

DE GEOGRAFISCHE VARIABILITEIT VAN *PHILUDORIA*
POTATORIA L. IN NEDERLAND
(LEPIDOPTERA, LASIOCAMPIDAE)

DOOR

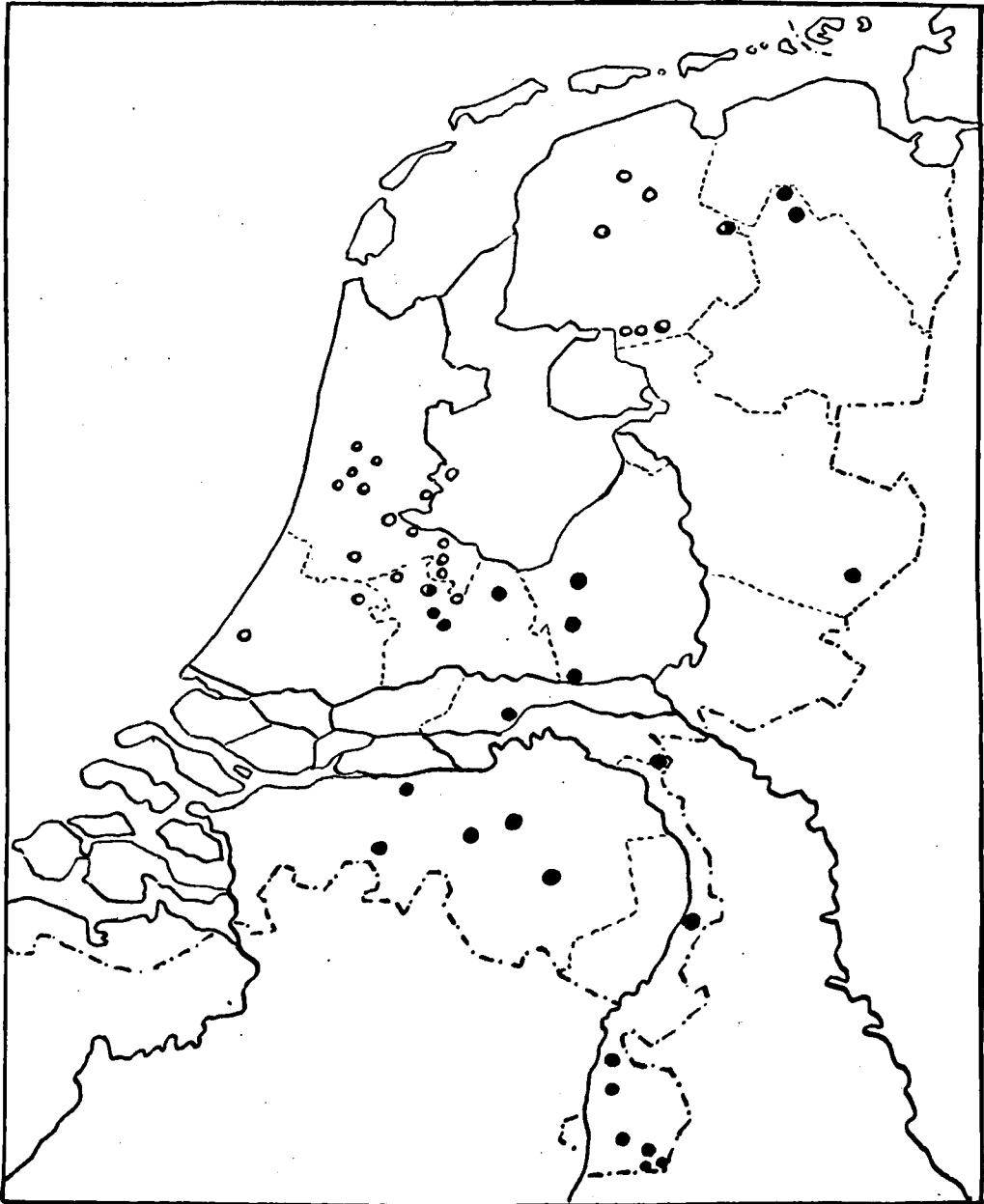
B. J. LEMPKE

Reeds lang was onder de Nederlandse entomologen bekend, dat *Philudoria potatoria* L. in ons land twee vormen van rupsen heeft, een lichte en een donkere. Zo schreef OUDEMANS over deze kleurvormen (1907, Tijdschr. voor Entom. 50, 148):

„Licht grijsblauwe rupsen, met veel wit en geel getekend, vormen het ene uiterste; donker blauwgrijze, met zeer weinig lichte kleuren gemengd, het andere. Bij Amsterdam vond ik steeds licht gekleurde rupsen; meer in het zuiden en oosten van ons land dikwijls zeer donkere. Of er verband bestaat tussen de kleur van de rups en die van de vlinder, durf ik nog niet beslissen, ofschoon ik wel geneigd ben, te onderstellen, dat gemiddeld uit lichte rupsen lichtere, of in verhouding meer lichte vlinders voortkomen dan uit donkere rupsen en omgekeerd.”

Het leek mij een dankbaar onderwerp eens een onderzoek in te stellen, of er werkelijk een geografische verdeling van beide rupsentypen in ons land bestaat en of er een correlatie aanwezig is tussen de kleur van de rupsen en die van de vlinders. Het is evenwel niet eenvoudig om grote aantallen rupsen van verschillende vindplaatsen bij elkaar te brengen en daaruit de vlinders te kweken. Met de hulp van enkele medewerkers is het me echter gelukt zoveel gegevens te verzamelen, dat althans een voorlopig resultaat gepubliceerd kan worden. Het spreekt vanzelf, dat hierbij niet verzuimd is de in verschillende collecties aanwezige geprepareerde insecten eveneens in het onderzoek te betrekken.

Wanneer we het aldus verkregen feitenmateriaal in kaart brengen, blijkt, dat de lichte en de donkere rups niet maar willekeurig door elkaar voorkomen, doch dat de eerste in hoofdzaak is beperkt tot het lage Westen, terwijl het hogere Oosten en Zuiden door de donkere rups bewoond worden (zie kaartje). Ook gemengde populaties komen voor. Op het ogenblik zijn er nog



Verbreiding van de lichte en donkere rupsen van *Philudoria potatoria* L. in Nederland.
○ lichte rups (light caterpillar); ● donkere rups (dark caterpillar); ◐ gemengde kolonie (mixed colony).

slechts twee bekend, maar bij voortgezet onderzoek zal het aantal ongetwijfeld wel stijgen.

In Loosdrecht werden dit jaar (1948) vijf rupsen verzameld; 3 daarvan waren donker, 2 licht. Uit Fochtelo ontving ik een serie van 10 rupsen. Daarvan behoorden 6 tot de lichte vorm (1 exemplaar zelfs extreem licht), 3 waren donker en 1 rups was intermediair.

Niet alleen, dat beide rupsentypen in uiterlijk over het algemeen goed te onderscheiden zijn, ook biologisch verschillen ze. De donkere rups van de hoge gronden leeft vooral op ruwbladige grassen, zoals *Dactylis*, en dan bij voorkeur op planten, die langs heggen of aan de rand van struikgewas groeien. Het is daarom lang niet altijd gemakkelijk op zo een vindplaats een flinke serie van de dieren bij elkaar te krijgen. De lichte rups daarentegen is een typische bewoner van de rietlanden in het lage deel van ons land en is daar in de regel gemakkelijk in aantal te verzamelen.

Ik heb tot nog toe niets in de buitenlandse literatuur over de beide rupsenvormen gevonden. In de plaatwerken wordt steeds de donkere afgebeeld. Daarentegen geeft SEPP (Nederl. Insecten 1, Nacht-vlinders Tweede Gezin Eerste Bende, pl. VIII, fig. 4) een uitstekende figuur van onze lichte Westnederlandse rups. Toch is deze vorm niet specifiek Nederlands. Ik zag in 1947 in de collectie van het Musée d'Histoire Naturelle te Parijs zowel donkere als lichte Franse rupsen, bij de laatste o.a. een ex. van Beauvais (bij Parijs). Ook in Engeland schijnt de lichte vorm voor te komen, maar ik bezit hierover geen zekere gegevens. In elk geval is de donkere rups daar de hoofdvorm. Uit Duitsland en Denemarken bleken bij navraag alleen donkere rupsen bekend te zijn.

De vraag, die ons al direct bezig houdt, is deze: zijn de beide rupsentypen van *Philudoria potatoria* erfelijke vormen, of zijn het slechts modificaties, die veroorzaakt worden door oecologische factoren? Vele vlindersoorten hebben di- of zelfs polymorphe rupsen. Voor zover deze vaak opvallende kleurverschillen genetisch onderzocht zijn, is gebleken, dat sommige daarvan zich bij kruising volgens de bekende regels splitsen, maar dat andere slechts hun ontstaan danken aan invloeden van de omgeving. Beide mogelijkheden komen dus voor.

Het is nog niet gelukt door kweekproeven de beide rupsentypen van *potatoria* aan een nader onderzoek te onderwerpen. De rupsen overwinteren vrij klein en zijn niet gemakkelijk tot het volgende voorjaar in leven te houden. Toch is het wel zo goed als zeker, dat de beide phaentypen geen erfelijke vormen zijn, maar modificaties.

In Mei 1948 verzamelden de heer PIET en ik 37 rupsen langs de rietzomen van de legakkers in de Nieuwkoopse Plassen. Alle dieren waren licht. Bij het kweken, waarbij de dieren dus onder onnatuurlijke omstandigheden verkeerden, veranderde een belangrijk deel (minstens de helft) bij de eerste de beste vervelling (die meestal de laatste was) in de donkere kleurvorm en was toen

niet of nauwelijks meer te onderscheiden van de „Dactylis-vorm”. Ook een serie lichte rupsen uit het Naardermeer veranderde grotendeels in het donkere type. Mogelijk hadden de rupsen, die licht bleven, reeds de laatste vervelling achter de rug. We hebben er helaas niet aan gedacht dit te controleren. In elk geval bewijst dit kweekresultaat, dat de oecologische factoren van grote invloed zijn op de kleur van de rups.

In dit verband is het van belang er op te wijzen, dat de heer WESTERNENG een rups op „gras” vond bij de Hembrug, dus in het centrum van het areaal van het lichte phaenotype. Het dier was echter donker! Toch lijkt het me niet waarschijnlijk, dat het voedsel als zodanig de doorslaggevende factor is. Immers, de rietrupsen van Nieuwkoop en het Naardermeer werden ook thuis met riet gevoed. En de gemengde populatie van Loosdrecht leeft op riet, terwijl die van Fochtelo een zuivere „Dactylis”-eter is. Waarschijnlijk is het de belichting, die de hoofdoorzaak is voor de kleurverschillen. Hier zullen goed opgezette proeven de oplossing moeten brengen.

Er bestaat geen rechtstreeks verband tussen de kleuren der rupsen en die van de vlinders, welke zij later zullen opleveren, ook niet, wanneer de vormen erfelijk zijn. In dit opzicht gedragen larve en imago zich volkomen onafhankelijk van elkaar. A priori behoeven we dus geen verschillen te verwachten tussen de vlinders uit „rietrupsen” en die uit „Dactylis-rupsen”. Dat zij echter wel degelijk bestaan, blijkt reeds uit OUDEMANS' in het begin van dit artikel geciteerde opmerking. Het onderzoek van de laatste jaren heeft bewezen, dat de populaties van het „Phragmites-ras” als imago genetisch een andere samenstelling hebben dan die van het „Dactylis”-ras. Het meest valt dit op bij de ♂♂. Zij variëren in hun grondkleur van eenkleurig geel tot eenkleurig donker roodbruin. Deze beide uitersten zijn verbonden door verschillende tussentadia, waarbij de grondkleur uit een combinatie van geel en bruin bestaat.

Beide hoofdkleuren komen in vele tintverschillen voor, doch in de tabellen is hiermee geen rekening gehouden om het geheel niet te ingewikkeld te maken.

Van de verschillende met bruin gekleurde vormen volgen hier allereerst de definities:

- f. proxima* Tutt. Voorvleugels geel, langs de voorrand breed bruin bestoven, met scherp afstekende roodbruine dwarslijnen, achtervleugels geelachtig, iets bruin getint.
- f. potatoria* L. (*intermedia* Tutt). Voorvleugels geel, maar met roodbruine voor- en achterrandslijnen, achtervleugels bruin.
- f. diminuta* Tutt. Voorvleugels roodbruin, met een gele striem vanuit de middenvlek en een gele vlek aan de wortel.
- f. extrema* Tutt. Voorvleugels eenkleurig roodbruin zonder geel.

Deze vormen zijn niet scherp gescheiden, maar de namen zijn voor het rubriceren uitstekend te gebruiken. Waarschijnlijk wordt de uitgebreidheid van de bruine tint door een aantal polymere factoren bepaald. Zijn ze alle aanwezig, dan is de grondkleur roodbruin, ontbreken ze alle, dan is zij geel. Het

is echter even goed mogelijk, dat deze redenering niet op het bruin, maar op het geel toegepast moet worden. De *f. proxima* is in het Nederlandse materiaal zo zeldzaam, dat zij statistisch geen rol speelt en in de tabel niet verwerkt is.

	Eenkl. geel (unicol. yellow)	<i>f. potatoria</i> L.	<i>f. diminuta</i> Tutt	<i>f. extrema</i> Tutt
Lichte rups (pale caterpillar)	58 %	12 %	30 %	0 % ¹⁾
Donkere rups (dark caterpillar)	0 %	8,5 %	69 %	22,5 %

Tabel I. Verdeling van de kleurvormen der ♂♂ bij de populaties van lichte en donkere rupsen.
(Distribution of the colour forms of the ♂♂ in the colonies of light and dark caterpillars).

Uit tabel I blijkt wel zeer duidelijk het verschil in genetische constitutie, dat tussen de van de beide rupsentypen afstammende vlinders bestaat: het hoge percentage aan gele ♂♂ en het vrijwel ontbreken van eenkleurig rood-bruine bij de vlinders der lichte rupsen, het ontbreken van gele ♂♂ en het niet zeldzaam voorkomen van *f. extrema* Tutt bij de vlinders der donkere rupsen. Het is mogelijk, dat het percentage gele ♂♂ iets geflatteerd is, omdat verzamelaars geneigd zijn deze eerder te bewaren, maar groot is de gemaakte fout waarschijnlijk niet.

Merkwaardig zijn de verschillen, die tussen de afzonderlijke populaties nog weer bestaan. Als voorbeeld neem ik die van Jisp en Zaandam, waarvan een tamelijk groot materiaal ter beschikking stond.

	gele ♂♂ (yellow ♂♂)	<i>f. potatoria</i> L.	<i>f. diminuta</i> Tutt	<i>f. extrema</i> Tutt
Zaandam	70 %	23 %	7 %	0 %
Jisp	58 %	16 %	25 %	1 %

Tabel II. Verschillen in de verdeling der ♂ kleurvormen bij twee populaties van lichte rupsen.
(Differences in distribution of the ♂ colour forms in two colonies of pale caterpillars).

Te Ankeveen, waar de heren CARON en DOETS de ♂♂ vaak op hun vanglampen krijgen, is slechts 2 % daarvan geel. Van de andere kleurtypen staan echter geen exacte cijfers ter beschikking, zodat deze populatie niet tabellarisch

1) Onder 383 ♂♂ 1 ex. [1 ex. among 383 ♂♂].

verwerkt kon worden. Er zijn zelfs kolonies van lichte rupsen, waarvan nog geen enkel geel ♂ bekend is (Rijswijk bijv.), maar het is natuurlijk niet uitgesloten, dat bij het kweken van meer materiaal de gele vorm toch nog als een rareiteit opduikt.

Tabel I zou de indruk kunnen wekken, alsof de eenkleurig gele ♂♂ alleen kunnen ontstaan uit lichte rupsen, maar dit is onjuist. Ik zag in de collectie WILLIAMS te Bramley (Surrey) een serie, die tot hetzelfde phaenotype behoort als onze gele exemplaren. De dieren waren echter gekweekt uit donkere rupsen uit de omgeving van Londen. Gele ♂♂ zijn ook bekend uit verschillende streken van Duitsland, van Calmpthout bij Antwerpen en in een heel enkel exemplaar uit de Noordfranse moerassen. De Duitse rupsen zijn donker, van de rupsen der beide andere vindplaatsen is mij niets bekend.

Wij moeten er, gezien de ervaring in het buitenland, wel rekening mee houden, dat ook onze donkere rupsenpopulaties hier en daar een geel ♂ kunnen opleveren.

Ik wees er reeds op, dat zowel de gele als de bruine kleur zeer variabel in tint zijn. Vooral bij *f. diminuta* ontstaan daardoor allerlei sub-vormen. Nu eens is het geel zeer bleek, dan weer tegen oranje aan. Het bruin kan lichter zijn, maar ook van een prachtige diep roodbruine tint. Ook hierin bestaan duidelijke verschillen tussen de afzonderlijke populaties en stellig komen de donker roodbruine tinten naar verhouding meer voor bij de *Dactylis*-rupsen. Deze details zijn echter niet voldoende uitgewerkt.

De ♀♀ variëren geografisch minder sterk, al zijn ook hier verschillen in de erfelijke constitutie van beide groepen aan te tonen. In de eerste plaats geldt dit voor de grondkleur. Daarom volgt hier een opgave van de in Nederland voorkomende ♀ kleurvormen, voor zover zij statistisch van belang zijn:

1. *f. berolinensis* Heyne. Grondkleur b'eekegel.
2. *f. potatoria* L. Grondkleur geel.
3. *f. lutescens* Tutt. Grondkleur oranjegeel.
4. *f. inversa* Caradja. Grondkleur bruin.

Ook hier ontmoeten we weer het bezwaar van de geleidelijk in elkaar overgaande tinten. Het ♀ van *inversa* is nooit zo donker als het ♂ van *extrema*.

	<i>berolinensis</i>	<i>potatoria</i>	<i>lutescens</i>	<i>inversa</i>
Lichte rups (pale caterpillar)	25%	10%	65%	0%
Donkere rups (dark caterpillar)	16%	23%	53%	8%

Tabel III. Verdeling van de kleurvormen der ♀♀ bij de populaties van lichte en donkere rupsen.

(Distribution of the colour forms of the ♀♀ in the colonies of light and dark caterpillars).

Hoewel de verschillen niet zo sterk zijn als bij de ♂♂, blijkt ook hier weer een verschuiving naar donkerder grondkleur bij de vlinders, die uit donkere rupsen stammen. De zo opvallende *inversa*-♀♀ zijn bij de Phragmites-populaties volkomen onbekend.

Daar de ♀♀ grote effen gekleurde vleugels hebben, valt bij deze dieren de tekening veel meer op dan bij de bonte en donkere ♂♂. Op de voorvleugels loopt van de voorvleugelpunt naar het midden van de binnenrand een vrijwel rechte lijn schuin naar beneden. Franjewaarts daarvan staat nog een iets minder geprononceerde gegolfde lijn. Dwars over de achtervleugels loopt een donkere lijn, nu eens vrij zwak, dan weer uitgegroeid tot een brede bruine schaduw, die de buitenhelft van de vleugel bijna geheel in beslag neemt.

	ongetekend (no markings)	zwak getekend (feebly marked)	sterk getekend (strongly marked)
Lichte rups (pale caterpillar)	16 %	78 %	6 %
Donkere rups (dark caterpillar)	1 %	22 %	77 %

Tabel IV. Verdeling van de ♀♀ naar de sterkte der tekening bij de populaties van lichte en donkere rupsen.

(Distribution of the ♀♀ according to the expression of the markings in the colonies of light and dark caterpillars).

Tabel IV laat zien, welke prachtige verschillen er te voorschijn komen, wanneer we de ♀♀ indelen naar de sterkte van de tekening. Hier hebben we bij het „Dactylis-ras” een zeer duidelijke verschuiving naar donker vergeleken met het „Phragmites-ras”. Er behoeft geen twijfel aan te bestaan, dat ook de sterkte van de tekening weer een kwestie van erfelijke aanleg is.

Uit de gegevens, die in dit artikel gepubliceerd konden worden, blijkt, dat ons land twee rassen (of subspecies) van *Philudoria potatoria* L. herbergt, die duidelijke biologische, phaenotypische en genetische verschillen laten zien. Dat de kleurverschillen der vlinders met die der rupsen als zodanig niets te maken hebben, is reeds gezegd. Dit blijkt ook uit de beide kolonies van gemengde rupsen. Die uit Loosdrecht zijn rietrupsen. Alle vlinders, die van deze vindplaats bekend zijn, stemmen overeen met het „Phragmites-type”. De rupsen uit Fochtelo zijn Dactylis-dieren. Alle vlinders van deze vindplaats passen bij het Dactylis-ras (helaas was echter een belangrijk deel der rupsen geparasiteerd).

Onze eerste opgave in de toekomst moet zijn door kweken te trachten een oplossing te vinden voor de interessante problemen, die deze vlindersoort ons biedt. Makkelijk is het genetisch onderzoek zeker niet, omdat *potatoria*, alleen al wat kleur en tekening betreft, een zeer gecompliceerd dier is. Bovendien is de vlinder sexueel dimorph, wat het vraagstuk er niet makkelijker op maakt.

Toch is, wanneer het maar lukt een goede overwinteringsmethode voor de rupsen te vinden, heel wat te bereiken. Mogelijk is het gele ♂ een recessieve vorm, die onder gunstige oecologische factoren er in slaagt plaatselijk een belangrijk percentage van de populatie uit te maken.

Het is me helaas nog niet gelukt er achter te komen tot welk ras de populaties der Zuidhollandse en Zeeuwse eilanden behoren. Rupsen uit dit gebied heb ik niet gezien. Het vlindermateriaal van de eilanden is nog te gering om het statistisch te verwerken. Ik geef daarom slechts de aantallen, zoals ik die nu ken:

♂: 3 exx. van *f. potatoria* L. en 16 exx. van *f. diminuta* Tutt.

♀: 3 exx. van *f. berolinensis* Heyne, 2 exx. van *f. potatoria* L. en 3 exx. van *f. lutescens* Tutt, en ingedeeld naar de tekening: 6 exx. met zwakke tekening en 4 exx. met sterke tekening.

Een mengsel dus, dat geen enkel houvast biedt, daar zowel de extreem lichte als de extreem donkere exemplaren tot nog toe ontbreken.

SUMMARY

1. The caterpillars of *Philudoria potatoria* L. belong in Holland to two phaenotypes, a light one with a pale bluish-grey ground colour, strongly mottled with pale markings (figured in SEPP 1), and a dark one, which is nearly blackish blue and much less provided with pale markings (figured in practically all text books).

2. The pale caterpillars are confined to reedbeds in the lower western part of the country, the dark caterpillars principally to coarse grasses (e. g. *Dactylis*) in the higher parts (east and south). Mixed colonies are also known. See map.

3. It is highly probable that the colour forms of the caterpillars are due to environmental factors. From 37 light caterpillars collected in one colony in 1948 about half of them turned to dark ones in the breeding cage (unnatural conditions!), when they cast their skin. (Those which remained pale were possibly already in their last skin when we collected them).

4. The food itself is not the principal cause for the differences in colour of the caterpillars. I suppose that they result from differences in light.

5. The pale caterpillar is not confined to Holland. I saw French specimens in the collection of the Musée d'Histoire Naturelle in Paris, among which was one from Beauvais near Paris.

6. The moths resulting from these two types of caterpillars show clear differences, which can only be attributed to differences in the genetical composition of the colonies.

7. Table I shows that the ♂♂ resulting from pale caterpillars are characterized by a high percentage of yellow specimens and a nearly complete failing of unicolorous red-brown ones, whereas the ♂♂ from the dark cater-

pillars have not yet produced the yellow form, but not rarely the unicolorous dark one appears among them.

8. Table II shows that there are rather strong differences among the individuals of different populations of pale caterpillars. In some of them, not tabulated, yellow ♂♂ are very rare or even unknown.

9. Yellow ♂♂ are not confined to pale caterpillars. In the collection of Mr. H. B. WILLIAMS at Bramley (Surrey) I saw magnificent specimens resulting from dark caterpillars of a colony south of London.

10. With the colour forms of the females the differences are not so strong, though the pale caterpillars produce more pale females and the brown form *inversa* Caradja is not attained by them. Only the dark caterpillars produce *inversa* in a rather small percentage (table III).

11. If the females are divided, however, according to the degree of the markings, clear differences are shown. See table IV.

12. It is evident that Holland is inhabited by a "Pragmites-race" and a "Dactylis-race", which show clear biological, phaenotypical and genetical differences.