschiedt, het gezicht is. Om aan te tonen, dat dit inderdaad het geval is, werden bij een aantal rupsen de ocelli geblindeerd met nagellak. Zij vertoonden geen stamoriëntatie (zie figuur).

De stamoriëntatie is tevens interessant, omdat deze gegevens verschaft over het gezichtsvermogen der rupsen. *Bupalus*-rupsen bezitten een boogje van 5 ocelli aan weerskanten van de kop vlak achter de inplanting der sprieten, terwijl onder de sprietinplanting een zesde ocellus te vinden is. De structuur van deze ocelli komt overeen met die van een ommatidium uit een samengesteld oog. Volgens lang geleden plaats gevonden onderzoekingen verricht door PLATEAU (1887) zouden rupsen slechts 1 tot 2 cm ver met hun ocelli kunnen zien, terwijl zij een grote massa tot op 40 cm afstand zouden kunnen onderscheiden. In de moderne samenvattende literatuur, b.v. IMMS, worden deze experimenten nog steeds aangehaald. De hierboven vermelde proeven laten zien, dat het gezichtsvermogen veel groter is, hoewel het beeld, dat zij opvangen, waarschijnlijk tamelijk ruw is (gedrag trad op bij boom en paal; rupsen klimmen voor het bereiken van het doel in allerlei obstakels, die ze ontmoeten). Het laatste is hiermee echter niet bewezen, want het is mogelijk, dat de prikkelsituatie, die het gedrag ontketent, zeer eenvoudig is, terwijl het dier in feite toch meer gedetailleerd ziet. Bovendien behoeft het niet zo te zijn, dat het kruipen in genoemde obstakels ontstaat uit visuele prikkels daarvan uitgaande, maar dat het dier tijdens het voortbewegen tussen de bodemvegetatie er niet in slaagt een draaiing van de lichaams-as over 90° te voorkomen, waarna zwaartekracht en misschien ook het licht het naar boven kruipen bewerkstelligen. In hoeverre dit juist is, zou nog moeten worden nagegaan. Verder kan hier nogmaals herhaald worden, dat de genoemde uitkomst over het gezichtsvermogen niet in keuzeproeven werd verkregen.

Wij kunnen ons voorstellen dat de capaciteit van de zintuigen, die bij het onderzoek van een bepaald gedrag aan het licht treedt, slechts een minimumwaarde kan zijn, waarbij het mogelijk blijft, dat bij een ander gedrag van het dier de capaciteit groter blijkt te zijn (vgl. de controverse tussen VON HESS en VON FRISCH over het kleuren zien van de honingbij). Hierdoor wordt de uitkomst van PLATEAU verklaarbaar. Deze hield een aantal rupsensoorten een voorwerp, los van het bodemvlak, bij hun ocelli en ging na op welke afstand zij er op reageerden, hetgeen dus wil zeggen, dat hij een andere vorm van gedrag bestudeerde. Overigens is het niet bekend, dat de door hem gebruikte soorten ook een stamoriëntatie bezitten.

De proeven van HUNDERTMARK (1937) met eirupsjes van de nonvlinder, *Lymantria monacha*, toonden aan, dat deze ook veel verder konden zien dan de door PLATEAU opgegeven afstand en dat zij wel degelijk een vorm-onderscheidingsvermogen bezaten. De rupsjes kropen bij voorkeur naar hoge modellen (rechthoeken met een basis-hoogte verhouding van 1 : 6 waren het meest effectief); verder werden bij rechthoeken van gelijke hoogte 30 cm brede figuren verkozen boven smallere. Dit betrof proeven, waarbij de rupsen zich bewogen op een horizontaal vlak. Bevonden de rupsen zich op een verticaal vlak, dan werd



Verplaatsingen van: A. rupsen met door middel van nagellak geblindeerde ocelli, B. normale rupsen. In A bereikt slechts 1 rups het doel, in B 6 van de 7 exemplaren. Uit de afgelegde weg van de rupsen in B blijkt duidelijk de gerichte beweging. Als object ter oriëntering diende de proefnemer.

Movements of: A. caterpillars with ocelli blinded with nail varnish, B. caterpillars with normal ocelli. In A only one animal reached the goal, in B six from seven. The direction of movement in experiment B clearly shows orientation. The experimenter served as a goal for orientation.

van twee gelijke rechthoeken, welke beide loodrecht op het bewegingsvlak der rupsen waren geplaatst, de ene evenwel met de lange zijde en wel in verticale stand, de andere met de korte zijde in een willekeurige stand, de voorkeur gegeven aan de eerste rechthoek. De rupsen oriënteerden zich dus ook in deze stand op de rechthoek met de grootste hoogte t.o.v. het horizontale vlak. Deze laatste oriëntatie zou het dier in staat kunnen stellen tijdens het omhoog kruipen de richting aan te passen bij de structuur van de kroon van de boom. Bovendien bewogen voortkruipende eirupsen, zowel op een horizontaal als een verticaal vlak, zich naar een lichtbron toe (HUNDERTMARK 1938), hetgeen een rol zou kunnen

spelen bij het vinden van en het omhoog kruipen in verticale voorwerpen. LAMMERT (1925) vond, dat op het verticale vlak de lichtprikkels domineerden over die van de zwaartekracht. Verder bleven rupsen met geblindeerde ocelli reageren op lichtprikkels. Dit laatste, beschreven als een Hautlichtsinn, vonden ook andere auteurs bij rupsen. De bovengenoemde gegevens over *Lymantria* zouden in de toekomst de basis kunnen vormen voor een nauwkeurige analyse van het gedrag van rupsen, die uit hun voedselboom zijn gevallen.

Ook bij de oudere rupsen van *Lymantria monacha* werd een stamoriëntatie gevonden (WELLENSTEIN 1942, MORS 1942). „Durch unsere Freilandbeobachtungen ist also einwandfrei festgestellt, dass die auf den Boden gefallenen Altraupen ein deutliches Orientierungsvermögen besitzen, mit dessen Hilfe sie in kurzer Zeit einen der nächstliegenden Stämme auffinden und an ihm hochklettern” (MORS 1942, p. 140). Proeven over de maximum-afstand, waarbij nog oriëntatie op de stam plaats vindt, werden niet genomen. MORS noemt afstanden van 2 tot 3 meter waarbij het terugvinden van de stam is vastgesteld. DE LÉPINEY (1928) noemt voor *Lymantria dispar* L. veel grotere afstanden (10—12 m).

EIDMANN (1930) vermeldt een gerichte beweging van neergevallen *Panolis flammea*-rupsen, maar twijfelt er aan, of hier sprake is van een visuele oriëntatie, gezien de opvattingen over de primitieve bouw van de rupsen-ogen. DE LÉPINEY (1928) en SCHEDL (1931) beschrijven een soortgelijk gedrag van resp. *Lymantria dispar* L. en *Ellopija fiscellaria* Hb. DE LÉPINEY deed proeven met modellen en noemt de oriëntatie visueel op grond van blinderingsproeven. Hij becritiseert dan ook de opvatting van PLATEAU. Van andere rupsen zijn naar mijn weten geen literatuuropgaven bekend. Ik deed dezelfde proef als bij *Bupalus* nog bij een andere bewoner van de grove den, n.l. *Semiothisa liturata* Cl., en kreeg dezelfde uitkomst.

De biologische betekenis van het gedrag der rupsen is duidelijk. Door de oriëntatie op verticale voorwerpen, welk gedrag wordt gekenmerkt door een zekere selectiviteit t.a.v. deze voorwerpen (HUNDERTMARK 1937), tezamen met de drang er in omhoog te kruipen, zijn de dieren in staat de voedselbron terug te vinden na er uit verwijderd geraakt te zijn. Dit laatste kan, zoals reeds is beschreven, ontstaan, doordat het dier bij storende invloeden er niet in slaagt in de boom te blijven. Daarnaast heeft men voor *Lymantria monacha* de hypothese opgesteld, dat de eirupsen zich bij sterke wind actief loslaten om door hun lange zijdelings uitstaande zweefharen over grote afstanden vervoerd te worden (HUNDERTMARK 1938).

Wij mogen verwachten, dat het hierboven beschreven gedrag uitsluitend voorkomt bij rupsen welke bomen en struiken bewonen, niet bij degenen, die leven op grassen en kruiden. De negatieve resultaten bij vorm-onderscheidingsproeven, verricht aan *Vanessa*-rupsen door GÖTZ (1936), kunnen in dit verband genoemd worden. De rupsen, die de voedselplant visueel bleken terug te vinden, werd de keus gelaten tussen een aantal bossen van verschillende soorten planten. Hierbij kon geen bepaalde voorkeur worden vastgesteld bij het kruipen naar de bossen. De conclusie, die de schr. op p. 501 geeft, dat de vorm geen rol speelt, tracht hij echter nog nader met een onvolkomen experiment aan te tonen (p. 449). Vergelijk hierbij de reacties van de rupsen op kleuren in zijn proeven.

Summary

Caterpillars of *Bupalus piniarius* L. and of *Semiothisa liturata* Cl., fall off the pine trees with strong wind, gravitate towards tall vertical objects, like trunks of trees, from considerable distances. The same behaviour was noticed in caterpillars of *Lymantria monacha* L. (HUNDERTMARK 1937, WELLENSTEIN 1942, MORS 1942), *Lymantria dispar* L. (DE LÉPINEY 1928), *Ellopija fiscellaria* Hb. (SCHEDL 1931) and *Panolis flammea* Schiff. (EIDMANN 1930). This orientation was proved to be optical (see figure). Consequently, the animals are able to distinguish objects from much greater distance than suggested by PLATEAU (1887).

Literatuur

- EIDMANN, H., 1930, Beobachtungen im bayerischen Forleulengebiet. *Anz. Schädlk.* 6.
- GÖTZ, B., 1936, Beiträge zur Analyse des Verhaltens von Schmetterlingsraupen beim Aufsuchen des Futters und des Verpuppungsplatzes. *Z. vergl. Physiol.* 23.
- HUNDERTMARK, A., 1937, Das Formunterscheidungsvermögen der Eirauen der Nonne (*Lymantria monacha*). *Z. vergl. Physiol.* 24.
- HUNDERTMARK, A., 1938, Verbreitungsmöglichkeiten der Nonne *Lymantria monacha* L. durch die Eirauen. *Z. ang. Ent.* 24.
- LAMMERT, A., 1925, Über Pigmentwanderung im Punktauge der Insekten, sowie über Licht- und Schwerkraftreaktionen von Schmetterlingsraupen. *Z. vergl. Physiol.* 3.
- LÉPINEY, J. DE, 1928, Note préliminaire sur le rôle de la vision ocellaire dans le comportement des chenilles de *Lymantria dispar* L. *Bull. Soc. zool. France* 53.
- MORS, H., 1942, Aktivität und Frass der Nonnenraupe in den verschiedenen Jahren ihrer Massenvermehrung. *Monogr. angew. Ent.* 15.
- PLATEAU, F., 1887, Recherches expér. sur la vision chez les Insectes. *Bull. Acad. Belg.* 14—16.
- SCHEDL, K., 1931, Der Hemlockspanner *Ellopija fiscellaria* Hb. und seine natürliche Feinde. *Z. ang. Ent.* 18.
- WELLENSTEIN, G., 1942, Freilandbeobachtungen anlässlich der Nonnenvermehrung in Forstamt Neustadt bei Coburg. *Z. angew. Ent.* 30.
- Arnhem, p/a Josef Israëlslaan 70.

Verpoppingsgewoonten bij Psychiden. Toen de heer VAN DER MEULEN op de jongste Wintervergadering exemplaren van *Phalacropteryx graslinella* Bsd. demonstreerde, stelde hij de vraag, waarom de mannelijke rupsen hun zakjes voor de verpopping laag bij de grond tussen de planten vastspinnen, terwijl de vrouwelijke rupsen het op ongeveer een meter hoogte doen.

Hoewel dit probleem de reeds tamelijk amechtige vergadering tot nieuwe activiteit wist te prikkelen, kwam er toch geen verklaring los. Achteraf lijkt me deze evenwel niet zo moeilijk. Dit merkwaardige verschil in gedrag berust op een erfelijk vastgelegde gewoonte. De dieren kunnen eenvoudig niet anders. Natuurlijk kan men er lang over gaan discussiëren, hoe een dergelijke gewoonte ontstaan is. Maar zeker is, dat ze voor de soort nuttig is.

Wanneer de wijfjes „uitkomen”, blijven ze in de pophuid, waarvan alleen het kopeinde openbarst, en deze zit weer in het zakje. Toch moeten de mannetjes door geurstoffen aangetrokken worden. Het is zonder meer duidelijk, dat deze stoffen een veel grotere kans krijgen uit pophuid en zakje te ontwijken en met de wind mee te waaien, wanneer het wijfje zich hoog boven de grond bevindt, dan wanneer het zakje tussen de lage planten vastgesponnen zou zijn. Stellig zal dit het grotere risico, dat aan een dergelijke geëxponeerde plaats verbonden is, wel waard zijn. De mannetjes daarentegen zouden er geen enkel voordeel van hebben, wanneer ook hun rupsen het hoger op zochten. Zij kunnen veel beter binnen de veilige beschutting van de kruidengordel blijven. — LPK.