

J. Kleinhout

Roverij bij insecten

De rupsen van de Dennespanner (*Bupalus piniarius* L.) leven op de naalden van de grove den. De indruk wordt gewekt dat zij zich door camouflage tegen roofvijanden beschermen.

Aangenomen wordt dat vogels uitsluitend met hun ogen, die tot grote prestaties in staat zijn (1), hun prooi zoeken. Het reukvermogen is bij bijna alle soorten weinig ontwikkeld, waarvan wij o.a. in de bouw (2) van de hersenen een aanwijzing bezitten. Directe bewijzen van het geringe reukvermogen bezit men echter niet (1). De veronderstelling dat dieren, die voor het menselijk oog minder opvallend zijn, inderdaad ook minder kans lopen door een roofdier te worden gegrepen is maar voor enkele soorten nauwkeurig vastgesteld, meestal nog onder niet-natuurlijke omstandigheden. Deze experimenten werden verricht door Sumner, Isely, Popham, Dice, de Ruyter, Kettlewell e.a. Deze proeven zijn uit betrekkelijk recente tijd. Lang voor deze onderzoeken, toen Darwin zijn ideeën verbreidde, waren de verschijnselen van camouflage, waarschuwende kleuren en mimicry, reeds in de belangstelling. Men stelde zich in die tijd echter tevreden met een beschrijving van de verschijnselen, vooral in de tropische dierenwereld, zonder de juistheid van de interpretaties te toetsen. Deze ontwikkelingsgang is te verklaren doordat de intensieve studie van b.v. mimicry kon aansluiten bij het museum-onderzoek, terwijl de oecologie zich later ontplooië. Een indrukwekkend overzicht van het descriptieve onderzoek vinden we in

het in 1940 verschenen standaardwerk van Cott (3, fig 1 en 2).

Bij het geringe predatie-risico, door de onopvallendheid van een prooi, kunnen waarschijnlijk vier verschijnselen optreden, gerekend naar het effect op de roofvijand. (Omgekeerd kan camouflage van de roofvijand ook effect hebben op het prooidier: niet opvallen of in het geval van *Hymenopus*, de Wandelende Bloem, aanlokken).

a) De roofvijand ziet een gecamoufleerd dier over het hoofd.

Hierbij doen zich twee mogelijkheden voor, nl. het volledig onopgemerkt blijven en het verbergen, nadat de aandacht van de roofvijand al dan niet op het dier is gevestigd.

Van een aantal vlindersoorten zijn waarnemingen bekend dat zij zich bij een aanval van een vogel op de grond neerlieten en daarna in hun rusthouding door de roofvijand over het hoofd werden gezien (3, p. 186). Tot de laatste groep kan ook het telkens stilzitten van sprinkhanen worden gerekend. Uit proeven met vogels bleek dat zij de sprinkhanen hierdoor steeds opnieuw uit het oog verloren nadat zij ze door de bewegingen in de gaten hadden gekregen (4, p. 515). De verwarring kan volgens Cott (3, p. 374-381) nog vergroot worden door kleurpatronen, die bij de bewegingen van het prooidier plotseling zichtbaar worden en in de rusthouding weer verdwijnen (flash coloration).

b) Dit principe betreft de snelheid waarmee de roofvijand zich op het uiterlijk van het prooidier instelt. Wij gaan er van uit



Afrikaanse slang - slaapt zodanig, dat het lijkt of hij dood is.

dat de prooidiervangst onder meer bepaald wordt door de keuze van prooi-soort, wat een leerproces is. Aangezien het waarschijnlijk is dat deze keuze zonder dit leerproces weinig begrensd is, staat de mogelijkheid voor de roofvijand open zijn menu aan te passen bij het naar tijd en plaats wisselende 'aanbod' van de insectenbevolking. Het leerproces heeft men de vorming van zoekbeelden genoemd (5, p. 87, 6). Het mijden van onaangename smakende diersoorten berust eveneens op een leerproces. Uit experimenten met diersoorten uit zeer uiteenlopende groepen bleek dat het soorten zijn met een opvallend uiterlijk, wanneer wij ze waarnemen in hun natuurlijke milieu, en tevens vaak tezamen voorkomen en niet spoedig vluchten.

Een der eerste series van deze experimenten werd in 1869 door Weir gepubliceerd (7). Een overzicht van de publicaties geeft Cott (3). Het is mogelijk dat het opvallende uiterlijk het leerproces niet versnelt, waarbij het voorkomen ervan kan worden verklaard uit de afwezigheid van predatie-selectie, maar waarschijnlijk is dit niet. Wanneer het juist is dat bij een opvallend uiterlijk en een onaangename smaak het leerproces van het mijden sneller verloopt kunnen wij ook verwachten dat het in-

prenten van het zoekbeeld van gecamoufleerde prooien meer vangsten vergt dan bij meer opvallende eetbare prooien, zodat ze dus minder snel in het menu worden opgenomen en misschien ook weer sneller vergeten worden.

Een tweede argument voor het bestaan van het 2de principe is dat wij hierin een voordeel voor de roofvijand kunnen veronderstellen, aangezien hij zich hierdoor toelegt op het zoeken van prooien die voor hem gemakkelijker te vinden zijn.

Op overeenkomstige wijze kunnen wij vermoeden dat de vorming van een zoekbeeld ontstaat uit een serie ontmoetingen, waardoor de predatie een betere aansluiting krijgt op de dichtheid van de diverse prooidieren, dan wanneer de predatie aangewezen was op de toevalstreffer van de eerste ontmoeting.

c) Wanneer een prooi sterk op voor de roofvijand oneetbare plantedelen lijkt, bestaat de mogelijkheid dat de roofvijand na predatie deze plantedelen voor prooidieren gaat verslijten. Wanneer dit het geval is zal dit de ontwikkeling van het zoekbeeld niet begunstigen. In experimenten is gebleken dat deze verwisseling inderdaad optreedt. Vlaamse gaaien, welke takvormige spanners hadden bemerkt en

opgegeten, gingen daarna aan takjes van de boom rukken (8, 9).

d) Het 4de principe is, dat bij een aantal soorten rupsen, vlinders en vissen zeer opvallende, soms mimetische (d.w.z. in dit verband aan predatoren herinnerende) kleurpatronen, die bij verstoring plotseling tevoorschijn worden gebracht, een schril contrast vormen met het gecamoufleerde uiterlijk van het dier in zijn oorspronkelijke houding (10, 11, 12). De kans dat de roofvijand hiervan schrikt en het prooidier met rust laat is groot, wat in experimenten bleek (14). Een voorbeeld van dezen 'false warning coloration' vinden wij waarschijnlijk bij de in het grove dennenbos levende vlinder *Atolmis rubricollis*. Zijn vleugels zijn eenkleurig zwart. Raakt men het dier aan wanneer hij bezig is na de ontpopping zijn vleugels te drogen, dan laat hij zich vallen en vertoont zijn fel oranje achterlijf (15). Vlinders van andere soorten, b.v. van *Bupalus piniarius*, gedragen zich bij verstoring tijdens het drogen der vleugels niet op deze wijze.

Ook vele dagvlinders, zoals Kleine vos en Dagpauwoog, vertonen het gedrag in de vorm van een plotseling openklappen van de vleugels, b.v. wanneer ze tijdens het bloembezoek gestoord worden (14). Opmerkelijk is het, dat het contrast van de gecamoufleerde onderzijde der vleugels en de opvallende bovenzijde, wat zovele vlindersoorten vertonen, afwezig is bij de onetbare vlinders in de tropen en hun mimicry-soorten. Hier zijn boven- en onderzijde beide opvallend van kleur (12, p. 375).

Op de grove den leven enkele rupsensoorten, welke de indruk wekken, dat zij zich door hun plaats-inname op de dennetwijg, tijdens het rusten beschermen tegen visuele predatoren. Zo rusten de oudere rupsen van de Dennemeter (*Ellopias fasciaria*), in tegenstelling tot rupsen van *Bupalus piniarius* en de onder te noemen *Larentia*-soorten doorgaans op het hout van een dennetwijgje. Hun uiterlijk is geheel in overeenstemming daarmee. Ook de naaldlittekens van het takje zijn door de rups nagebootst door de kleur, de teke-

ning en de verhevenheden van de huid. Ook de rupsen van de grove dennen bewonende *Sphinx pinastri* vertonen camouflage waarbij de jonge en de oude rupsen een uiterlijk bezitten overeenkomstig hun plaats op de dennetwijg (16). De jonge rupsen zijn groen met lengtestrepen en rusten op de naalden. In het laatste stadium zijn ze daar echter te groot voor en verhuizen ze naar het hout der twijg. Nu zijn ze bruin met een vlekkenpatroon. Zowel de eigenlijke kleur van het dier als het kleurpatroon is dus aangepast bij deze verandering. *Larentia obeliscata* Hb. en *L. firmata* Hb. nemen een overeenkomstige rusthouding aan als de Dennespanner. Bij de rups van *Larentia firmata* wordt de beschermende werking nog verhoogd doordat het dier een lichtbruine kop heeft met daar achter een langwerpige 'wang'-vlek van ongeveer dezelfde kleur. Dit komt overeen met de kleur van de naaldschede, in de buurt waarvan het dier in de rusthouding zijn kop houdt.

Bij verstoring van deze *Larentia*-rupsen in de eerste stadia laten de borstpoten van de naald los en wordt het lichaam opgeheven. Deze houding, welke de *Bupalus*-rupsen, uitgezonderd de eirupsjes, niet vertonen, doet afbreuk aan het beschermende uiterlijk. Opgemerkt kan worden dat bij de taknabootsende spanrupsen *Boarmia* en *Ennomos* een overeenkomstige houding wordt aangenomen in rust (17). De functie als camouflage is hierbij duidelijk. Waarschijnlijk is de ontwikkelingsgang aldus: een schrikhouding welke oorspronkelijk geen functie als camouflage heeft (*Larentia*), kan zich daartoe specialiseren (*Boarmia*) of kan verdwijnen (*Bupalus*) (fig. 3). Deze schrikhouding komt sterk overeen met de slaande afweerbeweging (over welke afweerfunctie overigens nog weinig waarnemingen bekend zijn) van vele soorten rupsen en bladwesplarven. Omdat Szymanski (18), welke van deze laatste bewegingen een overzicht geeft, vermeldt dat ze nooit voorkomen bij kruipende rupsen, moeten wij ze waarschijnlijk als intentiebewegingen opvatten die, naar be-

kend, allerlei functies kunnen krijgen in de betrekkingen van het dier met zijn buitenwereld.

Het is duidelijk dat een gering of een uitblijven van reageren tijdens de rust bij het patroon van een hoog ontwikkelde camouflage behoort. Bij het uitblijven van reacties kunnen verschijnselen optreden van katalepsie, o.a. bekend van taknabootsende spanrupsen (17) en sterk cryptische *Orthoptera* (19, 20). Deze situatie van het dier maakt het mogelijk dat hij op het critieke moment nl. als een insectenetende vogel de takken en bladeren afzoekt, niet, door de ongewone bewegingen van de voedselplant, zelf lichaamsbewegingen gaat uitvoeren.

Het ligt voor de hand, dat rupsen, die zich

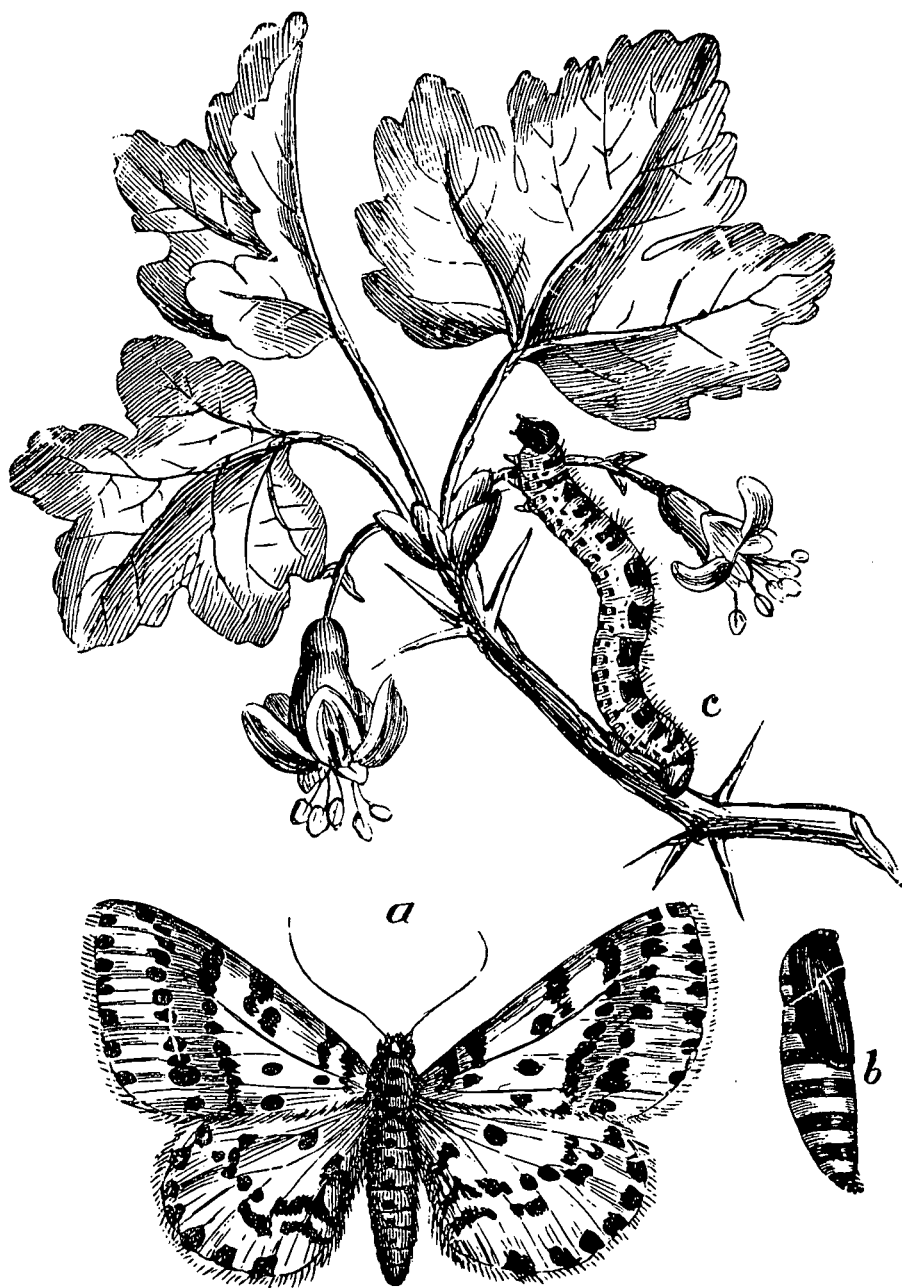
door een camouflagehouding beschermen, hun activiteit voornamelijk in de nacht zullen ontplooiën. Dit is echter maar voor weinig soorten aangetoond. Van rupsen met countershading is het slechts bij één soort bekend (21, p. 6). Thomas (17) vond het voor vier takspanner-soorten, terwijl hij daarnaast voor 16 kleinere spanner-soorten geen dag-nacht ritme vaststelde.

In de entomologische literatuur vinden wij nog vele opgaven van rupsensoorten, die alleen 's nachts zouden vreten (22), zonder dat uit de tekst blijkt, dat het op nauwkeurige wijze werd nagegaan.

Overigens kan worden opgemerkt, dat nachtelijke activiteit geenszins steeds met predatie in verband behoeft te staan (vgl. de literatuur 23 en 24; 25 en 26; 27).

Literatuur

1. R. J. Pumphrey, 1948, The sense organs of birds. *Ibis* 90.
2. J. E. W. Ihle en H. F. Nierstrasz, 1928, Leerboek der bijzondere dierkunde. Utrecht.
3. H. B. Cott, 1940, Adaptive coloration in animals. London.
4. K. Lorenz, 1927, Beobachtungen an Dohlen. *J. f. Ornith.* 75.
5. J. von Uexküll, 1956, Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Hamburg.
6. L. Tinbergen, 1949, Bosvogels en Insecten, *Ned. Boschb. Tijdschr.* 21.
7. J. J. Weir, 1869, On insects and insectivorous birds; and especially on the relation between the colour and the edibility of Lepidoptera and their larvae, *Trans. Ent. Soc. London* 1869.
8. N. Tinbergen, 1940, De schutkleur van takspanners. *De Levende Natuur* 44.
9. L. de Ruiter, 1952, Some experiments on the camouflage of stick caterpillars, *Behaviour* 4.
10. A. Japha, 1909, Die Trutstellung des Abendpfauenauges, *Zool. Jahrb. Syst.* 27.
11. A. M. Moss, 1920, Sphingidae of Para, Brazil. *Novitates Zoologicae* 27.
12. R. Hesse und F. Doflein, 1914, Tierbau und Tierleben, in ihrem Zusammenhang betrachtet II. Leipzig, Berlin.
13. L. de Ruiter, 1952, Over pijlstaarten met en zonder oogvlekken. *De Levende Natuur* 55.
14. A. D. Blest, 1957, The function of eyespot patterns in the Lepidoptera. *Behaviour* 11.
15. J. Kleinhout, 1963, Afweergedrag van *Atolmis rubricollis*, *De Levende Natuur* 66.
16. L. de Ruiter, 1953, Camouflage in het dennenbos I. *De Levende Natuur* 56.
17. F. Thomas, 1941, Ueber Schutzanpassung, Katalepsie und Tagesrhythmik der Spannerruppen. *Biol. gen. Vienna* 15.
18. J. S. Szymanski, 1918, Abhandlungen zum Aufbau der Lehre von den Handlungen der Tiere. *Pfügers Arch. Physiol.* 170.
19. F. Steiniger, 1933, Die Erscheinungen der Katalepsie bei Stabheuschrecken und Wasserläufern. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 26.
20. F. Steiniger, 1933, Katalepsie und visuelle Anpassung bei *Phyllium*. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 28.
21. L. de Ruiter, 1956, Countershading in caterpillars. *Arch. Neerl. de Zool.* 11.
22. G. H. T. Stevin, 1948, The caterpillars of British Moths. London.
23. A. Gibson, R. P. Gorham, H. F. Hudson and J. A. Flock, 1925, The Colorado-potato-beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) in Canada, *Bull. Dept. Agric. Canada* 52.
24. W. L. Tower, 1906, An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*. *Publ. Carnegie Inst. of Wash.* 1906.
25. D. J. Kuenen, 1955, Oecologie van enkele landisopoden. *Vakbl. v. biol.* 35.
26. E. B. Edney, 1957, The water relations of terrestrial Arthropoda. Cambridge.
27. B. D. H. Kettlewell, 1946, Female assembling scents. *The Entomoll.* 79.



Abraxas grossulariata. a: vlinder; b: pop; c: larve.