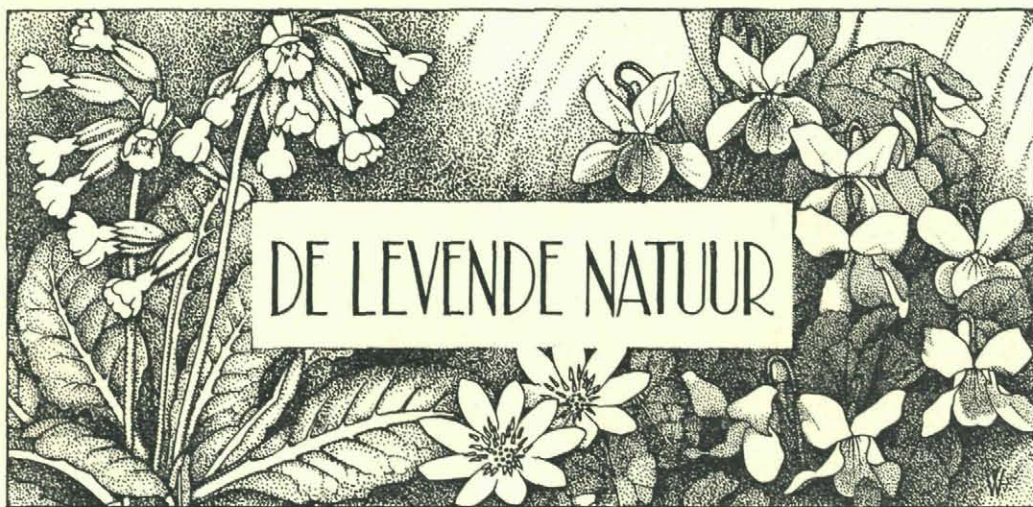




NEDERLANDS TIJDSCHRIFT VOOR VELDBIOLOGIE
OPGERICHT DOOR E. HEIMANS, J. JASPERS Jr EN JAC. P. THIJSSSE

CAMOUFLAGE IN HET DENNENBOS

I. De Dennepijlstaart

L. DE RUITER.

Tussen de naalden van de Grove dennen in de Veluwe bossen leven in Juli en Augustus een stuk of tien soorten insectenlarven in zo groten getale, dat ze altijd wel te bemachtigen zijn. Verscheidene daarvan zijn door verbazend goede schutkleuren tegen hun vijanden beschermd. Het meest geldt dit wel voor de Dennepijlstaart (*Hylotus pinastri* L.). Aan deze soort wijd ik daarom het eerste stukje van dit tweetal. In het volgende zullen we de overige bespreken.

Op onze rupsenjachten in de vliegdennen om het Hulshorster Zand schudden we laaghangende takken uit boven een tent-

grondzeil. Op een windstille dag, als de bomen roerloos staan, houden de rupsen zich namelijk zo losjes vast, dat ze bij een onverwachte stoot uit de boom vallen. In het goede seizoen kregen we op die manier in één middag altijd wel enkele Dennepijlstaartrupsen te pakken. Nooit echter vonden we er veel bij elkaar op één tak. Op de betekenis daarvan komen we straks terug.

In het vierde stadium is de Dennepijlstaart-rups tot 3 cm lang (fig. 1). Haar grondkleur is practisch gelijk aan die van de dennenaalden waartussen zij leeft. Dit groen wordt echter in evenwijdige stroken

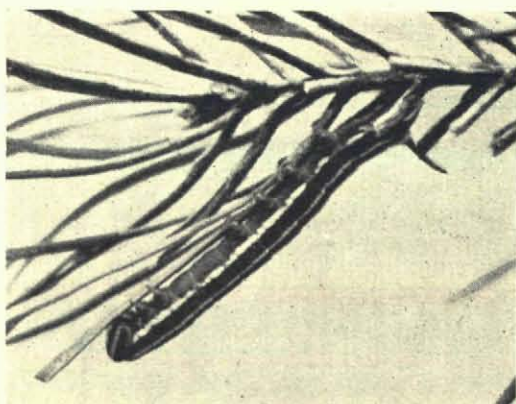


Fig. 1. *Dennepijlstaartrups*, vierde stadium. Alleen zijstreep en middenstreep zijn zichtbaar.

verdeeld door drie paar overlangse witte lijnen, die over de hele lengte van het lichaam lopen. De rups heeft een groene kop met gele, bruingerande tekening. Op het laatste segment draagt zij een „horen”, waaraan zij direct als een lid van de Pijlstaartenfamilie te herkennen is. Zij eet dennenaalden, en ook als zij in rust is blijft zij steeds tussen de groene naalden. Zij houdt zich altijd aan een naald vast, en haar lichaam is steeds gestrekt. De kop is altijd van de tak afgekeerd. Nooit zit de rups op de bruine schors van de tak zelf.

Deze combinatie van tekening en gedrag maakt de rups voor de mens heel moeilijk te onderscheiden van de omringende naalden (fig. 2). De groene grondkleur is daarbij natuurlijk van het eerste belang, maar deze alleen is niet genoeg. Was de rups effen dennegroen, dan zou zij toch altijd opvallen als een dik ding tussen de naalden. De witte strepen verdelen het groen echter in stroken, die in dikte ongeveer overeenkomen met een dennenaald. Zij doen daardoor de rups voor ons oog als het ware uiteenvallen in een bosje losse naalden. Zulk een beeld-verbrokkelend

effect van een contrasterende tekening noemt men *somatolyse*. Het is één der algemeenste schutkleurprincipes in het dierenrijk.

Dat het gedrag van de *pinastri*-rups bijdraagt tot haar onopvallendheid is zonder meer duidelijk: zat zij in sterk gekromde houding, dan zou ze afsteken bij de vrijwel rechte naalden, terwijl zij ook heel opvallend zou zijn als ze op de bruine schors ging zitten. Omdat gedrag en tekening elkaar aldus aanvullen, kunnen we hier dan ook beter de term *camouflage* gebruiken i.p.v. *schutkleur*.

Het loont de moeite om de strepentekening nog wat nader te bekijken. We zullen de drie strepenparen als volgt aanduiden: het dichtst bij de rug de zijrugstreep, wat meer opzij de middenstreep, en juist boven de poten de zijstreep. Komen zulke strepen nu ook voor bij de rupsen van andere Pijlstaarten, die in een andere omgeving leven? Over de hele aarde telt de familie een negenhonderd soorten. Zijrugstrepen nu blijken bij een groot percentage daarvan voor te komen. Onder onze inheemse soorten vinden we ze bv. bij de Meekraprups (*Macroglossum stellatarum* L.), bij de jonge Walstropijlstaart (*Celerio galii*



Fig. 2. De indruk die de rups (vierde stadium) maakt in haar natuurlijk milieu.

Schiff. ; hier ontwikkelen ze zich later tot een rij gele vlekken) en bij de jonge Pauwoogpijlstaart (*Smerinthus ocellatus* L. ; hier worden ze later rudimentair). Ook zijstrepen zijn helemaal niet zeldzaam. We vinden die bv. bij jonge Meekraprupsen en jonge Walstropijlstaarten. Met de middenstreep staat het echter anders. Dit element komt bij geen enkele andere inheemse Pijlstaartrups voor. Dat is een belangrijk feit. Juist bij de Dennepijlstaart is de middenstreep van belang : was zij er niet, dan was de strook groen op de zijkant van de rups veel breder ; dat zou de rups opvallender maken. Welnu, juist bij de Dennepijlstaart komt de middenstreep voor. Terloops zij opgemerkt, dat hetzelfde geldt voor de zijrug- en zijstrepen van de andere genoemde soorten : alleen waar deze elementen een functie vervullen in het uiterlijk blijven zij bewaard in het patroon van de volwassen rups. Wellicht zal dit in een ander stukje nader ter sprake komen.

Toch is de middenstreep van *Hyloicus pinastri* niet helemaal uniek. Dezelfde streep komt voor bij twee andere Pijlstaartrupsen in Z.O.-Azië. Het merkwaardige is nu, dat één daarvan evenals *pinastri* op dennenaalden leeft, terwijl de andere uitsluitend op grassen voorkomt. Beide horen dus thuis in een milieu waarin een effen groene rups door haar dikte nooit onopvallend zou kunnen zijn. Weer zien we, dat de middenstreep juist voorkomt bij die soorten waar ze tot de onopvallendheid kan bijdragen.

Het kleurpatroon van het vierde stadium van *pinastri* ontwikkelt zich geleidelijk in de loop van de jongere stadia. Ook de gang van deze ontwikkeling geeft stof tot nadenken. Een pas uit het ei gekomen rupsje is bleekgeel, maar zodra het begint te eten krijgt het de groene kleur. Van de lijnentekening verschijnt de zijstreep het

eerst. Deze is dan geel. De zijrugstreep komt spoedig daarna, maar zij is zo dun dat zij het uiterlijk van de rups nog niet beïnvloedt. De middenstreep verschijnt pas in de loop van het tweede stadium. Gaandeweg worden alle drie de lijnenparen breder en opvallender. Ook wordt de kleur van de zijstreep lichter. In het derde stadium zijn de witte lijnen voor het eerst zo breed dat ze een duidelijk somatolytisch effect hebben. In het vierde zijn ze tenslotte haast even breed als de tussengelegen groene stroken. Het blijkt dus dat naar mate de rups dikker wordt, de breedte en daarmee de somatolytische werking van de overlangse lijnen toeneemt. De groene partijen worden nooit breder dan een dennenaald. Dientengevolge zijn de 3 cm lange rupsen in het vierde stadium maar weinig makkelijker te ontdekken dan de 8 mm lange rupsjes in het eerste, die werkelijk niet dikker zijn dan de naald waarop zij zitten. Wat er tenslotte in het vijfde en laatste stadium gebeurt zullen we straks zien.

Wat we tot hertoe zagen kan als volgt worden samengevat : Dennepijlstaartrupsen zijn in hun natuurlijke milieu verbaasd onopvallend voor de mens. Zij danken dit aan hun kleurpatroon en hun daarmee harmoniërend gedrag. Een daartoe onmisbaar element van hun tekening blijkt onder alle Sphingiden alleen voor te komen bij enkele soorten die leven in hetzelfde, of in een van camouflage-oogpunt soortgelijk milieu. De ontwikkeling van de tekening houdt zodanig gelijke tred met de diktetoename van de rups, dat de onopvallendheid steeds zo goed mogelijk gehandhaafd blijft.

Het is niet waarschijnlijk dat zulk een harmonie tussen gedrag, uiterlijk en ontwikkeling aan „toeval” zou zijn toe te schrijven. Zij moet haar ontstaan danken aan

haar betekenis voor het leven van de rups. Wat zou dan haar functie kunnen zijn? Het enige aannemelijke antwoord is: bescherming tegen vijanden, doordat zij de rups niet alleen voor de mens, maar ook voor vogels en andere roofvijanden camoufleert.

De hier langs indirecte weg bereikte gevolgtrekking, dat het uiterlijk van de *pinastri*-rups een camouflage-functie heeft, kan op andere wijze worden getoetst. Men kan namelijk trachten door directe waarnemingen uit te maken, of de natuurlijke vijanden van de Dennepijlstaart werkelijk moeite hebben met het opsporen van de rupsen. Tot dat doel hebben wij Vlaamse gaaien naar *pinastri*-rupsen laten zoeken. We gingen als volgt te werk. Vóór de proef lieten we de Gaai een nacht honger in zijn woonkooi, die door een ondoorzichtige wand van de ca $1 \times 1 \times 1$ m grote proefkooi was gescheiden. Dat gaf ons zekerheid dat de vogel tijdens de proef ijverig naar voedsel zou zoeken. Op de zandbodem van de proefkooi legden we een flink aantal verse groene dennetakken. In die takken zetten we 12 met cyaandamp gedode, 2,5–3 cm lange rupsen neer, zo goed mogelijk in de natuurlijke gestrekte houding. Wij doodden de rupsen om zeker te zijn, dat ze niet door bewegingen de aandacht van de Gaai zouden trekken. In de natuur zitten zij namelijk het grootste deel van de dag stil, maar wij konden daarop niet vertrouwen, omdat het overbrengen naar de proefkooi de rupsen onrustig kon maken. De kleur van de dode rupsen was totaal onveranderd, en de in hun lichaam opgenomen hoeveelheid cyaan was veel te klein om de vogels te schaden. Tenslotte werd de Gaai in de proefkooi binnengelaten. Deze verwachtte daar voedsel te zullen vinden, al wist hij nooit van te voren wát, omdat wij afwisselend proe-

ven met allerlei verschillende prooien deden.

In de eerste proef was de hongerige Gaai een vol half uur in de proefkooi in de weer, zonder één rups te ontdekken. Hij legde ook weinig belangstelling voor de dennetakken aan de dag. Ik moet hierbij zeggen, dat de Gaaien andere, minder geraffineerd gecamoufleerde prooien altijd in enkele minuten plachten te ontdekken. Proeven met sprinkhanen (*Meconema thalassina*) en Boskrekels, die toch ook een vrij goede schutkleur hadden, moesten wij zelfs staken, omdat de Gaaien na enkele ervaringen alle prooien, hoe goed ook verstopt tussen de bladeren, in enkele seconden ontdekten. Het zegt dus wel iets, dat de Dennepijlstaarten een half uur lang aan de Gaai ontsnapten, te meer omdat hij in die tijd vijf maal zo dicht bij een rups kwam, dat wij stellig verwachtten dat hij haar zou zien. Maar niets gebeurde. Tenslotte raakte ons geduld op. We besloten de zaak te bespoedigen door de Gaai een wenk te geven. We lieten daartoe een andere *pinastri*-rups door het dak van de kooi vallen, goed oppassend dat de Gaai deze niet kon zien, vóór zij werkelijk in de kooi was. De vogel ving de rups in de vlucht en slikte haar ineens door. Hij kan haar niet langer dan een seconde hebben gezien. Niettemin vond de Gaai in de volgende 6 minuten alle 12 in de dennetakken geplaatste rupsen. Ook veranderde zijn gedrag duidelijk, want na de tweede rups zocht hij practisch alleen nog in de dennetakken naar voedsel. In deze 6 minuten zag hij nog één maal een rups van kleine afstand over het hoofd.

We hebben deze proef met een andere Gaai herhaald, met in hoofdzaak hetzelfde resultaat. De vogel zocht vergeefs gedurende 36 minuten, daarbij 19 maal een rups van vlak bij over het hoofd ziend.



Fig. 3. *Rups in het vijfde stadium.*

Foto J. G. M. Marquenie

Toen echter vond hij een rups die in het zand was gevallen. In de volgende 5 minuten vond hij 7 van de overige rupsen. Ook hier viel een sterke toename van belangstelling voor de dennetakken te constateren.

Deze proeven vormen in elk geval een aanwijzing, dat het voor een Vlaamse gaai ongewoon lastig is, vergeleken met andere prooien, om een Dennepijlstaartrups op haar natuurlijke voedselplant te ontdekken. We zien echter ook, dat een Gaai die eenmaal door toeval zo'n rups heeft gevonden, met verdere exemplaren van de soort veel minder moeite heeft. Dan „weet hij wat hij zoekt“, of, om het wat minder vermenschlijkt uit te drukken, hij heeft een zoekbeeld voor deze prooi soort verworven. Dit zoekbeeld-begrip is van veel

belang voor het hele schutkleurvraagstuk. Ook hierop hoop ik in een later stukje terug te komen. Intussen kunnen we nu begrijpen, waarom we in de natuur nooit veel *pinastri*-rupsen bij elkaar vinden: als één lid van zo'n groep ontdekt zou worden, zou het gevaar zeer groot zijn, dat dezelfde vijand alle andere ook dadelijk vond. Nu de rupsen verspreid leven is de kans groot, dat de invloed van een vorige ervaring met dezelfde prooi soort al weer wat verflauwd is in de hersenen van de roofvijand, eer hij een tweede exemplaar tegenkomt. N. Tinbergen heeft er kort geleden op gewezen, dat dit de verklaring moet zijn van het alom waarneembare feit, dat gecamoufleerde dieren nooit in groepen bij elkaar leven.

De volgende stap in het onderzoek naar

de camouflage van de Dennepijlstaart moet natuurlijk zijn om uit te maken of kleur, strepentekening en gedrag werkelijk alle bijdragen tot de onopvallendheid van de rups voor vogels. Wij hebben maar één kleine poging in die richting gedaan. Met weer een andere Gaai toonden we in proeven, van hetzelfde soort als zojuist beschreven, aan, dat Gaaien de rupsen tussen dorre, bruine naalden veel makkelijker vinden dan tussen groene. Dit wijst er al op, dat de kleurharmonie tussen de rups en haar milieu tot de camouflage bijdraagt. Het zou echter mooi zijn, als in dergelijke proeven in plaats van de kleur van de naalden, die van de rups zou worden gevarieerd. (Dat moet natuurlijk gedaan worden met rupsenmodellen, die we zelf kunnen beschilderen). Belangrijk zou het ook zijn, als iemand erin slaagde de betekenis aan te tonen van het strepenpatroon en van de paralleliteit van de strepen met de naalden.

Een gewichtige vraag is ook, of de Dennepijlstaartrups door haar camouflage ook tegen andere vogels dan de Gaai zal worden beschermd. Mezen en Vinken immers, die zoveel talrijker zijn, zullen in de natuur nog wel gevaarlijker vijanden voor haar zijn dan de Gaai. Deze vraag kan alleen door proeven met die andere vogels worden opgelost. In afwachting van zulke proeven kunnen wij echter twee argumenten aanvoeren, die het aannemelijk maken dat de camouflage *pinastri* ook tegen andere vogels beschermt. In de eerste plaats schijnt de Gaai een scherper visueel onderscheidingsvermogen te hebben dan veel kleinere soorten, zodat schutkleuren die tegen de Gaai effectief blijken, dat zeker ook tegen die kleinere vogels zullen zijn. Verder vertelde Dr L. Tinbergen mij, dat de jaagmethoden van mezen een vrij grote overeenkomst vertonen met die van de

Gaai, reden te meer om te geloven dat dezelfde camouflage tegen beide kan beschermen.

Tot zover de jongere stadia van de Dennepijlstaartrups. Vlak na de vervelling die haar van het vierde in het vijfde stadium brengt, begint een grote verandering in haar uiterlijk, die zich in ongeveer 24 uur voltrekt (fig. 3). De grondkleur wordt bruin in plaats van dennegroen. Alleen het veld tussen middenstreep en zijstreep blijft vaak onveranderd. Ook de zijstreep blijft ongewijzigd, maar zijrug- en middenstreep worden veel minder duidelijk. Van de laatste is achter op elk segment nog een stukje wit over; de rest is geelachtig bruin. De zijrugstreep is geheel bruin geworden. De bruine huid draagt een regelmatig patroon van zwartige vlekken aan weerszijden van de segmentgrenzen. De rups is nu tot 6 cm lang, rijkelijk groot dus om langs een dennenaald te zitten. Zij houdt zich dan ook meer op de tak zelf op. Het is frappant, dat zij juist nu een uiterlijk heeft gekregen dat veel beter harmonieert met de schors en de regelmatige oneffenheden (bladlittekens) daarop, dan haar vorige groen met witte kleed. De tint van het bruin van de rups komt sterk met die van de schors overeen. Ik kreeg enige jaren geleden een aan de Middellandse Zee gevonden *pinastri*-rups waarvan de bleke, bijna effen grijsbruine kleur me dadelijk opviel. Gelukkig hadden de gevers een tak van de den waarop de rups was gevonden bijgevoegd. Die bleek juist dezelfde kleur te hebben als de rups, geheel verschillend in tint van onze Grove den, en was veel gladder. De volggroeide rups kruipt de boom uit, wandelt soms een eind over de grond en graaft zich dan in om te verpoppen. Op die lange reis is haar bruine kleur natuurlijk ook veel veiliger dan haar vroegere patroon.



Fig. 4. *Parende Dennepijlstaartvlinders op een dennestam.*

Foto N. Tinbergen

De vlinder komt pas in de volgende zomer uit, meestal in de loop van een nacht. Hij kruipt een eindje de dichtstbijzijnde dennestam op en blijft daar zowat op kniehoogte zitten om zijn vleugels te strekken en hard te laten worden. Hij blijft daar de hele dag roerloos zitten, en gaat pas in de avond-schemering voedsel zoeken op nachtbloemen zoals Kamperfoelie en Zeepkruid. Hoe overleeft de vlinder die hele dag, zo open en bloot op de boomstam, voor het grijpen voor al zijn vijanden? Het best zou dat één van mijn kennissen kunnen vertellen, die eens vijf minuten lang op zijn hurken naar een dennestam had zitten kijken, en toen opeens ontdekte, dat hij al die tijd zonder het te merken naar een *pinastri*-vlinder had zitten staren. De grondkleur van de vlinder is zowat gelijk aan die van de boomschors. De voorvleugels, die in de rusthouding de achtervleugels geheel bedekken, zowel als het lichaam dragen een tekening van donkerder bruine lijnen, die in de rusthouding parallel verlopen aan de barsten in de schors. In kleur en tekening lijkt de vlinder daarom niets anders dan een deel van de schors (fig. 4).

Op het eerste gezicht lijkt het heel gewoon dat de tekening van de vlinder min of meer evenwijdig is aan de groeven in de schors. Dat wordt immers „vanzelf” zo, als de

vlinder de stam opkruipt en dan stilhoudt. Toch gaan we hier anders over denken als we horen van Spannervlinders wier schorstekening dwars in plaats van in de lengte over de vleugels loopt, bv. *Hybernia leuco-phaearia* en *Eupithecia abbreviata*. Deze zitten in rust niet verticaal, zoals de Den-nepijlstaart, maar 90° gedraaid. Hun lichaam is dan horizontaal, maar de tekening weer evenwijdig aan die van de schors. Cott, die dit geval bespreekt in zijn mooie boek, „Adaptive Coloration in Animals”, laat zien hoe zulke vlinders voor de mens werkelijk opvallender worden als ze zo worden gedraaid, dat hun tekening dwars op die van de schors staat. Wie gaat daarom eens na, of 90° gedraaide Den-nepijlstaartvlinders makkelijker door vogels worden gevonden dan normaal zittende? En of de vlinders op een omgeval-len boomstam horizontaal gaan zitten, om de harmonie met de schorstekening in stand te houden?

Uit het voorgaande blijkt, hoop ik, dat er nog heel wat te doen valt eer alle vragen, die het uiterlijk van de Den-nepijlstaart ons stelt, zijn beantwoord. Maar we kunnen toch al wel stellig zeggen, dat deze soort als rups zowel als vlinder door een ver-bazend goede camouflage wordt be-schermd.

„DE BLAUWE KAMER” BIJ RHENEN, EEN UIT VOGELKUNDIG OOGPUNT ZEER BELANGRIJK GEBIED

SJ. BRAAKSMA.

Afdeling Natuurbescherming en Landschap van het Staatsbosbeheer.

Aan de voet van de Grebbeberg ligt een prachtige plas, ontstaan door afgraving van de uiterwaarden, ten behoeve van de

steenfabriek „De Blauwe Kamer” gelegen bij het veer naar Opheusden. Deze ± 5 ha grote plas, omzoomd door riet en griend,