

JULI 1952

JAARGANG 55, AFL. 7



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

OVER PIJLSTAARTEN MET EN ZONDER OOGVLEKKEN

L. DE RUITER.

Van de in ons land algemene Pijlstaartvinders zijn de Pauwoogpijlstaart (*Sphinx ocellata* L.) en de Populierpijlstaart (*Amorpha populi* L.) heel nauw met elkaar verwant. De Lindepijlstaart (*Mimas tiliae* L.) staat iets verder van beide af, maar hoort toch tot dezelfde onderfamilie en vertoont in allerlei opzichten grote gelijkheid met de eerstgenoemden, zodat de drie vroeger wel in één geslacht verenigd werden. Deze nauwe familierelaties maken het erg de moeite waard, de levensgewoonten der betrokken soorten met elkaar te vergelijken. Wij bekeken daarom de wijze, waarop de drie zich verdedigen tegen roofvijanden. Vóór we de resultaten hiervan bespreken eerst iets over het uiterlijk der vlinders.

Het is moeilijk het uiterlijk van Pijlstaarten te beschrijven zonder lyrisch te worden, want zij vormen één van de mooiste vlindergroepen. Daarom juist kunnen we ons zo stellig over de verwantschap tussen de soorten uitlaten: zij hebben van oudsher de aandacht van de verzamelaars getrokken en hun systematiek is grondig bestudeerd. De soorten die ons bezighouden zijn alle drie nachtvlinders. Overdag rusten ze in de regel op boomstronken en dergelijke. Dat komt duidelijk tot uiting in hun kleurpatroon: alle drie hebben een grillige tekening in gedekte tinten, die op de ruwe schors van een boom prachtig als schutkleur werkt (fig. 1 boven, 2 boven, 3 boven). Bij Pauwoog- en Lindepijlstaart zijn de achtervleugels in de rusthouding prac-



Fig. 1. *Pauwoogpijlstaart*
 Boven: rusthouding
 Onder: reactie op aanstoten

tisch helemaal bedekt door de voorvleugels. Bij de Populierpijlstaart daarentegen steekt, zoals op de foto te zien is, altijd een flinke driehoek van de dwarsgehouden achtervleugels uit, vòòr de voorrand van de schuins teruggeslagen voorvleugels. Het zichtbare deel van de achtervleugels heeft precies dezelfde kleuren als de voorvleugels en ook zijn patroon sluit precies bij dat van de voorvleugels aan. Door zijn grillige omtrek, waarin niet makkelijk een vlinder te herkennen is, en door zijn grijze en bruine tinten heeft de Populierpijlstaart

wel de beste schutkleur van de onderhavige drie soorten. De Lindepijlstaart is in rusthouding van een grijsgele kleur, overstoven met een rossige glans. Hij draagt een tekening van olijfgroene vlekken. De Pauwoogpijlstaart heeft een rosgrijze kleur met bruine tekening.

Dit was wat we zien als de vlinders in rusthouding zitten. Wat gebeurt er nu als ze worden aangevallen, bijvoorbeeld als ze worden aangepikt door een vogel? Om daar iets van te weten te komen, heb ik van elk der drie soorten drie exemplaren, die ik dit voorjaar uit de pop opkweekte, een groot aantal malen, als ze in rust zaten, opeens aangestoten met de punt van een klein schaaftje. Het resultaat bleek heel verschillend, al naar gelang van de soort. De grootste verrassing geeft de Pauwoogpijlstaart (fig. 1 onder). Bij een harde stoot slaat die ineens de voorvleugels uit, zodat ze haast dwars op het lichaam staan, en drukt hun toppen tegen de ondergrond. De achtervleugel komt daardoor groten-deels bloot en deze draagt een grote oogvlek in een purperrood veld. Het hart van de oogvlek is donkerblauw, daaromheen ligt een lichte grijzige rand, dan komt een zwarte ring. Die plotselinge verschijning van twee felle ogen op een dier, dat er een ogenblik tevoren zo onschuldig uitzag, is genoeg om zelfs een mens flink te laten schrikken. Straks zullen we even zien hoe een vogel erop reageert.

Intussen laat de Pauwoogpijlstaart het niet bij de overrompelende „onthulling” van zijn oogvlekken. Is de aanval hevig genoeg, dan vertoont hij ook een speciale beweging, die de oogvlekken nog meer ten toon spreidt. Door rhythmisch strekken en buigen van zijn poten beweegt hij zijn borststuk opwaarts en voorwaarts, waarbij de kop wat omlaag gaat — ongeveer als bij een bok die wil stoten. De toppen van de

voorvleugels blijven daarbij steeds tegen de grond aangedrukt. Het resultaat is, dat de oogvlekken omhoog komen en nog eens extra onder het oog van de aanvaller worden gebracht. Hoe vaak deze schommelenbeweging wordt herhaald, hangt af van de intensiteit van de aanval. Wordt de vlinder verder niet meer lastig gevallen, dan blijft hij nog een poos stilzitten met de vleugels uitgespreid. Tenslotte keert hij weer heel geleidelijk tot de rusthouding terug.

Omdat de intensiteit van de reactie afhangt van de heftigheid van de aanval, bevestigden wij het schaatje, dat de snavel van een aanvallende vogel moest nabootsen, aan een verende draad, ongeveer als de pijl op de pees van een boog. Door die draad steeds ongeveer even ver uit te trekken konden wij de stoten ruwweg alle even sterk maken. Natuurlijk zorgden wij ervoor dat we de vlinders niet beschadigden, dat wil zeggen, wij „pikten” minder hard dan een vogel vaak zal doen. We moesten daarom een vrij groot aantal malen aanstoten, eer de vlinder zijn maximale reactie vertoonde. Dit had het voordeel, dat we de beginstadia van de reactie goed konden zien. In drie waarnemingen, waarin we de stoten telden, kwamen de eerste afweerbewegingen na 6-8 stoten. Zij bestonden uit een flitsende beweging van de voorvleugels, waardoor de oogvlek heel even gedeeltelijk werd ontbloot. Een paar stoten later keerden de vleugels niet meer tot de ruststand terug en na 8-11 stoten kwam de maximale reactie, met volledig uitgespreide vleugels. Dan waren meestal nog wel één of meer stoten nodig om ook de rhythmische schommelbeweging met het hele lichaam te weeg te brengen.

Ook bij de Populierpijlstaart vonden we een duidelijke afweerreactie, al was die heel wat minder extreem ontwikkeld dan



Fig. 2. *Populierpijlstaart*
Boven: rusthouding
Onder: reactie op aanstoten

bij de Pauwoogpijlstaart. Bij een heftige aanval opent ook *populi* de vleugels zo ver, dat de voorvleugel bijna dwars op het lichaam staat. Een groot deel van de achtervleugel komt daarbij bloot (fig. 2 onder). Dit draagt hier echter geen oogvlek, maar heeft een effen roestrode kleur. De indruk op de mens is dan ook heel wat minder overrompelend dan bij de Pauwoogpijlstaart. Ook de Populierpijlstaart drukt de toppen van de voorvleugels tegen de ondergrond. De achtervleugels komen daarbij echter wat minder omhoog dan bij *ocellata*



Fig. 3. *Lindepijlstaart*
 Boven: rusthouding
 Midden: reactie op aanstoten
 Onder: flapperen met de vleugels
 bij hevige aanval

en de schommelende beweging van de laatste ontbreekt bij *populi* helemaal. Is de aanval heel hevig, dan klapt de Populierpijlstaart na iedere stoot één of meer malen zijn vleugels omhoog en weer terug over een hoek van circa 45 graden. Dit komt bij de Pauwoogpijlstaart niet voor. Omgekeerd ontbreken bij *populi* de pootbewegingen, die het schommelen van *ocellata* veroorzaken. Soms schommelt de romp van een Populierpijlstaart wel passief, door de druk van de voorvleugels op de ondergrond. *A. populi* schommelt daarom nooit als hij op een rond takje zit dat de voorvleugels geen steun geeft, *ocellata* daarentegen wel. In vier gevallen telden we het aantal stoten, dat nodig was om de verschillende stadia van de reactie te weeg te brengen. Na 4-9 opende de vlinder telkens heel even de vleugels gedeeltelijk, waarbij een deel van de rode vlek bloot kwam. De maximale reactie met totaal uitgespreide vleugels kwam echter pas na 16-26 stoten, heel wat later dus dan bij de Pauwoog. Ook *populi* blijft, als de aanval ophoudt, minuten lang met gespreide vleugels zitten, om dan onmerkbaar langzaam tot de rusthouding terug te keren.

De Lindepijlstaarten bleken, in tegenstelling tot de beide vorigen, eigenlijk niet over een echte afweerreactie te beschikken. Zij lieten zich in 4 waarnemingen 12 tot ruim 30 maal aanstoten, eer zij uit hun rusthouding ontwaakten. Was het eindelijk zover, dan gingen ze eenvoudig een paar passen lopen (fig. 3 midden). Werde de aanval dan nog voortgezet, dan maakten ze wel flappende bewegingen met de vleugels, waarbij de voorvleugels eerst de achtervleugels nog bedekten. Tenslotte werden echter ook de laatste zichtbaar (fig. 3 onder). En dan bleek dat deze in het geheel geen speciale kleur of tekening hadden. Zij waren eenvoudig grijsgeel met een vage

groene band. Elke speciale beweging om de achtervleugels ten toon te spreiden ontbrak geheel bij de Lindepilstaart. Het flapperen met de vleugels was eenvoudig een ongespecialiseerd worstelen om de onaangename aanval te ontkomen.

Uit de vermelde waarnemingen kan, geloof ik, een conclusie getrokken worden. We hebben tot nog toe steeds gesproken, alsof we zeker wisten dat de oogvlekken en de schommelende beweging van de Pauwoogpilstaart dienen voor de afweer van vijanden. Het bewijs daarvan moet echter nog geleverd worden. Daar kan de vergelijking van onze drie soorten onderling bij helpen. De aanwezigheid van oogvlekken bij de Pauwoogpilstaart leert ons op zichzelf nog niets. In de eerste plaats heeft niet iedere kleur, die we op of in een dier vinden, een functie. Nu is het wel onwaarschijnlijk, dat een zo ingewikkelde tekening als de onderhavige oogvlek maar „toevallig” zou zijn. Het is aannemelijker dat zij een functie heeft. Die functie zou echter even goed betrekking kunnen hebben op bv. de balts, als op afweer van vijanden.

We hebben echter gezien, dat juist bij een aanval de Pauwoogpilstaart bewegingen maakt, die de oogvlekken meer opvallend maken. Dat pleit voor een afweerfunctie. Men kan echter tegenwerpen, dat deze bewegingen misschien niets te maken hebben met de aanwezigheid van oogvlekken, maar eenvoudig de karakteristieke afweerbewegingen van alle Pijlstaartvlinders kunnen zijn, al of niet begiftigd met oogvlekken. De vergelijking met Linde- en Populierpilstaart ontzenuwt dat argument echter. Die toont immers dat vleugelspreiden en schommelen *niet* de algemene afweerbewegingen zijn. Bij *tiliae*, met haar onopvallende achtervleugels, ontbreken beide bewegingen geheel, hoewel zij toch een der naaste verwanten van *ocellata* is. Bij de

Populierpilstaart die, wat tekening van de achtervleugels betreft, tussen *tiliae* en *ocellata* instaat, komt één van de twee voor, maar die is moeilijker op te wekken dan bij de Pauwoogpilstaart. Omgekeerd ontbreekt bij *ocellata* het vleugelflapperen als reactie op aanstoten dat we vinden bij *tiliae*. (*S. ocellata* flappert nog wel bij aanhoudende druk op het lichaam). Waarschijnlijk vinden we de beweging bij *populi* terug in het weinig frequente vleugelklappen als reactie op sterke stoten, zodat deze soort ook daarin een tussenpositie inneemt. Deze nauwe paralleliteit tussen ontwikkeling van gedrag bij aanval en tekening bij de drie soorten laat, lijkt me, geen andere conclusie open dan dat de oogvlekken van de Pauwoogpilstaart en in mindere mate ook de rode vlekken op de achtervleugels van de Populierpilstaart, een defensieve betekenis hebben.

Een ander feit, door N. Tinbergen meege-deeld in D.L.N. no 11, 1950, steunt deze conclusie. Hij vond dat ook de Dagpauwoog, waarvan iedereen wel de schitterende oogvlekken kent, bij aanval reacties vertoont, die de oogvlekken plotseling voor de vijand ten toon spreiden en zo opvallend mogelijk maken. De Dagpauwoog hoort tot een totaal andere familie dan de Pauwoogpilstaart. Dat betekent dus, dat totaal onverwante vormen met oogvlekken overeenkomstige reacties vertonen bij aanval, terwijl die reacties ontbreken bij verwante soorten zonder oogvlekken. Laat dit nog een andere conclusie toe, dan dat oogvlekken beschermen tegen vijanden?

Intussen is dit nog maar een begin. Het zou zeker de moeite lonen ook andere Pijlstaarten met bonte achtervleugels, zoals de Ligusterpilstaart, te onderzoeken en te vergelijken met onopvallende, zoals de Dennepilstaart. Hetzelfde geldt voor de familie waartoe de Dagpauwoog behoort,

de Vanessiden. Want als we langs een dergelijke indirecte weg de functie van oogvlekken willen aantonen, dan geldt: hoe meer bewijsmateriaal, des te overtuigender. Alleen, 100 % zekerheid bereikt men op die manier eigenlijk nooit.

Wij hebben daarom ook nog iets anders geprobeerd. Een paar jaar geleden lieten wij Pauwoogpijlstaarten aanvallen door Vinken in een grote proefkooi in het Huls-horstse biologenkamp. Wij hebben vier zulke proeven gedaan en daarbij twee verschillende Vinken gebruikt. In drie gevallen reageerde de vlinder krachtig op de aanval van de Vink en telkens schrok de Vink ontzettend. Hij verdween met een grote sprong naar de verste hoek van de kooi en kwam òf helemaal niet terug, òf waagde zich later wel weer in de buurt van de vlinder, maar ging er telkens met een schichtig sprongetje aan voorbij. Aangevallen werd de vlinder nooit meer. In één

proef echter reageerde de vlinder maar heel mat. Toen schrok de Vink wel even, maar hij kwam direct terug, overmeesterde de vlinder en at hem met smaak op — hetgeen meteen bewijst dat de andere vlinders niet werden vermeden, omdat de Vinken wisten dat ze slecht smaakten. Bijzonder interessant is, dat deze zelfde Vink zich in een latere proef door een goed reagerende vlinder smadelijk op de vlucht liet jagen, om niet meer terug te komen.

Ook hier geldt dat meer waarnemingen, ook met andere prooien en andere roofvijanden, hard nodig zijn eer we ons aan een algemenere uitspraak over de betekenis van oogvlekken mogen wagen. Wij vonden bv. al dat een Vlaamse gaai zich heel weinig van de wijs liet brengen door de afweer van de Pauwoogpijlstaart. In elk geval steunen de proeven met de Vinken de conclusie waartoe wij eerder in dit stukje kwamen.

ONZE RIVIEROEVERS, SCHATKAMERS VOOR DE FLORISTIEK

J. KERN en TH. REICHGELT.

(Vervolg)

We moeten nu overgaan naar het buitendijkse land, de uiterwaarden met hun afwisseling van klei- en zandweiden, hoge en lage gedeelten, miniatuurduinen en stuifkuilen, grienden en brandnetelwildernissen, geulen, plassen en stranden, steenhellingen en kribben, waar de situatie zich jaarlijks wijzigt, het eigenlijke land van de verrassingen. Voorzover het droog en zandig is en alleen bij uitzonderlijk hoge waterstanden overstroomd wordt, is zijn flora vrij stabiel en komt overeen met de hierboven behandelde van rivierduinen en hoge

oevers. Maar het lagere, regelmatig in winter of voorjaar overstroomde deel der uiterwaarden heeft een flora, die steeds zwerende is. Zeker is er een hele rij soorten te noemen, die men nooit vergeefs in een bepaald gedeelte van de uiterwaarden zal zoeken, maar men kan nooit van te voren zeggen, dat een plant op dezelfde plaats terug te vinden is, waar men hem vorig jaar zag.

In deze groep zijn weer enkele ondergroepen te constateren, waarbij men echter nog minder dan bij de grote indeling die wij