

DE BALTS VAN DE KLEINE WATERSALAMANDER J. G. M. MARQUENIE.

Februari en Maart zijn de maanden van onstuimig voortzeilende stapelwolken, bonkig grijze hagelbuien, natte nimbus, sierlijke windveren of grove schaapjes tegen een strak blauwe lucht, ijzige noordenwinden en straffe zuidwesters; in onberekenbare en grillige volgorde.

Dit is de tijd, dat onaanzienlijke vuil-grauwe diertjes het water opzoeken. Machtige veranderingen voltrekken zich: De staart wordt breed en zijdelings afgeplat, voorzien van grote gegolfde kammen, over de rug tot aan de kop doorlopend; de vijf tenen van de achterpoten krijgen huidzomen; de kleuren worden helder en fris; een donkere rug en lichte onderkant; een felle oranje buikstreep; de chromatophoren veranderen, lange rijen zwarte blokken sieren het langwerpige lichaam. De kop vertoont een markante donkere streping; de cloaca-heuvel neemt in omvang toe, is zwart en contrasteert tegen de helder oranje, plotseling uitspringende bocht van de staart; de bovenkaak vertoont een paar lipzomen. Het klierepitheel in het reukorgaan verdwijnt, er wordt minder slijm — op het land onontbeerlijk — afgescheiden. De reukharen, eerst in het slijm ingebed, zijn nu te lang en verkorten zich. Tot slot veranderen de ogen van bijziend in verziend en het mannetje van de Kleine watersalamander (*Triton taeniatus* L.) heeft zijn bruiloftstooi. Het vrouwtje doet het met minder, zij vertoont niet die uitbundige kleuren, zij is donkerder en haar vlekken-tekening is onregelmatiger.

De aldus veranderde dieren zijn geheel aan het waterleven aangepast. Zij beschikken over een huidademhaling, neus- en keelademhaling en een ademhaling door de longen. Deze laatste is verreweg de belangrijkste, van tijd tot tijd gaan de dieren naar boven om aan de oppervlakte hun luchtvoorraad te verversen.

Behalve voor de ademhaling is de long een belangrijk apparaat bij het zwemmen, zweven en drijven. Veranderingen van de stand in het water worden veroorzaakt door vulling van het voorste of achterste gedeelte van de long. We zien dan ook de salamanders vaak schuine standen innemen ten opzichte van het horizontale niveau. In zuurstofarm milieu zoekt de salamander vaker de bovenste waterlagen op, wat zij ook doet in water dat warm is.

Bij de neus- en keelademhaling wordt het ademhalingswater door de neusgaten naar binnen gezogen; het komt dan in de bek en men ziet de keelbodem langzaam zakken; met een plotseling optrekken van de keelbodem wordt het water door de mond, die slechts van voren even open gaat, uitgestoten. We noemen deze bewegingen van de keelwand keeloscillaties. Behalve de zuurstof gaan de chemische reukstoffen langs het reukepitheel. We zien bij het voedselzoeken en de balts een verhoogd aantal keeloscillaties: de salamander ruikt.

Magnifiek zijn de zwembewegingen van de dieren. Afhankelijk van het tempo worden voor- en achterpoten, staart, ja, het hele lichaam gebruikt. Hoe sneller de dieren zwemmen des te minder organen gebruiken zij. Bij langzaam voortgaan be-

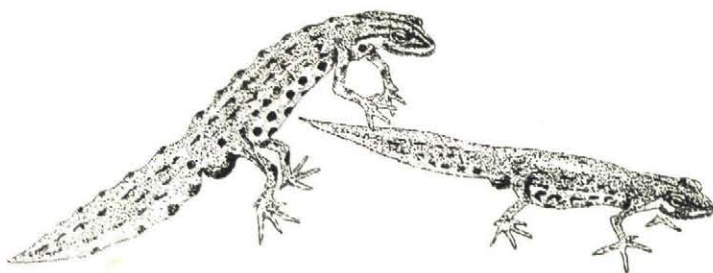


Fig. 1. *Fixeren en naderen, het mannetje toont zijn onderzijde aan het wijfje.*

wegen zij de poten alternerend, bij snel zwemmen alleen de staart; om de weerstand te verminderen worden de poten, eerst de voor- dan de achterpoten, tegen het lichaam gelegd. Remmen doen zij door deze te spreiden.

Wanneer we nu zorgen in het vroege voorjaar een aantal dieren te vangen en de geslachten voorlopig gescheiden te houden, dan kunnen we door een paartje bijeen te zetten op ieder moment van de dag het interessante paringsspel te voorschijn roepen. Hiervoor is een niet al te kleine bak nodig. Later in de tijd gaat het moeilijker, dan zijn de morgenuren het geschiktst.

Na verloop van enige tijd zien we het mannetje een vrouwtje aandachtig volgen; een geliefkoosde houding van hem is op de achterpoten te staan, met de staart op de grond te steunen en het voorlichaam half op te richten: de zwart-oranje onderkant naar het wijfje gekeerd. Beide dieren zitten stil. Zodra het wijfje echter beweegt, schiet het mannetje met sprongetjes toe, steeds dicht bij (fig. 1). De frequentie der keeloscillaties neemt toe. Het vrouwtje wandelt onverschillig verder. Op een gegeven moment is het mannetje het vrouwtje zeer dicht genaderd en beneust nu het wijfje. Afhankelijk van de kant waar hij komt eerst haar staart of haar kop. Dan beruikt hij haar overal, het meest echter de cloaca (fig. 2). Hierbij kunnen de dieren — ook het wijfje ruikt wel — de zotste standen in nemen, soms tilt het mannetje het vrouwtje geheel op. Het grafiekje geeft een indruk waar het meest geroken wordt (fig. 3). Soms geschieden deze inleidende handelingen zeer intensief, ze blijven



Fig. 2. *Ruiken. Het mannetje ruikt aan de cloaca van het wijfje.*

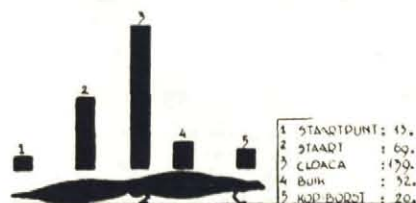
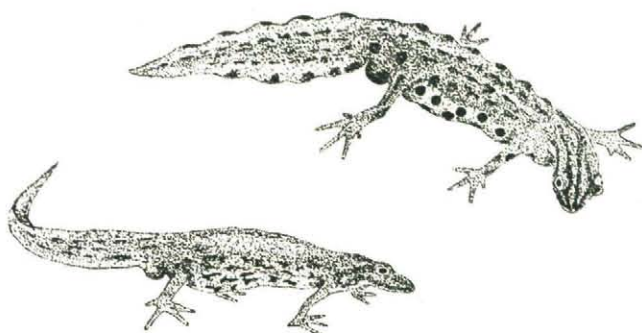


Fig. 3. *Het aantal malen en de plaats waar het wijfje door het mannetje beroken wordt.*

Fig. 4. *De sprong. Het mannetje landt voor het wijfje.*



echter ook wel achterwege. We kunnen ons voorstellen, dat ze nodig zijn om het vrouwtje te keuren. Wanneer we echter sexueel hooggestuwde mannetjes hebben, die dus een drempelwaarde-verlaging zullen vertonen, dan zullen deze niet ruiken. Er wordt door het mannetje op vrij grote afstand waargenomen, maximaal tot op 30 à 35, gemiddeld tot op 15 à 20 cm.

Het vrouwtje bezit een aantal buikklieren; het mannetje is beter toegerust en heeft cloacaklieren, buik- en bekkenklieren, die in het voorjaar sterk ontwikkeld zijn. Zijn buikklieren leveren een dun vloeibaar siccet, dat belangrijk is voor de volgende handeling na het cloaca-snuffelen.

Plotseling schiet de man met een krachtige zwembeweging van de staart langs het wijfje heen, de poten aangelegd, de kop steeds naar het vrouwtje gericht. Even vóór het wijfje wordt afgeremd door de poten te spreiden en de staart snel — als een roer — om te gooien. Het dier landt vlak voor het vrouwtje met opgevouwen staart. We noemen deze handeling de „sprong” (fig. 4). Deze beweging dient o.i. om het mannetje in een goede positie ten opzichte van het vrouwtje te brengen voor de volgende handeling het „waaieren”. De sprong blijft dan ook achterwege wanneer het

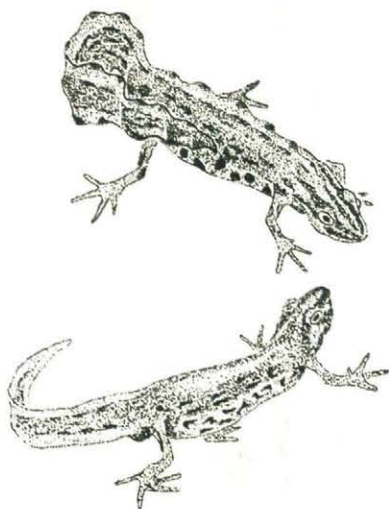


Fig. 5. *Het waaieren. De geurstroom wordt op de neus van het wijfje gericht.*

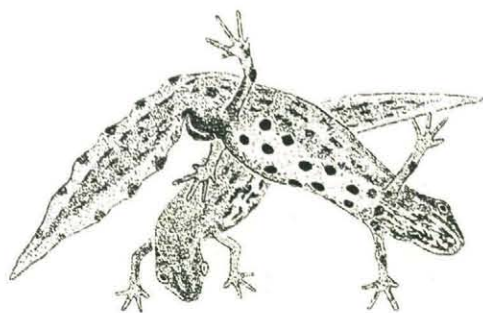


Fig. 6. *Het dwarstaan of pronken. Het volgende moment volgt de staartslag.*

mannelijke het vrouwtje van voren nadert. Breekt de balts af, doordat het wijfje omkeert, dan treedt de sprong weer op. Direct wanneer het mannetje voor het vrouwtje terecht komt, gaat het waaieren; de staart voert nu gevouwen langs het lichaam tot voorbij de achterpoten een serie golfbewegingen uit (fig. 5). Het achterlichaam is iets naar de staart uitgebogen en de cloaca naar de golvende staart gekeerd (fig. 7). Hierdoor wordt een gedurige stroom op de kop van het wijfje gericht. Haar keeloscillaties nemen toe van 13 per minuut in normale omstandigheden tot 21 per minuut. Tijdens het waaieren, zeggen diverse onderzoekers, staat de cloaca open — iets wat wij tot nu toe alleen voor de Vinpootsalamander constateerden (fig. 7) —

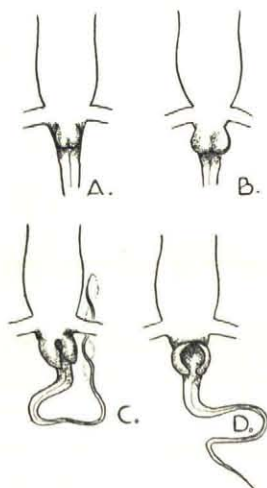


Fig. 7. De cloaca van het mannetje.
A. in het najaar.
B. in het voorjaar.
C. tijdens het waaieren.
D. evena het deponeren van de spermatophoor.

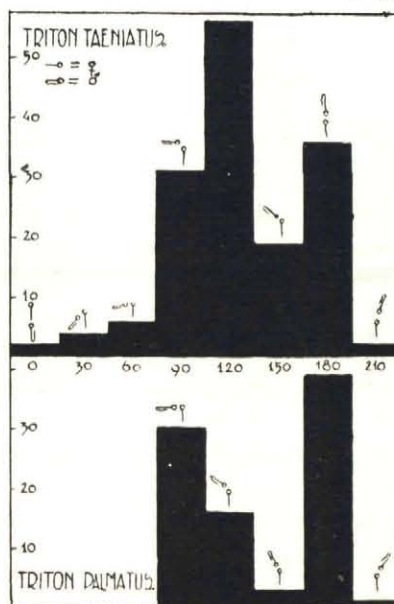
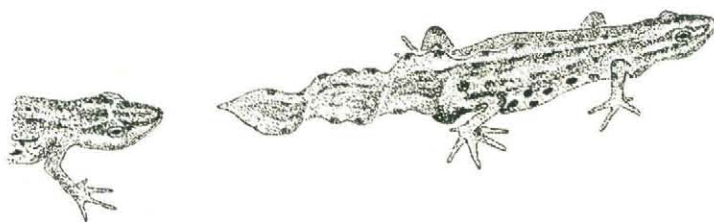


Fig. 8. De hoek tussen de beide dieren tijdens het waaieren bij *Triton taeniatus* L. en *palmatus* L.

en wordt het secret van de buikklieren, die op goed ontwikkelde draadvormige papillen in de cloaca uitmonden, het vrouwtje toegewaaierd. Het merkwaardige — voor de geurserenade pleitende — is dat alle salamandersoorten, die dit waaieren als component van de balts bezitten, deze klieren hebben.

Is het wijfje in stemming dan blijft het eerst even zitten genieten van deze geur en loopt dan als gehypnotiseerd tegen deze stroom in op de cloaca van het mannetje toe. Het mannetje gaat nu „pronken of dwars staan”, brengt het achterlijf omhoog, en blijft op één, naar het wijfje toegekeerde, voorpoot staan, helt dus naar haar over en richt de staart langzaam loodrecht op zijn lichaamsas (fig. 6). Het wekt sterk de indruk dat hierbij het prachtkleed van de staart getoond wordt, vooral omdat het mannetje deze nog licht beweegt. Onverwachts en hevig wordt nu de staart toegeslagen, zodat of het mannetje, of het wijfje, of beide achteruit schieten. Het mannetje zit daardoor weer in de waaierhouding (fig. 5) en brengt het wijfje weer een geurserenade. Het wijfje loopt weer toe en de gehele geschiedenis: pronken - staart-

Fig. 9. *Het leiden. Het wijfje volgt de golvende staart.*



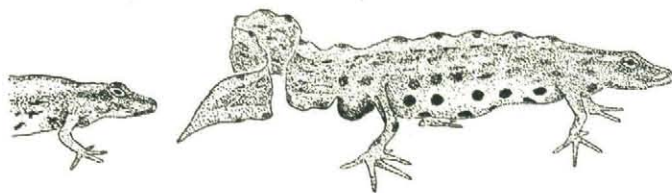
slag - waaieren - toelopen - pronken etc. herhaalt zich. Steeds bevindt het mannetje zich op enige afstand van het vrouwtje (± 5 cm), voldoende om het wijfje te kunnen laten toelopen. De hoek tussen de beide dieren hebben we gedurende vele waarnemingen geschat (fig. 8). We zien een voorkeur voor 120° en 180° . De hoeken onder de 90° treden vaak op doordat het vrouwtje zich niet tegen de geurstroom in verplaatst, maar het mannetje — haar „doel” — voorbij loopt. Steeds bevindt zich de omgebogen staart „in” de stompe hoek. Bij 210° wordt de staart dikwijls ineens omgeslagen naar de andere kant, zodat hier een hoek van 150° ontstaat. Afhankelijk van de omstandigheden traden wel eens andere situaties op: een mannetje hoog in de waterplanten waaierend naar een vrouwtje beneden hem. Overgangen naar het pronken komen ook voor: het achterlijf gaat omhoog en het mannetje staat, naar het vrouwtje overhellend, op één poot te waaieren.

De reeks waaieren-toelopen-pronken-staartslaan-waaieren bestaat aanvankelijk voor het grootste gedeelte uit langdurig waaieren en weinig toelopen van het wijfje. Hoe langer de geurserenade gebracht wordt, des te meer krijgt het wijfje de smaak te pakken en zij begint steeds feller te naderen. De frequentie van het waaieren neemt nu af, die van het pronken en staartslaan nemen toe. Op de duur zijn de waaierperiodes zeer kort en het mannetje doet niets anders dan slaan met de staart, steeds maar achteruitlopend.

Het vrouwtje loopt nu constant op zijn cloaca toe. Op een gegeven ogenblik — sterk afhankelijk van dit samenspel der beide seksen — draait het mannetje zich bliksemsnel om en loopt voor het vrouwtje uit met een zwak golvende staart. Het drukt tijdens deze handeling zijn buik tegen de grond, de poten zijn diep doorgezakt. Deze beweging hebben we „leiden” genoemd (fig. 9). De afstand waarover het mannetje leidt, bedraagt gemiddeld 10 cm, enkele malen is ze zelfs enkele dm. Soms treedt het leiden heel even op, om direct over te gaan in staartslaan en waaieren. Deze periode is nog heviger en korter en geeft onmiddellijk weer leiden.

Uit zichzelf stopt nu de man en blijft staartgolvend staan. Het vrouwtje volgt de leidende man star — loopt zij op een geurspoor verwekt door de golvende staart? — en wanneer de man stopt, kan het niet anders of zij moet tegen zijn staartpunt aanlopen. Hij trekt na deze zuiver tactiele prikkel zijn staart in (fig. 10), zodanig dat

Fig.10. *Hettoucheren. Direct na de eerste keer.*



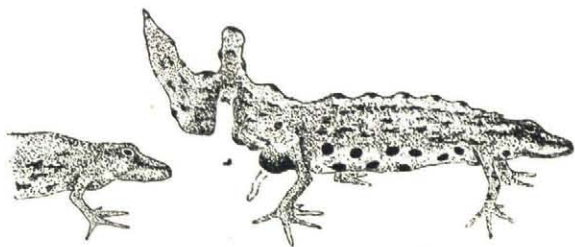


Fig. 11. *Het deponeren. Direct na de tweede keer, de spermatophoor komt te voorschijn.*

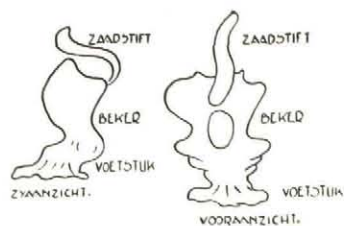


Fig. 12. *De spermatophoor, bestaande uit zaaddrager en zaadstift.*

vlak bij de staartwortel een sterke bocht is. Er ontstaat nu tussen het mannetje en het vrouwtje weer een ruimte. Het vrouwtje loopt maar door en toucheert voor de tweede maal; nu echter in de staartbocht. Het mannetje trekt de staart nog iets in en tilt hem op: de spermatophoor komt te voorschijn (fig. 11).

Het is niet altijd noodzakelijk dat dit toucheren twee maal geschiedt, het afzetten kan na eenmaal toucheren gebeuren en soms lopen deze manipulaties met zijn staart, gevolgd door het deponeren van de spermatophoor, af zonder dat het wijfje er aan te pas komt.

Tijdens het optillen van de staart opent het mannetje de cloaca, aanvankelijk op twee plaatsen. Uit de achterste opening treedt de zaadstift te voorschijn, daarna wordt de gehele cloaca geopend (fig. 7), de zaaddrager komt naar buiten en wordt op de bodem afgezet, met de zaadstift er boven op (fig. 12). De zaaddrager is doorzichtig en gebouwd van slijm, afkomstig uit de cloacaklieren; hij heeft precies de vorm van het inwendige van de cloaca en bestaat uit een voetstuk en een kelk- of klokvormig bovenstuk, voorzien van lijsten en plooiën om het geheel steviger te maken. De zaadstift is kleverig en melkwit en bevat de spermamassa, bijeengehouden door het secret van de bekkenklieren.

Nadat de spermatophoor afgezet is, draait het mannetje bij door de achterpoten te verzetten. Hij beschrijft een boog met het lichaam om die voorpoot als middelpunt, die zich aan de zijde bevindt waar de staart tijdens het deponeren uitsteekt. Hij komt dan dwars op zijn oorspronkelijke richting te staan. De staart vouwt hij dubbel langs zijn lichaam, verder dan tijdens het waaieren; de punt komt nu dikwijls voorbij de voorpoten en wordt flauw bewogen; de poten zijn wijd gespreid, de voorste iets doorgezakt. Het vrouwtje blijft in een rechte lijn doorlopen en belandt met de neus tegen de staart van het mannetje ongeveer ter hoogte van zijn cloaca (fig. 13). Zij duwt zeer sterk tegen hem aan, hij wijkt echter niet van zijn plaats. Daar zij

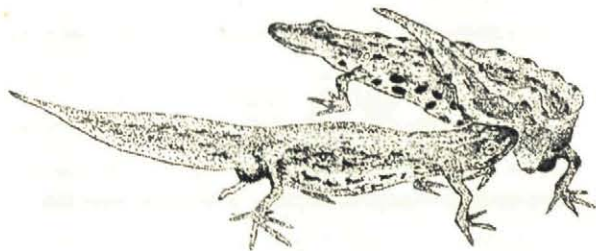


Fig. 13. *Het remmen. Het wijfje heeft de spermatophoor zojuist opgenomen.*

hierdoor iets heen en weer schommelt en daar het mannetje ongeveer een salamanderlengte omgezwaaid is — beide seksen zijn van dezelfde grootte — is de kans groot dat de cloaca van het vrouwtje over de spermatophoor gaat, die dan hieraan vast blijft kleven. Wij konden bij de wijfjes van de Vinpootsalamander constateren, dat de cloaca openstond; hetgeen op een actief opnemen van de spermamassa zou kunnen wijzen (fig. 14).

De handeling van het mannetje werd met „remmen” betiteld. Na enige tijd geremd te hebben kan de gehele cyclus weer van voren af aan beginnen; het mannetje gaat dan weer waaieren en slaan. Zo namen wij waar, dat het wijfje drie spermatophoren opnam achter elkaar. Daar we voor onze proeven het risico, dat bevruchte wijfjes

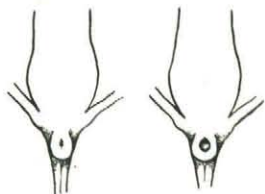


Fig. 14. De cloaca van het wijfje in normale omstandigheden en tijdens het einde der bevruchtingsphase. (*T. palmatus* L.)

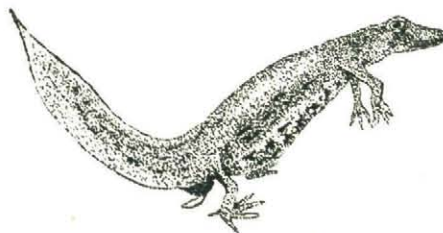


Fig. 15. Het schuren. Al lopend schuurt het wijfje de nutteloze slijm massa af.

niet meer baltslustig zouden kunnen zijn, niet wilden lopen, verhinderden wij de bevruchting door direct na het deponeren van de spermatophoor deze met een staaf uit het „vaarwater” van het wijfje te halen. De mannetjes zetten zo wel vijf tot zes spermatophoren af.

De normaal bevruchte wijfjes lopen drie tot vijf minuten met de spermatophoren rond. De spermatophoren ronden zich af en de spermatozoën dringen naar binnen. Wanneer dit gebeurd is, gaat het wijfje op haar achterpoten lopen, de staart met een knik omhoog, de cloaca over het zand schurend (fig. 15). Door deze handeling (die ook bij het defaeceren optreedt) wordt de slijm massa verwijderd.

Op grond van het herhaald optreden van de besproken gedragingen in steeds dezelfde volgorde hebben we ze in drie gedeelten gesplitst.

Een inleidende fase bestaande uit het samenkomen van het mannetje en het vrouwtje. We vinden hier dezelfde elementen als bij het voedsel zoeken, waar we later eens op terug hopen te komen.

De lokphase, de phase waarin de dieren voldoende gesynchroniseerd raken.

De bevruchtingsphase omvattende de bewegingen, die tot doel hebben de spermatophoor af te zetten en door het wijfje te doen opnemen.

Een overzicht van de gehele balts vinden we op pag. 154 (fig. 16). We dienen dit overzicht niet op te vatten als een ketenreactie zoals deze opgesteld is voor onze Driedoornstekelbaars door Tinbergen. Daarvoor dient dit schema eerst causaal-analytisch onderzocht te worden; zover zijn we nog niet.

Wel kunnen wij ons afvragen welke zintuigen gebruikt worden en wat de belang-

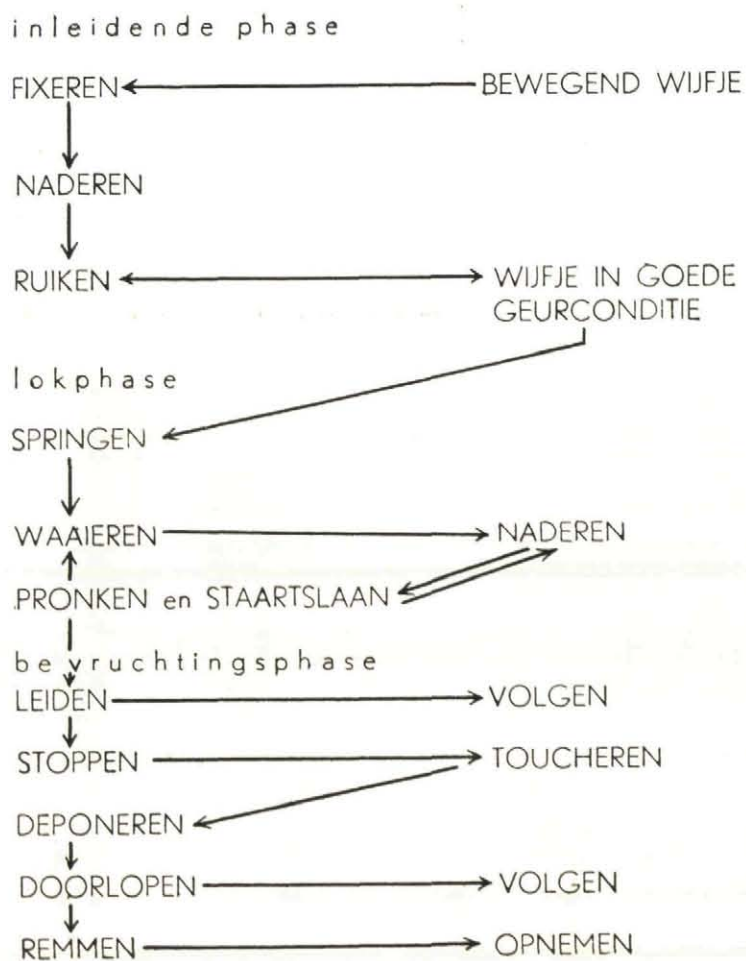


Fig. 16. Schematisch overzicht van de balts. De pijlen geven de volgorde der handelingen aan.

rijkste prikkels vormen die het gedrag ontketenen; enkele oriënterende proeven zijn hierover gedaan. Drie zintuigen spelen een rol bij de balts van de salamanders: de ogen, de reuk en de tastorganen.

Hoe vinden de mannetjes de vrouwtjes? Waarschijnlijk op het gezicht; er bestaat immers een morfologisch verschil tussen de beide seksen. De geur maakt ook een grote kans; het cloaca-snuffelen en de verhoogde frequentie van de keeloscillaties zijn overduidelijk. De tast wordt minder gebruikt; waarom zou een wijfje een andere stroom veroorzaken als de mannetjes? Een vierde mogelijkheid bestaat natuurlijk uit een combinatie van optische en geurprikkels.

Om de optische prikkel te isoleren werd een vrouwtje in een glazen buis aangeboden aan baltslustige mannetjes. Het resultaat is gering, de mannetjes naderen de buis en blijven op enkele cm afstand het wijfje zitten fixeren, sommige trachten dichterbij te komen en doen dan verwoede pogingen om aan het wijfje te ruiken. Een enkele enthousiasteling gaat zitten waaiëren en wil nog wel eens pronken ook. Wanneer we nu een dood wijfje in de buis doen, om het element beweging uit te schakelen, krijgen we in het geheel geen resultaat. De volgende proef demonstreert aardig de invloed van het element beweging: we hielden in een bak twee manlijke salamanders en twee vrouwelijke salamanders, alle vier van was gemaakt. De eerste tijd werden deze vier modellen stil gehouden; het resultaat was dat aan ieder model vijf maal geroken werd. Nu werden één man en één vrouw bewogen, de andere stil gehouden. Het bewegende wijfje werd nu tien maal, het niet-bewegende wijfje en het bewe-

gende mannetje twee maal en het niet-bewegende mannetje één maal beroken. Bieden we een wijfje aan in een doorboorde buis, naast een wijfje in een gewone buis, dan krijgt de doorboorde buis de voorkeur; hier is de geur van invloed. Over het algemeen is alleen de optische prikkeling niet voldoende om het mannetje aan het baltsen te krijgen; toedienen van een hoeveelheid geur stimuleert de mannetjes. De mannetjes zien eveneens het onderscheid tussen de seksen. Dit vonden wij door in de bak beide seksen alleen optisch aan te bieden: 38 maal werden de wijfjes gefixeerd en 11 maal de mannetjes, terwijl 50 maal voor de wijfjes gebaltst werd. Waarschijnlijk berust dit verschil op de secundaire geslachtskenmerken; aan het eind van de baltsperiode verliezen verscheidene mannetjes hun prachtkleed en hun omvangrijke cloaca, ze gaan nu op de wijfjes gelijken, alleen het kleurpatroon houden ze, al is het minder fris. Mannetjes, die nog in de stemming zijn, baltsen nu dikwijls tegen zulke „bleke” mannetjes. Wil de balts dus voortgang vinden dan moet het mannetje een „bewegende” optische prikkel ontvangen, die gecombineerd wordt door een geurprikkel.

Over de lokphase zijn geen onderzoekjes gedaan. Toen we bij het voedselzoeken de invloed van de tactiele prikkel onderzochten, bleek, dat een sterke prikkeling, met een stroomstoot, die overigens te sterk was om met succes het voedselzoeken te analyseren, de mannetjes prikkelden tot intensief waaieren, zo erg zelfs dat de gehele balts tegenover seksegenoten afliep! Het was een dwaas gezicht de dieren te zien waaieren tegen de pipetpunt, waarmee de stroomstoot toegediend werd. Hetzelfde kunnen we bereiken door de mannetjes met een staaf te dwingen om achteruit te lopen. We zouden ons voor kunnen stellen, dat het vrouwtje tijdens het naderen tegen de geurstroom in, het mannetje een dergelijke prikkel geeft, het mannetje vergroot immers door het „pronken en staartslaan” of door achteruit te lopen steeds weer de afstand tussen hem en het wijfje, omdat het wijfje door op te dringen hem hiertoe dwingt. De geurserenade zou voor het wijfje de prikkel kunnen zijn om te naderen. Mogelijk is het „pronken of dwarsstaan” een visuele prikkel, die de geurprikkel aanvult. Dat dient nog door analyse uitgemaakt te worden.

Het wijfje wil persé volgen, wanneer het mannetje leidt; we kunnen haar met bruusk geweld weerhouden als we de spermatophoor verwijderen, ze zal toch altijd — desnoods vanuit schuine positie — trachten de man te volgen. Slagen wij erin haar weg te halen, dan blijft de man met zijn golvende staart zitten wachten op de tactiele prikkel, die wij dan geven met het een of andere voorwerp. We moeten of één of twee maal toucheren. De rest van de balts loopt hierna automatisch af.

De hier vermelde waarnemingen werden gedaan gedurende een cursus Ethologie op het Zoölogisch Laboratorium te Leiden door Mej. A. Oldenburg, Mej. C. Melchior, Mej. V. Manger Cats, Mej. N. Croin Michielsen, P. Fuchs, G. Versloot.

Dank ben ik verschuldigd aan J. Rooth en C. Bas voor de critische opmerkingen na het doorlezen van het manuscript.

Leiden, Juni 1950.