

# Koolwitjes proeven de mosterd vòòr de maaltijd

Door Joop van Loon

Koolwitjes, dartele witte dagvlinders, zijn altijd onderweg. Mannetjes jagen achter vrouwtjes aan, beiden zoeken naar bloemen om zich met nectar te voeden en de vrouwtjes moeten na de paring op zoek naar geschikte planten - zogenaamde waardplanten - om voedsel voor het nageslacht te verzekeren. Vlinders moeten hun speciale waardplanten kunnen vinden in een groene plantenzee. Welke informatie gebruiken ze hierbij en hoe passen ze deze toe om hun voortplantingssucces te garanderen? Gecombineerd onderzoek aan gedrag, zintuigen en chemie laat zien dat deze insecten subtiele beslissingen kunnen nemen op basis van de visuele en chemische informatie die ze over planten verzamelen. Ze zijn in staat te leren hoe ze de tijd en energie die ze besteden aan het gericht zoeken naar waardplanten efficiënt kunnen benutten. Het waardplantkeuzegedrag lijkt in een aantal gevallen onaangepast wanneer alleen de relatie tussen het plantenetend insect en zijn waardplant bestudeerd wordt. Het wordt echter begrijpelijk als we bedenken dat het vermijden van concurrentie en het ontsnappen aan natuurlijke vijanden ook een sterke selectiedruk uitoefent op het gedrag van vlinders. Deze natuurlijke selectie leidt tot gedragsbeslissingen die het resultaat zijn van afwegingen tussen hoge voedselkwaliteit en het ontsnappen aan natuurlijke vijanden.



**Titelfoto**  
Rupsen van het grote koolwitje.

**Figuur 1a**  
Vrouwje van het grote koolwitje, *Pieris brassicae* L., dat een eipakket aan het leggen is op een koolblad.

**Figuur 1b**  
Rupsen van het grote koolwitje die net uit het ei zijn gekropen en de eischalen aan het opeten zijn.

**Figuur 1c**  
Laatste stadium rupsen van het grote koolwitje die dicht tegen de verpoping aanzitten.

Het hoort bij de zomer: dartelende witte vlinders boven een bloemrijk veldje. Hun witte vleugels vallen op tegen een groene achtergrond of een donkere bosrand. Al fietsend blijkt dat deze vlinders met gemak een rustig peddeltempo bij kunnen houden, terwijl ze toch vaak en plotseling van richting veranderen. Hun vlucht wordt af en toe onderbroken door landingen op bloemen, waarop ze enkele tientallen seconden stilzitten, hun vleugels rechtopstaand tegen elkaar aan, hun kopje en roltong af en toe diep in de bloem stekend. Ze landen niet alleen op bloemen maar ook op bladeren. Op een blad zitten ze echter niet stil maar fladderen ze juist enige seconden met hun vleugels en, als je ze van heel dichtbij bekijkt, trommelen ze met hun voorpoten op het bladoppervlak! Alleen wanneer de plant lid is van de kool- of mosterdfamilie (Brassicaceae of Cruciferae, Kruisbloemigen) is er een kans dat er één of meerdere eitjes worden gelegd, maar niet zomaar op elke koolplant. De Nederlandse naam van deze witte vlinders, koolwitjes, is dan ook afgeleid van hun speciale relatie met hun waardplanten, allemaal familieleden van kool- en mosterdplanten.

Er zijn verschillende soorten koolwitjes. In West-Europa zijn het de meest algemeen voorkomende dagvlinders. Ze zijn nauw aan elkaar verwant en op een afstand lastig van elkaar te onderscheiden: het groot koolwitje (*Pieris brassicae* L.) (figuur 1a) is nog het makkelijkst te herkennen omdat het duidelijk groter is dan het kleine koolwitje (*Pieris rapae* L.) en het geaderd witje (*Pieris napi* L.). De laatste is door zijn zwarte vleugeladering weer van het kleine koolwitje te onderscheiden.

1a



Hans Smid



1b

### Geen luize(n)leven

Het leven van koolwitjes, dat onder veldomstandigheden hooguit een maand duurt, lijkt onbezorgd te verlopen. Althans dat zou je opmaken uit het beeld dat van vlinders wordt opgeroepen in spreekwoorden zoals 'vlinders in de buik hebben' of 'van de één naar de ander vlinderen'. De werkelijkheid van het vlinderleven is echter minder poëtisch. Zij moeten zich overdag continu bewegen van bloem naar bloem om met de nectar voldoende suikers op te nemen, die de energie leveren voor hun kostbare en riskante gefladder. Riskant omdat ze prooi zijn voor vogels. Hun grillige vlieggedrag is dan ook waarschijnlijk een aanpassing ter vermindering van roofvijanden. De opvallend witte en beweeglijke vlinders leveren immers een sterk contrast met de achtergrond op, waardoor ze zo goed kunnen worden waargenomen door vogels.

Belangrijker nog voor het voortbestaan van een soort is het zeker stellen van de voortplanting. Niet alleen het vinden van partners voor de paring is van belang, maar ook het vinden van waardplanten die als voedsel dienen voor het nageslacht. De in de dierenwereld ongebruikelijk witte kleur helpt hun bij het vinden van partners. In tegenstelling tot bij de nachtvlinders spelen bij deze dagvlinders de ogen hierbij een doorslaggevende rol. Pas onlangs is ontdekt dat de witte kleur niet wordt veroorzaakt door pigmentstoffen maar door zeer speciale microstructuren op de schubben die een maximale reflectie van het licht veroorzaken (figuur 2).

Wanneer de paring achter de rug is moet het vlindervrouwje op zoek naar waardplanten voor de eileg. Hoe vinden en selecteren deze vlinders hun waardplanten? Fladderen ze maar wat lukraak rond of zijn ze in staat gericht te zoeken naar waardplanten? Als ze, al dan niet toevallig, op een kruisbloemige plant landen, leggen ze dan meteen eieren of kunnen ze ook binnen een plantensoort verschillen opmerken? Voor vlinders en hun schubvleugelige familieleden (Lepidoptera) geldt dat de bloemennectar waaraan ze zich laven totaal verschilt van de voedselbron van hun larven, de rupsen. Die vreten van het blad. Pas kort geleden hebben we ontdekt, dat ze zich ook te goed doen aan bloemen en hawwtjes, zoals de vruchten van kruisbloemigen genoemd worden. Voor nectaropname gebruiken vlinders hun roltong, een zuigbuis waarmee alleen vloeibaar voedsel kan worden opgenomen. De rupsen daarentegen bezitten kaken waarmee ze in het plantenweefsel bijten, het dan lostrekken en verorberen. Je kunt je voorstellen dat dit grote verschil in het soort voedsel dat wordt benut tussen beide levensfasen tot problemen kan leiden. Een aantal vragen boren op: welke eigenschappen van de plant kan de vlinder waarnemen en welke relatie hebben deze met de geschiktheid van de plant als voedsel voor de rups? Wat betreft de afstemming tussen de volwassen en de larvale fase is een logische vraag: wat is de relatie tussen het waardplantkeuze-gedrag van de moeder en de geschiktheid van die waardplanten voor de rupsen?



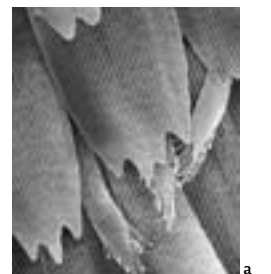
1c

Hans Smid

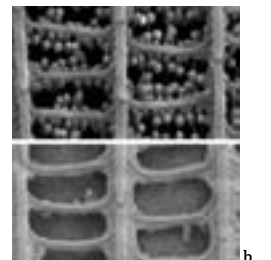
**Figuur 2a**  
Schubben op de vleugels van het kleine koolwitje, *Pieris rapae* L. Naast normale schubben zijn er ook drie pluimvormige schubben te zien die geurstoffen afgeven welke een rol spelen in de seksuele communicatie. Lijnstuk geeft 40 µm aan.

**Figuur 2b**  
Parelvormige microstructuren op de witte schubben van het kleine koolwitje, welke bijdragen aan een sterke reflectie van het licht en zo de witte vleugelkleur van koolwitjes veroorzaken. De onderste foto laat de microstructuur zien van zwarte schubben, die in de zwarte stippen op de vleugels voorkomen, waarop de parelvormige stucturen ontbreken. Lijnstuk is 1 µm (gereproduceerd met toestemming uit Stavenga et al., *Proceedings of the Royal Society London B* 271: 1577 – 1584, 2004).

a 40 µm  
b 1 µm



a



b

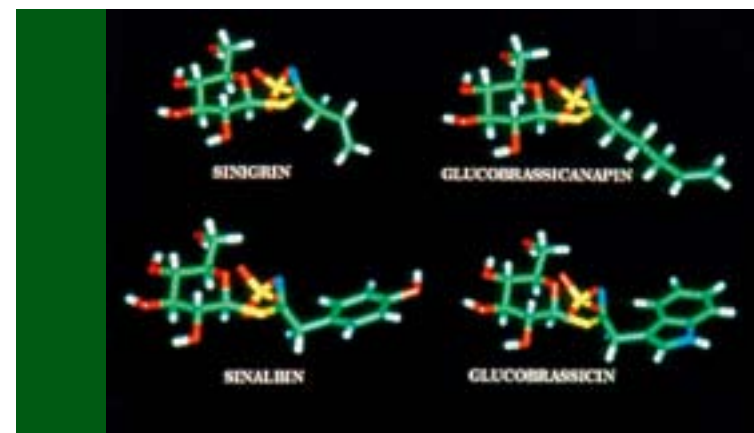
## Trommelgedrag

In haar zoektocht naar waardplanten waarop haar kinderen enkele weken moeten opgroeien, gaat een vlindervrouwte zorgvuldig te werk. Als je het gedrag van koolwitjes in detail bestudeert nadat ze op een blad geland zijn, dan blijkt dat telkens standaardstappen doorlopen worden voordat één of meerdere eieren worden gelegd. Direct na landing trommelt het vrouwtje gedurende enkele seconden met haar voorpoten op het bladoppervlak, in een tempo van twee à drie contacten per seconde, terwijl tegelijkertijd de vleugels snel bewogen worden. Dit gedrag wordt meestal op een aantal plaatsen op hetzelfde blad of op naburige bladeren van dezelfde plant herhaald. Dit kan gevolgd worden door het krommen van het achterlijf rond de bladrand, naar de onderzijde van het blad waarop vervolgens vanuit het uiteinde van het achterlijf een eitje gelegd wordt dat keurig op het bladoppervlak wordt vastgelijmd. Het leggen van één ei door het kleine koolwitje neemt slechts iets meer dan één seconde in beslag. Grote koolwitjes besteden enkele minuten om een pakket van zo'n vijftig eitjes te leggen, welke in een wonderbaarlijk regelmatig patroon vlak bij elkaar worden afgezet. Tussen het leggen van twee eieren zitten de vlinders enige tijd roerloos stil. Na het trommelgedrag volgt overigens lang niet altijd eileg, meestal wordt er meteen daarna weer opgestegen en kort daarna weer geland. Van het grote koolwitje is bekend dat gemiddeld minstens vijftien planten 'betrommeld' worden voordat een eipakket wordt gelegd. Het lijkt erop alsof het vrouwtje er zich van wil verzekeren dat naast de uiteindelijke gekozen plant, meerdere geschikte waardplanten in de directe omgeving aanwezig zijn. Voor het grote koolwitje is dit functioneel omdat een eipakket van vijftig eieren een vraatcapaciteit vertegenwoordigt die een flinke koolplant binnen twee weken geheel doet verdwijnen. Moestuinders en kooltelers weten hier over mee te praten. Een rups van het grote koolwitje groeit van 0,2 milligram, het gewicht van een ei, naar 500 milligram, het gewicht van een pop. Een gewichtstoename met een factor 2500 in minder dan twee weken. Voor de groei van 500 milligram lichaamsgewicht wordt 5 gram bladmateriaal gebruikt. Een groep van 50 rupsen consumeert zodoende 250 gram blad. De rupsen die net uit het ei komen zijn klein, en hebben daardoor beperkte reserves in hun lichaam beschikbaar. Ze kunnen zich maar langzaam voortbewegen (2 centimeter/minuut) en hebben dus een beperkte actieradius, naar schatting niet meer dan zo'n 5 meter, die ze zonder voedsel kunnen afleggen. Dit leidt tot de conclusie dat de keuze door de vlindermoeder van een waardplant of groep van waardplanten van voldoende omvang en kwaliteit essentieel is voor een succesvolle ontwikkeling van de rupsen. Het koolwitje proeft de mosterd vòòrdat ze de maaltijd op de menukaart van haar kinderen zet. Op die kaart staat ook maar één menu vermeld.

## De vlinder als chemicus

Koolwitjes zijn, zoals de meerderheid van alle plantenetende insectensoorten (zie hoofdstukken 7 en 8), waardplantspecialisten. De planteigenschappen die ze gebruiken om hun waardplanten te herkennen in de groene zee van planten die ze in hun omgeving aantreffen, zijn in detail bestudeerd op ons laboratorium.

Hoe kun je nu te weten komen welke planteigenschappen een rol spelen in de beslissing van een vlinder om alleen eieren te leggen op kruisbloemige planten? Er zijn om te beginnen minstens vier verschillende typen planteigenschappen die een rol kunnen spelen: kleur-, vorm-, textuur- en chemische eigenschappen. Als we meer willen weten van de chemische eigenschappen van een plant die belangrijk zijn voor de vlinder, is het handig om de rol van kleur, vorm en textuur uit te schakelen door extracten



van de bladeren te maken en deze aan te brengen op een ondergrond of substraat waarop de vlinders wel kunnen landen maar geen eieren zullen leggen, zoals karton. Omdat de vlinders het blad niet beschadigen en dus geen inhoudsstoffen vrijmaken, kan je de extractie van plantenstoffen echter ook beperken tot het verzamelen van stoffen die van het bladoppervlak afkomen. Bijvoorbeeld door het blad kort onder te dompelen in warm water. De verkregen oplossing breng je bijvoorbeeld aan op groen karton en dan kijk je wat de reactie is van legrijpe vlinders. Wat concludeer je wanneer je vaststelt dat op het met oppervlakte-extract behandelde karton eieren worden gelegd, terwijl er niet of nauwelijks wordt gelegd op groen karton waarop alleen water is gespoten? In het extract moeten dus plantenstoffen zitten die de eileg uitlokken of stimuleren. Vervolgens kan met allerlei chemische scheidingstechnieken het extract in zogenaamde fracties worden gescheiden. Deze fracties kunnen afzonderlijk worden getest en deze cyclus kan herhaald worden totdat het aantal plantenstoffen dat in het actieve extract zit steeds kleiner wordt. Uiteindelijk blijft er mogelijk maar één zuivere plantenstof over die op zichzelf het eilegggedrag stimuleert. Met behulp van weer andere chemische methoden kan vervolgens de molecuulstructuur van deze verbindingen vastgesteld worden. In het geval van koolwitjes is deze methode van gecombineerde gedragstoetsen en plantenchemie toegepast en zijn een aantal biochemisch nauw verwante plantenstoffen aangetoond in kruisbloemige planten met de naam mosterdolieglucosiden (glucosinolaten; figuur 3). Ze veroorzaken de typische mosterdsmaak. Deze verbindingen blijken karakteristiek voor kruisbloemige planten. Ze komen daarbuiten alleen voor in een aantal nauw verwante plantenfamilies, zoals de familie waartoe de Oost-Indische kers (*Tropaeolum majus*) behoort (waarop koolwitjes trouwens ook eieren leggen), maar daarbuiten niet. De specialisatie van koolwitjes op kruisbloemigen kan zo herleid worden tot voor deze planten karakteristieke, zogenaamde secundaire plantenstoffen (zie hoofdstukken 7 en 8). Koolwitjes zijn er verzot op en raken er aan verslaafd, insecten die niet op kruisbloemigen voorkomen worden er sterk door afgestoten en vergiftigd. Wanneer koolwitjes mosterdolieglucosiden waarnemen vormt dit een zodanig sterke prikkel voor eilegggedrag dat ze zich laten verleiden tot het leggen van eieren op voor de rupsen totaal ongeschikte substraten, zoals karton. Wanneer mosterdolie-glucosiden worden verneveld over het oppervlak van bonenplanten of door de stengels van deze planten worden opgenomen vanuit een oplossing, leggen koolwitjes daar ook eieren op. Dit terwijl koolwitjes normaal gesproken geen eieren afzetten op bonenplanten, die behoren tot de familie van de vlinderbloemigen.

**Figuur 3**  
Molecuulstructuur van vier glucosinolaten (mosterdolieglucosiden). De atomen zijn met verschillende kleuren aangegeven: groen: koolstof; wit: waterstof; blauw: stikstof; geel, zwavel en rood: zuurstof. De ringstructuur aan de linkerzijde van het molecuul stelt het suiker glucose voor, dit deel van het molecuul hebben alle vier de stoffen gemeenschappelijk. Wanneer de plantencellen beschadigd worden, wordt glucose afgesplitst door een speciaal enzym en komen vluchtige giftige producten vrij, mosterdoliën.

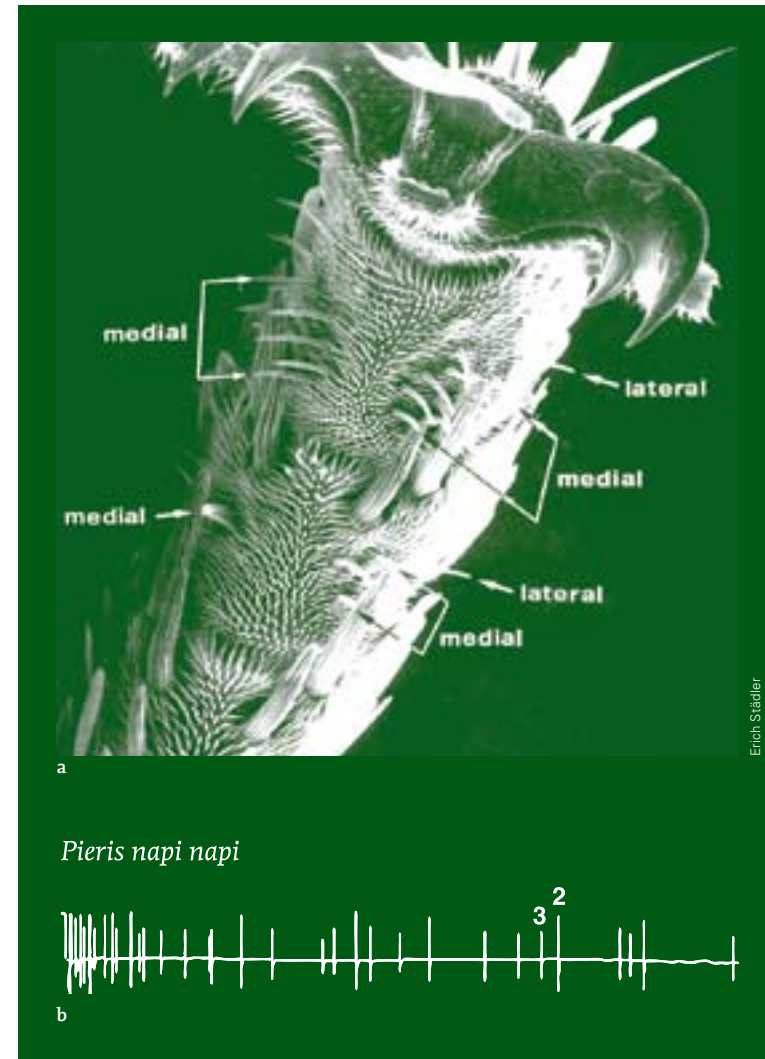


### Box 1 Smaakcellen signaleren stimulerende en remmen-de plantenstoffen

Het ophelderen van de chemische basis van waardplantkeuze is een belangrijke stap in het begrijpen van de opvallende gedragsspecialisatie van het koolwitje. Een logische volgende vraag is hoe koolwitjes in staat zijn om de mosterdolieglucosiden waar te nemen. Hier leveren gedetailleerde gedragswaarnemingen een aanwijzing. Het kenmerkende getrommel op het bladoppervlak suggereert dat de voorpoten een rol spelen. Wanneer de voorpoten worden bestudeerd met een scanning-electronen-microscopie blijken zich aan de uiteinden groepen van haartjes te bevinden die een smaakfunctie hebben (figuur a). Deze zintuighaartjes of sensillen, die slechts circa vijftig micrometer (een micrometer is een miljoenste deel van een meter) lang zijn, hebben één porie in de top waardoor plantenstoffen naar binnen kunnen komen. Vlinders proeven dus niet alleen met hun roltong maar ook met hun poten. Daarnaast hebben ze smaakzintuigen op hun antennen, hun eilegorgaan en op andere monddelen dan de roltong. Op elke poot komen tientallen smaaksensillen voor en in elk sensil zitten vier smaakzintuigcellen, en één zintuigcel die gevoelig is voor buiging van het haartje. In totaal hebben de vlinders op hun poten naar schatting zo'n 525 smaaksensillen met daarin totaal 2100 smaakcellen.

Het is mogelijk de activiteit van de smaakzintuigcellen te registreren en zo de boodschap die de smaakcellen in de poten naar de hersenen sturen als het ware af te luisteren. Wanneer een oplossing van een mosterdolieglucoside met behulp van een uiterst fijn glazen capillair in contact wordt gebracht met de porie in de top van de smaakhaar kan een elektro-fysiologische reactie van de smaakcellen geregistreerd worden (figuur b). Deze reactie bestaat uit een serie actiepotentialen (spikes), elk met een duur van drie milliseconden, waarvan er per seconde tientallen worden 'afgevuurd'. De smaakcel zet dus chemische informatie, de molecuulstructuur van het mosterdolieglucoside, om ofwel codeert deze in een elektrisch signaal dat langs uitlopers van de smaakcel vervoerd wordt naar de hersenen. De hersenen slaan dan aan het rekenen met deze elektrische informatie en nemen deze mee in het bepalen van beslissingen die we als gedrag kunnen waarnemen (zie hoofdstuk 4). Wanneer verschillende typen mosterdolieglucosiden aan deze smaakharen worden aangeboden blijkt dat sommige cellen verschillen in gevoeligheid voor verschillende verbindingen. Niet alleen de molecuulstructuur (kwaliteit) maar ook de concentratie van de mosterdolieglucosiden (kwantiteit) wordt omgezet in een elektrische code: het aantal actiepotentialen per seconde. Stel we vinden verschillen in reactiesterkte op het niveau van de smaakzintuigcel. Dit verschil vinden we dan terug bij het testen van eileg-voorkeur waarin we kunnen zien hoe sterk de verbindingen het eileggedrag stimuleren.

Dat is een opmerkelijk resultaat want dit verband tussen elektro-fysiologische reactie van de smaakcellen en de gedragsreactie vinden we terwijl we de gevoeligheid van maar circa twee procent van het totaal aantal aanwezige smaakzintuigcellen in kaart hebben gebracht. Mosterdolieglucosiden stimuleren één van de vier cellen in de smaaksensillen sterk en de anderen maar een beetje. Waarvoor dienen die andere drie dan? Er blijken ook plantenstoffen te bestaan die eileg bij het koolwitje juist sterk remmen, zoals cardenoliden die in bepaalde kruisbloemige planten voorkomen. Als deze cardenoliden getest worden op de smaaksensillen, blijkt één van de vier cellen al bij lage concentraties sterk geactiveerd te worden. Ook voor deze verbindingen vertonen de smaakcellen verschillen in gevoeligheid afhankelijk van de molecuulstructuur. Zo zien we dat in één smaaksensil cellen die een stimulerend en een remmend effect op het gedrag uitoefenen naast elkaar voorkomen.



Figuur a  
Smaakzintuigharen van vlinders bevinden zich onder andere op de uiteinden, tarsen, van de poten. De foto van het uiteinde voor een van de voorpoten is gemaakt met behulp van een scanning-electronen microscoop. Er zijn twee groepen 'mediale' en twee groepen 'laterale' smaakharen. Bovenin de foto is het klauwtje zichtbaar dat aan het uiteinde van de poot zit. (Gereproduceerd met toestemming van Oxford University Press).

Figuur b  
Electrofysiologische registratie van de activiteit van smaakzintuigcellen in de voorpoot van het klein geaderde witje, *Pieris napi napi* L. wanneer een waterige oplossing van een glucosinolaat wordt aangeboden via de porie in de top van de smaakhaar. De registratie duurt 1 seconde. Er zijn twee typen actiepotentialen te zien, die verschillen in amplitude: type '2' (groot) en '3' (klein). Type '3' is afkomstig van een smaakcel die alleen reageert op glucosinolaten. Type 2 is afgevuurd door een cel die ook reageert op cardenoliden, stoffen die eileggedrag remmen.

### Geen zuivere mosterd

Sommige kruisbloemige planten, zoals de muurbloem (*Cheiranthus cheiri*) en de steenraket (*Erysimum cheiranthoides*) worden niet als waardplanten benut door koolwitjes. Een combinatie van chemische analyse en gedragsonderzoek zoals hierboven beschreven, toont aan dat de mosterdolieglucosiden in deze kruisbloemigen wel degelijk eileggedrag stimuleren als ze gescheiden van andere verbindingen in deze planten werden aangeboden. De weigering van de koolwitjes om deze planten voor eileg te accepteren blijkt gebaseerd op de aanwezigheid van een andere groep van secundaire plantenstoffen, cardenoliden genaamd. Deze stoffen zijn chemisch verwant aan het gif van het vingerhoedskruid (het *Digitalis* toxine). Wanneer deze verbindingen in zuivere vorm aangebracht worden op koolplanten blijken ze het eileggedrag sterk te remmen. Deze planten hebben kennelijk een tweede chemische barrière opgeworpen tegen eileg (en vraat) van koolwitjes en de vlinders hebben op hun beurt sensoren ontwikkeld die deze giftige stoffen signaleren.

## De concurrentie zien en ruiken

Koolwitjes kunnen dus kruisbloemige waardplanten onderscheiden van andere planten en bepaalde ongeschikte kruisbloemigen van geschikte onderscheiden. De subtiliteit in het sensorische onderscheidingsvermogen van koolwitjes gaat nog verder: Ze blijken ook in staat te detecteren dat op een plant al concurrentie aanwezig is. Ze reageren niet alleen op vretende rupsen, maar ook op vraatschade aan bladeren nadat rupsen zijn verwijderd. Dit onderscheidingsvermogen is waarschijnlijk gebaseerd op een combinatie van visuele informatie die door de ogen wordt waargenomen en geurinformatie waargenomen met behulp van geursensillen op de antennen. Beschadigde planten produceren grotere hoeveelheden geurstoffen die dus als signaal voor mogelijke concurrentie kunnen fungeren (zie hoofdstuk 7).

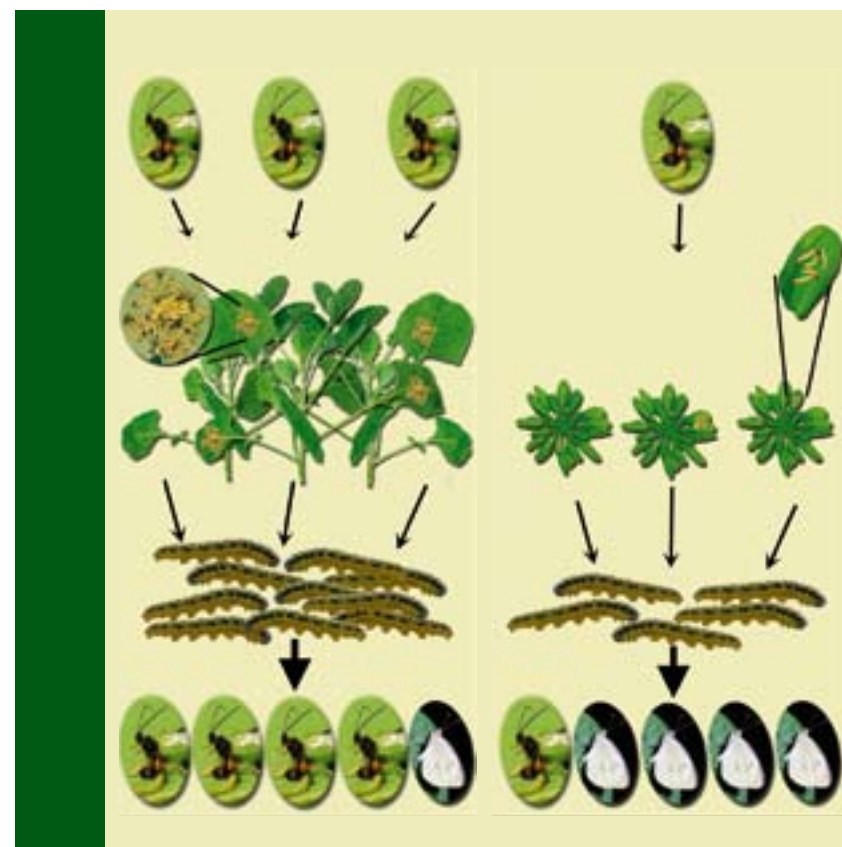
Wat nog meer tot de verbeelding spreekt is dat selectie van waardplanten zonder mogelijke concurrentie al optreedt in een fase waarin nog geen vraatschade aan de plant is aangericht. Wanneer eerder eieren zijn afgezet op een koolplant dan wordt deze vermeden. Deze vermijding treedt ook op wanneer de eieren voorzichtig worden verwijderd, zonder de eieren en het blad te beschadigen. Ook andere bladeren dan die waarop de eieren feitelijk zijn afgezet worden vermeden. Chemisch onderzoek aan veranderingen in de waslaag van bladeren die in contact zijn geweest met vlindereieren heeft laten zien dat de plant op eieren reageert door verbindingen aan te maken die weer waargenomen worden door de vlinders en tot remming van het eileggedrag leiden. De aard van deze stoffen, die al in zeer lage hoeveelheden actief zijn, is onbekend. Ze vormen een uitdaging voor chemici: mogelijk zijn de zintuigcellen van het koolwitje gevoeliger voor deze verbindingen dan het meest gevoelige meetinstrument waarover chemici beschikken. Het zou niet eens het eerste voorbeeld zijn dat insecten chemici verslaan. De stoffen worden pas bemerkt tijdens het trommelen en dus mogelijk signaleerd door de smaakcellen op de poten.

## Het vlinderleven is kort, maar niet te kort om te leren

We hebben besproken dat koolwitjes heel goed in staat zijn om op basis van smaakinformatie, een fijnzinnige beslissing te nemen over de geschiktheid van een plant voor eileg en als voedselbron voor de rupsen. Daarmee is de vraag die we eerder stelden -namelijk: vliegen ze maar wat lukraak rond of zijn ze in staat gericht te zoeken naar waardplanten? - nog niet beantwoord. Wanneer je koolwitjes een keuze aanbiedt tussen twee planten die qua kleur verschillen, bijvoorbeeld licht- of donkergroen en de ene plant bevat een ander profiel van mosterdolieglucosiden dan de andere dan blijkt dat koolwitjes, zowel grote als kleine, de aanwezigheid van hun favoriete plantensoorten associëren met de kleur van het substraat (zie hoofdstuk 4). Dagvlinders hebben een hoog ontwikkelde kleurenonderscheiding ontwikkeld. Ze hebben zes typen visuele pigmenten (rhodopsinen) in hun oogzintuigcellen, terwijl wij mensen er maar drie hebben. Is de associatie tussen de tint groen of andere optische eigenschappen (silhouet van de plant, vorm van het blad, matte of glanzende bladeren) en beloning (het proeven van de mosterdolieglucosiden) eenmaal gelegd, dan past de vlinder haar landingsvoorkeuren aan. Op deze manier verspilt ze minder tijd met het landen en weer opstijgen van planten waarop helemaal geen of als minder gunstig beoordeelde mosterdolieglucosiden voorkomen. De vlinder ontwikkelt op deze wijze een zoekbeeld van geschikte waardplanten zodat op de plantenzie visuele bakens voorkomen die een gericht zoekgedrag mogelijk maken.

## Snel groeien of ontsnappen

Het kiezen van een waardplant met een goede voedingswaarde, waarop de rupsen snel kunnen groeien, is van groot belang. Wanneer een dergelijke plant ook bezocht wordt door natuurlijke vijanden, dan is alle investering in zoekgedrag voor niets geweest. Bepaalde soorten koolwitjes vertonen een eilegvoorkeur voor kleine, onopvallende kruisbloemigen die vooral op schaduwrijke plekken voorkomen en bovendien een lage voedselkwaliteit bezitten. Dat lijkt onaangepast gedrag, althans wanneer de insect-plantrelatie geïsoleerd wordt bestudeerd. Wanneer de overleving van de rupsen op dergelijke planten in het veld wordt gevolgd, blijkt dat deze beduidend hoger was dan op grote planten in het volle zonlicht, waarop de rupsen sneller groeien. Dit onverwachte verschil wordt veroorzaakt doordat sluipwespen en sluipvliegen de rupsen op de beschaduwde planten kennelijk minder vaak vinden dan op de grote opvallende planten (figuur 4). Dit is een fraai voorbeeld van wat in de ecologie wordt aangeduid als het opzoeken van een 'vijandvrije ruimte'. De natuurlijke selectie die parasitaire insecten of roofvijanden uitoefenen heeft tot de evolutie van waardplantvoorkeur geleid die de ontwikkelingssnelheid van rupsen weliswaar verlaagt, maar de kans op ontsnapping aan natuurlijke vijanden verhoogt. Het laat zien dat de natuurlijke omgeving allerlei niches herbergt die alleen aangetoond kunnen worden door gedetailleerde waarnemingen te doen onder veldomstandigheden. Dagvlinders als koolwitjes zijn voor dit type biologisch onderzoek zeer geschikt en kunnen ons nog veel leren over de evolutie van biologische interacties.



**Figuur 4**  
Illustratie van vijandvrije ruimte ("enemy-free space"). In de linkerhelft is te zien hoe op grote koolplanten veel eieren gelegd worden door koolwitjes, wat leidt tot grote aantallen rupsen per plant. Deze planten hebben een hoge voedselkwaliteit en de rupsen groeien snel. Er is echter een grote kans dat sluipwespen deze rupsen vinden via geurproductie van de planten en dit leidt ertoe dat het succes van voorplanting laag is (veel sluipwespen en weinig vlinders).

In de rechterhelft zien we de situatie voor kleine, onopvallende zandzakjes (behorend tot dezelfde plantenfamilie als kool) die in de schaduw groeien. Elk plantje biedt weinig voedsel en van een geringe kwaliteit en de rupsen groeien traag. Deze rupsen zijn moeilijk te vinden voor de sluipwespen, waardoor het aantal nakomelingen van elke vlinder uiteindelijk groter is (meer vlinders en slechts enkele uitvallers als gevolg van parasitering door de sluipwespen).

foto's Hans Smid