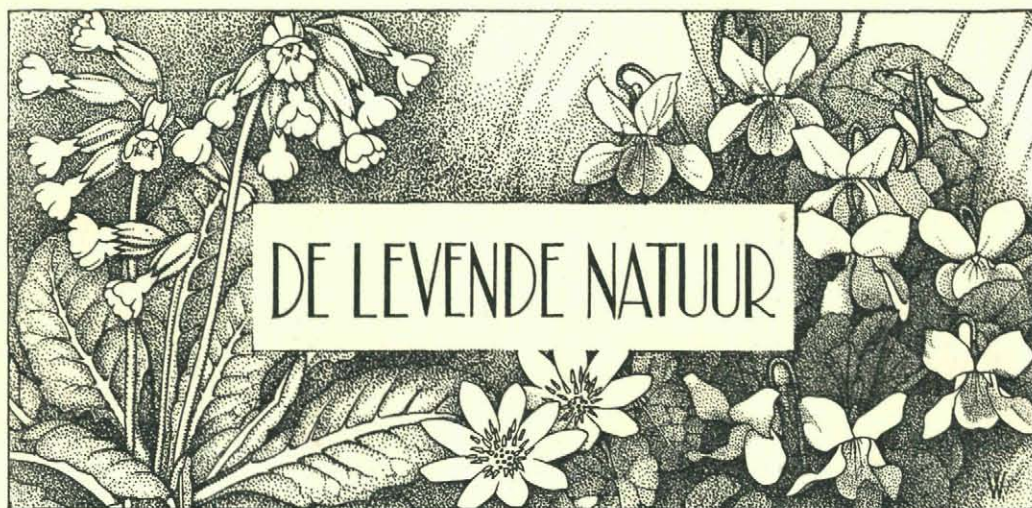




NEDERLANDS TIJDSCHRIFT VOOR VELDBIOLOGIE
OPGERICHT DOOR E. HEIMANS, J. JASPERS Jr EN JAC. P. THIJSSSE

SCHOONHEID DIE NIET GEZIEN WIL WORDEN BESCHERMT "COUNTERSHADING" TEGEN ROOFVIJANDEN?

L. DE RUITER.

Laat ons eerst het begrip countershading nog even omschrijven. Onnodig misschien, want het burgert al aardig in onder onze veldzoologen. Zó zelfs, dat er, lijkt me, wel wat voor te zeggen valt, het Nederlandse woord „ontschaduwing” te gaan gebruiken, in plaats van de Engelse term, — die tenslotte ook niet mooi is.

Countershaded of ontschaduwd noemen we een dier, als zijn lichaamskleur het donkerst is aan de zijde, die het in zijn natuurlijke houding naar het licht keert, het lichtst daarentegen aan de schaduwzijde, terwijl lichte en donkere tint heel geleidelijk in elkaar overgaan in het tussengebied. Hierbij valt te bedenken, dat in de natuur

lang niet alle dieren hun rugzijde naar het licht gekeerd houden. Met zekerheid kunnen we dus pas zeggen, dat een dier ontschaduwd is, als wij zijn normale gedrag kennen.

Er zijn ongelooflijk veel ontschaduwde diersoorten, zó veel, dat wij het vaak heel niet meer beseffen. Om een paar voorbeelden te noemen: vrijwel alle vissen (Haring bv.), allerlei zoogdieren (Haas), vele rupsen (rups van de Hermelijn). Iedereen kan uit eigen ervaring aanvullen.

Dat geeft ons het gevoel, dat ontschaduwing niet een „toeval” is, maar dat er iets achter zit. Wat kan dat echter zijn? Het is vooral de Amerikaan Thayer geweest,

die in 1909 een aannemelijke verklaring opperde. Hij redeneert ongeveer als volgt: Bij een ontschaduwde dier kaatst de donker getinte lichtzijde omstreeks even veel licht terug als de veel blekere schaduwzijde. Voor het oog lijkt het dier dus overal even licht. M.a.w. het oog ziet geen schaduw op het lichaam van het dier (vandaar de term, die ook van Thayer afkomstig is). En een schaduwloos voorwerp maakt een platte indruk. Denk maar aan: wij tekenen een stokje en verkrijgen daarbij het effect van ronding door het aan één kant te „schaduwden“.

Thayer nu neemt aan, dat een op het gezicht jagende roofvijand een normale dikke en ronde prooi veel makkelijker herkent, dan één, die door ontschaduwning plat lijkt. Countershading beschermt een dier dus tegen zijn vijanden. Daarom komt het zo algemeen voor.

Dit klinkt aannemelijk. Bovendien kan iedereen bv. de ervaring opdoen, dat het heel moeilijk is, een schijnbaar platte groene rups te vinden tussen de werkelijk platte bladeren van haar voedselplant. Maar wat voor de mens geldt, hoeft nog niet voor de natuurlijke vijanden op te gaan. Het merkwaardige is nu, dat in meer dan 40 jaar alleen Steiniger heeft geprobeerd, de juistheid van Thayer's verklaring te bewijzen. Hij is daarin niet geslaagd. Thayers opvatting is dus nog steeds een onbewezen onderstelling.

Een paar jaar geleden hebben wij daarom in het Hulshorstse biologenkamp van Prof. N. Tinbergen geprobeerd, de beschermende werking van ontschaduwning te bewijzen¹⁾. Ik wil U niet alleen vertellen, wat het resultaat daarvan was, maar ook hoe

wij te werk gingen. Want eer we kunnen zeggen, dat het vraagstuk der ontschaduwning is opgelost, moet nog veel meer werk worden verzet dan één mens aankan, — prettig werk overigens en werk, dat in beginsel eigenlijk iedereen kan aanpakken. Dat zal uit het volgende blijken.

Wat wij willen weten is dit: Heeft een ontschaduwde prooisoot minder te lijden van haar natuurlijke vijanden, dan het geval zou zijn, als precies dezelfde soort niet ontschaduwde, maar bv. rondom effen getint was? Daar zit een moeilijkheid. Wij hebben immers nooit van één soort effen en ontschaduwde exemplaren in handen. Natuurlijk mogen wij niet een ontschaduwde soort met een andere, effen soort vergelijken. Die zouden in veel meer punten dan alleen de countershading verschillen, zodat we niet zouden weten, waaraan het resultaat van onze proeven was toe te schrijven. Evenmin mogen we de helft van onze proefdieren met verf bewerken.

Gelukkig is dit te omzeilen. We zagen, dat een ontschaduwde rups in normale houding een extra platte indruk maakt. Draaien we het takje, waarop de rups zit, echter om zijn lengteas, zodat haar lichte zijde naar het licht is gekeerd, dan zal zij overdreven dik en rond lijken. Schaduwval en tintverdeling werken nu immers samen, in plaats van in tegengestelde zin (fig. 1). Zo'n omgekeerde rups verschilt van een goed zittende alleen in wat we „schijnbare ruimtelijkheid“ kunnen noemen. Het verschil is groter, dan dat tussen een ontschaduwde en een effen exemplaar, maar het is van dezelfde aard! Als we hebben bewezen, dat omgekeerde rupsen meer worden opgegeten dan goed zittende,

¹⁾ Velen hebben hierbij geholpen. Hun allen zeg ik hier dank, vooral echter Prof. N. Tinbergen, die mij op dit vraagstuk attent maakte, mej. J. N. Nijenhuis (die ons haar Gaai leende) en mijn vaste helpers, de dames F. A. Busch en E. van der Laan, en de heren H. L. Booy, P. Schenk en A. G. Vlasblom.

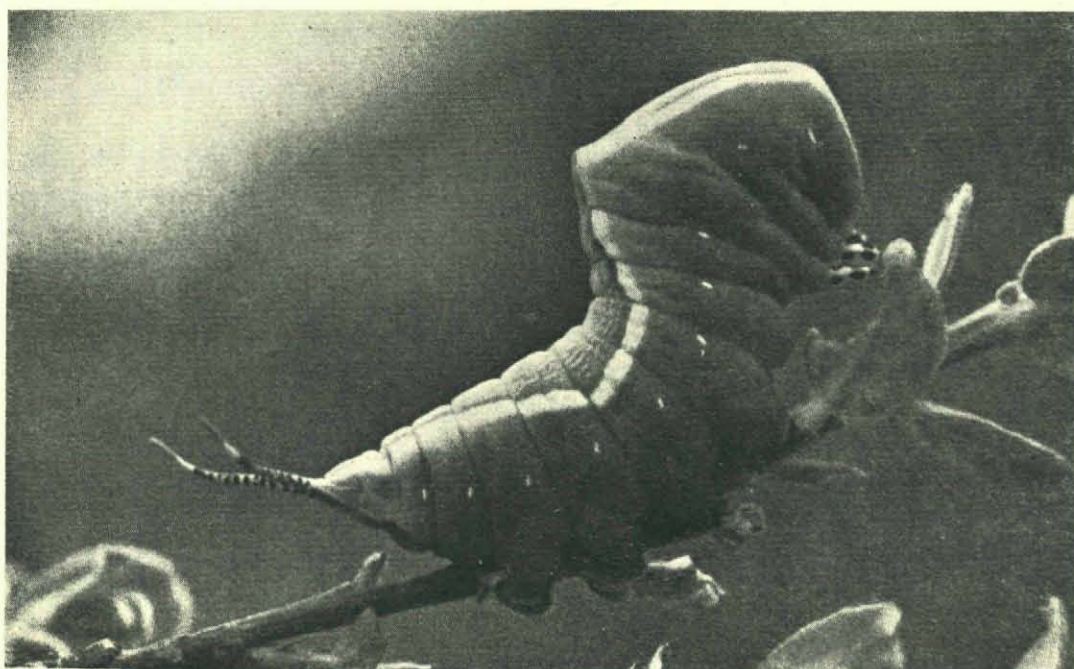


Fig. 1. *De ontschaduwde rups van de Hermelijn (Dicranura vinula L.).*
Boven. *Normale houding. De rups lijkt plat.*
Onder. *Dezelfde rups, direct daarna 180° gedraaid, bij dezelfde belich-*
ting. Zij lijkt zeer dik. Foto N. Tinbergen

is zeker, dat de ontschaduwning, die de schijnbare ruimtelijkheid der rups verlaagt, beschermend werkt.

Wij hebben dergelijke proeven gedaan met rupsen van de Pauwoogpijlstaart (*Sphinx ocellata* L.) en de Hermelijn (*Dicranura vinula* L.) als prooien, en een Vlaamse gaai (*Garrulus glandarius* L.) en vier Vinken (*Fringilla coelebs* L., 2 ♂♂, 2 ♀♀) als roofvijanden. Veldwaarnemingen leren, dat deze vogels inderdaad tot de natuurlijke vijanden van de genoemde rupsen horen.

De proeven werden genomen in een kooi van kippegaas (4 × 1 × 1 m). Het is nu eenmaal onmogelijk, dit werk met vrij rondvliegende vogels te doen. Helaas, want de omstandigheden in een kooi wijken altijd min of meer af van die in de natuur. Het resultaat van kooiproeven heeft dus alleen waarde, als men de allergrootste moeite heeft gedaan om die afwijkingen klein te houden. En dan nog moet men voorzichtig wezen met zijn interpretaties. Eén geluk is hier, dat het niet waarschijnlijk is, dat kooiproeven een te hoge waarde geven voor het nut van ontschaduwning. Eerder is het tegendeel het geval. Een positieve uitkomst is dus, al kan de gevonden getalswaarde verschillen van wat in de vrije natuur geldt, in ieder geval kwalitatief betrouwbaar. Met negatieve uitkomsten is dat, zoals we nog zullen zien, minder zeker.

Goed licht is van het eerste belang. Wij zetten onze kooi daarom in de open lucht. Het gaas van één der lange wanden vlochten wij vol met een dicht struweel van afgesneden wilgetakken, de natuurlijke voedselplant van onze rupsen. Vanzelf spreekt, dat wij die takken altijd kersvers hielden. De rupsen mochten tijdens de proeven niet bewegen. Het is nl. een bekend feit, dat bewegende prooien veel makkelijker wor-

den gevonden door hun vijanden dan stilzittende. Verder staat vast, dat een ontschaduwde dier nooit voor goed tot rust komt, eer het zijn normale houding — donkerste zijde naar het licht — heeft ingenomen. In onze proeven was er dus veel meer kans, dat de omgekeerde rupsen zouden gaan bewegen, dan dat de goed zittende dat zouden doen. Veel meer kans dus, dat de vogels omgekeerde rupsen zouden vinden, ook zonder een event. invloed van de countershading. Het spreekt vanzelf, dat dat niet mocht. Wij doodden de rupsen daarom met cyaan (ze verkleurden daarvan niet), lieten de amandelgeur verwaaïen, en bonden ze dan met schorskleurig garen in de gewenste houding op de takjes.

Wij plaatsten telkens één goed zittende en één omgekeerde rups in de kooi. Zorgvuldig pasten wij op, dat beide even veel licht kregen en voor een even groot deel zichtbaar waren tussen de bladeren. Ook moesten beide rupsen even makkelijk bereikbaar zijn voor de vogel, en mocht geen ervan op een plek gezet worden, waar de vogel kort tevoren een andere prooi had gevonden. Het was immers denkbaar, dat de herinnering hem weer op die plaats zou brengen.

Wat de vogels aangaat zorgden wij er allereerst voor, dat zij in een goede algemene conditie waren. We vermeden angstvallig, hen tijdens de proeven schuw te maken of af te leiden door praten of bewegingen. Bovendien lieten we hen de nacht voorafgaand aan de proef altijd honger en, opdat ze actief zouden zoeken. Vóór we met de eigenlijke proeven begonnen hadden we de vogels aan de proefkooi laten wennen, tot zij daarin helemaal niet schuw meer waren, noch voor enig bepaald deel ervan speciale belangstelling toonden. Tenslotte zorgden we nog, dat beurtelings

de omgekeerde en de goed zittende rups zaten aan de kant, waar de vogel tot de proefkooi werd toegelaten.

Al deze voorbereidingen namen veel tijd. Het opstellen van de rupsen alleen al kostte ons meestal meer dan een kwartier. Naar de duur gemeten vormden de eigenlijke proeven dan ook een vrij klein deel van het werk. Deze duurden nl. meestal 30 minuten, tenzij de vogel binnen die tijd beide rupsen al had gevonden. Van alles wat de vogel gedurende de proef deed hielden wij zo nauwkeurig mogelijk aantekening.

Wat in de proeven met de Gaai het eerste opviel, was zijn verbazend efficiënte jaagtechniek! Zijn eerste werk was altijd, de hele kooi globaal te overzien. Aanvankelijk deed hij dat op een hoge stok zittend, later zelfs vaak vliegend. Pas als daarbij iets zijn aandacht trok, ging hij dat plekje van dichtbij bekijken. Zodoende kwam het wel voor, dat hij zijn eerste rups binnen één minuut te pakken had, hoe diep die ook verborgen was tussen de bladeren.

Maar hier bleek een groot verschil in zijn gedrag jegens goed zittende en omgekeerde rupsen. Het waren juist de dik lijkende omgekeerde, waarop hij zo geweldig fel van verre (haast altijd meer dan 50 cm) toesprong. Heel anders ging het ontdekken van een goed zittende rups. Meestal vond hij die, als zijn aandacht wat verslapte, doordat zijn eerste honger was gestild. Hij begon dan hier en daar in de wilgetakken te scharrelen. Dat bracht hem wel eens vlak bij een goed zittende rups. Dan kon het gebeuren, dat hij die opeens van heel dichtbij herkende en aanpikte. Meestal ging dit nog met een zekere aarzeling. Nooit zagen wij hem een goed zittende rups aanvallen met de felheid en doortastendheid, waarmee hij een omgekeerde placht te gaan halen.

Duidelijk blijkt hieruit al, dat de Gaai heel wat meer moeite had met het vinden van de goedzittende dan van de omgekeerde rupsen. Deze feiten hebben op ons, die de proeven meemaakten, diepe indruk gemaakt. Maar misschien is dit iets, dat je zelf gezien moet hebben om de betekenis ervan te kunnen aanvoelen.

De uitkomsten van de proeven laten zich echter ook in cijfers uitdrukken. Altijd bevatte de proefkooi één goed zittende en één omgekeerde rups. Maar in 34 van de 44 gevallen was de eerste rups, die werd gevonden, een omgekeerde (zie tabel, „eerste prooi”).

Tabel. Proeven met de Gaai
(— = rups omgekeerd, + = rups goed zittend)

	Hermelijnrups		Pauwoogpijlstaart	
	—	+	—	+
eerste prooi	23	6	11	4
gem. tijd (min.)	32	84	9	52
gemist	13	33	6	15

Natuurlijk gebeurde het ook wel, dat de Gaai zo dicht bij een rups kwam, dat wij al klaar zaten met ons potlood, om „gevonden” te noteren, om hem dan tot onze verbazing te zien langslopen, zonder dat hij iets merkte. Dit nu gebeurde 48 maal bij goed zittende rupsen, bij omgekeerde echter maar 19 maal (tabel, „gemist”). Wij noteerden ook altijd, na hoeveel minuten de rupsen werden gevangen. Hieruit konden wij berekenen, hoeveel tijd het de Gaai gemiddeld kostte, een rups van elk der typen te vinden. Voor zover we op het ogenblik weten schijnt die tijd voor de goed zittende rupsen 2,5 tot bijna 6 maal zo lang te zijn als voor de omgekeerde (tabel, „gem. tijd”). We moeten echter meer materiaal verzamelen eer we ons hier-

over beslist mogen uitlaten. We moeten niet vergeten, dat we hier niet „gewone” maar „extra bolle” rupsen met de ontschaduwde vergeleken. We zagen evenwel, dat dit het resultaat slechts gradueel beïnvloedt. Daarom blijkt uit deze proeven duidelijk, dat ontschaduwing onder sommige omstandigheden voor onze rupsen van groot nut kan zijn.

Onder sommige omstandigheden..... want niet altijd zal het nut zó groot zijn. Dat bleek in onze proeven met de Vinken. Het verschil zat hem voornamelijk in de volslagen andere jaagtechniek van de Vinken. Deze nl. doken, zodra zij in de proefkooi kwamen, in de wilgetakken en hipten daar doorheen, langzaam en systematisch zoekend, tot aan het andere eind van de kooi. Blaadje voor blaadje keken ze hun omgeving na. Ze overzagen misschien nooit meer dan een paar dm² tegelijk, maar in dat gebiedje ontging hun dan ook helemaal niets. Alles wat maar eetbaar leek werd onderzocht. Ook de door ons opgestelde rupsen vonden ze natuurlijk, als ze daarbij in de buurt kwamen. Of het eerste slachtoffer een omgekeerde of een goed zittende was, hingt slechts af van de volgorde, waarin de Vinken de rupsen „ontmoetten”. Geen wonder dat de vinkenproeven geen enkel argument voor het nut van ontschaduwing leverden.

Mogen wij nu zeggen, dat ontschaduwing helemaal niet helpt tegen de Vink? Dat zeker niet: Onze rupsen zaten immers alle in een vrijwel plat vlak, nl. de met takken beklede achterwand. Het kon niet anders, of de Vinken kwamen hier na verloop van tijd iedere rups tegen. In de vrije natuur daarentegen is er grote kans, dat een rups juist een eindje náást de route van een jagende Vink zit. Haar lot hangt daarvan af, of de Vink in haar iets ziet, dat de moeite van een omweg loont. Waarschijn-

lijk zal een rups, die door ontschaduwing even plat lijkt als de blaadjes om haar heen, dan relatief weinig risico lopen. Maar dat moet nog bewezen worden.

Eén tegenwerping tegen onze proeven ligt nog voor de hand. Worden omgekeerd zittende rupsen niet makkelijker gevonden omdat zij óp de tak zitten, dus meer open en bloot? M.a.w. danken de goed zittende hun bescherming niet aan hun verborgen plekje in plaats van aan hun ontschaduwing? Welnu, dit is niet het geval: Wij kleurden hermelijnrupsen rondom effen groen met schellakverf, in een tint die de wilgeblaadjes zo goed mogelijk nabootste. Met deze effen rupsen namen wij precies dezelfde proeven als boven beschreven. Gebruik van verf was hier natuurlijk geoorloofd, omdat álle rupsen geverfd waren, niet één prootype niet, het andere wel. In 12 proeven met geverfde rupsen bleek, dat noch in het gedrag van de vogel, noch in het aantal der buitgemaakte rupsen enig onderscheid bestond tussen óp en ónder de tak zittende rupsen.

Er zijn duizenden diersoorten met ontschaduwing. Elk daarvan wordt door vele soorten roofvijanden bedreigd. Slechts voor twee soorten rupsen hebben wij aannemelijk gemaakt, dat ontschaduwing hen althans tegen één van hun vijanden kan beschermen. Dat is niet meer dan een eerste begin. Vóór wij zeker weten, dat Thayer het bij het rechte eind had met zijn verklaring, moeten nog tientallen soorten meer worden onderzocht. Daarom heb ik de werkmethode, die wij met vallen en opstaan als de beste leerden kennen, ook uitvoerig besproken. Iedereen immers, die wilde vogels in een volière heeft, kan ertoe bijdragen, dat het vraagstuk van de ontschaduwing verder wordt opgehelderd. Het vergt, zoals we zagen, niet meer dan flink wat geduld, zorgvuldigheid en een

dosis zelfcritiek. En het is prettig werk! Ook al, omdat we hier op een vrijwel onontgonnen gebied der dierkunde komen,

maar vooral omdat het zo bijzonder aantrekkelijk is een dier in zijn spontane doen en laten zo scherp mogelijk gade te slaan.

HET BOUWINSTINCT DER SOCIALE WESPEN

B. J. J. R. WALRECHT

VI. *Nesten gebouwd tegen hellende voorwerpen.*

Nadat de bestudering van een aantal wespennesten mij had gebracht tot de regel, volgens welke de centrale as der hoofdsteenzuiltjes van de raten, bij belemmering van de bouw van het nest aan één zijde, afwijkt naar de tegenovergestelde zijde (regel 7, art. I), vond ik een nest van *Vespa saxonica* (nest 51, Chaam Oct. 1949), waarin de afwijking plaats had juist in de richting naar de belemmering toe.

Dat scheen de gehele theorie omver te werpen, waardoor ik genoodzaakt zou zijn de genoemde regel te herroepen.

Voorshands leek het verstandiger dit niet te doen, maar liever het problematische nest terzijde te leggen, tot mijn inzicht inzake het al of niet gelden van de regel hechter zou zijn gefundeerd. Gelukkig maar, want daardoor ontstond geen verwarring in de tot heden gevolgde denkwijze en werd het mogelijk later moeilijker problemen in de bouw van andere nesten te doorzien.

Het nest bovenbedoeld, was gebouwd in een boerenschuur in een hoek tussen het dak en de voorgevel. Waar het nest was opgehangen, belemmerde een horizontale steunbalk van het dak de bouw. Het nest was geheel leeg, zat dicht onder de spinnewebben, zowel van binnen als van buiten, vertoonde de opwaarts gebogen raten van

een „boomnest” en de centrale as week in de richting van het „de bouw belemmerende” schuine dak, waartegen het over bijna de gehele lengte was vastgebouwd.

Een recent nest van *V. saxonica* (nest 60, Biezeling 1951), buitgemaakt onder de pannen van een woonhuisje, stelde mij onverwacht voor hetzelfde probleem, dat ik nu niet meer uit de weg mocht gaan. Overeenkomst was er zeker tussen beide gevallen; bij beide nesten was een belemmering *in hellende stand* in het spel.

Ik moest nu kiezen tussen twee mogelijkheden: of de regel ging niet op bij nesten tegen hellende voorwerpen, of hij moest ook daar gehandhaafd blijven. De consequentie van de laatste opvatting zou zijn, dat in zo'n geval de belemmering moest zijn gelegen aan de *vrije zijde* van het nest. Het omhulsel (misschien de *vorm* er van) zou dan de afwijking in de stand van de centrale as moeten veroorzaken.

Absurd? Kleine schetsjes van een mogelijk verloop van de bouw volgens regel 2 (groeïend nest steeds omgeven denken van groeïend omhulsel) en regel 13 (eerste omhulsels volledig gescheiden) gaven te zien, dat de horizontale doorsnede van het nest op de duur van $\pm$ *cirkelvormig* moest overgaan in de vorm van een hoefijzer met de benen tegen het dak. Door het steeds langer worden van de benen ten opzichte van het afgeronde resterende nestdeel moest