

Geluidsproductie van Lycaenidae-poppen

Twee eeuwen geleden ontdekte men dat sommige poppen geluid produceren. Met moderne apparatuur werd dit fenomeen verder onderzocht. N.W. Eiffrich bespreekt een aantal soorten en verklarende modellen.

In 1774 ontdekte Kleeman, dat een pop van het Groentje (*Callophrys rubi*) een zacht knarsend geluid maakte. Pas honderd jaar later werd het geluid opnieuw gehoord, ditmaal door Schild. Hoe dit geluid geproduceerd werd, werd echter pas ontdekt door Prell (1913). Hij ontdekte, dat er bij poppen van de Eikepage (*Quercusia quercus*) in de spleet tussen het vijfde en zesde achterlijfsegment een sjirp-instrument aanwezig was. Aan de kant van het zesde segment bleek een getande wrijfplaat te zitten en aan het vijfde segment een sjirpplaat. Door spiercontracties worden deze over elkaar geschoven, waardoor het geluid ontstaat (fig. 1).

Bij de tot nu toe onderzochte kleine Pages (*Thaclinae*) zijn de geluiden vrij luid en voor het menselijk oor goed waarneembaar. Vooral als we een klankbodem gebruiken, b.v. een plastic doos, kunnen we het geluid duidelijk horen. Een andere methode, die ik zelf vaak toepaste, was de pop in een klein open plastic buisje in het oor brengen. De uiteinden van het buisje werden met een licht propje watten afgesloten. Op deze wijze kon ik in 1963 vaststellen dat, behalve het groentje, ook de Kleine Vuurvlinder (*Lycaena phlaeas*) en de Bruine Vuurvlinder (*Heodes tityrus*) als pop een duidelijk geluid maken.

In 1962 ontdekte Downey het geluid van de poppen van een Amerikaanse Vuurvlinder (*Lycaena hyllus*). Via regelmatig contact werd toen aan beide zijden van de oceaan aan het fenomeen gewerkt. Downey werkte een

methode uit om in de lege pophuidjes de aanwezigheid van geluidsorganen vast te stellen. Hij onderzocht een aantal poppen van Europese soorten, die Malicky uit Oostenrijk en ik hem opstuurden. Doordat we beiden onderzoek deden naar de myrmecofiele eigenschappen van de Lycaeniden, hadden we de beschikking over een groot aantal lege pophuidjes van heel wat soorten. Downey onderzocht ze en dat resulteerde in een publicatie in 1967 in 'Entomologische Berichten'. In één klap wisten we dat de meeste soorten geluidsorganen hadden.

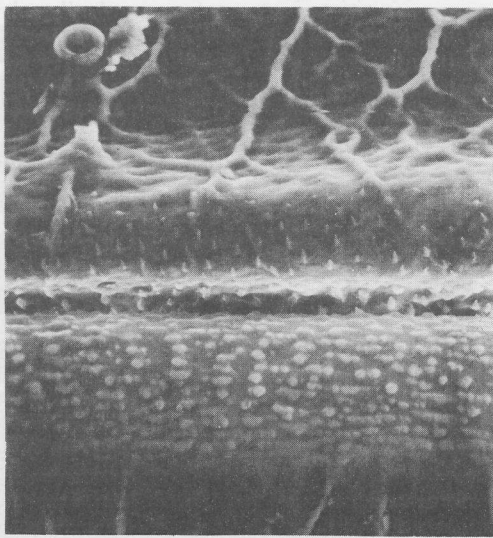
Geluidsopnamen

Intussen deed ik pogingen om de geluiden te registreren. In 1965 werden de eerste bruikbare geluidsopnamen verkregen. Het betrof de soort *Strymonidia spini*, waarvan Malicky me een paar eieren had toegestuurd. Dit was een nogal luidruchtige soort. Het kostte echter nog veel experimenten om een methode te vinden om ook soorten, die voor het menselijk oor onhoorbaar waren op de geluidsband te krijgen. Het beste resultaat werd verkregen met een contactmicrofoon.

Intussen was er in Amerika een samenwerking ontstaan tussen Downey en Allyn. Laatstgenoemde runde in Sarasota het 'Allyn Museum of Entomology' en begon samen met Downey met groot enthousiasme aan het onderzoek naar de geluidsproductie van de Lycaenidae-poppen. Het museum beschikte over een 'Scanning Electron Microscope' (SEM) en er begon een onderzoek naar

de 'Butterfly Ultrastructure' (1973), waarbij de stridulatieorganen veel aandacht kregen. Daarnaast werd een audiostudio ingericht, compleet met een oscilloscoop om de zwakke signalen te registreren. Zo lukte het om naast de primaire en secundaire signalen ook de tertiaire signalen vast te leggen. Die waren mij volkomen ontgaan.

Dit alles leidde tot een publicatie in 1978, waarin een analyse van een aantal geluidsbeelden van 7 Amerikaanse soorten werd gegeven. Omdat van mijn opgenomen stridulaties de tertiaire signalen niet te analyseren waren, vroeg Allyn om toezending van levend materiaal uit Europa. De eerst exemplaren die overgestuurd werden, waren verse poppen van het Icarusblauwtje (*Polymmatius icarus*). Hoewel per luchtpost verzonden, was er al een pop uitgekomen bij aankomst. De hoge Floridatemperatuur was daar debet aan. Maar van de andere twee kon het geluid nog juist voor het uitkomen geanalyseerd worden.



Figuur 1: Het sjirp-instrument. De getande wrijfplaat wordt over de sjirpplaat geschoven, waardoor het geluid ontstaat.

Dankzij de medewerking van Bink en Thomas, was ik in de gelegenheid om lege pophuiden van 46 hoofdzakelijk Europese soorten naar het Allyn museum te sturen voor het maken van opnamen van de geluidsorganen met de electronenmicroscop. Hierbij waren 34 soorten, waarvan ik het geluid had kunnen registreren. Jammer genoeg ging de gezondheid van Allyn achteruit en hij overleed in maart 1985. Het onderzoek wordt nu voortgezet door Downey en Miller.

De functie van het striduleren

Naar de betekenis van de voorgebrachte tonen kunnen we alleen nog maar gissen. De meeste soorten striduleren wanneer ze gestoord worden, vooral de kleine Pages (*Theclinae*) en de Vuurvlinders (*Lycaenidae*). Het ligt voor de hand om er een verdedigende functie aan toe te kennen. Wie of wat er dan afgeschrikt moet worden door deze zachte tonen is moeilijk te bedenken. Men zou hoogstens kunnen aannemen, dat kleine parasitaire wespen of vliegen in hun legpatroon gestoord worden door de trillende pop. Er zijn echter maar weinig popparasieten bij de *Lycaenidae* bekend. Mogelijk is er toch 'zo'n functie aanwezig, immers de poppen van deze groep kunnen zich nauwelijks bewegen en het 'kwispelen' wat de poppen van sommige andere vlinderfamilies doen, zou door striduleren vervangen kunnen zijn.

Toen er geluidsopnamen gemaakt werden, reageerden de dieren soms heftig op blazen of aanraken met een haar. Ook bij het eenmaal in de handen klappen barstte er soms een staccato los. Aan de andere kant zijn er poppen, die plotseling zonder een voor ons waarneembare aanleiding beginnen te striduleren.

Sommige soorten geven maar één kort signaal per half uur. Om van zulke soorten een redelijk aantal opnamen te krijgen, moest er in eerste instantie kilometers band opgenomen worden. Ronduit spectaculair wordt het, als we een video-

opname maken van een ontpopping en daarbij de versterkte geluiden opnemen.

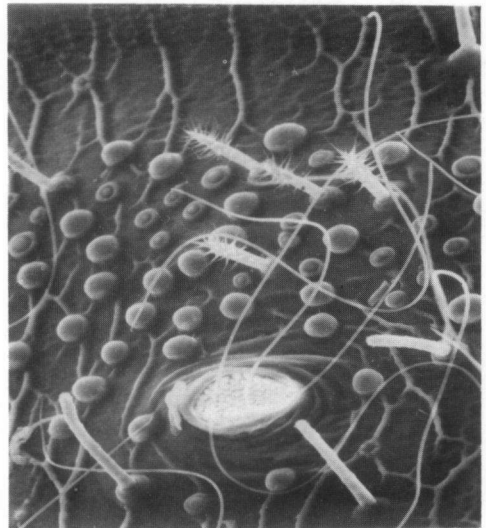
Een Icarusblauwtjes-pop, die een paar uur voor het uitkomen opgenomen werd, maakte steeds kwakende geluiden. Prachtig was te zien en te horen, dat de pootjes bewogen. Terwijl de frequentie van het 'kwaaken' toenam, begon de vlinder in de pop steeds meer te bewegen en het schuivende geluid van de ledematen was goed te horen. Met een harde knal barstte de pophuid en met een hard geluid werden de ledematen uit de betreffende scheden getrokken. De vrijgekomen poten roffelden op het substraat en nog steeds 'kwaakte' de pop luid. De beweging van het vlinderachterlijf in de pop was duidelijk te zien en pas toen dat uit de pophuid gleed, verstomde het kwakende stridulatiegeluid.

Hieruit zou men kunnen concluderen, dat de stridulatie toch verband houdt met een toestand van agitatie. Er is zelfs gesuggereerd, dat de voortgebrachte tonen een sexuele aantrekking zouden kunnen hebben. Dit is niet aan te nemen. In de eerste plaats maakt de pop het geluid tijdens de hele popduur, en ten tweede heb ik geen significant verschil in geluid tussen de sexen kunnen vaststellen.

Een andere gedachte is, dat het striduleren verband houdt met de myrmecofiele levenswijze van de rupsen. Er is immers vastgesteld dat veel miersoorten kunnen striduleren. Vooral bij *Myrmica*-soorten is dit bekend. Inderdaad worden bij de meeste soorten de poppen graag door mieren bezocht. Ze scharrelen er rond en de sprieten maken verkennende bewegingen. Bij dat contact treedt er vaak stridulatie van de pop op. Of het één en ander met elkaar verband houdt is moeilijk te zeggen. Als we de Knoopmier (*Myrmica*) tegen de ondergrond drukken met een lucifer, dan zien

we het achterlijf heftig op en neer gaan. Soortgenoten die in de buurt zijn komen meestal snel aanlopen. Ze reageren in dit geval op dit alarm-signaal, dat via een versterker goed hoorbaar is. Dergelijke reacties heb ik bij stridulerende *Lycaenidae*-poppen niet gezien. Het zou ook zinloos zijn, want er is geen bedreiging voor de pop, want daar lopen gewoon wat mieren op.

Wat de mieren dan wel op de pop doen is een vraag, waar Malicky (1969) een antwoord op denkt te weten. Bij onderzoek van de pophuiden ontdekte hij dat er kleine klierwratjes te vinden waren. Vooral met de elektronenmicroscopie waren ze goed te vinden (fig. 2). Hij noemde ze 'Porenkuppeln'. Het bleek, dat ze ook te vinden waren bij de meeste rupsen. Het bevreesde hem, dat diverse Vuurvlinderrupsen (*Lycaenidae*) toch mierenbezoek kregen, hoewel de gebruikelijke 'mierenorganen' (de rugklieren op het 7^e achterlijfsegment en twee uitstulpbare tentakels op het 8^e achterlijfsegment) leken te ontbreken.



Figuur 2: 'Porenkuppeln': klierwratjes bij de pop, die een lokstof voor mieren afscheiden.

Nader onderzoek leerde, dat deze 'Porenkuppeln' bij alle Lycaenidae aanwezig zijn. Hij beschouwt deze klierwratjes als de basis van de myrmecofiele betrekkingen. Wat er door deze orgaantjes afgescheiden wordt is nog steeds niet bekend. De aanwezigheid van deze wratjes op de poppen verklaart dan de aantrekking van de mieren, en niet de geluidssignalen.

Mogelijk heeft de geluidsproductie van oorsprong een verdedigende functie en heeft deze later toch een betekenis gekregen die verband houdt met de myrmecofiele gedragingen.

Kwispelen

De meeste vlinderpoppen hebben vrij bewegelijke achterlijfsringen. Vooral bij de meer primitieve Lepidoptera wordt deze beweeglijkheid benut om voor het uitkomen van de vlinder het spinsel te verlaten. Vaak zelfs zijn naar achteren gerichte haakjes op de pop aanwezig om het terug-glijden te beletten. Hoewel bij verder ontwikkelde groepen het verlaten van de spinsels vaak met chemische middelen, die door de vlinder worden afgescheiden, plaatsvindt, bleven de poppen beweeglijk. Als we een pop in een doorzichtige cocon filmen met een beeldje per uur, dan zien we tot onze verbazing bij het afdraaien van de film dat het dier gedurende de hele poptijd aan het draaien is. De meeste poppen reageren heftig bij storing en hierin moeten we toch een verdedigende functie zien. Door het verschuiven van de achterlijfsringen en het contact met de ondergrond treden bovendien geluiden op. Het is dus vrijwel zeker, dat vlinderpoppen regelmatig geluid voortbrengen. Hoewel er geen geluidsorganen aangetoond zijn, maakt een Witjespop bij contact met de ondergrond een oorverdovend geluid als hij 'kwispelt'. Bij diverse soorten uit andere groepen is geluid geconstateerd bij het kwispelen, zelfs als ze vrij van de ondergrond waren.

Als het kwispelen inderdaad een effectieve bescherming is, kan men zich voorstellen, dat bij het minder beweeglijk worden van de poppen de behoefte van een geluidsproductie ontstaat. Dit is het geval bij de Lycaenidae en de Nemeobiidae. Van deze laatste familie hebben we in Europa maar een soort: de sleutelbloemvlinder (*Hamearis lucina*).

Downey en Allyn (1973) toonden ook bij deze soort geluidsorganen aan. Deze groep is vooral vertegenwoordigd in tropisch Amerika en over de biologie is nog maar weinig bekend. Van enkele soorten weten we dat ze myrmecofiele eigenschappen hebben en Downey en Allyn (1973) toonden bij nog zes soorten geluidsorganen aan. Het is dus wel zeker, dat de aanwezigheid van geluidsorganen niet beperkt is tot de Lycaenidae. Bij een soort (*Apodemia mormo deserti*) is het geluid zelfs gehoord (Downey, 1966). De poppen van deze familie zijn, voor zover ze bekend zijn, iets beweeglijker dan die van de Lycaenidae, omdat er wat minder achterlijfsringen vergroeid zijn. De geluidsorganen zitten dan ook niet alleen aan de rugzijde van het achterlijf, maar ook meer opzij. Bovendien zijn ze niet beperkt tot de spleet tussen segment 5 en 6, maar ook zijn ze te vinden tussen segment 4 en 5. Dit laatste was ook het geval bij de poppen van het Gentiaanblauwtje (*Maculinea alcon ericae*). Zelfs tussen de segmenten 3 en 4 was nog iets van een stridulatieorgaan aanwezig (Downey, 1967). Het vrij lange achterlijf van deze poppen moet dus wat meer beweeglijk zijn dan van de meeste andere soorten.

In 1966 had Downey de volgende zienswijze: "Stridulatieorganen en hiermee verband houdende structuren, zoals spieren nodig voor de beweging van de geledingen, kunnen als eigenschappen van een voorvaderlijke Prolycaenide beschouwd worden. Ze zijn

ontwikkeld uit structuren, die oorspronkelijk dienden voor beweging van het achterlijf en om het ontpoppen van de vlinder mogelijk te maken. Het geproduceerde geluid werd meer functioneel voor de pop en bood voordelen óf voor de myrmecofiele betrekkingen óf als bescherming tegen parasieten of predatoren, of beide. De wereldwijde verspreiding van deze eigenschappen, en de taxonomische diversiteit van de vlinders, suggereert dat de geluidsproductie universeel en kenmerkend is voor deze familie".

Tot nu toe is er tegen deze zienswijze niets in te brengen. Mogelijk kunnen verdere studies wat meer licht op deze materie werpen. Toezending van materiaal van deze groepen (Lycaenidae en Nemeobiidae) waar dan ook vandaan, is altijd welkom.

Literatuur

Downey, J.C., 1966. Soundproduction in pupae of Lycaenidae. Journ. Lepidopterists Soc. 20: 129-155.

Downey, J.C., 1967. Soundproduction in Netherland Lycaenidae. Entomologische Berichten 27: 153-157.

Downey, J.C. and A.C. Allyn, 1973. Butterfly Ultrastructure, 1. Soundproduction and Associated Abdominal Structures in Pupae of Lycaenidae and Riodinidae. Bulletin of the Allynmuseum, 14: 1-48.

Downey, J.C. and A.C. Allyn, 1978. Sounds produced in Pupae of Lycaenidae. Bulletin of the Allynmuseum, 48: 1-14.

Elfferich, N.W., 1966. De Nederlandse Lycaenidae, biologie en vliegplaatsen. Wetenschappelijke mededelingen van de Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging 66.

Kleeman, C.F.C., 1774. Beiträge zur Natur- und Insektengeschichte, 4: 123.

Malicky, H., 1969. Versuch einer Analyse der ökologischen Beziehungen zwischen Lycaeniden (Lepidoptera) und Formiciden (Hymenoptera). Tijdschrift voor Entomologie, dl 112: 213-298.

Prell, H., 1913. Ueber zirpende Schmetterlingspuppen. Biol. Zentralbl. 33: 496-501.

Schild, F.G., 1877. Miscellen (Zirpende Insektenpuppen). Stett. Ent. Zeit. XXXVIII, 97: 85-87.