

1 DECEMBER 1936

AFLEVERING 8.



NADruk VERBODEN.

Opgericht door E. HEIMANS, J. JASPERS Jr. en JAC. P. THIJSSE.

REDACTIE :

Dr J. HEIMANS, AMSTERDAM.

Dr JAC. P. THIJSSE, BLOEMENDAAL.

ADRES DER REDACTIE :

Dr JAC. P. THIJSSE, BLOEMENDAAL.

UITGAVE VAN :

W. VERSLUYS TE AMSTERDAM.

ADMINISTRATIE :

2e OOSTERPARKSTRAAT 223, AMSTERDAM.

POSTCHEQUE EN GIRO 15205.

GEM. GIROKANTOOR AMSTERDAM V. 6482.

BANKIERS: INCASSOBANK

(Bijk. Linnaeusstraat).

PRIJS PER JAAR f 6.50 BIJ VOORUITBETALING.

EENVOUDIGE PROEVEN OVER DE ZIN- TUIGFUNCTIES VAN LARVE EN IMAGO VAN DE GEELGERANDE WATERTOR.

Herhaaldelijk bereikte me van leraarszijde het verzoek, om wat meer bekendheid te geven aan de verschillende waarnemingen en proefjes aan levende dieren die de Leidse studenten in de biologie in hun derde studiejaar te verrichten krijgen. Verscheidene er van zouden zich voor de middelbare school goed lenen.

Ik had daartegen aanvankelijk verschillende bezwaren: vooreerst wordt het „ethologie-practicum” pas gedurende enkele jaren gegeven en staat het dus nog geheel in de kinderschoenen; verder is lang niet elke proef, die we in Leiden doen, als lesproef geschikt, niet alleen door het verschil in beschikbare tijd, maar ook door allerlei andere omstandigheden. Een proef moet, naar me lijkt, om in de klas bruikbaar te zijn, snel aflopen, weinig kans hebben, om onder invloed van wisselende omstandigheden te „mislukken”, demonstratief te vertonen zijn, geen ingrijpende, wreed aandoende

operaties nodig maken enz. Nu zijn de waarnemingen die in de litteratuur beschreven zijn (wij gaan steeds van reeds verrichte onderzoeken uit en beperken die of breiden ze uit, al naar wens) al lang niet alle voor ons derdejaars practicum geschikt. De weinige die wel geschikt zijn, zijn maar voor een klein deel voor het V.H. en M.O. ook bruikbaar. Vandaar dat de keus nog beperkt is. In de loop van de volgende jaren zal dat wel beter worden.

Veel van wat we in het Septembernummer over onze gewone stekelbaars meedeelden, leent zich goed voor demonstratie in de klas. Nu komt een geheel ander dier aan de beurt, evenals de stekeltjes voor ieder verkrijgbaar: de geelgerande watertor. Ik zal hieronder beschrijven, hoe met zeer eenvoudige middelen en in korte tijd een paar proeven een aardig inzicht in de wijze van oriëntatie van *Dytiscus* en zijn larve kunnen geven. Als niet-leraar zal ik wellicht niet de beste keuze uit mijn stof gemaakt hebben; elk kieze er uit wat hem lijkt!

Wie bezwaren tegen de toe te passen amputaties heeft, neme genoeg met de proeven aan het intakte dier.

Natuurlijk is dit stukje niet uitsluitend voor leraren bedoeld; iedere aquarium-liefhebber kan ze gemakkelijk uitvoeren. De wijze van behandeling is met het oog op de ruimte, die ik er voor durfde vragen wat beknopt; ik hoop echter dat ik daardoor niet onbegrijpelijk ben geworden. Voor opmerkingen houd ik me aanbevolen; tot nadere inlichtingen ben ik gaarne bereid (adres: Zoölogisch Laboratorium, Kaiserstr. 63, Leiden).

I. *De Kever*

In tegenstelling met de larven, die voor hun snelle groei een grote hoeveelheid voedsel nodig hebben, eten de imago's heel weinig. Willen we dus proeven over het voedselzoeken van de kevers doen, dan moeten we ze eerst enige tijd laten hongeren, en de praktijk heeft geleerd, dat we moeten zorgen, twee weken voor het begin der proeven onze kevervoorraad in de bakken te hebben. Gedurende die twee weken mogen ze gerust hongeren. Willen we ze een langere periode bewaren, dan is het voldoende, als we eens per week een stukje vlees aan een draadje in het aquarium ophangen, dat we na één of twee dagen weer er uit halen. Ongeveer 1 cm³ per kever is genoeg, in de zomer is wel iets meer nodig.

In een niet te kleine voorraadbak, waar gerust een tiental kevers bij elkaar mag wonen, hebben we goede gelegenheid, de lichaamsbouw en de bewegingen van de kevers te bekijken. Het zijn prachtige zwemmers; vooral hun achterste pootpaar doet het werk: die roeien het dier vooruit. Mooi zijn de doelmatige inrichtingen aan die roeipoten: ze kunnen maar in één vlak bewegen, en zitten in de andere richtingen als vastgeklemd. Prachtig is ook het spel van de harenzoom langs de poot; bij elke slag staan ze wijd uit en vormen een groot blad, bij de terugslag vouwen ze zich soepel tegen de poot aan. Het bekijken van zulk een poot onder de loep of vergroot projecteren is de moeite waard (fig. 1). Hebben we toevallig ook pikzwarte watertorren, en een gewone loopkeversoort levend bij de hand, dan is duidelijk het verschil in takt

van de poten bij de voortbeweging te demonstreren; alleen *Dytiscus* beweegt linker en rechter gelijknamige poot tegelijk. Het ademen gebeurt aan de oppervlakte: de punt van het achterlijf wordt boven water gebracht, en tussen dekschilden en lichaam wordt lucht ververst, die als voorraad in verbinding met de tracheeën blijft staan, als de kever onder water is (fig. 2). Bekend zijn de preparaatjes van de stigmata met hun zeefinrichting.

Als we bij de kevers een aantal kikkervisjes doen, kunnen we het prooivangen goed zien. Al kort na het inbrengen van de kikkervisjes zien we opwinding onder de kevers, ze gaan sneller zwemmen, schokken wild het aquarium rond, en vroeg of laat zwemt er een tegen een kikkervis op, en meteen grijpt hij toe. Dat doet hij met zijn voorste poten, die we eigenlijk nu pas zien. Het nauwkeurig be-



Fig. 2. *Dytiscus*: ademhalende kever.

zien van die voorpoten is al evenzeer de moeite waard. Met het blote oog al is te zien, dat de kikkervis stevig tussen de poten verankerd zit; onder de loep blijkt, dat de eindklauwen van het laatste tarslid, die naar binnen wijzen, de prooi tegen een paar enorme stekels van de tibia aanduwen, een soortgelijke klem als de bidsprinkhaan er op na houdt (fig. 3). Met de sterke kaken wordt de prooi dan bewerkt; vooral de voorkaken of mandibels zijn hierbij een machtig hulpmiddel.

Als we nauwkeurig het gedrag volgen van een *Dytiscus* die een kikkervis grijpt, of liever nog van een die misgrijpt (dat gebeurt dikwijls), krijgen we al een vermoeden, op grond van welke prikkels hij hem vindt. Het volgende protocol geeft hiervan een voorbeeld.

„1 Mei 1936, 10 uur. Dyt. 1 krijgt een levende kikkervis in zijn aqua-

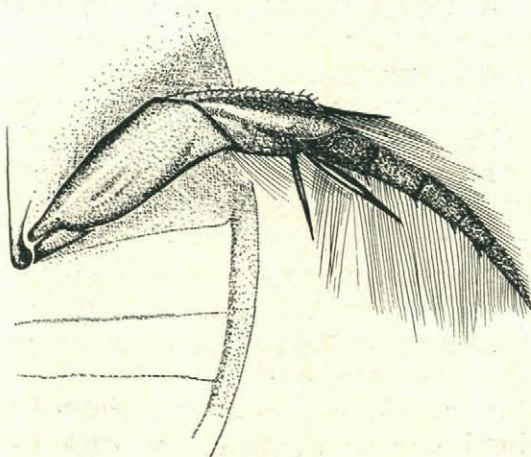


Fig. 1. *Dytiscus*: Linker achterpoot van een ♂, van de buikzijde, om de zwemborstels in uitgespreide stand te tonen.

zwemt hij, al stotend tegen de bodem, in korte zigzagbanen rond, steeds op ongeveer dezelfde plek blijvend. Zijn antennen, liptasters en kaaktasters zijn daarbij in voortdurende beweging, zijn voorpoten houdt hij iets gespreid, gereed om toe te grijpen. Al tollend stoot hij met de antennen tegen het kikkervisje en grijpt meteen toe met de poten. Op hetzelfde ogenblik zwemt de kikkervis snel een eindje weg, en *Dytiscus* grijpt mis. *Dytiscus* volgt nu zijn prooi niet, maar blijft feller dan tevoren tollen op de plek, waar het kikkervisje zo lang gelegen heeft. Dit ligt nu nog geen 10 cm verder, maar daar merkt de kever blijkbaar niets van. Na een tijdje wordt hij weer kalmer, en gaat hij weer rustig over de bodem zwemmen. Na een poosje komt hij zo weer in de buurt van het kikkervisje, en weer gaat hij tollen, weer raakt hij de kikkervis aan, weer mist hij hem en weer blijft hij na het wegzwemmen van het kikkervisje tollen op de oude plek. Dan wordt hij weer kalmer en de hele geschiedenis herhaalt zich een derde keer. Dan halen we de kikkervis uit het aquarium”.

De rol van optische prikkels

Dit is de aanleiding tot onze proeven. We kregen de indruk, dat gezichtsprikkels voor de kever van geen belang waren, hij gedroeg zich alsof hij de kikkervis niet kon zien. Ons eerste werk was dus, kikkervissen aan te bieden, die de kever onmogelijk ruiken of voelen kon, maar alleen zien: we hielden voorzichtig kikkervisjes in een glasbuisje voor de kever¹⁾. Bij al de proeven die nu volgen, hielden we de kevers in kleine geheel glazen bakken, b.v. $20 \times 20 \times 20$ cm; in elk bakje één kever, die zijn eigen nummer kreeg; er overheen een stukje horretjesgaas, want de kevers willen nogal eens gaan vliegen. Vóór elke proef brachten we vers water in. Hangen we in zulk een bakje een reageerbuis met kikkervisjes, of met een tiendoornige stekelbaars er in, dan toont geen enkele reactie van de kever, dat hij enige verandering in zijn omgeving heeft gemerkt. Geen enkele keer tolt hij, hij grijpt nooit toe, en zwemt herhaaldelijk vlak langs de buis zonder er op

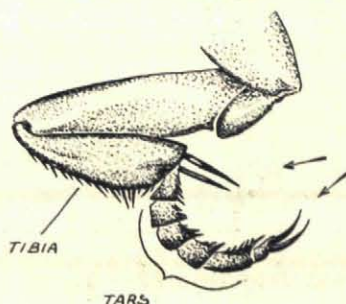


Fig. 3. *Dytiscus*: rechter voor-poot van een ♀, om de grijpin-richting te laten zien, van voren. De andere poten hebben wel de tibia-dorens maar niet de sterke buiginrichting aan de tars.

te reageren. We hebben zorg gedragen, dat de buis goed schoon was, en dat er bij het inbrengen van de kikkervisjes geen water uit de kikkervisjesbak buiten langs de buis gedropen kan zijn.

„Optische prooidieren” worden dus niet gevonden. We kunnen ook de andere weg volgen, en de ogen van het dier buiten werking stellen. Dat kan zonder het dier te beschadigen, door een kapje van zwarte lak over de ogen aan te brengen. Men lost wat schellak in sterke alkohol op en wrijft het met zwarte poederverf of met O.I. inkt

1) Glas schermt wel een deel van het spectrum af, niet zichtbaar voor ons, maar misschien juist wel voor de kever.

tot een dik papje aan. Doordat het oog van *Dytiscus*, zoals alle insektenogen, door een vrij dikke chitinelaaag bedekt is, kan men het gewoon dichtlakken (vooraf en er na goed laten drogen aan de lucht) zonder dat men de levende weefsels beschadigt. Een dier dat zo behandeld is, vindt zijn kikkervissen blijkbaar zonder moeite. Gezichtsprikkels zijn dus van geen of ondergeschikt belang; de kever ziet zijn prooi niet of heel slecht. Dit is verrassend genoeg, want als we het oog onder een sterke loep bezien, dan blijkt het opgebouwd te zijn uit een zeer groot aantal fijne facetten, en daaruit zou men tot een betrekkelijk fijn vorm-onderscheidingsvermogen concluderen.

Kan *Dytiscus* zijn prooi ruiken? Zijn gedrag bij het vangen van een kikkervis doet vermoeden, dat er om een kikkervis heen een sfeer van „kikkervisgeur” komt te hangen, die door *Dytiscus* bemerkt wordt. Dit is op verschillende wijzen te toetsen.

De rol van chemische prikkels

We wachten totdat een *Dytiscus* in de hoek van zijn aquarium een beetje tot rust gekomen is (onnodig nog eens te zeggen, dat het water voor de proef verversst moet zijn). Dan brengen we met een pipet voorzichtig wat water uit een bakje, waar we een tijdje een groot aantal kikkervissen hebben laten zwemmen, in de tegenovergestelde hoek, zorgend, dat het water zeer langzaam uitstroomt, zodat het „kikkervissenwater” in die hoek blijft. Wanneer nu de kever rond gaat zwemmen, treedt dadelijk het tollen op, zodra hij in de bewuste hoek komt. We kunnen dit nog demonstratiever doen, door het kikkervissenwater met wat karmijn te kleuren, zodat men de geurwolk kan zien hangen. Schoon water met karmijn, ter controle ingebracht, veroorzaakt geen tollen. Het zou kunnen zijn, dat het dier de stromingen in het ingebrachte water merkte. Dit kunnen we uitschakelen door een dier te brengen in een bak met kikkervissenwater, die van tevoren goed omgeroerd is. Ook daarin gaat *Dytiscus* onmiddellijk tollen. In een bak met schoon water doet hij dat niet. Wel gaat hij altijd na het overbrengen een korte tijd woest rondzwemmen, maar terwijl hij in een bak met schoon water dan tot rust komt, gaat hij in een bak met kikkervissenwater systematisch tollen. Niet alleen kikkervisjes ruikt hij, ook water waarin stekelbaarzen hebben rondgezwommen doet hem tollen, en ook aftreksel van vlees.

Opvallend is, dat hij altijd op de grond gaat zoeken, ook als het kikkervisje, dat hij ruikt, boven hem in de planten hangt. Het tollen is dus niet het opzoeken van de grootste concentratie, maar het lijkt eerder, of hij, zodra hij wat ruikt, altijd naar de bodem gaat, onafhankelijk van een eventueel concentratieverval. Heel duidelijk komt dit tevoorschijn, als we een zakje met geschraapt vlees aan een draadje op ± 10 cm

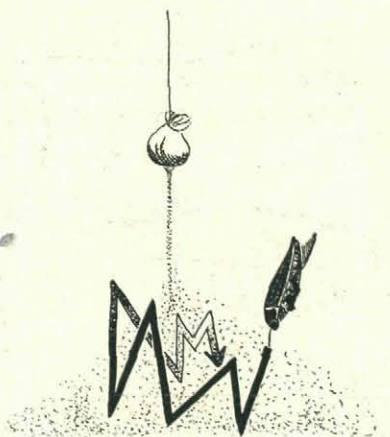


Fig. 4. De baan van een *Dytiscus*, die in de geurwolk onder een vleeszakje tolt.

boven de bodem hangen. Hebben we het vlees van tevoren goed met karmijnpoeder gewreven, dan is het vleessap dat er uit zakt rood gekleurd. Als de proef niet te lang duurt, kan men aannemen, dat de reukstof even vlug diffundeert als de kleurstof zich verspreidt en dus de kleur een maatstaf voor de diffusie is. Als nu *Dytiscus* door de rode zuil zwemt, die van het vleeszakje omlaag hangt (het water moet natuurlijk betrekkelijk rustig zijn), dan zien we hem ook weer omlaagschieten, en gaan tolleren in de rose vlek die onder het zakje op de bodem ontstaat (fig. 4). Als er van een concentratieverval sprake is, dan moeten we de grootste concentratie in de buurt van het zakje zoeken, want naar beneden toe verwatert de rode kleur steeds meer. *Dytiscus* richt zich dus niet naar het concentratieverval, maar gaat naar de bodem, onafhankelijk van de concentratie. Hij richt zich daarbij mogelijk op statische of gezichtsprikkels.

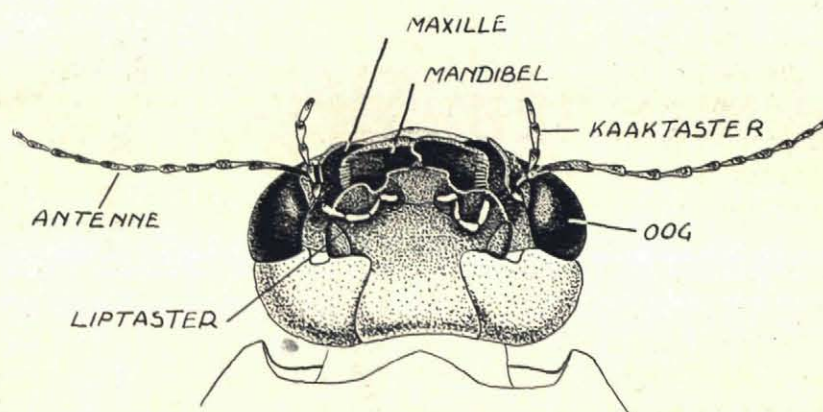


Fig. 5. Kop van *Dytiscus*, van de buikzijde.

Dat het omlaagzwemmen onafhankelijk van de concentratie is, blijkt ook uit de proeven met homogene, doorgeroerde bouillon.

Bij het tolleren blijft *Dytiscus* binnen de geurwolk. Aan de rand van de rode wolk keert hij om. Hij moet zo dus elke geurende prooi vinden, al duurt het even.

Als *Dytiscus* eenmaal aan het tolleren is, grijpt hij alles vast, dat boven de bodem uitsteekt: stukjes plasticine en steentjes, evengoed als echte prooien. Maar terwijl hij de steentjes c.s. vrijwel dadelijk weer loslaat, en er haast nooit met zijn kaken in bijt, houdt hij een kikkervis, een stekeltje, of een stukje vlees vast en slaat zijn kaken er diep in. Aanraking is dus vermoedelijk al genoeg, tenminste bij hongerige dieren, om toe te grijpen.

De rol van stroomprikkels

We dienden kunstmatig stroomstootjes toe, door voorzichtig uit een fijn pipet een waterstraaltje op verschillende manier op kop of op andere lichaamsdelen van de kever te laten vallen. Zoals verderop zal blijken, zijn de larven, en met hen vele andere waterdieren, daar heel gevoelig voor. De enige reactie die we er op kregen, was dat

het dier nu en dan wegzwom. Voor het prooivinden zijn stroomprikkels dus van geen belang.

We kregen dus het volgende beeld van het prooivinden: chemisch alarm, tollen, aanraking, pakken, chemisch of tactiel keuren, eten.

De vraag was nu, waar de zintuigen gelegen zijn, die de geurprikkels opvangen. De antennen en de aanhangsels van de monddelen komen daarvoor allereerst in aanmerking, want we kennen op die lichaamsdelen bij vele insecten chemisch gevoelige zintuigen.

Door nu bij een serie van dieren verschillende van die organen te amputeren en het gedrag van die amputaten met dat van contrôledieren te vergelijken, hoopten we iets van de localisatie te kunnen te weten komen. Toen bleek, dat bij amputatie van kaaktasters en liptasters en antennen aan beide zijden het vermogen tot het vinden van de prooi geheel verloren ging. Het zo geopeerde dier leefde nog lange tijd in behoorlijke conditie, maar moest het voer in de mond gestopt krijgen.

In tegenstelling met zoveel andere insecten, schijnt *Dytiscus* zich de operatie van de antennen en tasters nogal sterk aan te trekken; het dier weigert tenminste dagenlang, soms nog langer, voedsel, en de genezing

duurt blijkbaar enige tijd. Wanneer men het dier in schoon water houdt, wordt hij echter weer helemaal fit. Wil men dus de amputatieproeven nemen, dan kan men b.v. de eerste proeven voor de Paasvacantie nemen, en aan het slot van die proeven de amputaties uitvoeren, de dieren herstellen dan tijdens de vacantie en zijn weer geheel monter als de school weer begint. Wil men narcotiseren voor de operatie, dan kan men het best koolzuur gebruiken, dat veel beter geschikt is dan b.v. ether. De amputaties moeten onder de loep gebeuren; het best is een binoculaire loep. Met een fijn schaartje kan men de aanhangsels snel afknippen (fig. 5).

Over een verdere verdeling van de chemoreceptoren over de verschillende afzonderlijke aanhangsels vonden we nog niets. Zowel kaaktasters als liptasters als antennen stellen, als ze alleen overgelaten zijn, het dier in staat om de prooi te vinden. Verdere proeven kunnen vermoedelijk nog van alles hierover aan het licht brengen, maar hiervoor zijn vrij grote series nodig. Eén interessant verschil vonden we tussen gave dieren en alle amputaten: als we de dieren in bouillon brachten en op de bodem een

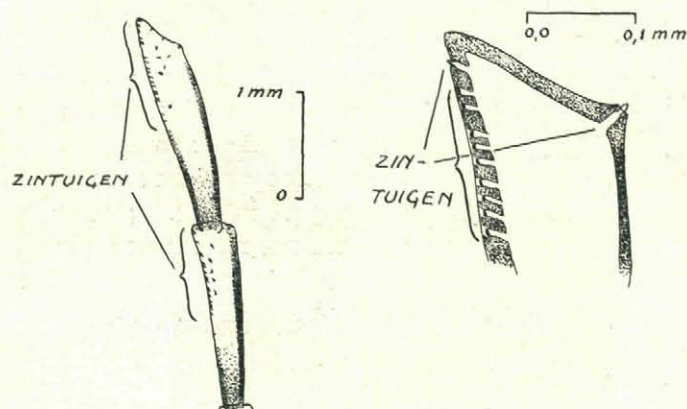
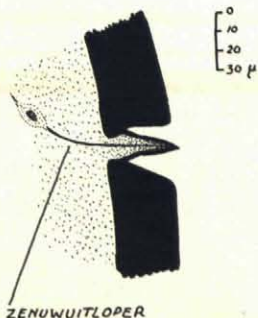


Fig. 6. *Dytiscus*: de twee laatste leden van de antenne zwak vergroot, om de plaatsing der zintuigen te laten zien. Rechts: de top iets sterker vergroot, gespikkeld de uitwendige chitine-wand (optische doorsnede).



paar stukjes plasticine of steentjes legden, greep zowel het normale dier als de amputaten die stukjes af en toe beet, maar terwijl het normale dier ze altijd direct weer losliet en blijkbaar merkte, dat het niets eetbaars was, beten de amputaten er in, en lieten het dan pas los. Sommige van die dieren misten niet meer dan de helft van hun antennen, en hadden nog complete tasters, maar zelfs bij die dieren waren wellicht smaakorganen in de mond pas in staat om het dier te doen merken dat het stukje plasticine niet eetbaar was.



ZENUWUITLOPER
Fig. 7. Een „reukkegel” uit de antenne van *Dytiscus*, vrij sterk vergroot, om de dunne plek in de (zwarte) chitine wand te tonen.

Als men de verschillende lichaamsdelen van *Dytiscus* eens onder het microscoop bekijkt, vindt men overal orgaantjes, die volgens hun fijne bouw wel chemoreceptoren zouden kunnen zijn. Een chemoreceptor van een insect is altijd een plaats, waar de chitine zo dun is, dat er stofuitwisseling door plaats kan hebben; bovendien voert een zenuw naar die plaats toe. Men kent dergelijke orgaantjes in allerlei vorm, en bij *Dytiscus* komen ze niet uitsluitend op antennen en tasters voor, maar ook op talrijke andere plaatsen om de mond. Als voorbeeld geef ik (fig. 6) een overzichtje over een antennenlid (antennen zijn gemakkelijk in Canadabalsem als demonstratieobject te bewaren), en een détail met sterkere vergroting uit een microscopische doorsnede door zulk een antennenlid (fig. 7).

II. De Larve

Deze is heel anders gebouwd dan de volwassen kever. Hij zwemt meestal met de poten, maar deze werken alternerend, niet „roeiend” (met beide poten tegelijk) zoals bij de kever. Wil hij snel zwemmen, dan gebruikt hij de staart die met sterke borstels bezet is, maar hoe die staartbewegingen precies in hun werk gaan, zal wel slechts met behulp van de film te analyseren zijn; de bewegingen gaan voor directe waarneming te snel.

Aan de bouw van de kop is al te zien, met welk een geweldig roofdier we te doen hebben: enorme kaken, die snel open en dicht kunnen klappen, nemen de hele voorrand van de kop in. Bij een 5- tot 10-malige vergroting vooral zijn ook de zintuigstelsels en de overige aanhangsels van de kop goed te zien: antennen, lip- en kaaktasters, en de ogen (fig. 14).

De larven moeten veel meer eten dan de kevers, en bij een menu van twee kikkervissen per dag zullen tenminste de grotere larven zich niet overeten. Wil men zeker zijn van het lukken van de proeven over het vinden van de prooi, dan is één kikkervis per dag wel genoeg; de dieren zijn dan altijd een beetje hongerig.

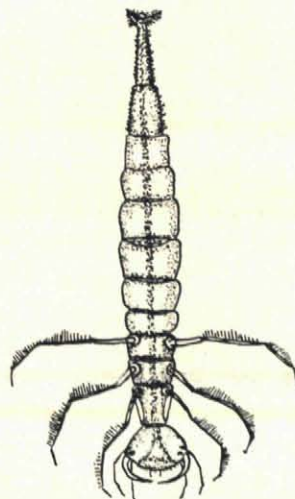


Fig. 8. *Dytiscus* larve in rusthouding (mandibels dichtgeklapt).

In een bak met schoon water (niet meer dan één larve per bak) komen ze gauw tot rust. Van tijd tot tijd moeten ze met de staart aan de oppervlakte komen, om hun tracheeën in verbinding met de buitenlucht te brengen. Als ze zo aan hun staart aan de oppervlakte hangen, zijn goed de bewegingen te zien, waarmee het tracheeën-systeem geventileerd wordt.

Terwijl de larven onder water zijn, zijn ze ook niet erg beweeglijk. Hun jachtwijze is: rustig afwachten wat er voorbij komt (fig. 8 en 9). Als we nu enkele kikkervisjes en stekeltjes in de bak doen, kunnen we het grijpen van de prooi goed zien. Als een van die dieren in de buurt van onze larve komt, soms al als hij nog 9 cm weg is, gaat deze

van de „rusthouding” in de „loerhouding” over (fig. 10, 11). De kop wijst naar voren en het achterlijf wordt extreem naar boven gekromd.

De mandibels staan wijd open, en antennen en kaaktasters bewegen. Komt nu één der prooidieren vlak voor *Dytiscus*' kop, dan schiet hij bliksemsnel toe (waarbij een staartslag hem vooruitbrengt) en klapt, sneller dan we het volgen kunnen, de mandibels dicht. Dikwijls is het dan mis, en het kikkervisje ontsnapt. En dan valt het vreemde gedrag van de keverlarve sterk op: hij volgt het vlak voor hem wegzwemmende kikkervisje niet, hoewel hij minstens even snel kan zwemmen, maar gaat ter plaatse weer in de loerhouding staan! Hij maakt geheel de indruk van blind te zijn, en in werkelijkheid scheelt

Fig. 10. *Dytiscus*larve van rusthouding in loerhouding overgaand (Mandibels iets geopend). Pipet klaar om een stroomstoot op de kop te geven.

het, zoals verderop zal blijken, niet veel of hij is blind. Krijgt hij na vele mislukte pogingen een kikkervisje of een stekelbaars te pakken (fig. 12), dan zien we hoe hij het verteert: zijn kaken worden knijpend heen en weer bewogen, hij „kneedt” de prooi, en brengt er door de mandibels, die hol zijn, verterende vloeistof in. Soms zie je uit de punt van de mandibels een zwartgroen wolkje ontsnappen. Vele minuten lang duurt het voordat de prooi verteerd is.

Hoe ontdekt hij nu de prooi? Bij waterdieren hebben we altijd meer dan bij landdieren rekening te houden met tastprikkels, van een zeer bepaald soort: elk bewegend dier veroorzaakt waterstroompjes, die gemakkelijk voelbaar zijn, en vleesetende waterdieren hebben dan ook dikwijls goed ontwikkelde

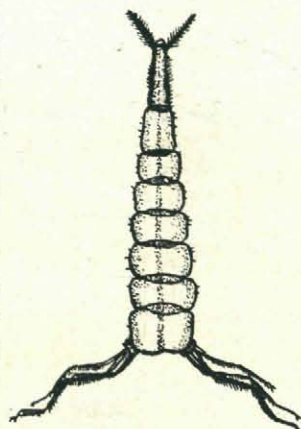


Fig. 9. *Dytiscus*larve: rusthouding, van achteren gezien.

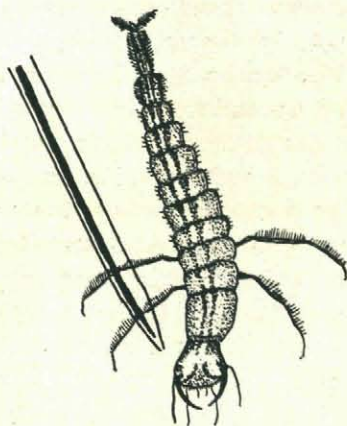


Fig. 11. *Dytiscus*larve in loerhouding (Mandibels wijd open).

en fijn functionnerende tastorgaantjes (zijlijn van vissen b.v.). Verder hebben we als voor de hand liggende mogelijkheden het gebruik van geur- en van optische prikkels.

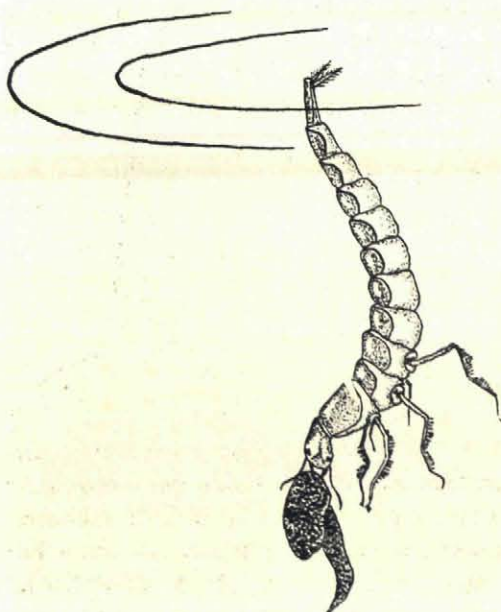


Fig. 12. *Dytiscus*larve met gevangen kikker-vis, de staart raakt aan de oppervlakte voor de ademhaling.

den, zwommen de larven bij ons wel eens op de kop. We dachten dan aan spiegeling door de onderzijde, maar hebben dit niet verder vervolgd.

We kunnen ook weer, om het dier de eventueel bestaande mogelijkheid tot optische oriëntatie te ontnemen, de ogen bedekken met een laagje zwarte lak.

De larve trekt zich hier ogenschijnlijk niets van aan, en gaat gewoon zijns weegs. Het vangen van de prooi gaat even goed als vóór het lakken. Ook kan een larve met ongelakte ogen in het pikdonker zijn prooi vangen. Optische prikkels zijn dus blijkbaar van geen of weinig waarde.

De rol van tastprikkels

Tastprikkels zijn inderdaad de belangrijkste boodschappen, die de *Dytiscus*larve over de gangen van zijn prooi ontvangt. Dit is op verschillende manieren goed aan te tonen. Het eenvoudigst gaat het door de proef met de reageerbuisjes te

De rol van optische prikkels

Tast- en geurprikkels kunnen we uitschakelen, door aan de larve een kikkervisje in een reageerbuis aan te bieden. Nu heeft *Dytiscus* de optische prikkels wel, de geur- en stroomprikkels niet tot zijn beschikking. Als we plotselinge bewegingen en trillingen van de buis zelf vermijden, kunnen we hem dikwijls en langdurig vlak voor de kop van de larve houden, zonder dat hij reageert, onverschillig of de kikkervis beweegt of niet. Blijkbaar ziet de larve dus zijn prooi niet. Toch heeft hij wel ogen. De anatomische bouw er van duidt er op, dat ze misschien tot een gebrekkige beeldvorming in staat zijn. Misschien spelen ze een rol bij het evenwichthouden tijdens het zwemmen: in bakken, die een glazen bodem hadden,

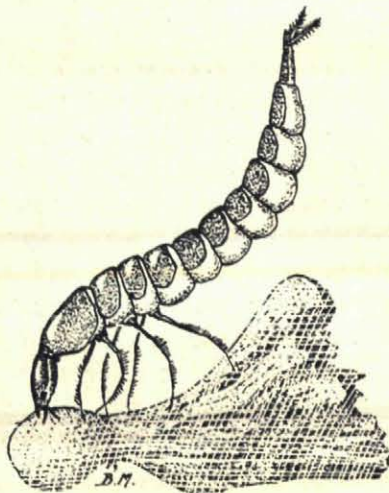


Fig. 13. *Dytiscus*larve met vleeszakje.

herhalen, en nu het buisje zachtjes te laten trillen. Onmiddellijk grijpt de larve dan toe, echter om op het gladde glas af te glijden. Dit gaat even goed als er in de glasbuis geen enkel prooidier zit. In het tabelletje betekent + het optreden van de vangbewegingen, — het uitblijven daarvan. Om vergelijkbare cijfers te krijgen, moet men natuurlijk zorgdragen, in beide gevallen de opstelling even lang aan de larve „aan te bieden”.

Larve No. 2 van B. J. D. Meeuse reageerde b.v. op:

stilhangende buis met onbeweeglijke prooi	10 × —	0 × +
stilhangende buis met bewegende prooi	10 × —	0 × +
stilhangende buis zonder prooi	10 × —	0 × +
bewegende buis met bewegende prooi	0 × —	10 × +
bewegende buis zonder prooi	0 × —	10 × +
bewegend pipet of ander glazen voorwerp.	0 × —	10 × +

Willen we stroomprikkel, zoals ze door een kikkervis of een kleine vis veroorzaakt worden, grof nabootsen, dan kunnen we een fijn pipet voorzichtig met de monding bij de rustende larve brengen. Vooral zorgdragen dat hij niet trilt! Dit kan, door het pipet tegen de wand van het aquarium te laten steunen. Wanneer de larve dan na b.v. 10 seconden geen reactie heeft getoond, laten we een kort stroomstootje op het lichaam van de larve vallen. Onmiddellijk schiet hij dan toe en klappt de kaken dicht. Dit kunnen we drie-viermaal herhalen, mits het pipet zelf maar goed stil wordt gehouden. Als we het pipet nu eens op dit deel, dan weer op een ander deel van het lichaam richten, krijgen we altijd reacties. De meest felle krijgen we als de kop geraakt wordt. De tastzin zetelt dus over het hele lichaamsoppervlak.

De rol van chemische prikkels

De werkzaamheid van chemische prikkels kunnen we aantonen door het dier te laten kiezen tussen een aantal zakjes waarvan slechts één vlees bevat, de overige steentjes. De larve blijkt dan steeds het goede uit te pikken. Als we een stukje vlees een eindje boven de grond ophangen, gaat de larve, als hij er toevallig onder langs komt, ook „tollen”, op zijn eigen manier; hij blijft dan binnen het geurgebied rondlopen, steeds de bodem afzoekende, juist als de kever niet reagerende op het verval, en dus niet de prooi boven zich zoekende. Als we hem in water brengen, waar we een flinke hoeveelheid vleessap doorheengeroerd hebben, tolt hij de hele bodem af. We kunnen ook weer met een pipet met roodgekleurd vleessap een plaatselijke „vlees-sfeer” scheppen, waarin de larve gevangen blijft.

Of ook hier de geur van kikkervisjes of vissen een rol kan spelen, hebben we nog niet geprobeerd.

Het ligt nu voor de hand, de reukorganen op de antennen te zoeken, waar ze immers bij zovele insecten gelokaliseerd zijn. Hiertoe gaan we bij een larve, waarvan we de antennen met een scherp schaartje (onder de loop) geamputeerd hebben, weer de

reacties onder alle beschreven omstandigheden na, we toetsen ze dus weer op optische, geur- en tastprikkel. Vooral de beide laatste zijn natuurlijk van belang, maar ook de optische oriëntatie moet weer even geprobeerd worden; men zou b.v. kunnen verwachten, dat na uitschakeling van de reuk het oog diensten zou gaan bewijzen, analoog aan de menselijke blinde, die beter gaat tasten en horen. Het zal nu blijken, dat de

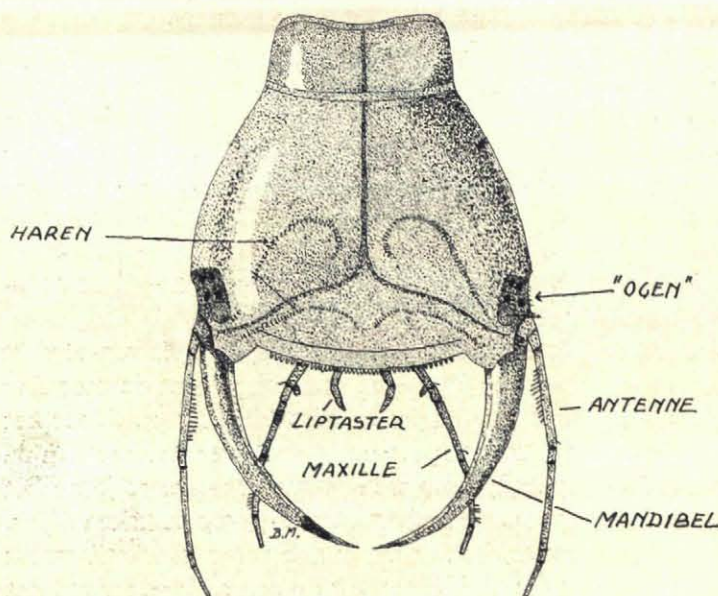


Fig. 14. *Kop van Dytiscuslarve.*

reactie op stroomprikkel, als de schok van de amputatie te boven gekomen is (na enige uren) in volle omvang blijft bestaan; op vleesgeur reageert het dier echter niet meer. De chemoreceptoren moeten dus op de antennen gelegen hebben.

Het blijkt dus, dat de larve van *Dytiscus* zijn prooi voornamelijk vindt op de reuk en op de tast. De prestaties van die beide zintuigen zijn natuurlijk nog verder na te gaan; het zou b.v. interessant zijn te

weten, welke dieren hij ruiken kan en op welke afstand, ook hoe sterk de stroomprikkel moeten zijn, en of het plotseling beginnen en eindigen, dus het stootsgewijze toedienen, niet een noodzakelijk kenmerk er van moet zijn. Verder zou het de moeite lonen, de antennen en andere kopaanhangsels eens goed onder het microscoop te bekijken, om de zintuigen te zien te krijgen, zoals bij de kever. We zijn daar zelf nog niet mee klaar.

Voor dit stukje is gebruik gemaakt van de practicumverslagen van B. J. D. Meeuse en L. Tinbergen; de tekeningen zijn van B. J. D. Meeuse en de schrijver.

Leiden, October 1936.

N. TINBERGEN.