



Waar Chaudière en Ninglinspo samenvloeien.

Foto J. Th. ter Horst.

DE EXCURSIE NAAR DE NINGLINSPPO IN BELGIE

Met twee bomvolle touringcars moest worden gereden, om alle leden, en ook de talrijke introducés, te kunnen vervoeren, die zich voor deze excursie hadden opgegeven. Gezamenlijk werden de merkwaardige erosieverschijnselen bekeken, op het punt, waar de Chaudière en de Ninglinspo samenvloeien, zie foto. Daarna viel het gezelschap uiteen in een aantal groepjes, die alle langs verschillende wegen door de diep ingesneden rivierdalen opklommen tot in het rand-

gebied van de Hautes Fagnes. Volgens de plannen van de leider, Dr. Dijkstra, werd op de heenweg gebotaniseerd in het kalkrijke gebied van Tilff in het dal van de Ourthe. Helaas bleek ook hier de grote vertraging in het uitlopen der gewassen onder invloed van het koude voorjaar. Op de terugweg werd nog even uitgestapt te Remouchamps om een chantoir te bezichtigen, een spleet in het ook hier kalkrijke gesteente, waar een riviertje onder de grond verdwijnt. Het water van een aantal riviertjes zoekt zijn weg door de grot van Remouchamps, en heet daar de Rubicon.

HISTOLOGISCHE STUDIE VAN DE METAMORFOSE BIJ ENKELE FORMICIDAE (HYMENOPTERA)

door

L. CARETTE

(Zoölogisch Instituut, afdeling Entomologie, Leuven)

Onze studie van de inwendige morfologie in verband met de metamorfose steunt op mikroskopische sneden en enkele totaalpreparaten van een dertigtal larven en een veertigtal nimfen van *Formicinae* en *Myrmicinae*.

Steeds hebben we fixatie in het luchtledige toegepast. Het materiaal werd in het begin bewaard in alcohol 60 pct, na geleidelijke deshydratatie, later in „bouin hollandse” dat een uitstekende fixator voor mierenlarven blijkt te zijn.

Als kleuring voor de mikroskopische sneden werden vooral „trichroom van Masson” en „hemaluin-eosine” toegepast. Op levend materiaal werd zowel methyleenblauw als aniline benut. Bij gebruik van methyleenblauw bleek echter dat de larven van *Myrmica laevinodis* eerst gedurende enkele uren in alcohol 40 pct moeten gedompeld worden, wil de kleurstof binnendringen. Op deze wijze waren wij in staat de ligging van het zenuwstelsel zeer duidelijk te volgen. Bij *Formica rufa polyctena* gaf deze methode echter geen resultaat. Wel konden wij met behulp van aniline zowel bij *polyctena* als bij *laevinodis* de stigmata, evenals de tracheestammen langs de huid, aantonen.

Al onze beschouwingen over de inwendige morfologie steunen op waarnemingen bij *For-*

mica rufa polyclena, *Formica fusca*, *Lasius niger*, *Lasius flavus*, *Myrmica laevinodis*.

De larven die zich voorbereiden op de metamorfose, waarin de meeste omvormingsprocessen plaats grijpen, zijn reeds enigszins verschillend van de larven die in volle groei verkeren; wij hebben daarom de algemeen aanvaarde benaming „semipupa” behouden; wij waren er ons nochtans van bewust dat er geen scherpe grens te trekken is en dat dit onderscheid morfologisch zowel als fysiologisch niets betekent. Wij hebben de benaming „praenimf” gebruikt voor de fase die pas het meconium heeft afgescheiden. Zodra de laatste vervelling is opgetreden hebben wij gesproken van nimf (zie figuur 1).

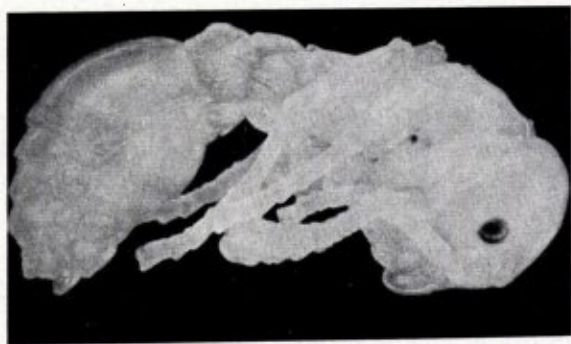


Fig. 1. Nimf van *Myrmica laevinodis*.

De dikke larvale huid omhult nog de semipupa, terwijl de nimfale huid reeds gevormd is. De insnoering achter de thorax heeft eveneens plaats gehad. Aan het einde van de larvale periode treedt er een vervelling op, tijdens de nimfale periode heeft er nog één plaats, waarbij de imaginale huid wordt gevormd. Immers, na het spinnen van de kokon en het verwijderen van het meconium, is de praenimf enkel bedekt door de nimfale huid. Wat later draagt zij de aanleg van de imaginale huid (figuur 6).

Opvallend is de sterke ontwikkeling van de vleugelspieren bij de nimfen van geslachtsdieren. Ook bij de semipupa zijn deze spieren reeds zichtbaar. In dit laatste stadium verkeren de vleugelspieren nog in volle histogenese en histolyse. Tussen de spierfibrillen bevonden zich immers op meerdere plaatsen bloedcellen, die een rol moeten spelen in het vervoer der afbraakprodukten.

De adipocyten zijn reeds bij de eilarve aanwezig, maar nemen in de loop der ontwikkeling sterk in omvang toe; zo zagen wij bij larven van *Myrmica laevinodis* een aangroei van 10,3 tot 49,2 micron. De eiwitdruppels der adipocyten waren roze tot donkerrood gekleurd bij *polyclena* en bij *laevinodis*. Bij *Lasius niger* waren er eveneens blauw gekleurde. Rood gekleurde eiwitten zijn basisch en dus zuurloevend, terwijl de zure eiwitten blauw gekleurd zijn doordat zij de basische aniline aantrekken.

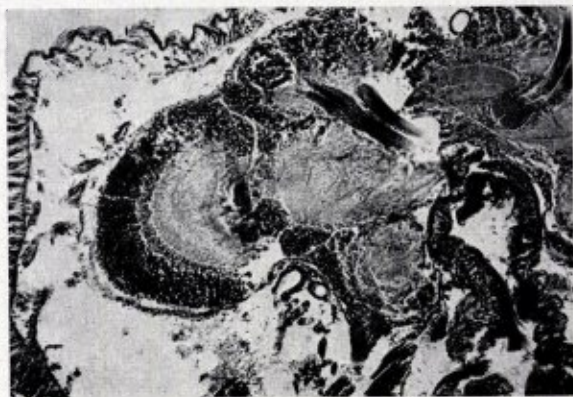


Fig. 2. Kopzenuwstelsel van een praenimf van *Formica rufa polyclena*.

De cefalisatie is voltooid. De oogdiscus is gedifferentieerd doch de facetogen zijn nog niet aan de oppervlakte getreden. De zenuwtak die later naar de sprieten zal lopen is reeds zichtbaar (bovenaan in het midden). Onderaan ligt het suboesofagaal ganglion en rechts hiervan de oesofagus (L. 49, Maasbracht, 2/V/1959).

Het zenuwstelsel (zie figuur 2) behoudt tijdens de metamorfose zijn volledige individualiteit; we willen hierop zeer sterk de nadruk leggen. Hier treedt geen histolyse op, dit blijkt uit al onze preparaten. Wat er wel gebeurt is differentiatie, dit wil zeggen dat de buitenste zenuwcellen van de schors der ganglia sterk in grootte toenemen bij de nimf en dat de ganglia min of meer gaan verschuiven. Zo ligt bij de eilarve van *Myrmica laevinodis* in ieder segment één ganglion. Bij oudere larven liggen de ganglia verder van elkaar verwijderd, vooral in de voorste segmenten en worden de zenuwvezels langer. Bij de semipupa schuiven de ganglia weer naar elkaar toe, maar er treedt nog geen versmelting op. Bij de nimf vinden wij een duidelijke oogdiscus

met sprietzenuwpaar, een suboesofagaal ganglion, een prothorakaal ganglion, een metathorakaal ganglion waarmee het eerste abdominaal ganglion versmelt; in de petiolus ligt het tweede, onder de krop het derde en vierde, onder de maag de vier overige abdominale ganglia.

Bij koninginnen van *rufa polyclena* versmelt het eerste én het tweede abdominaal ganglion met het metathorakaal; het derde abdominaal ganglion ligt onder de krop, het vierde en het vijfde onder de maag, het zesde, zevende en achtste smelten samen en liggen vlak bij de geslachtsafvoerwegen. Er treedt dus in het zenuwstelsel een sterke verschuiving op: de ganglia liggen niet meer in het segment waartoe zij oorspronkelijk behoorden. Alle ganglia van het abdomen schuiven min of meer naar voren. Terwijl het eerste thorakaal ganglion ver van het tweede ligt, is de afstand tussen het tweede en het derde reeds veel kleiner (zie figuur 6).

Van de endokriene klieren vonden wij de prothorakale klier het mooist gedifferentieerd bij „saffraankleurig”. Deze klier ligt in de prothorax en strekt zich uit aan beide zijden van het ganglion dat tot dit segment behoort. Zij bestaat uit tamelijk hoge, roodgekleurde, polygonale cellen met donkerblauwe kern, die een lumen omgeven en is het best zichtbaar in overlangse doorsneden.

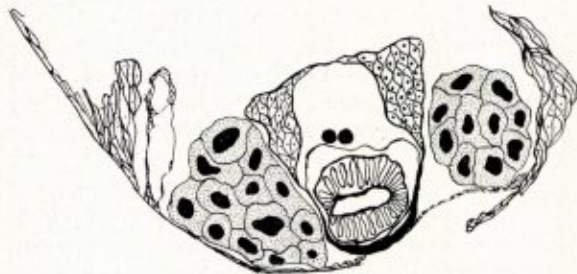


Fig. 3. Corpora allata en corpora cardiaca.

In het midden liggen, aan beide kanten van de oesofagus en eerder rond van vorm, de corpora allata. Iets hoger liggen langwerpiger van vorm, de corpora cardiaca. Juist boven de oesofagus ligt de eindzenuwstreng.

De corpora cardiaca (zie figuur 3) bevinden zich juist achter het hypocerebraal ganglion, boven de oesofagus en opzij van de zenuwstreng

en zijn langwerpig van vorm. Zij worden het duidelijkst gedifferentieerd met „trichroom van Masson”. Zij bestaan uit bleek gekleurde cellen. De corpora allata liggen achter de corpora cardiaca, links en rechts onder de zenuwstreng en opzij van de oesofagus. Zij zijn eerder rond van vorm en bestaan uit donker gekleurde cellen. In horizontale sneden van *Formica rufa polyclena* strekken zij zich uit over een hoogte van 100 micron.

Wat het spijsverteringsstelsel betreft, kunnen wij het volgende opmerken. Wij zijn er van overtuigd dat de faeces in het larvale stadium omhuld wordt door de peritrofische membranen. Al onze mikroskopische sneden tonen dit aan; ons inziens worden deze membranen door cellen van de promesenteronring gevormd.

Een deel van de einddarm, voornamelijk het rectum met de zes rectale klieren, ligt sterk lateraal bij de vrouwelijke *Formicinae* (zie figuur 4); de reden hiervan moet ons inziens gezocht worden in het feit dat de mierenzuurklier en haar afvoerweg steeds centraal gelegen zijn, zodat de darm opzij geschoven wordt. De rectaalpapillen differentiëren zich pas tijdens de nimfale fase.

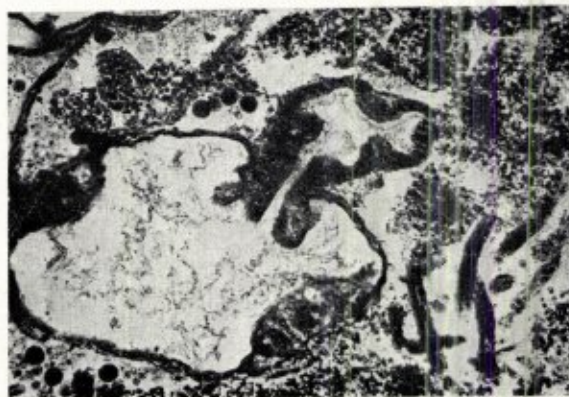


Fig. 4. Rectum, rectale klieren en malpighische vaten bij *Formica rufa polyclena*.

Links onderaan ligt het wijde rectum, waarin de dunne darm uitmondt. Links en rechts bevinden zich twee rectaal papillen in het rectum. Rechts liggen verschillende sneden van malpighische vaten (L. 49, Maasbracht, 2/V/1959).

Het gonadenstelsel waarover wij in de literatuur zo schaarse gegevens vonden, werd door ons grondig histologische bestudeerd. De ovaria der geslachtslarven liggen lateraal van de darmzak naar de caudale zijde toe. Zij nemen in omvang toe bij de praenimf. Bij de nimf ontwikkelen zich de afvoerwegen, evenals de spermatheca en de bijklieren.

De testis zijn bij de larven een langgerekt abdominaal orgaan (zie figuur 5). De ontwikkeling van de afvoerwegen en de bijklieren komt echter slechts bij de nimf tot stand. De lichtblauw gekleurde cuticula liet ons toe de weefsels van ektodermale oorsprong duidelijk te onderscheiden.

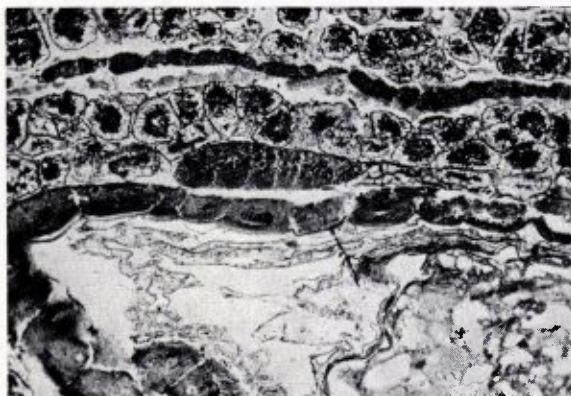


Fig. 5. Aanleg van de mannelijke gonaden bij *Formica rufa polyclena*.

Dorsaal van de maagzak, waarin de peritrofische membranen duidelijk te zien zijn, ligt een langgerekt orgaan: de testis. Zij bestaan uit blaasjes van ongelijke grootte en zijn omgeven door een membraan, het scrotum. Meer naar boven vindt men de bloedbaan waarvan de pericardiale cellen zichtbaar zijn. Overvloedig vetweefsel is aanwezig, met stervormige kern en duidelijke celwand (L. 49, Maasbracht, 2/V/1959).

De bijklieren differentiëren zich tijdens de nimfale instar bij koninginnen van *polyctena*. Hun blind uiteinde begint ongeveer ter hoogte van het ileum en zij zetten zich vervolgens links en rechts van de mierenzuurklier zeer kronkelig voort om in de bursa copulatrix dorsaal en juist achter de spermatheca uit te monden (zie figuur 6).

Bij de mannetjes is het verloop van de bijklieren enigszins verschillend. Bovendien ligt hier nog een zeer grote klier, met ander uitzicht

en gevormd uit brede cellen, aan de bovenrand van de ductus ejaculatorius. De wand der bijklieren zelf is tamelijk dik en opvallend. Hij bestaat uit een dunne cuticula en een laag hoge maar zeer smalle, paars gekleurde cellen met ovale kern, naar de top toe van de cel gelegen, terwijl het basale deel ons hol en sereus voorkomt.

De spermathecaklier, die wij bij koninginnen vonden, bestaat slechts uit enkele cellen, tegen de spermatheca aangedrukt.

De cellen der malpighische vaten groeien tijdens de larvale periode sterk aan, bijvoorbeeld bij de larven van *Myrmica laevinodis* van 6 tot 53 micron. De larvale malpighische vaten ondergaan fagocytose op het ogenblik der metamorfose, zoals duidelijk te zien was bij een praenimf van de bosmier *rufa polyclena*. Een beginnende differentiatie van de imaginale malpighische vaten bemerkten wij bij een semipupa van deze mier, terwijl we bij de nimfen een twintigtal van deze vaten konden onderscheiden (zie figuur 6).

Vier spinklieren strekken zich dorsaal en ventraal aan elke hoek van de maag uit bij *polyctena* larven. Hun verloop is bijna rechtlijnig, terwijl hun grote cellen, evenals die der malpighische vaten, paars gekleurd zijn. Ze dragen echter geen staafjesrand. De sekretie in het lumen is paarsblauw gekleurd. De fagocytose van de spinklieren grijpt plaats tijdens het praenimfstadium en zo snel dat er bij de nimf niets meer van te merken valt. Bij *Myrmicinae*, die immers geen kokon spinnen, komt ons inziens de sekretie van de labiale klieren in de maag terecht om gelijktijdig met het meconium verwijderd te worden.

De mierenzuurklier differentieert zich bij de nimf der vrouwelijke *Formicinae* en ligt in het laatste gedeelte van het abdomen, dorsaal en mediaan en is omgeven door veel bloedcellen (zie figuur 6). De afvoerweg is breed en komt centraal naar beneden, zodat de dunne darm en het rectum opzij geduwd worden. De wand bestaat uit dunne platte cellen, die diep blauw gekleurd worden door „trichroom van Masson”. De aanwezigheid van de lichtblauw gekleurde cuticula toont aan dat deze klier van ektodermale oorsprong is. De uitmonding van de mierenzuurklier ligt juist achter de genitale opening. Bij

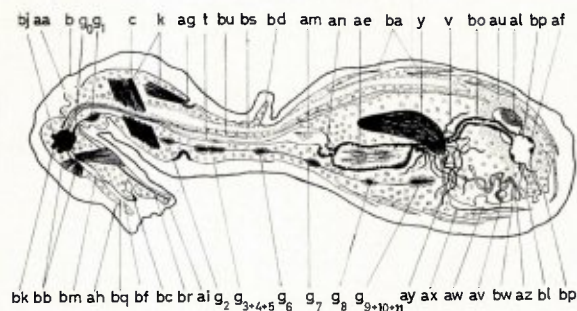


Fig. 6. Longitudinale doorsnede door een koningin-nimf van een bosmier (*Formica rufa polycytena*), schematisch.

aa: aanleg van de imaginale huid	bj: sprietganglion
ae: maag met secretie	bk: oogganglion
af: rectale klieren	bl: afvoerweg van de mierenzuurklier
ag: fragma	bm: farynx
ah: labrum	bo: dunne darm
ai: labium	bp: rectum
al: mierenzuurklier	bq: epifarynx
am: krop	br: speekselgang
an: proventriculus	bs: luchtzak
au: bloed	bu: bloedvat
av: spermatheca	bw: vulva
aw: bursa copulatrix	c: vetweefsel
ax: oviductus communis	g ₁ , g ₂ ... ganglion 1, 2...
ay: oviductus lateralis	g ₀ suboesofagaal ganglion
az: bijklieren	k: thorakale spieren
b: nimfale huid	t: oesofagus
ba: segmenten	v: imaginale malpighische vaten
bb: kopspieren	y: ovaria
bc: salivarium	
bd: schub	
bf: cibarium	

oude nimfen en schijnimago's neemt de mierenzuurklier sterk in omvang toe, om zich dorsaal en mediaan over de gehele lengte van het gaster uit te strekken, juist onder het dorsale bloedvat.

Summary

All investigations were carried out on *Formica rufa polycytena*, *Formica fusca*, *Lasius niger*, *Lasius flavus* and *Myrmica laevinodis*. In general, the ring of constriction between the thorax and abdomen can already be discerned in the semipupa; that is to say, before the loss of meconium.

The nymphs of future sexual individuals have exceptionally well developed wing muscles.

The presence of hystolysis in the nervous system during metamorphosis has not been demonstrated by any of our slides.

About twenty small malpighian tubules have been located in the nymph of *Formica rufa polycytena*, differentiation beginning in the semipupa.

While the genital system is already formed in the semipupa, full differentiation of this system is only to be found in the nymph.

In the *Formicinae* the acid gland of the queen is only differentiated from the young nymphal stage on.

Literatuur

- BERLESE, A., 1899, Vorgänge, welche während der Nymphosis der metabolischen Insekten vorkommen. Zool. Anz., 24, blz. 514-521.
- BIER, K., & MEYER, G. P., 1952, Ueber die Struktur der peritonealen Hülle des Formicidenovars. Zool. Anz., 148, blz. 317-324, 8 fig.
- GLOCKNER, W. E., 1957, Ueber Schnuerversuche an Formiciden während der Metamorphose. Ins. soc., 4, blz. 83-90, 3 fig.
- JANET, Ch., 1902, Anatomie du gaster de la *Myrmica rubra*. Carré, Paris, 68 blz., 8 pl., 19 fig.
- JANET, Ch., 1907, Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial, chez la reine de la fourmi (*Lasius niger*). Ducourtieux, Limoges, 149 blz.
- KARLSON, P., 1954, Biochemische Probleme der Insektenmetamorphose. Zool. Anz. Suppl., 18, blz. 68-85.
- KUSMENKO, S., 1940, Ueber die postembryonale Entwicklung des Darmes der Honigbiene und die Herkunft der larvalen peritrophischen Hüllen. Zool. Jb. Anat., 66, blz. 463-550, 4 pls., 12 fig.
- SCHMIEDER, R., 1928, Observations on the fat-body in *Hymenoptera*. Morph., 45, blz. 121-174, 6 pl.
- VALENTINI, S., 1952, Sur l'adaptation des larves de *Formicoidea*. Ann. Sc. nat., 13, blz. 249-276, 30 fig.

BOEKBESPREKING

Grondslagen der Algemene Geologie door Dr. B. G. Escher, oud-hoogleraar aan de rijksuniversiteit te Leiden. 11e druk. 442 blz., 501 illustr. en 7 kaarten, 1962. Uitg. Wereld-Bibliotheek, Amsterdam—Antwerpen. Prijs geb. f 29,50, over leden van de W.B. f 24,75.

Dit boek is voor het eerst verschenen in 1917 onder de naam „De gedaanteveranderingen onzer aarde” in de serie Encyclopedie in monographiën. In 1920 verscheen hiervan de tweede onveranderde druk. Dat was mijn eerste kennismaking met de geologie. Ik vond het een charmant boek, dat ik meermalen gelezen heb. Geleidelijk is dit uitgroeid tot een groot en voornaam