

te zeggen, dat het ei tegen de helling werd geslingerd, dat hij slechts de slingeractie waarnam? Dat kan men inderdaad goed zien. Maar zelfs toen er op een moment op één plekje drie *Bombylus-ex.* bezig waren, twee *B. discolor* en één *B. major*, heb ik geen spoor van de eieren kunnen ontdekken. En ik heb er voor op de grond gelegen, mijn neus er op en de 8x loupe voor het oog!!! Terwijl toch de gevangen insecten vol eieren zaten.

En de waarneming over de ontpopping? Was ik 10 min. later geweest dan had ik het ook dit jaar niet gezien. Wat je boffen noemt!

HET LEGGEN DER EIEREN EN HET VERVELLEN BIJ ONZE KLEINE WATERSALAMANDER

J. G. M. MARQUENIE.

De geur speelt zoals wij gezien hebben ¹⁾ in het leven van de Kleine watersalamander een belangrijke rol. Het zoeken van voedsel, en het vinden daarvan, de aantrekkings van beide geslachten en de stimulering van de balts worden alle bepaald mede door de juiste geurprikkels. Alhoewel er geen proeven gedaan zijn, lijkt het zeer waarschijnlijk, dat het afzetten der eieren dan pas geschiedt, wanneer het bevruchte wijfje de hiervoor nodige geurprikkels ontvangt.

Klunziger vertelt ons, dat het wijfje met dichte cloaca over de spermatophoor heenloopt, welke dan daaraan blijft vastkleven. Volgens hem zouden de spermatozoën pas na een half uur tot in het receptaculum seminis (een opslagplaats voor het zaad) zijn doorgedrongen.

Wij zagen bij onze Vinpootsalamander (*Triton palmatus* L.) een geopende cloaca en er zijn onderzoekers, die dit ook voor waar houden bij de Kleine watersalamander. Bovendien schuurt het wijfje na enkele minuten de spermatophoor af. Het lijkt ons daarom niet onmogelijk, dat het binnendringen van het sperma sneller in zijn werk gaat.

Na de bevruchting breekt voor het wijfje de tijd aan van het eieren leggen. Was Spalanzani de eerste, die de bevruchting beschreef in 1785, Rusconi heeft deze eer wat betreft het leggen der eieren (1821).

De variaties op dit thema zijn zeer talrijk al naar gelang de salamandersoort. Zijn er soorten, die hun gelegde eieren beschermen of die levendbarend zijn, onze Kleine watersalamander legt haar eieren in waterplanten en kijkt er niet meer naar om. Sterker, wanneer zij ze weer zou ontmoeten is de kans groot dat zij ze met smaak op zou peuzelen.

Nauwelijks een dag na de bevruchting begint zij haar taak. Voortdurend snuffelt zij met haar neus aan alle soorten waterplanten, klimt er in en er onderdoor. Kiest zij hier werkelijk actief de goede plant uit? Heeft zij gevonden wat zij zocht, dan

¹⁾ D.L.N. Aug. 1950.



Fig. 1. *Het wijfje tracht een blad van een fonteinkruid tussen haar achterpoten en haar cloaca te krijgen.*

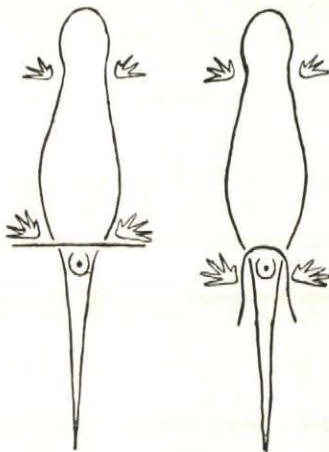


Fig. 2. *Schematisch overzicht van de eileghandelingen: het blad wordt om de cloaca gevouwen.*

zien wij haar eerst met de voorpoten een stevig houvast zoeken, daarna trappelt zij steeds met de achterpoten; net zolang tot zij een blaadje beet heeft (fig. 1). Hoe steviger de plantenblaadjes zijn, des te langer duurt de nu volgende handeling. Zij tracht het blad achter haar achterpoten en voor haar cloaca te krijgen, trapt dan met beide achterpoten tegelijk achteruit en drukt deze samen; het blad zit dan om de cloaca gevouwen (fig. 2). Is dit gebeurd, dan heeft zij — wat betreft het in goede leg-positie komen — het moeilijkste gehad. Kostelijk zijn de vruchteloze pogingen om de stijve blaadjes van het hoornblad te vouwen; lukt het haar eindelijk dan breekt het blaadje ineens!

Onze bakken waren van verschillende planten voorzien: Waterpest, Vallisneria, hoornblad, fonteinkruid, Waterviolier en vederkruid. De fonteinkruiden en Vallisneria waren verreweg favoriet. Ook de Waterpest was erg geliefd. In een bak hadden we toevallig één Vallisneria-plant staan en zeer veel Waterpest; pas toen die éne Vallisneria-plant vol met eieren zat — er was geen recht blad meer aan te bekennen, sommige waren zelfs twee of drie maal omgevouwen — werden de blaadjes van de Waterpest benut. Het zou aardig zijn om hierover eens goede keuze-proeven te doen. We zouden aan bevruchte wijfjes verschillende plantensoorten in cuvetten aan kunnen bieden om de geurprikkel uit te schakelen en dan het aantal bezoeken aan deze planten te tellen. We kunnen ze ook zo aanbieden, het aantal bezoeken tellen en het aantal pogingen om een ei af te zetten. We zouden zelfs met plantenmodellen kunnen werken om de invloed van de vorm na te

gaan, we kunnen dan zelfs de vorm van het blad bepalen, wanneer deze mogelijk van belang is. De techniek komt ons te hulp met het makkelijk te hanteren plastic, dat in alle kleuren te krijgen is. Amphibiën zien rood en groen goed.

Heeft het salamanderwijfje het blad eenmaal omklemd, dan verandert zij haar houding zó, dat zij verticaal komt te hangen (fig. 3). De omklemming duurt een paar minuten: het ei wordt gelegd. Daarna laat zij los en zwemt weg, meestal om lucht

te halen. Het ei zit nu veilig opgeborgen in de vouw van het blad en is onbereikbaar voor roofvijanden. De vouw blijft er waarschijnlijk inzitten doordat of het ei voldoende kleefkracht bezit of doordat er een kleefstof tegelijk met het ei uit de cloaca komt. Zo zet zij ei voor ei af; hoeveel is onbekend. Bij afwezigheid van planten worden de eieren ook wel in snoeren afgezet en bij angst persen zij hele klompen eieren naar buiten. Het sperma blijft in het lichaam van het wijfje een jaar leven; er worden tenminste het volgend jaar wel weer eieren afgezet zonder voorafgaande bevruchting.

De eieren zijn erg dooierrijk en gepigmenteerd; de plaats waar de spermatozo naar binnen gedrongen is, is sterker gepigmenteerd. Prachtig is aan deze eieren de ontwikkeling der jonge dieren te zien: twee-, vier-, acht- en zestien-cellig stadium, de blastula, de gastrulatie, het strekken van het lichaam, de ontwikkeling van de kop, het optreden van de kieuwen, het doorbreken van de mond. Na verloop van enige tijd komen de nog weinig ontwikkelde, pootloze larven ter wereld. Zij voeden zich voorlopig nog met de gelei-achtige omhulsels der eieren en wanneer deze verteerd zijn, komen de hoorntanden in de zuigmond te voorschijn. Zij hechten zich nu vast aan allerlei planten en schrapen hiervan de algen en ander kleingoesd af. Weldra verschijnen de voorpoten en dan de achterpoten. Met de groei van het lichaam verdwijnen de kieuwen en de jonge salamander is volledig.

Toen wij de tekeningen van de balts aan het schetsen waren, maakten wij nog iets mee, dat wel vermeldenswaard is. Na de bevruchting zijn inwendige factoren er aansprakelijk voor, dat het wijfje in eilegstemming komt, er wordt nu een zoekgedrag ontketend naar uitwendige factoren, die het verdere eileggen ontketenen; bijvoorbeeld, groene planten met een bepaalde geur en van een bepaalde vorm. Voor het tekenen hadden wij echter een paartje apart gezet. Het wijfje verkeerde kennelijk in een zeer grote legnood, ze deed op een gegeven moment verwoede pogingen om de staart van het mannetje op de hierboven beschreven manier om haar cloaca te vouwen. Deze grote legnood is een teken van een uitermate sterke inwendige drang, die een enorme drempelwaardeverlaging tot gevolg had: ze koos de staart van het mannetje. Deze bleef stil hangen zoals de vrouw hem hebben wilde; toen zij echter wegzwom na het ei afgezet te hebben, bleef dit aan haar cloaca hangen. Schitterend was tijdens het leggen te zien hoe het ei, toen het in het water kwam, opzwool. Later poogde het wijfje, op een al eerder beschreven manier, het ei af te schuren alsof het faeces waren.

Van tijd tot tijd — om de hoeveel tijd weten wij niet, de literatuur vermeldt om de drie tot acht dagen! — worden de salamanders steeds grauwer van kleur. Ze gaan nu vervellen. Wanneer de dieren behalve een grijs waas nu ook nog rimpelig beginnen te worden, moeten we goed opletten, want het eerste gedeelte van het vervellen gaat zeer snel in zijn werk en heeft zich voltrokken voor wij er erg in hebben. De huid laat namelijk — soms duidelijk, soms onduidelijk — het eerst los



Fig. 3. Het wijfje hangt verticaal en begint met het leggen van het ei.



Fig. 4. *De vervelling begint op de punt van de neus.*



Fig. 5. *Hij schuurt onder alle planten door; het vel rolt op.*



Fig. 6. *De huid zit om de voorpoten; deze kan hij nu niet meer gebruiken, hij loopt op de achterpoten gesteund door de staart.*

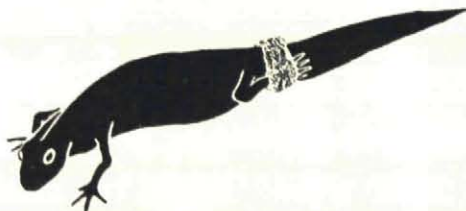


Fig. 7. *Eerst de ene achterpoot dan de andere wordt uit de huid getrokken.*



Fig. 8. *Het tollen. Hij grijpt het vel met de bek en trekt het over de staart.*

voor op het uiterste puntje van de neus (fig. 4). Daarna scheurt hij langs de kaakranden open, zodat het vel van de keelbodem het eerste duidelijke teken geeft van de vervelling. Zodra echter de vervelling op de neus is ingezet, begint het dier langs alle voorwerpen te schuren. Hiervoor kiest het het liefst steeds die voorwerpen, waartussen het zich in kan klemmen, bijv. twee takken Waterpest of een tak en de bodem. De huid rolt nu langzamerhand op, over de ogen heen tot aan de voorpoten. De bewegingen worden dan heviger, vooral als de huid over de voorpoten komt te zitten (fig. 5 en 6). Gebruikte het dier aanvankelijk de gewone loopbewegingen, nu loopt het zeer snel op de achterpoten — de voorpoten kan het niet gebruiken, deze zitten vastgeklemd in de huid — en duikt bij iedere hindernis met de kop naar beneden er zwemmend onderdoor. Met een beetje geluk schiet de gehele huid nu met een ruk naar achteren tot aan de achterpoten. Kostelijk om te zien zijn de volgende bewegingen: de salamander stapt nu uit zijn vel, eerst de ene poot dan de andere. Het zijn gewone trapbewegingen, maar het lijkt alsof hij het net doet als wij, wanneer wij een kledingsstuk over ons hoofd uittrekken (fig. 7). De volgende handeling is minstens even interessant, het opgestroopte vel zit om de cloaca of om de staartwortel. De salamander begint dan precies als een hond naar zijn staart te bijten. Eerst links dan rechts of steeds aan een kant. We zagen deze beweging voor het eerst tijdens de balts, we hebben hem toen „tollen” genoemd, een naam die wij nu aan zullen houden. Hij grijpt het vel met de bek en trekt het van zijn staart af (fig. 8). Hierna eet de salamander zijn vel meestal op. Zijn er hongerige soortgenoten in de nabijheid dan profiteren deze er ook wel eens van door gezellig mee te eten.

Iedere tactiele prikkel tijdens het vervellen dwingt de salamander tot schuren; we kunnen hem met een voorwerp aanraken — het liefst van boven — en hij zal trachten er schurend onder door te zwemmen.

Twee waarnemingen over het „tollen” zijn interessant genoeg om hier nog vermeld te worden.

Een vervellende salamander had een erg loszittende huid; over het gehele lichaam was er een ruimte tussen het oude en nieuwe vel. Plotseling trad de tolreactie op en hij scheurde het staartgedeelte eraf. Daarna deed het dier geen moeite meer om de rest van de huid te verwijderen, het afgetrokken stuk werd opgegeten.

Een andere vervellende salamander, eveneens met loszittende huid, wilde tijdens het vervellen ademhalen en zwom hiervoor naar de wateroppervlakte. Door de krachtige zwembeweging van de staart verloor het dier zijn gehele huid; hij schoot a.h.w. uit zijn vel. In zijn frisse nieuwe kleed kwam hij weer naar beneden en jawel, daar trad de tolbeweging toch nog op ofschoon het dier zijn oude vel reeds geheel kwijt was!

Deze waarnemingen maken het waarschijnlijk, dat het „tollen” aangeboren is.

Wij vertelden reeds dat wij deze tolreactie voor het eerst zagen in de balts. De wijfjes vertoonden dit; het mannetje baltste intensief d.w.z. na herhaald springen en waaieren, waarbij het wijfje steeds naderde, ging hij hevig pronken en staartslaan. Het wijfje ging hierop nog intensiever naderen en begon toen ineens te tolleren toen wij redelijkerwijs gesproken konden verwachten, dat het mannetje zou gaan leiden en zij eigenlijk, gezien ook haar hoge drang om te naderen daarop had moeten volgen. Deze balts begon echter weer van voren af aan om na de inleidende fase af te breken.

Hoe dit te verklaren? We kunnen hier veronderstellen, dat het wijfje gedurende deze balts zeer sterk gestimuleerd werd door het gedrag van het mannetje; hierdoor zou zich een grote hoeveelheid sexuele drang in het vrouwtje ophopen. Het signaal van het mannetje — het leiden —, dat het wijfje de gelegenheid zou geven deze drang te lozen, bleef uit. Om deze energie toch kwijt te raken kan het, dat het wijfje de tolreactie gebruikte om stoom af te blazen.

We zouden hier dan te maken hebben met wat Tinbergen en Kortlandt een „oversprongbeweging” noemen. Of dit werkelijk zo is moet nog gestaafd worden door meer waarnemingen.

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 en 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.

