



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

ENDROMIS

L. DE RUITER.

De Gevlamde vlinder (*Endromis versicolora* L.) is ver van algemeen in ons land, maar in Hulshorst wisten we een plek waar we elke zomer een aantal rupsen van deze soort konden buit maken. In het begin van Juli plachten we er dan ook op uit te gaan, dadelijk na het opslaan van ons kamp. ¹⁾ Veel later hadden we niet moeten zijn, want de rupsen verpoppen zich tegen het eind van Juli. Een volwassen *Endromis*-rups wordt wel zes centimeter lang en de berken waarop wij zochten waren vrijstaande, armetierige boompjes, de meeste amper manshoog, al waren ze al tientallen jaren oud. Toch kostte het ons veel moeite de grote rupsen in die kleine boompjes te

vinden. Op windstille dagen pasten we dan ook het in een vorig artikeltje beschreven schud-trucje toe (zie D.L.N. 1953, p. 41). Bij winderig weer zochten we in het zand onder de boompjes naar keutels van de rupsen. Ontdekten we die, dan keken we daarboven in de berk — vaak met succes!

Wie eenmaal de rupsen van *Endromis* grondig heeft bekeken, verbaast zich niet meer dat zij moeilijk te vinden zijn. De buik van de rups is donkergroen, in een tint die goed lijkt op die van de berkebladeren. Rugwaarts wordt haar grondkleur echter geleidelijk lichter, zodat de middenrug haast spierwit is. De gedachte

¹⁾ het jaarlijkse Leidse zoologenkamp, destijds onder leiding van Prof. N. Tinbergen, op wiens aanraden ik het onderhavige onderzoekje begon.

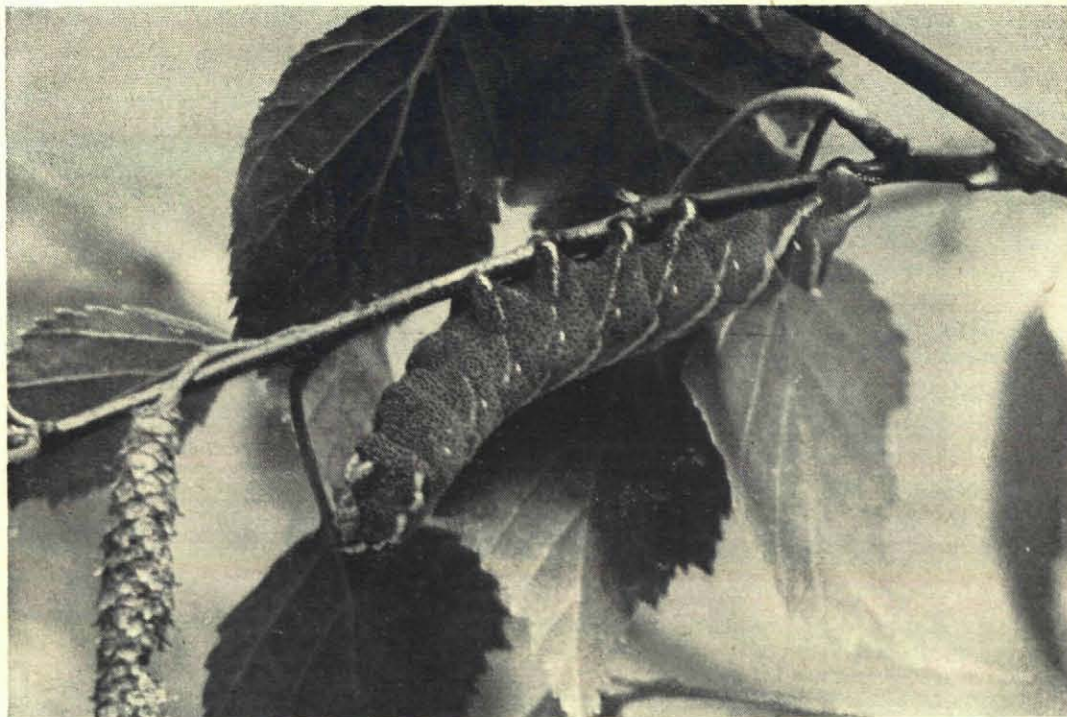


Fig. 1. *Volwassen rups van Endromis versicolora L. in rusthouding, op berketak.*

ligt dan ook voor de hand, dat we hier te maken hebben met een geval van „ontschaduwing”, en dat de rups daardoor zo onopvallend is. In een vorig artikel (D.L.N. 1952, p. 61) hebben we het principe besproken waarop dit type van camouflage berust: een effen voorwerp, in de open lucht gezien, is door de schaduwval van onderen donkerder dan van boven. Dit is zelfs één van de kenmerken waaraan we het herkennen als een ruimtelijk ding. Kleuren we het echter van boven donkerder dan van onder, dan werkt de tintverdeling de schaduw tegen, en met goed gekozen tinten kunnen we de schaduw helemaal opheffen. Het schaduwloze lichaam lijkt dan plat. Draaien we het echter ondersteboven, dan werken tint en schaduw samen, zodat het voorwerp zelfs nog dikker en ronder lijkt dan het eigenlijk is. Zo

zal ook de *Endromis*-rups door haar tintverdeling plat lijken, juist als de omringende bladeren, als ze maar met haar buik omhoog aan het takje hangt (fig. 1). Draait ze daarentegen haar rug omhoog, dan zal ze nog méér als een rond ding tegen de bladeren afsteken dan wanneer ze effen groen gekleurd zou zijn (fig. 2). We kunnen dus niet zeggen of de *Endromis*-rups ontschaduwd is, voor we haar gedrag kennen. Welnu, om even vooruit te lopen, we hebben gevonden dat ze onder natuurlijke omstandigheden altijd haar buik omhoog keert. Het is dan ook voor een groot deel aan haar ontschaduwing toe te schrijven, dat de mens haar zo moeilijk kan ontdekken.

De proeven, waarvan ik in het genoemde artikeltje vertelde, hebben bewezen, dat ontschaduwde rupsen niet alleen tegen de

mens maar ook tegen sommige vogels beschermd zijn. Sindsdien heb ik nog meer van zulke proeven gedaan, waaronder een klein aantal met *Endromis*-rupsen. In zeven van de tien gevallen bleek daarbij, dat Vlaamse gaaien rupsen die met de rug omhoog zaten vlugger vonden dan rupsen die hun buik naar het licht keerden; in drie proeven gold het tegendeel. In vier proeven slaagden de vogels er, zelfs na uren lang zoeken, niet in een rups te vinden. Deze getallen zijn te klein dan dat we er een stellige conclusie uit kunnen trekken. Ze wijzen echter in dezelfde richting als de met alle andere rupsensoorten gedane proefseries. Waar die, als geheel genomen, geen twijfel laten aan de beschermende waarde van ontschaduwing tegen gaaien, mogen we wel aannemen dat ook de *Endromis*-rups een zekere mate van bescherming tegen haar natuurlijke vijanden ontleent aan haar ontschaduwing.

Bij nadere beschouwing vinden we in het uiterlijk van de *Endromis*-rups nog een andere trek, die veel tot haar camouflage bijdraagt. Haar lichaamsvorm heeft weinig merkwaardigs, en was zij alleen maar ontschaduwd, dan zou het niet moeilijk zijn, haar aan haar omtrek als een rups te herkennen. Dit gevaar wordt echter voor een deel bezworen door haar strepentekening. Aan weerszijden van haar achterlichaam draagt de *Endromis*-rups namelijk acht schuine, gelig witte strepen. Verder loopt op het borststuk vlak boven de poten een wit zijlijntje, en op de grens van rug en zijde een minder duidelijk zijruglijntje. Het is van ouds bekend dat een dergelijk contrastrijk patroon het oog afleidt van de omtrek van een voorwerp, zodat deze minder makkelijk wordt herkend: het voorwerp schijnt in een aantal irrelevante brokken uiteen te vallen (somatolyse). De schuine strepen van de *Endromis*-rups zijn

speciaal geschikt voor die „somatolytische” functie, omdat zij aan weerszijden zijn afgerand met strookjes donkerder groen. Deze versterking van het contrast vergroot het verbrokkelende effect van de tekening. Aan de — normaliter naar boven gekeerde — buikzijde is de afranding van de schuine strepen wat minder zwaar dan aan de rugzijde. De witte streep wekt daardoor enigszins de indruk van een opstaand richeltje met de daarachter vallende schaduw. Deze illusie is bij de *Endromis*-rups echter minder volmaakt dan bij de rups van de Pauwoogpijlstaart, waar analoge schuine strepen met donkere randjes een schitterende imitatie van bladnerven geven.

Het is interessant om de schuine strepen van deze twee soorten wat nauwkeuriger met elkaar te vergelijken. Bij de Pauwoogpijlstaart ligt namelijk het achterste einde van elke schuine streep dicht bij de middenrug. Vandaar loopt de streep voortwaarts omlaag over de zijden. Bij *Endromis* is het juist andersom. Hier ligt het voorste einde van elke streep op de rug, en loopt de streep achterwaarts omlaag over de zijden. Vermoedelijk zijn de strepentekeningen van de twee soorten dus niet homoloog, al hebben zij hetzelfde effect. Welnu, als bij vele verschillende soorten hetzelfde effect door verschillende middelen teweeg wordt gebracht, is dit een aanwijzing dat dit effect voor die soorten van nut is. Waaraan zou het anders immers toe te schrijven zijn dat de evolutie zoveel verschillende wegen heeft ingeslagen, die alle naar hetzelfde eindpunt leiden? Zo levert de vergelijking van de rupsen van *Endromis* en Pauwoogpijlstaart een aanwijzing dat de schuine strepen van nut zijn voor de rupsen, al zou vergelijking met nog veel andere soorten nodig zijn, als we dit langs die weg met voldoende stelligheid wilden bewijzen. Voor we een conclusie durfden trekken

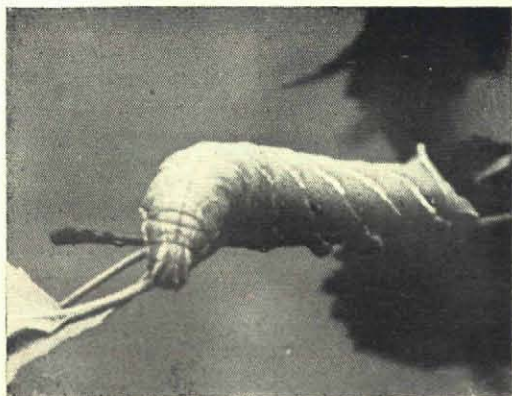


Fig. 2. *Dezelfde rups als in fig. 1, in omgekeerde houding.*

over de betekenis van het uiterlijk van de *Endromis*-rups hebben we, zoals gezegd, ook haar gedrag goed bekeken. Daarbij bleek dadelijk, dat zij in normale omstandigheden steeds onderaan tak of bladsteel hangt, met haar buik omhoog. De volwassen rupsen zijn namelijk erg traag. Het enige dat zij overdag doen, is stilzitten, en af en toe wat eten. In den regel was niet één van de tientallen rupsen die ik eens in een grote kweekkooi heb gehouden aan het kruipen. Wordt een rustende of etende *Endromis*-rups verontrust door stoten tegen de tak waarop zij zit, dan „verstijft” zij plotseling. Het hele dier krimpt wat ineen, en de borstpoten laten los. Zo blijft de rups onbeweeglijk zitten. Doordat zij zich stijf houdt, buigt haar voorstuk maar weinig omlaag. Daarin onderscheidt deze schrikhouding zich van de rusthouding. Ook in de laatste zijn de borstpoten en vaak ook de voorste buikpootparen los, maar dan is de rups ontspannen, zodat de voorste helft van haar lichaam in een boog van de tak afhangt. Geschrokken rupsen blijven meestal twee of drie minuten in de schrikhouding; daarna ontspannen ze zich onmerkbaar langzaam en komen in de rust-

houding, of gaan verder met eten.

Het gedrag van de rups in haar normale milieu harmonieert dus met haar uiterlijk, zodat zij het volle profijt van haar ontschaduwing kan trekken. De volgende vraag die we ons stelden was: waardoor laat de rups zich leiden bij het innemen van rust- en eethouding? Om dat uit te vinden zetten we eerst een aantal rupsen op ontbladerde horizontale berketakjes. We wilden daarmee nagaan in hoeverre de bladeren een rol spelen. Op deze takjes kwamen de rupsen haast niet tot rust. Ze bleven lang kruipen, langer dan op bebladerde takken. De bladeren zijn dus in elk geval van belang. Het verrassende was echter, dat de kruipende rupsen een zeer sterke voorkeur toonden voor lopen op de bovenzijde van de tak, met hun lichte rug omhoog, glad „verkeerd” dus met het oog op hun ontschaduwing. Dit maakte ons dubbel nieuwsgierig, wat de etende en rustende rupsen dan in de „goede” houding brengt. Daartoe bleken verschillende factoren samen te werken. In de eerste plaats valt het de dikke rupsen niet mee zich op de twijgjes in evenwicht te houden, vooral als deze dunner zijn dan ongeveer twee millimeter. De haakjes van de buikpoten haken dan namelijk niet meer in de schors, maar de rups omstrengelt het takje, zodat de haakjes van linker- en rechterpoten in elkaar grijpen. Vaak zie je dan dat de rups passief omrolt, en langs de onderkant verder kruipt. Ook op dikkere takken komt dit een enkele keer voor, maar dan probeert het dier meestal met succes weer bovenop te komen. Bij dit alles komt nog, dat de bladeren en bladstelen van een berk vaak over de tak heenliggen. Een bovenop kruipende rups wordt nogal eens door deze obstakels naar de onderkant gedreven. Zo is de kans dus groot dat de rups bij het kruipen al in de goede houding komt, ondanks haar

voorkeur voor de bovenzijde. Mocht zij er echter in slagen bovenop te blijven tot zij gaat eten, dan gebeurt het volgende. Haar kop en het voorstuk van haar lichaam gaan een bladsteel op. Deze is te slap om dit gewicht te dragen en tordeert zo, dat de rups onderaan komt te hangen, en dus van de buikzijde wordt belicht. In het begin kan het abdomen, dat door de twijg wordt gesteund, dan nog in de verkeerde stand blijven, maar meestal brengt de in een bocht gewrongen rups al gauw haar achterlijf naar de onderzijde van de tak. Vaak trouwens schuift het dier zo ver langs de bladsteel, dat vrijwel alle buikpoten daaraan, en niet aan de tak, houvast moeten zoeken. Heeft de rups genoeg gegeten, dan neemt zij ter plaatse de rusthouding in. De rups komt dus in de goede houding door louter passief gehoorzamen aan de zwaartekracht. Een eenvoudig proefje bevestigde deze conclusie: rupsen op takken, die ik in een verduisterde kamer van onderen belichtte, namen geheel dezelfde rust- en eethoudingen in als dieren bij normale belichting, d.w.z. zij zaten met ruglicht, dus verkeerd, te eten en te rusten. Wel maakte de abnormale lichtval hen wat onrustig, zodat in de regel wel 30 % van de rupsen aan het kruipen waren, tegen 0 % bij normale verlichting. Bij het kruipen prefereerden ze, ook bij onderlicht, de bovenzijde van de tak. Hun gedrag wordt dus in geen enkel opzicht gericht door de richting vanwaar het licht komt.

Aanvankelijk vonden wij dit een ietwat teleurstellend resultaat. We hadden namelijk bij de eveneens ontschaduwde Pauwoogpijlstaart-rups een actieve instelling op de lichtrichting gevonden. Deze soort keert daardoor altijd haar donkere buik naar het licht, zelfs als dit uit een abnormale rich-

ting komt. We hadden gehoopt ook bij de *Endromis*-rups een dergelijk gespecialiseerd, kennelijk aan het kleurpatroon aangepast gedrag aan te treffen. Eigenlijk was het dom van ons om teleurgesteld te zijn. Ook *Endromis* neemt onder natuurlijke omstandigheden immers de goede houding in. Bovendien was het juist belangrijk dat ook hier weer hetzelfde resultaat — de goede houding — langs verschillende wegen bleek te worden bereikt. Op grond van dezelfde redenering, die we zoëven hebben toegepast bij het schuine-strepenpatroon, vormt dit immers een aanwijzing dat die „goede” houding inderdaad van belang is voor de rups. Zij is blijkbaar een belangrijk doel en ieder middel dat tot dit doel bleek te leiden is door de evolutie te baat genomen. Deze conclusie zou door meer voorbeelden gestaafd kunnen worden. Dat stel ik echter uit tot een later stukje.

Het blijft met dat al een feit, dat het gedrag van de *Endromis*-rups minder gespecialiseerd is dan dat van de Pauwoogpijlstaart. Ik vroeg me af, of dit misschien met andere eigenaardigheden van *Endromis* in verband zou staan. Toen ik dan ook de kans kreeg ¹⁾ een flink aantal *Endromis*-rupsen van het ei af op te kweken heb ik die met beide handen aangegrepen. Deze kweek heeft me een paar aardige verrassingen bezorgd.

Het gros van de rupsen, die in het volwassen stadium door een schutkleur worden beschermd, ontwikkelt zich zo rechtlijnig en geleidelijk, dat je al kort nadat ze uit het ei zijn gekomen ongeveer kunt zeggen hoe ze er later uit zullen zien. Maar niet aldus *Endromis versicolora*! De vier millimeter lange, pas uitgekomen rupsjes van deze soort zijn dofzwart, met gele borstpoten en nekschild, bleek-gele naschuiers

1) Dank zij een toelage van de Nuffield Foundation en de Agricultural Research Council.

en anaalklep, en met op elk segment een aantal witte wratjes. Hun uiterlijk ziet er allermintst uit als het eerste stadium in de ontwikkeling van een camouflage-pakje. Het doet direct denken aan een schrikkleurpatroon. ¹⁾

Het gedrag van de jonge *Endromis*-rupsen bleek in overeenstemming met deze interpretatie van hun uiterlijk. Volwassen *Endromis*-rupsen leven solitair. Nooit zitten er een aantal vlak bij elkaar. De functie van dit eenzellige gedrag hebben we indertijd al gezien (*D.L.N.* 1953, p. 41). Het is essentieel voor het succes van camouflage. De pas uitgekomen *Endromis*-rupsjes verenigden zich echter tot groepen van wel een dozijn en meer aan de uiteinden van de berketwijgen in mijn grote kweekkooi. Dat was nog niet alles. Stootte ik tegen het takje waarop zo'n groep zat, dan tilden de dieren „als één rups” alle tegelijk de voorste helft van hun lichaam op tot deze haast een rechte hoek maakte met het achterstuk. Ook spreidden ze de borstpoten uit, waardoor de gele kleur daarvan nog opvallender werd. Zo bleven ze enige minuten lang roerloos zitten. Volgde geen verdere stoornis, dan zakten ze op den duur geleidelijk terug naar hun normale houding. Raakte ik echter één der rupsjes wat onzacht aan, dan reageerde dit direct met het uitspuwen van een druppeltje. In al deze opzichten dus is het gedrag der rupsjes in harmonie met een schrikkleurfunctie van hun uiterlijk. Het is immers van verscheidene opvallend gekleurde insectenlarven bekend dat zij bij aanval een druppel afscheiden die een voor hun vijanden walgelijke smaak heeft. Een goed voor-

beeld hiervan zijn onder anderen de larven van de Dennebladwesp *Diprion pini*. Dit werd me onlangs verteld door de heer N. Prop, die met een onderzoek over deze soort bezig is. Anderzijds heeft Erna Mosebach aangetoond dat sommige vogels het niet wagen groepen van kuddevormende rupsen als van Dagpauwoog en Kleine vos aan te vallen, terwijl ze eenzame, van de kudde afgedwaalde exemplaren gretig opeten. Kuddevorming van opvallend gekleurde prooien heeft dus een beschermende functie. Bovendien heeft Erna Mosebach bewezen dat kuddevorming ook de ontwikkeling der rupsen versnelt, doordat de temperatuur in een kudde wat hoger is. Het spreekt vanzelf, dat ik er graag wat meer van wilde weten hoe de kuddevorming van de *Endromis*-rupsjes in zijn werk gaat. Het is jammer dat ik niets weet van de wijze waarop het wijfje in de natuur haar eieren afzet. Legt zij alle eieren op een kluitje (zoals bv. de Wapendrager doet, die ook opvallende rupsen heeft), dan zullen de rupsjes van het begin af aan dicht bij elkaar zitten. Zou zij daarentegen één ei tegelijk afzetten, misschien maar één per boom, dan zouden de rupsjes elkaar in de vrije natuur nooit tegenkomen. Met het oog op de duidelijke neiging tot kuddevorming van de rupsjes twijfel ik er niet aan of de eieren worden in groepjes gelegd. Wie kan me vertellen of dit werkelijk zo is? ²⁾

Ik deed eerst de volgende waarneming over kuddevorming. Op elk van zes ongeveer horizontale bebladerde berketakken zette ik zes *Endromis*-rupsjes. De takken wezen naar verschillende windrichtingen, zodat

1) Deze term wil ik, bij gebrek aan beter, gebruiken voor opvallende patronen als die van de Zebrarups en de Dagpauwoog-rups, die vijanden — met of zonder werkelijke reden — er van moeten weerhouden de rupsen aan te vallen.

2) De eieren worden in een aantal bijeen in een enkele rij op dunne takjes van berk, els, e.a. afgezet. J. W.

zonnestand en wind geen invloed konden hebben op het resultaat. Ik zette de rupsjes op onderlinge afstanden van ongeveer vijf centimeter en niet alle met hun kop naar dezelfde kant, zodat ze niet meteen in dezelfde richting zouden kruipen. Twee en een half uur later bleek dat 32 van de 36 rupsjes zich hadden verenigd in groepjes van twee of meer. In totaal waren er acht groepjes, en deze zaten alle aan het eind van een tak of zijtak. Er was dus geen twijfel aan, dat de rupsen actief bij elkaar kropen. Eigenaardig was echter, dat ik, de rupsen gadeslaand terwijl ze rondkropen over de tak, nooit had gezien, dat twee die elkaar tegenkwamen noemenswaardige aandacht aan elkaar besteedden. Vrijwel altijd liepen ze zonder meer verder. Om die schijnbare tegenspraak op te lossen heb ik twee maal een dozijn rupsen op een schuin oplopende bebladerde berketak gezet, en anderhalf uur zonder ze te storen ononderbroken geobserveerd. Daarbij bleek het volgende. De gebruikte takken droegen een groot aantal kleine korte lootjes met bladeren. De rupsjes liepen echter slechts bij uitzondering (in totaal twee maal) zo'n zijspruitje op, ook al betastten ze het wel. Meer aandacht hadden ze voor de eindspruit, waarvan de blaadjes jong en zacht waren. Toch kwamen alleen-lopende rupsjes ook hier niet blijvend tot rust. Na enige tijd keerden ze om en wandelden de tak weer af. Anders ging het echter wanneer rupsjes elkaar ontmoetten bij de eindspruit. Dan bleven ze rustig bij elkaar zitten. Opvallend was daarbij dat hoe groter de groep was, des te sterker de attractie die zij op haar leden uitoefende. Groepjes van twee of drie rupsen zag ik vaak uiteenvallen. Een groep van acht bleek echter heel stabiel. Tot tien maal toe zag ik één of ander lid van zo'n groep aanstalten maken om „uit te breken”, maar terugkeren zodra

het zich een paar millimeter van de anderen had verwijderd. Tegen het stukje tak dat deze groep droeg, heb ik toen heel voorzichtig een ander, verticaal berketakje aangeschoven, zodat het een voortzetting van de oorspronkelijke tak vormde, voorbij de eindspruit daarvan. De rupsjes namen even de afweerhouding aan, maar kwamen vrij gauw weer tot rust. Aanvankelijk gebeurde er niets, maar na een minuut of zeven maakten drie der rupsen zich los uit de groep en klommen omhoog, het nieuwe takje op. De groep werd onrustig, en ook naar beneden langs de oude tak werden uitbreekpogingen gedaan. Deze bleven echter zonder succes, evenals te voren. Blijkbaar komen de rupsjes dus alleen tot rust als ze andere rupsjes aantreffen (hoe meer hoe beter), die zitten aan het eind van de tak. Wat het tweede punt aangaat speelt, behalve het ophouden van de tak, ook het feit dat de blaadjes van de eindspruit jong en zacht zijn een rol. Oudere bladeren worden door de pas uitgekomen rupsjes niet gegeten.

Tijdens deze waarnemingen is me opgevallen dat de jonge rupsen evenals de volgroeide bij voorkeur op de bovenzijde van de tak wandelen. Ook dit is in harmonie met hun opvallende uiterlijk. Rupsen zoals de *Cucullia's*, waarvan vrijwel zeker is dat hun opvallende uiterlijk hun vijanden herinnert aan hun slechte smaak, zitten altijd open en bloot boven op hun voedselplant. Dit alles toont, hoe uiterlijk en gedrag van de pas uitgekomen *Endromis*-rupsjes in letterlijk ieder opzicht blijken te zijn ingericht op het afschrikken van vijanden. In de loop van hun ontwikkeling echter krijgt hun uiterlijk een totaal andere functie, en tijdens deze omschakeling is de harmonie tussen uiterlijk en gedrag tijdelijk wat gestoord. Reeds na 24 uur zijn de wratten, de anaalklep en de naschuivers van de



Fig. 3. *Groepje jonge Endromis-rupsen (eind eerste stadium).*

rupsjes zwart geworden. Alleen borstpoten en nekschild blijven voorlopig geel. De kleur van de bij verontrusting uitgespuwde druppel verandert van paars in bleek geel. De zwarte kleur van het rupsje wordt veroorzaakt door zwart pigment in de cuticula, het dode laagje opperhuid. De daaronder liggende levende onderhuid is geelachtig. De cuticula kan niet groeien, en moet rekken naarmate de rups groter wordt, tot zij bij een vervelling door een nieuwe, ruimere wordt vervangen. Hoe meer de cuticula rekt, des te meer schemert de gele onderhuid door. Bovendien neemt het bloed van de rups kleurstoffen op uit haar voedsel, zodat het blauwgroen wordt. De combinatie van bloed en onderhuid geeft de rups een groene tint, maar het zwarte pigment in de cuticula maakt deze voorlopig nog donker en grauw. Reeds op het eind van het eerste stadium heeft de rups echter geen typische schrikkleur meer (fig. 3). Op de vijfde dag worden de schuine strepen op het abdomen en de zijlijn op het borststuk zichtbaar. Hiermee is dus de grondslag voor het hele patroon van de volgroeide rups gelegd. In de volgende stadia ontwikkelt dit zich geleidelijk

verder. In het tweede stadium is de rups al veel groener, omdat de nieuwe cuticula minder zwart pigment bevat. Ook de ontshaduwing is nu al duidelijk te zien. Het strepenpatroon is geelwit, en de schuine strepen zijn al met een donkerder randje afgezet. Het dier is bezaaid met zwarte stippen, die aan de buikzijde wat talrijker en donkerder zijn dan op de rug. In het derde en vierde stadium wordt de grondkleur steeds zuiverder groen. Het strepenpatroon wordt witter. De donkere stippen worden dorsaal zo lichtgrijs dat ze nauwelijks meer zichtbaar zijn. Zo neemt het dier heel geleidelijk het uiterlijk van het vijfde en laatste stadium aan.

Ook het gedrag van de rupsjes verandert geleidelijk. Deze verandering houdt echter zoals gezegd niet helemaal gelijke tred met die in hun uiterlijk. Reeds in het tweede stadium zijn ze oud genoeg om volgroeide berkebladeren te eten. De groepen vormen zich dan niet meer alleen aan het eind van de takken, maar ook middenop. De neiging tot kuddevorming begint pas in de loop van het derde stadium te verdwijnen, hoewel de rupsen al voor die tijd een meer als camouflage dan als schrikkleur geschikt patroon hebben gekregen. Pas in het vierde stadium zijn ze geheel solitair! Ook het afweergedrag van de groepen verdwijnt in het derde stadium. Anderzijds begint de rups in het vierde stadium op stoten tegen de tak te reageren met het boven beschreven „verstijven”. Aanvankelijk brengen alleen vrij hevige prikkels deze reactie teweeg en kan bovendien een rups, die zojuist de schrikhouding verliet, niet door nieuwe verontrusting daar weer in teruggebracht worden. Een volgroeide rups daarentegen wordt reeds door heel geringe trillingen keer op keer weer tot verstijven gebracht, zelfs als ze zojuist tot rust was gekomen.

In twee opzichten blijft het gedrag van de rupsen hun leven lang onveranderd. In de eerste plaats blijven ze op aanraken reageren met het uitspuwen van een druppel. Naarmate de rupsen ouder worden, wordt het makkelijker ze hiertoe te brengen. In het derde stadium zag ik sommige rupsen zelfs een druppel wegschieten tot afstanden van tien centimeter. Ook het volume van de druppel neemt natuurlijk toe met de leeftijd van de rups. Ik heb de indruk dat deze druppels een speciaal secreet zijn, en niet gewone darminhoud. Bleef ik namelijk een rups na het uitpersen van de druppel nog lastig vallen, dan braakte het heftig worstelende dier tenslotte ook wel wat darminhoud uit, maar deze was minder vloeibaar, en bevatte veel fijngekauwd blad. Ik heb daarom geprobeerd na te gaan, of het secreet een speciale slechte smaak voor vogels heeft. Daartoe verzamelde ik de druppels van een aantal rupsen in het vierde stadium. Met dit vocht drenkte ik enige meelwormen, en voerde die aan mijn Vlaamse gaaien. Deze echter aten die meelwormen precies even gretig als onbehandelde exemplaren en toonden geen spoor van onbehagen. Dit zegt niet heel veel, want ik weet bij ervaring dat gaaien weinig kieskeurig zijn uitgevallen. Zij eten bv. met graagte wespen, die toch door veel vogels om hun slechte smaak (en niet alleen om hun angel!) worden geweigerd. Ook van de bovengenoemde Dennebladwesplarven waren mijn gaaien minder afkerig dan sommige andere vogels schijnen te zijn.

Het proefje met het rupsensecreet leidde echter tot een onverwachte waarneming. Alle tien de meelwormen die ik er mee behandelde werden namelijk volkomen bewegingloos. Eerst dacht ik dat ze dood waren, maar na een kwartier op het droge te hebben gelegen begonnen althans enkele

ervan weer zwakke tekenen van leven te geven. Ter controle heb ik toen negen meelwormen op precies dezelfde manier met schoon water behandeld. Zeven hiervan liepen zodra ze uit het water kwamen springlevend weg, en ook de andere twee herstelden zich na een paar minuten. Het lijkt dus alsof het secreet van de *Endromis*-rups een verlamrende invloed op insecten heeft, en ik heb me wel even afgevraagd, of zijn functie dan misschien zou kunnen bestaan uit het afweren van sluipwespen en dergelijke. Helemaal onmogelijk is dit niet, want Poulton heeft eens gezien, hoe een sluipwesp die getroffen werd door het zuur van een Hermelijnrups vrijwel terstond het leven liet.

De andere gewoonte, die de rupsen hun leven lang behouden, is op horizontale takken bij voorkeur langs de bovenzijde te kruipen. De zekerheid waarmee ze zich aldus oriënteren, schijnt zelfs geleidelijk toe te nemen, want het aantal rupsen dat afdwaalde naar de zijkant van de tak was lager in de oudere dan in de jongere stadia. Dit geldt natuurlijk alleen, als we de rupsen takken geven die zo dik zijn, dat ze er niet afrollen naar de onderzijde. Over deze instelreacties heb ik wat proeven gedaan, die teveel laboratoriumwerk waren dan dat ze in dit tijdschrift thuishoren. Het resultaat daarvan wil ik echter toch even vermelden. Het bleek dat, al verandert het gedrag van de rups ook niet, zij zich bij het opzoeken van de bovenzijde in het vijfde stadium toch door andere prikkels laat leiden dan in het eerste. In het eerste stadium reageert ze haast alleen op de richting van het licht, in het laatste daarnaast op de zwaartekracht! In de tussenliggende stadia neemt het belang van de lichtprikkel geleidelijk af, dat van de zwaartekracht steeds toe.

Uit het voorgaande blijkt dat de ontwikke-

ling van het gedrag van de rups maar ten dele parallel gaat aan die van haar uiterlijk. Het verdwijnen van de neiging tot kuddevorming en het vervangen van de afweerreactie door de onbeweeglijke schrikhouding passen wel goed bij de camouflage, maar dit gebeurt betrekkelijk laat, als de ontwikkeling van de camouflage al enige tijd praktisch voltooid is. Het gedrag van de kruipende rups blijft tot het eind toe precies tegenovergesteld aan wat de camouflage vergt.

We kunnen die disharmonie misschien wat beter begrijpen nu we hebben gezien dat de rups als het ware op twee gedachten hinkt. Zij begint met een schrikkleurpatroon, maar gooit het dan over een andere boeg en probeert het met camouflage. Er zijn in dit verband nog heel wat vragen te beantwoorden. Hebben de nietige, pas uitgekomen rupsjes werkelijk al vijanden? En worden deze afgeweerd door hun patroon en gedrag? Smaken de rupsjes werkelijk slecht? Waarom veranderen ze later

van tactiek? Is de afweer niet effectief ter bescherming van grotere rupsen? Al die vragen kunnen alleen door verder onderzoek worden beantwoord.

We kunnen echter wel enigszins inzien, waarom de gevonden spanningen tussen kleurpatroon en gedrag niet fataal zijn voor de *Endromis*-rupsen. Tot in het derde stadium zijn zij nog tamelijk klein, en hebben daardoor vermoedelijk nog niet zo veel van vijanden te duchten dat het nadeel van kuddevorming (groter ontdekkingsrisico) opweegt tegen het voordeel ervan (hogere temperatuur). Wanneer dit wel het geval begint te worden, wordt de rups solitair. Haar gewicht is dan voldoende om te zorgen dat ze in rust en bij het eten de buik naar boven keert, en ze is zo traag dat ze praktisch nooit loopt. Ook de neiging boven op de tak te kruipen, brengt haar dus niet in gevaar. Dit zullen wel de redenen zijn waarom deze oneffenheden in de ontwikkeling van de rups nog niet zijn weggeschaafd in de loop van de evolutie.

Litteratuur.

Mosebach, E. Von gesellig lebenden Schmetterlingsraupen. *Natur und Volk* 69, 1939, p. 494.

Poulton, E. B. *The colours of animals*, London 1890.

Ruiter, L. de. Beschermt countershading tegen roofvijanden? *De Levende Natuur* 1952, p. 61.

— Camouflage in het Dennenbos, I. De Dennenpijlstaart. *De Levende Natuur* 1953, p. 41.

KLEURIGE PRACHT IN HET LAND DER KANGEROES

J. SEIFFERT.

Boemerang en wildernis, steentijd-mensen en schapenboeren, grote steden en uitgestrekte woestijnen, kangeroes en andere bizarre dieren... dat zijn zo enige dingen, waarvan iedereen weet, dat ze bestaan in Australië. Maar bloemen, typisch-Australische bloemen, daarover is minder bekend. Voor mij was het een openbaring, die bloe-

menpracht, die kleurenweelde, die zoete geuren, die ik ontdekte in het Vijfde Werelddeel, in een land, waarvan ik meende, dat de dorre woestijnen er de indrukwekkendste uiting waren der natuur. Australië's bloemenpracht stelde mij op aangename wijze teleur. Mag ik U er iets over vertellen?