

biothema

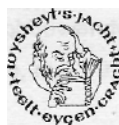
Biologie van experiment tot theorie

5

Perceptie, integratie en gedrag

Samengesteld door:
DRS. J. E. VAN DER PLUIJM
DRS. A. H. M. TER BRAAK
DRS. P. P. H. HALLMANN
DRS. P. J. W. HOUWEN
J. G. M. MARQUENIE
W. VAN REE
J. A. SCHRAAG

Tekeningen J. G. M. Marquenie



B. V. W. J. THIEME & CIE – ZUTPHEN

Voorwoord

In het kader van de Overgangswet behorende bij de Wet op het Voortgezet Onderwijs (Mammoetwet), werd in 1969 een begin gemaakt met de organisatie van applicatiecursussen voor docenten bij het mavo en lbo. Zo werd voor het vak biologie door de Raadadviseur in Algemene Dienst, Dr. J. B. Drewes, overleg gepleegd met de inspecteur drs. O. P. Mechelinck en met de Biologische Raad van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Hieruit is een samenwerkingsverband ontstaan tussen het Ministerie van Onderwijs en Wetenschappen enerzijds en de Inspectie en de Biologische Raad anderzijds. Dit samenwerkingsverband kreeg vorm in een bijscholingscommissie onder voorzitterschap van Prof. Dr. G. A. van Arkel.

Als uitgangspunt voor de vakinhoudelijke vormgeving van de applicatiecursus biologie diende de Programmabasis van de Biologische Raad. Onder de stuwende leiding van de toenmalige secretaris van de Biologische Raad, drs. G. P. Hekstra, kreeg het programma van de applicatiecursus biologie gestalte; hij werd bijgestaan door drs. F. D. Keuchenius, drs. F. J. van Oostrum, drs. H. J. Saaltink en door de coördinatoren drs. A. H. M. ter Braak, drs. N. A. van der Cingel, drs. J. E. van der Pluijm en drs. A. K. F. Schermer. Er werden cursusleiders aangetrokken en in september 1969 startte op 19 plaatsen in Nederland een applicatiecursus biologie. De samenstelling van de groep van coördinatoren heeft daarna herhaaldelijk wijzigingen ondergaan. Zo legden in 1970 drs. N. A. van der Cingel en drs. A. K. F. Schermer hun functie als coördinator neer en werden adviseur. Van januari tot augustus 1971 is Dr. J. P. D. W. Payens als coördinator opgetreden. Van augustus 1971 tot augustus 1972 maakte drs. F. J. van Oostrum deel uit van het team van coördinatoren.

Met de definitieve vormgeving van het cursusmateriaal werd in augustus 1971 begonnen. Het toen werkzame team van coördinatoren heeft daarbij dankbaar gebruik kunnen maken van de opzet door de werkers van het eerste uur en de voordurende inbreng van de cursusleiders en de cursisten. Toen bleek dat de cursusteksten van de biologiecursus voor mavo en lbo docenten in hun definitieve vorm op grote schaal ook werden gebruikt in de bovenbouw van vwo, havo en mavo, werd uitgave van de teksten overwogen. De coördinatoren van de biologiecursus die de definitieve vorm tot stand hebben gebracht, hebben toen als auteursteam de door hen geschreven cursusteksten omgevormd tot wat thans BIOTHEMA heet.

De auteurs zijn dank verschuldigd aan de werkers van het eerste uur en aan de vroegere coördinatoren. Zij spreken de hoop uit dat BIOTHEMA de thematische benadering van de biologie in het voortgezet onderwijs zal bevorderen en de plaats die het practicum daarbij inneemt zal vergroten. De auteurs houden zich voor op- of aanmerkingen aanbevolen.

Groenlo, september 1976

Copyright: B. V. W. J. Thieme & Cie – Zutphen

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.

ISBN 9003 40100 4

Inhoudsopgave

voorwoord	3
inleiding	5
P-1 algemene eigenschappen van zintuigen I	7
P-2 algemene eigenschappen van zintuigen II	8
P-3 eigenschappen van lenzen voor zover nodig voor het begrijpen van oog- en brilwerking	10
P-4 binnen in het eigen oog zien	15
P-5 de blinde vlek	15
P-6 het koeieoog	16
P-7 beeldvorming	17
P-8 kleuren zien	19
P-9 stereoscopisch zien	21
P-10 gezichtsbedrog	21
P-11 andere typen ogen	24
P-12 het gehoororgaan	26
P-13 evenwichtszintuigen	31
P-14 mechanoreceptoren	32
P-15 chemoreceptoren	33
P-16 fonoreceptoren	35
P-17 fotoreceptoren bij Euglena en Daphnia	36
P-18 thermoreceptoren	37
P-19 onderlinge vergelijking van zintuigen bij de Vertebrata	38
P-20 perceptie van licht door planten en dieren	41
P-21 kruidje-roer-me-niet	43
P-22 de samenhang tussen zintuiglijke waarneming, impulsgeleiding en spierwerking	44
P-23 de anatomie van de hersenen van het konijn	49
P-24 de anatomie van de hersenen van de hondshaai	57
P-25 vergelijking van verschillende typen hersenen; toename van differentiëring en specialisatie	63
P-26 model ter verklaring van homeostase	68
P-27 hormonen	70
P-28 coördinatie	78
P-29 spierpreparaat	80
P-30 sterktebepaling van botmodellen; bouw en samenstelling van beenderen	81
P-31 vergelijking van vorm en functie van ledematen	84
P-32 perceptie en integratie en regulatie (samenvatting)	88
P-33 hefboomen; gewrichten als onderdelen van hefboomsystemen	91
P-34 beweging en voortbeweging van organismen	94
P-35 trilhaarbewegingen	111
P-36 oriëntatie en communicatie bij dieren	113

P-37	inleiding gedragsleer	117
P-38	het territorium en de bepaling van de bevolkingsdichtheid bij vogels	123
P-39	chemotaxis	135
P-40	fototaxis	136
P-41	waarnemingen aan levende dieren	137
P-42	gedrag van pissebedden	138
P-43	gedrag van huiskrekels	142
P-44	de bedelreactie van een pas uitgekomen kuiken van de zilvermeeuw	145
P-45	de balts van de kleine watersalamander	150
P-46	de balts van guppies	154
P-47	gewenning aan prikkels bij Betta splendens	157
P-48	scholenvorming bij vissen	160
P-49	gedrag in een elektrisch veld	163
P-50	het kweken van Artemia salina, Carausius orosus en Gryllus domesticus	166
P-51	begrippenlijst	171
	literatuurlijst	178
	register	180

Inleiding

Van de moleculen der biochemie tot de levensgemeenschappen en zelfs tot de aardse biosfeer als geheel, vormt het leven een hiërarchie van steeds complexere verbanden van eenheden. Het is nogal willekeurig om speciaal belang te hechten aan een bepaald niveau in die hiërarchie, maar toch zal in dit deel het niveau van het individu overheersen. Bij vrijwel alle meercellige organismen is het individu de bedrijfseenheid. Geïsoleerde cellen of organen gaan snel te gronde, tenzij vertroeteld in een kunstmatige nabootsing van het inwendige milieu van het dier waaruit zij kwamen. Veel minder kwetsbaar is het gehele individu. Dit kan veel grotere schommelingen in zijn milieu tolereren. Dikwijls is het ook in staat zelfstandig een gunstige verblijfplaats op te zoeken. Het begrip vrijheid is nauw verbonden met het begrip individu, niemand spreekt over de vrijheid van een lever of van een long.

Om het inwendige milieu constant te houden beschikt het organisme over een aantal orgaansystemen die — min of meer onafhankelijk van elkaar — de zuurgraad, de temperatuur, het glucosegehalte, de hoeveelheid opgeloste stoffen en dergelijke constant houden.

Een dergelijk proces verloopt in twee fasen: eerst een inwendige maatregel, gebruik makend van de in het organisme aanwezige reserves, uiteindelijk een interactie met de buitenwereld om de reserve weer op peil te brengen. De diverse regelprocessen worden verzorgd door systemen, die onderling onafhankelijk zijn, in die zin, dat ze hun taken gelijktijdig kunnen vervullen. In de regel is er weinig sprake van een prioriteitsprobleem bij de handhaving van het milieu intérieur. Anders ligt de zaak bij interacties met het milieu. De functies van deze interacties zijn heel uiteenlopend. Ten eerste gaat het om het op peil brengen van allerlei aangesproken inwendige reservevoorraden, ten tweede om het ontwijken of bestrijden van uitwendige biotische en abiotische gevaren, ten derde om paring, broedzorg en ander sociaal gedrag, waarvan de functie ligt op het boven-individuele vlak van instandhouding van de populatie en soort. De effectoren voor deze verrichtingen, die wij kunnen samenvatten onder de term 'gedrag', zijn primair de skeletspieren. Een kleinere bijdrage leveren sommige klieren en gladde spieren (bijvoorbeeld zweetklieren, seksuele geurklieren, haarspiertjes). Nu vinden we het vanzelfsprekend dat een individu of eet, of vecht, of slaapt, of drinkt, of paart, of vlucht, doch nauwelijks twee of meer van die dingen tegelijk kan doen. Maar waarom is dit zo? Ten eerste, omdat in uiteenlopende handelingen verregaand dezelfde spiercomplexen en ledematen zijn betrokken, echter in telkens andere activiteitspatronen, die onderling onverenigbaar zijn. Ten tweede, omdat de verschillende handelingen op verschillende objecten zijn gericht: niet alleen is het fysiek onmogelijk dat een individu zich met twee ver uiteen gelegen voorwerpen tegelijk bemoeit, maar ook zijn er fysiologische grenzen aan zijn vermogen om gelijktijdig 'aandacht' te besteden aan verschillende uitwendige prikkels. Om al deze redenen moet het individu zijn relaties met het milieu in de regel punt voor punt afhandelen.

Hier ligt een probleem, want meestal vragen veel functies tegelijk verzorging. Het individu is immers niet in een stabiel evenwicht maar in een 'steady state', vergelijkbaar met de toestand van een lek schip, dat door pompen drijvend wordt gehouden.

Alle regulaties werken in continu-bedrijf. Zodoende ontstaat binnen alle regelsystemen de behoefte aan uitwisseling met het milieu. Omgekeerd biedt een natuurlijk milieu een veelheid aan verschillende objecten en vaak ook een veelheid aan bedreigingen.

Moeten we dan niet verwachten dat het gedrag een chaos wordt van half voltooide uitingen van allerlei functies? Toch is onze algemene ervaring dat het veeleer lijkt alsof een individu zijn functies consequent afwerkt. Het kan nauwellettend zijn hele lichaam poetsen, een tijdlang zonder onderbreking aan zijn nest bouwen, een flinke maaltijd eten, lang vast slapen, etc. De mechanismen die ervoor zorgen dat de verschillende functies bij toerbeurt

het alleenrecht krijgen over de effectoren en die bepalen welke functie prioriteit moet hebben, zijn het zenuwstelsel en het endocriene stelsel. Het zenuwstelsel staat in verbinding met receptoren ('zintuigen') en met endocriene klieren die het van informatie voorzien over, ten eerste het inwendige milieu van het individu en ten tweede de omgeving, het milieu van het individu.

Men zou kunnen denken dat het zenuwstelsel en het endocriene stelsel niets anders doen dan de impulsen met elkaar vergelijken en dan de effectoren volgens een vast patroon laten reageren. Het dier zou in dat geval in identieke situaties steeds op dezelfde manier handelen, het dier zou een soort 'reflexautomaat' zijn. Het dier is echter in staat lering te trekken uit eerder opgedane ervaringen, zodat het bij een opnieuw voorkomen van een bepaalde situatie op een andere manier reageert. Ook blijkt het zenuwstelsel in samenwerking met het endocriene stelsel in staat zélf het initiatief tot bepaalde handelingen te nemen. Organismen zijn dus in staat via hun zintuigen zowel het inwendige als het uitwendige milieu waar te nemen (perceptie). Deze informatie wordt onderling vergeleken en vaak ook vergeleken met informatie die eerder binnenkwam (integratie), waarna er op grond van deze gegevens — en van het eerder geleerde — gehandeld wordt (gedrag). Door dit gedrag treedt er een wijziging op van het inwendige milieu, terwijl het dier — bijvoorbeeld doordat het zich verplaatste — in een ander uitwendig milieu terechtgekomen is. Deze nieuwe situatie wordt weer vergeleken met de voorgaande waarna de kringloop weer opnieuw begint. Om dit geheel van gebeurtenissen te overzien is het zinvol zowel de perceptie als de integratie en het gedrag gezamenlijk te bestuderen, (n. de Ruyter 1971).

P-1 Algemene eigenschappen van zintuigen I

Zintuigen reageren op prikkels. Een prikkel is een plotselinge verandering van de uitwendige toestand, die een verandering van het inwendige van een cel tot gevolg heeft. Een zintuigcel is niet altijd alleen maar gevoelig voor één soort prikkel (stimulus). De zintuigcellen van het oog bijvoorbeeld zijn specifiek gevoelig voor licht. Maar ook mechanische prikkeling, door middel van druk, activeert de zintuigcellen in het netvlies. In beide gevallen worden impulsen naar het centrale zenuwstelsel gezonden met in beide gevallen een lichtervaring. Bij een klap op een oog zien we sterretjes! De zintuigen zijn in zo'n geval wél verschillend gevoelig voor dit soort verschillende prikkels. De hoeveelheid energie die als licht voldoende is om een gezichtszintuigcel te prikkelen is een fractie van de hoeveelheid mechanische energie die nodig is om een zelfde effect te bereiken. Een toestandsverandering, die met de minste energie een zintuig kan activeren of 'aanslaan' noemt men een *adequate prikkel*. Men kan als maat voor de relatieve gevoeligheid van een zintuig(cel) de geringste prikkelintensiteit (hoeveelheid energie) bepalen, die nog net door een waarneembare reactie wordt beantwoord; dit is de zogenaamde drempelwaarde. Prikkels onder deze *drempelwaarde* noemt men *subliminaal*. Een lage drempelwaarde betekent dus een grote gevoeligheid. Voor zover inadequate prikkels al een reactie teweegbrengen hebben zij steeds een aanzienlijk hogere drempelwaarde dan de adequate prikkels. De drempelwaarde voor reukprikkels ligt over het algemeen beduidend lager dan de drempelwaarde voor smaakprikkels. Dit is een van de redenen waarom het nog zinvol is om een onderscheid tussen ruiken en proeven te maken bij onderwater levende amfibieën en vissen.

Benodigheden:

- 0,05% oplossing van fenylthiocarbamide.
- strookjes filtreerpapier.
- verdunningsreeks suikeroplossingen (uitgaande van 10% suikeroplossing telkens 10x verdunnen)
- verdunningsreeks van ethanol, eau de cologne en amylacetaat (telkens 10x verdunnen).
- toongenerator.

Uitvoering:

- a.
- druk met beide duimen op de gesloten ogen.
 - druk eerst zo hard mogelijk en verminder dan de druk.
 - herhaal dit, maar nu eerst licht drukken en de druk laten toenemen.

Vraag:

1. Wat neemt men waar? Tracht dit te verklaren.

b.

- leg een filtreerpapiertje gedrenkt in de 0,05% fenylthiocarbamide-oplossing achter op de tong en noteer wat men waarneemt.

Vraag:

2. Is voor iedereen fenylthiocarbamide een adequate prikkel?

c.

- stel door proeven vast, welke concentratie van de verdunningsreeks suikeroplossingen nog juist de gewaarwording zoet geeft. Begin met de laagste concentratie. Waarvoor?
- spoel de mond tussen de diverse waarnemingen met gedestilleerd water. Waarvoor?

- d.
 - bepaal door ruiken, welke concentratie van de verdunningsreeks ethanol, eau de cologne of amylacetaat nog juist kan worden waargenomen.
- e.
 - stel met behulp van de toongenerator vast, welke laagste en welke hoogste tonen nog juist hoorbaar zijn. Men bepaalt zo een frequentiegebied.
 - doe dit bij verschillende geluidsterkten.
 - breng de gevonden waarden in een grafische voorstelling, door van de nog juist hoorbare tonen de frequenties in Hz op de x-as uit te zetten tegen de sterkten op de y-as.
- f.
 - stel met behulp van de toongenerator vast welke laagste en hoogste tonen nog juist hoorbaar zijn bij mensen van verschillende leeftijd.
 - maak van deze waarnemingen ook een diagram.

Vraag:

3. Welke van de experimenten en vragen hebben betrekking op het verschijnsel adequate prikkel en welke op het verschijnsel drempelwaarde?

P-2 Algemene eigenschappen van zintuigen II

Het prikkelonderscheidingsvermogen kan zowel de kwantiteit of intensiteit (licht-geluidsterkte) als de kwaliteit (kleur, toonhoogte) van de prikkel betreffen en zowel het oplossend vermogen in de ruimte (bijvoorbeeld onderscheiden van twee passerpunten) als in de tijd (bijvoorbeeld flikkeren van een film). Aangezien een zenuwvezel alleen maar wél of níét kan doorslaan, moet een verschil in sterkte van de zintuigprikkeling vertaald worden in verschillende *aantallen doorslagen per tijdseenheid*. Men zou kunnen spreken van frequentiemodulatie. In de volgende experimenten kunt U onderzoeken welke veranderingen van de prikkel nog net als veranderingen waargenomen worden. Men drukt deze *discriminatiedrempel* of *onderscheidingsdrempel* uit in procenten van de grootte van de uitgangsprikkel. Dit percentage is in het middendeel van de waarneembare scala van prikkels het kleinst en in vele gevallen min of meer constant (wet van Weber), om naar de beide einden toe op te lopen. Vooral het experiment met de toongenerator is geschikt om dit verband vast te stellen. Indien men een zintuig gedurende een bepaalde tijd dezelfde prikkel toedient neemt de frequentie van de actiepotentialen in de sensibele zenuwvezel af. Men noemt dit verschijnsel *adaptatie*. Door adaptatie wordt het zintuig aan de heersende prikkelsituatie aangepast. Zintuigen zijn daardoor vooral gevoelig voor veranderingen. Bekend is het verschijnsel dat het tikken van een wekker na enige tijd niet meer wordt waargenomen. Op het ogenblik dat de wekker blijft stilstaan treedt er een verandering in de bestaande situatie op, die meteen opvalt. Het verschijnsel adaptatie is van grote biologische betekenis. Voor een organisme is het niet interessant welke prikkels in zijn omgeving hetzelfde gebleven zijn, maar is het vaak van levensbelang om op wijzigingen in zijn milieu opmerkzaam gemaakt te worden. Het is niet van belang hóe koud of warm het precies is, maar wél of het kouder of warmer wordt.

Benodigheden:

- reeks suikeroplossingen te beginnen met 0,1% en telkens met 0,1% opklimmend tot 2%.
- verdunningsreeks suikeroplossingen (uitgaande van 10% suikeroplossing telkens 10x verdunnen).
- 0,3% en 3% NaCl-oplossing.
- vier bekerglazen.
- passer(s) met twee even scherpe punten.
- blinddoek.

- vierkant stuk wit papier, zwart papier; vierkant stuk rood papier, een even groot stuk vierkant wit papier en een kleiner stuk vierkant groen papier.
- toongenerator.

Uitvoering:

- proef suikeroplossing van de reeks concentraties tussen 0,1% en 2% en bepaal de concentratie waarbij de zoete smaak juist duidelijk waarneembaar is.
 - bepaal met welk percentage de concentratie van de suikeroplossing moet toenemen om een duidelijk sterkere zoete smaak te krijgen.
 - spoel de mond tussen de diverse waarnemingen met gedestilleerd water.
- bepaal met behulp van een toongenerator welke twee frequenties nog juist van elkaar zijn te onderscheiden in respectievelijk de volgende gebieden: 10-50 Hz; 50-100 Hz; 100-1000 Hz; 1000-10.000 Hz en boven de 10.000 Hz.
 - herhaal deze proef met verschillende geluidssterkten.
 - verwerk de verkregen gegevens in een tabel en druk het gevonden frequentieverschil uit in % ten opzichte van de uitgangsfrequentie van dat gebied.
- de volgende proef wordt door twee personen samen uitgevoerd: één fungeert als proefpersoon, de ander als waarnemer.
 - de proefpersoon wordt geblinddoekt.
 - de waarnemer plaatst op de top van de ringvinger een passer met even scherpe punten. De passerpunten moeten met gelijke sterkte en gelijktijdig op de huid worden gebracht. Af en toe ter controle van de proefpersoon maar één punt neerzetten. De punten moeten ongeveer 1 cm uit elkaar staan. De proefpersoon deelt mede wat hij voelt: één of twee punten.
 - herhaal dit steeds met een kortere afstand tussen de passerpunten, totdat de proefpersoon één punt waarneemt.
 - noteer de afstand nu tussen de passerpunten.
 - herhaal deze proef enkele malen en bereken de gemiddelde waarde.
 - doe hetzelfde voor neustop, handrug (beginnen bij 4 cm) en onderarm (begin bij 5 cm).
 - proefpersoon en waarnemer wisselen.
 - zet de gevonden waarden in een tabel.

Vraag:

- Hoe zal deze proef verlopen bij een persoon die erg vermoeid is? (aantonen).
- neem drie bekersglazen en doe hier water in met temperaturen van 20, 35 en 45 °C.
 - steek beide wijsvingers in de bakjes met de uiterste temperaturen. Laat ze hierin ongeveer een halve minuut.
 - breng dan de wijsvingers gelijktijdig in het bakje met de middelste temperatuur.
 - wat neemt men waar? Noteer de bevindingen.
 - spoel de mond goed met de 0,3% zoutoplossing, direct daarna met de 3% zoutoplossing en dan weer met de 0,3% zoutoplossing.
 - herhaal het experiment en spoel nu telkens tussen twee zoutoplossingen met gedestilleerd water.

Opdracht:

- Geef een verklaring voor de waarnemingen.
- neem een vierkant stuk zuiver wit papier en bedek dit voor de helft met zwart papier.
 - kijk enige minuten goed naar het midden van het papier.
 - trek dan plotseling het zwarte papier weg.

Opdracht:

3. Geef een verklaring voor de waarneming.

h.

- maak, uitgaande van een 10% suikeroplossing, een verdunningsreeks door steeds 10x te verdunnen.
- begin met proeven bij de hoogste concentratie en stel vast bij welke concentratie men geen zoet meer proeft. Spoel de mond tussen de diverse waarnemingen. Vergelijk de hier gevonden uitkomst met die van P-1.

Vraag:

4. Welke experimenten van de reeks a tot en met h hebben betrekking op het verschijnsel adaptatie en welke op het verschijnsel discriminatiedrempel?

g.

- leg in het midden van een vierkant stuk rood papier een kleiner vierkant stuk groen papier.
- leg naast het stuk rood papier een even groot stuk wit papier.
- kijk enige minuten goed naar het midden van het gekleurde papier.
- richt nu plotseling de blik op het midden van het witte papier.
- wat neemt men waar?

Opdracht:

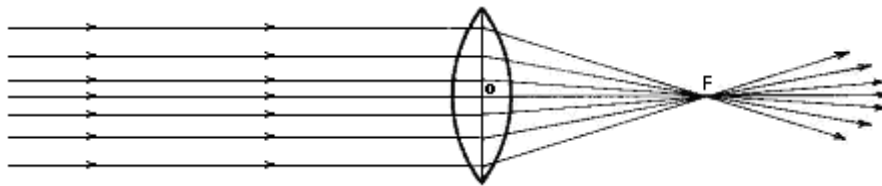
5. Tracht de waarneming te verklaren.

P-3 Eigenschappen van lenzen voor zover nodig voor het begrijpen van oog- en brilwerking.

a. De lenssterkte

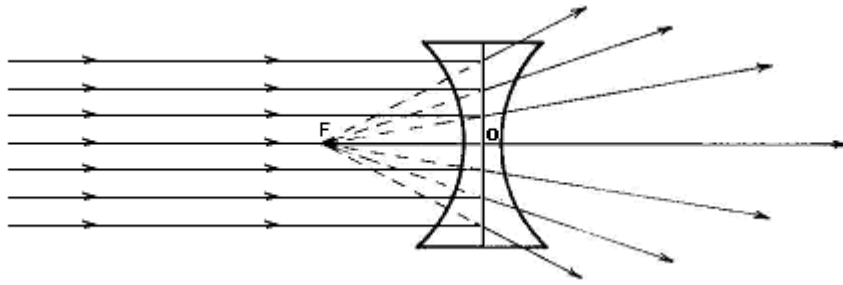
Indien evenwijdige lichtstralen door een lens gaan, gaan de stralen na breking vrijwel door één punt: het *brandpunt*. Het licht gaat wérkelijk door het brandpunt: het brandpunt is reëel (figuur 1).

Een lens waarbij dit gebeurt noemt men een bolle lens of positieve lens. De afstand OF noemt men de brandpuntsafstand: f . Deze is hier positief, dus: $+f$. De lichtstralen komen samen in F (ocus): ze convergeren (figuur 1).



Figuur 1. De positieve of convergerende lens. De breking van evenwijdig invallende lichtstralen door deze lens. De lichtstralen komen samen in het brandpunt of focus (F). O is het optische midden van de lens.

Bij een holle lens of negatieve lens divergeren de lichtstralen, ze komen schijnbaar uit één punt: F. Ook hier noemt men OF de brandpuntsafstand, nu echter negatief: $-f$. Het brandpunt is virtueel, het licht komt er niet werkelijk vandaan (figuur 2).



Figuur 2. De negatieve of divergerende lens. De breking van evenwijdig invallende lichtstralen door deze lens. De lichtstralen komen schijnbaar uit een punt: het brandpunt of focus (F). O is het optische midden van de lens.

De sterkte van een lens drukt men uit in *dioptrieën*. Een lens is sterker naarmate het brandpunt dichterbij de lens ligt.

Formule: $\frac{100}{f} = d(\text{ioptrie})$, waarbij f in cm.

Vragen:

1. Hoeveel dioptrie is een lens met $f = +25$ cm?
2. Hoeveel dioptrie is een lens van een loep?
3. Hoe groot is de brandpuntsafstand van een bril met -2 , of $+3$ dioptrieën?

b. Beeldvorming (figuur 3).

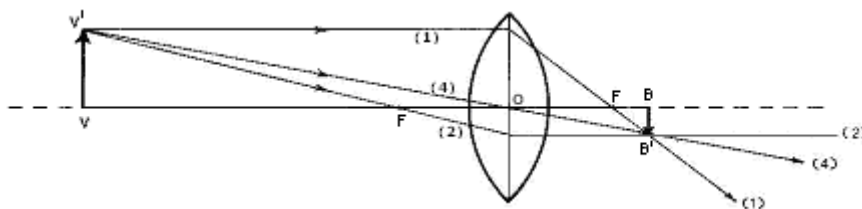
Bij een 'brandglas' zullen de zonnestralen altijd convergeren naar het brandpunt: stralen die evenwijdig op een lens vallen worden gebroken naar F (1).

Bij een vuurtoren staat de lamp altijd in het brandpunt zodat de stralen evenwijdig uittreden: lichtstralen vanuit F treden altijd evenwijdig uit (2).

We zien uit (1) en (2): de richting van de lichtstralen is omkeerbaar (3).

Bovendien gaan lichtstralen door het optische midden van een lens ongebroken door (4).

Toepassing van (1), (2) en (4) maken het nu mogelijk van een voorwerp voor een lens het daarbij behorende beeld te construeren (figuur 3). Het voorwerpspunt V vormt één daarbij behorend beeldpunt B'.



Figuur 3. De beeldvorming door een positieve lens. Slechts twee lichtstralen uitgaande van één punt van het voorwerp zijn nodig om het door de lens gevormde beeldpunt hiervan te construeren.

Ga nu na of een willekeurig ander punt van het voorwerp VV^1 een beeldpunt vormt dat op BB^1 ligt.

Men noemt: $VO =$ de voorwerpsafstand = v ;

$OB =$ de beeldafstand = b .

Het beeld is evenals f reëel, daarom is de beeldafstand positief: $+b$.

Mathematische berekeningen aan de vorige tekeningen geven de relatie tussen v , b en f in de lenzenformule:

de lenzenformule: $\frac{1}{v} + \frac{1}{b} = \frac{1}{f}$

	v	b	$\frac{1}{V} + \frac{1}{b} = \frac{1}{f}$	f	$\frac{B}{v} = V$
1					
2					
3					
4					
5					
6					

Uitvoering:

- probeer met een lens ($f = 25 \text{ cm}$) van voorwerpen in de klas een beeld op te vangen op een stuk wit karton.
- probeer met een loep een beeld op te vangen op een stuk wit karton van bijvoorbeeld een brandende plafondlamp, kaars of een ander helder verlicht voorwerp.
- gebruik een optische bank; dit is een meetlat waarlangs een lichtbron, een lens en een wit scherm waarop de beelden kunnen worden opgevangen, kunnen schuiven. Gebruik daarbij een lens van $f = + 10 \text{ cm}$. Geef de lens een vaste stand. Varieer nu steeds v en noteer de daarbij behorende b . Verwerk de waarnemingen en berekeningen in de tabel.

Opdracht en vragen:

1. Vergelijk het beeld van de lichtbron met de werkelijke lichtbron wat grootte, helderheid en stand betreft.
2. Als het geheel een model van het oog is, wat is hier dan het netvlies?
3. Indien v verandert, wat zou er dan met de lens van het oog moeten gebeuren om het beeld steeds scherp te krijgen op het scherm?

c. De vergroting

De verhouding tussen de afmetingen van het beeld en van het voorwerp noemt men de vergroting van het beeld. De getalwaarde van de vergroting is gelijk aan de verhouding tussen de beeldafstand en de voorwerpafstand:

$$\frac{b}{v} = V$$

Vraag:

4. Waar moet men een voorwerp plaatsen als men een beeld wil vormen dat half zo groot is als het voorwerp?

d. Het oog

Het beeld dat het oog van de buitenwereld op het netvlies vormt is reëel, verkleind en omgekeerd (zie P-6 en P-7). Men mag de werking van het oog *nooit* vergelijken met een eenvoudige lens. Hoornvlies, waterachtig vocht van de voorste oogkamer, lens en glasachtig lichaam vormen tezamen een optisch systeem, dat convergerend de lichtstralen verwerkt. De convergentie — de mate waarin de stralen gebroken worden — wordt bepaald door de lichtbreking van het weefsel, door de kromming van de diverse vlakken en door de afstand tussen deze gekromde vlakken.

Het grensvlak van de lucht met het hoornvlies werkt het sterkst lichtbrekend en levert ongeveer 40 dioptrieën aan het systeem dat totaal 60 dioptrieën heeft. Het oog kan zich aanpassen aan het zien op afstand doordat de lens boller of platter wordt. Door dit accommodatievermogen wint het gehele systeem nog eens 14 dioptrieën. Zo wisselt de totale breking van het optische systeem tussen ongeveer 70 dioptrieën bij dichtbij zien en ongeveer 58 dioptrieën bij veraf zien.

Wanneer licht op het netvlies valt wordt een bepaalde stof — het gezichtspurper — omgezet: het absorbeert lichtenergie (zie P-20). Het omgezette gezichtspurper regenereert waarna het netvlies opnieuw kan reageren op licht. De periode die voor deze regeneratie nodig is duurt in helder licht 1/60 seconde en in zwak licht 1/20 seconde. Dit verklaart de nawerking van het oog en daardoor zien we de film als vloeiende beweging (zie P-7).

Hoewel het beeld omgekeerd is nemen we het voorwerp rechtopstaand waar.

We zien niet met het netvlies, maar de geprikkelde gezichtszintuigcellen geven via de zenuwen impulsen naar de hersenen. De hersenen 'componeren' uit deze impulsen een rechtopstaand beeld. Baby's moeten leren het beeld om te keren.

Opdrachten en vragen:

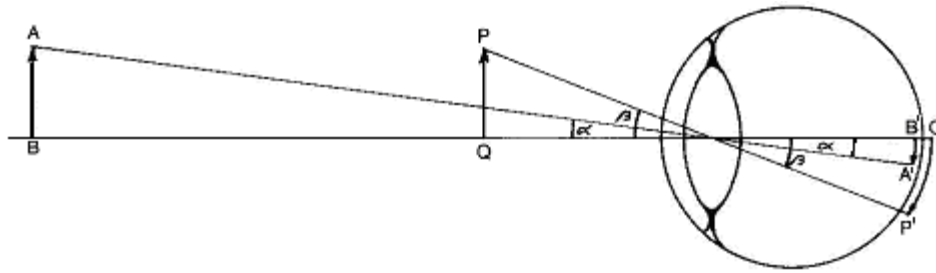
5. Onderzoek tussen welke afstanden een voorwerp scherp is te zien (zonder bril), met behulp van een liniaal.
6. Waar ligt het vertepunt: het verst gelegen punt waar een voorwerp nog scherp te zien is?
7. Waar ligt het nabijheidspunt (N): het dichtst bij gelegen punt waar een voorwerp nog scherp te zien is (zie P-7)?
8. Bereken met behulp van het nabijheidspunt N (=v) de brandpuntsafstand van de lens als $b = 15\text{mm}$.
9. In welk geval is $\frac{1}{f} = \frac{1}{b}$?
10. Hoe groot is de grootste (sterkste) vergroting die men met het optische systeem van het oog bereiken kan?
11. Bereken de sterkte van het optische systeem van het oog in dioptrieën, indien een voorwerp dat zich in het vertepunt bevindt scherp wordt gezien.
12. Bereken de sterkte van het optische systeem van het oog in dioptrieën, indien een voorwerp dat zich in het nabijheidspunt bevindt scherp wordt gezien.

e. Oogafwijkingen

Verziend is men indien een beeld van een voorwerp dat zich op grote afstand bevindt, achter het netvlies valt als de verziende niet accommodeert. De oogbol is te kort. Het nabijheidspunt ligt verder af dan bij een normaal oog. Correctie door een bril met bolle glazen om dichtbij scherp te zien. Bij in de verte waarnemen moet de verziende zijn bril ophouden.

Bijziend is men indien een beeld van een voorwerp, dat zich op grote afstand bevindt, voor het netvlies valt. De oogbol is te lang. Het nabijheidspunt ligt dicht bij dan bij een normaal oog; het vertepunt ligt op eindige afstand. Accommoderen helpt niet, het beeld zou daardoor nog verder van het netvlies af komen te liggen. Correctie door een bril met holle glazen. De stralen die uit de verte komen worden zodanig gedivergeerd, dat ze als het ware uit het vertepunt van de bijziende komen.

Verziendheid door ouderdom (*ouderdomsverziendheid*) treedt op als het accommodatievermogen van de ogen zo sterk is verminderd, dat men op een werkafstand van 25 cm niet meer duidelijk kan waarnemen. Het beeld komt dan achter het netvlies, omdat de lens te zwak is geworden. Correctie door een bril met bolle glazen, zodat het licht dat van een voorwerp komt en op de bril valt als het ware komt uit het nabijheidspunt, dat voor de ouderdomsverziende te veraf ligt (leesbril).



Figuur 4. Beeldvorming door het menselijk oog.
De gezichtshoek van het oog en de grootte van het netvliesbeeld.

Bij het in de verte waarnemen hoeft de ouderdomsverziende zijn bril niet op te houden.

Astigmatisme is een gevolg van ongelijkmatige kromming van het hoornvlies. De lichtbreking in de radiale richtingen van het hoornvlies is dan ongelijk (zie P-7).

f. Bijzonderheden van het zien

Scherp zien wil zeggen dat het lenzenstelsel van het oog een scherp beeld vormt op het netvlies. Het voorwerp bevindt zich dan op of buiten de nabijheidsafstand van het oog. Duidelijk zien we een voorwerp, wanneer er veel details kunnen worden waargenomen. *Duidelijk* zien is afhankelijk van de verlichting van het voorwerp en van het aantal benutte zintuigcellen. Om een voorwerp zo duidelijk mogelijk te zien moet het netvliesbeeld van dat voorwerp op zo veel mogelijk zintuigcellen van het oog worden gevormd en moet het netvliesbeeld zo groot mogelijk zijn.

De grootte van het netvliesbeeld wordt uitgedrukt in de *gezichtshoek*: dit is de hoek, gevormd door de verbindingslijnen van het optisch middelpunt van het oog en de einden van het netvliesbeeld van dit voorwerp (figuur 4). Naarmate het netvliesbeeld groter is, is ook de gezichtshoek groter. Als de gezichtshoek zo groot mogelijk is, kunnen we een voorwerp zo duidelijk mogelijk zien.

De kleinste gezichtshoek, waaronder we twee punten als afzonderlijke punten kunnen waarnemen, bedraagt ongeveer $1'$. Deze hoek is ongeveer gelijk aan de hoek waaronder we twee lichtpunten zien, die zich 1 mm van elkaar en drie meter van het oog bevinden. Brengen we een voorwerp binnen het nabijheidspunt van het oog, dan wordt er wel een groter netvliesbeeld gevormd, doch we zien het niet scherp, doordat de lens niet nog meer kan accommoderen. Met behulp van een positieve lens (loep) kunnen we het convergerende vermogen van het oog vergroten; we worden 'bijziend'. Door de positieve lens zo dicht mogelijk bij het maximaal geaccommodeerde oog te brengen en het voorwerp binnen brandpuntsafstand van de positieve lens te brengen wordt een virtueel, rechtopstaand, vergroot beeld gevormd. Met beide ogen nemen we niet precies hetzelfde beeld waar. Op het netvlies van het linkeroog wordt een enigszins ander beeld gevormd dan op het rechteroog. In de hersenen worden beide beelden tot één beeld verwerkt, waarin we diepte kunnen waarnemen (stereoscopisch zien: P-9).

Voorwerpen hebben kleuren, doordat alleen licht met een bepaalde golflengte wordt teruggekaatst. De zogenaamde complementaire kleuren worden geabsorbeerd door het voorwerp. Het onderscheiden van deze kleuren gebeurt door de kegeltjes (zie ook P-8 en P-20).

Bij nachtelijk levende vertebraten vinden we tussen het netvlies en het vaatvlies een lichtreflecterende laag bestaande uit guaninekristallen: het *tapetum lucidum*.

Hierdoor passeert het licht tweemaal het netvlies. Duidelijk is dit onder andere te zien bij een kat: de ogen lichten op in het donker wanneer men in de richting van het invallend licht in de ogen kijkt. Bij vele dieren (hoefdieren) vinden we deze laag in de bovenste helft van het oog (zie P-6). Hier wordt het beeld gevormd van de bodem die 's nachts minder licht reflecteert: wat op de grond gebeurt is voor deze dieren belangrijk.

P-4 Binnen in het eigen oog zien

Benodigdheden:

- zwart papier 10x10 cm
- speld

Uitvoering:

- prik met een speld een gaatje in een stuk zwart papier.
- houd dit gaatje dicht voor één oog en sluit het andere oog.
- beweeg nu het papier op en neer en van links naar rechts in een vlak van $\pm 1 \text{ cm}^2$, of draai het snel in de rondte in een vlak van $\pm 1 \text{ cm}^2$.
- er is duidelijk een netwerkje van bloedvaten te zien.

Opmerking: De bloedvaatjes die men ziet, liggen vóór de retina. Het licht komt door het gat en werpt een schaduw van de bloedvaatjes op de lichtgevoelige cellen van de retina. Deze cellen zenden impulsen naar de hersenen en men ziet de schaduwen van de bloedvaten.

P-5 De blinde vlek

Benodigdheden:

- potlood
- tekenpapier

Uitvoering:

- a.
 - kijk vanaf een afstand van enkele meters met het rechteroog strak over de punt van een potlood, dat door de gestrekte rechterarm rechtop gehouden wordt, in de richting van een bepaald punt op de muur. Houdt het linkeroog gesloten.
 - blijf dit punt op de muur fixeren en beweeg het potlood, met gestrekte arm, naar rechts.
 - hoeveel booggraden, ongeveer, moet men het potlood naar rechts bewegen om de punt van het potlood uit het beeld te doen verdwijnen.
 - wat gebeurt er wanneer men het potlood nog verder naar rechts beweegt.
 - bereken op een afstand van een meter van de muur hoe groot de doorsnede is van de blinde vlek in het netvlies. Stel de beeldafstand op 20 mm.
- b.
 - teken op een stuk papier op ongeveer 7 cm afstand van elkaar een vierkant en een cirkel van ongeveer gelijke grootte, die geheel zwart worden gemaakt.
 - houd het linkeroog dicht en fixeer met het rechteroogde linker figuur.
 - verplaats nu het papier van het oog af, of naar het oog toe en bepaal de afstand, waarop de rechter figuur niet meer te zien is (in dit geval valt de ene figuur op de gele vlek, en de andere figuur op de blinde vlek).
- c.
 - sluit het linkeroog en houdt het rechteroog op 25 cm afstand recht boven de

- omcirkelde letter n in onderstaande afbeelding.
- het zwarte vierkantje is nu onzichtbaar.

a b c d e f g h i j k l
 m n o p q r s t u v w x
 y z a b c d e f g h i j
 k l m n o p q r s t u v
 w x y z a b c d e f g h
 i j k l m **n** o p q r s t
 u v w x y z a b c d e f
 g h i j k l m n o p q r
 s t u v w x y z a b c d
 e f g h i j k l m o p
 q r s t u v w x y z a b



- houd het hoofd in deze stand en fixeer de aangrenzende letter o.
- als bij deze letter ook het vierkantje onzichtbaar is streep deze letter dan door.
- doe zo met alle aangrenzende letters.
- de doorgestreepte letters vormen nu een vlek waaruit de vorm en de grootte van de blinde vlek zijn af te leiden.

Opmerking: Men zal het experiment enige malen moeten herhalen voordat men kans ziet het hoofd tijdens de proef nauwkeurig op dezelfde plaats te houden.

P-6 Het koeienoog

Benodigheden:

- lancet
- schaar
- pincet
- prepareernaalden
- spelden
- snijplank
- doorschijnend papier (sigarettenvloei)
- twee koeienogen per groep: één voor opdracht **a** en één voor opdracht **b**. Verse ogen gebruiken, halen bij abattoir. Voor opdracht **b** verdient het aanbeveling de ogen, in plaats van deze door te snijden, van te voren in te vriezen en het bevroren oog met een figuurzaagje door te zagen. Daarna laten ontdooien.

a. Beeldvorming

Uitvoering:

- teken en noteer waar en hoe de oogspieren zijn bevestigd. Geef ook de plaats van de oogzenuw aan.
- maak de oogbol van buiten zeer goed schoon door alle vet, spieren en dergelijke eraf te snijden.
- maak aan de achterzijde van het oog vlak naast de oogzenuw in het harde oogvlies met een scherp scheermesje een snede.
- knip vervolgens in het harde oogvlies een venstertje uit van 1x1 cm. Pas op dat de eronder liggende delen van het oog niet worden beschadigd.

- bekijk het inwendige van het oog door licht in het venstertje te laten vallen en zelf door de pupil te kijken. Maak een tekening van wat men ziet.
- breng over het venstertje een dun stukje doorschijnend papier (sigarettenvloeijsje) aan. Richt het oog nu op een helder verlicht object. Probeer door veranderen van de afstand oog-object een beeld te krijgen op het papier. Als object is goed te gebruiken een buislampje met een erop geschilderde pijl.
Tracht de brandpuntsafstand van de ooglenzen te berekenen.
- breng nu over de gehele achterzijde van het oog — van de ene kant van de lens naar de andere kant — een snede aan, tot in het glasachtig lichaam.
Door nu met de beide handen de twee zo ontstane helften zo ver van elkaar te buigen dat het oog binnenste buiten wordt gekeerd, kan men de lens eruit wippen, zonder deze te beschadigen.
- leg de lens zodra deze is uitgerepareerd op een stukje met letters bedrukt papier.
Wat neemt men waar?
- bevestig de lens op een gerepareerd en bestudeer de beeldvorming door voorwerpen dichtbij en veraf door de lens te bekijken. Probeer ook de lens te vervormen en ga na welke invloed dit heeft op het beeld (zie P-3).

b. Anatomie

Uitvoering:

- snijd het tweede oog voorzichtig precies middendoor, te beginnen bij de oogzenuw. Lens met mes in tweeën drukken. Doorsnijden gaat moeilijk: de lens is hard.
- maak van de doorsnede een tekening. Teken zo groot mogelijk, niet schematiseren.
- tracht de volgende onderdelen te vinden en geef ze in de tekening aan:

a. oogzenuw	f. harde oogvlies	j. glaslichaam
b. netvlies	g. tapetum lucidum	k. lenskapsel
c. hoornvlies	h. blinde vlek	l. straalvormig lichaam
d. vaatvlies	i pupil	m.voorste oogkamer
e. iris		

- bekijk microscopische preparaten van het oog. Zijn hierin onderdelen terug te vinden die in de gemaakte doorsnedentekening zijn aangegeven? Welke?
Tekenen!

P-7 Beeldvorming

a. Nabijheidspunt

De bepaling van het nabijheidspunt is eerder uitgevoerd: zie P-3d.

b. Nabeeld

De bepaling van het nabeeld is eerder uitgevoerd: zie P-2b en P-3d.

Uitvoering:

- klem een dun stokje of een breinaald vast en breng het vrije uiteinde in trilling.

Opdracht:

1. Beschrijf wat men waarneemt. Verklaar dit verschijnsel.

c. Het omgekeerde beeld

Waarschuwing: het effect is zo verrassend, dat het niet denkbeeldig is dat de persoon die de proef uitvoert een onverwachte beweging maakt: dit is niet ongevaarlijk.

Uitvoering:

- maak in een stukje karton of dik zwart papier meteen speld een gaatje.
- houdt het stukje karton zodanig op ongeveer 2,5 cm voor één van de beide ogen, dat er door het gaatje licht op het oog valt.
- beweeg de knop van de speld vlak voor het oog, zonder de wimpers te raken, heen en weer, tot men een beeld van de speldenknop krijgt.

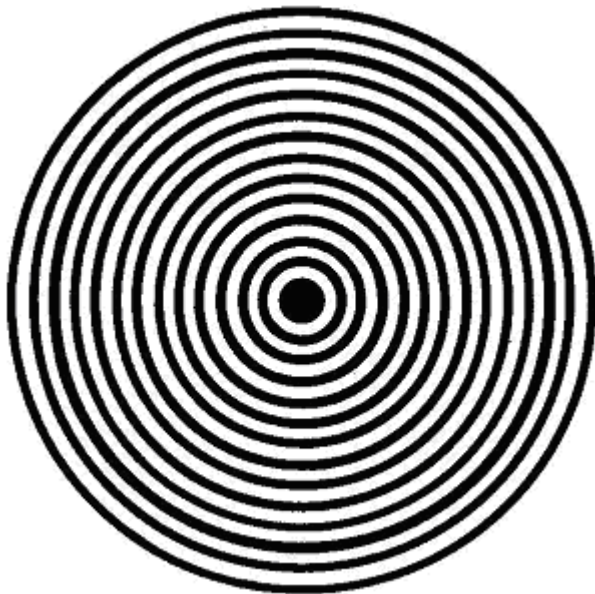
Opdracht:

2. Noteer nauwkeurig wat voor beeld er wordt gevormd en tracht een verklaring te vinden met behulp van P-3.

d. Astigmatisme

Uitvoering:

- bekijk figuur 5 op een afstand van ongeveer 40 cm.
(Bril dragers kijken met en zonder bril.)



Figuur 5. Astigmatisme. De beeldvorming door het oog wordt bepaald door de ongelijkmatige kromming van het hoornvlies.

Vraag en opdrachten:

3. Beschrijf wat men waarneemt.
4. Hoeveel personen zijn er in de groep die de ringen even scherp zien?
5. Verklaar dit verschijnsel.

e. Accommodatie

Uitvoering:

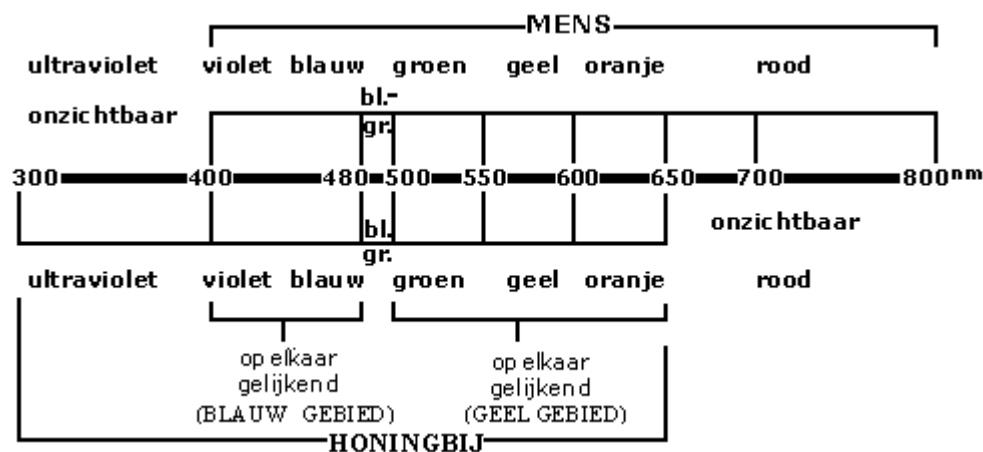
- kijk met één oog naar een voorwerp, bijvoorbeeld een potlood dat op ongeveer 30 cm van het oog gehouden wordt. Fixeer goed.
- hoe neemt men de achtergrond waar en hoe het voorwerp?
- kijk in dezelfde situatie naar de achtergrond. Fixeer goed.
- wat neemt men waar?
- kijk afwisselend naar het potlood en naar de achtergrond en tracht dit snel enige malen te doen.

Vragen:

6. Wanneer is men in staat om een beeld scherp te zien?
7. Wat moet er dan met de lens gebeuren om dit te bereiken?
8. Er zijn dieren, die om objecten op verschillende afstanden scherp te zien hun lens niet vervormen doch deze verplaatsen. Welke dieren zijn dit?
9. Er zijn dieren, die op iedere afstand alles tegelijk scherp zien. Welke dieren zijn dit? Moeten zulke dieren dan anders geconstrueerde ogen hebben? Hoe zien deze dieren dan diepte?

P-8 Kleuren zien

Onder de vertebraten is kleuronderscheidingsvermogen onder meer aangetoond bij primaten, vogels, hagedissen, schildpadden, kikkers en beenvissen. Het deel van het spectrum dat door de verschillende dieren waargenomen wordt is echter nogal verschillend. Zo blijken vissen en amfibieën nog ver in het ultraviolet kleuren te zien (elrits 340 nm, kikker 310 nm als grens). Vogels zijn omgekeerd voor kortgolvig licht nogal ongevoelig. Zij hebben in hun netvlies een soort geelfilter, waardoor zij de blauwe lucht donkerder waarnemen dan wij. Hierdoor zullen witte en anders gekleurde voorwerpen er beter tegen afsteken. Voor het menselijk oog zijn de grenzen van het zichtbare spectrum ongeveer 760 nm en 380 nm, waarbinnen drie verschillende typen kegeltjes voor de waarneming van blauw, groen en oranje verantwoordelijk zijn. Werkbijen blijken vier typen kleurgevoelige zintuigcellen te bezitten namelijk cellen met maximum gevoeligheid in het ultraviolet, violet, blauw en groen (fig. 6). Doordat bladeren behalve het voor onze ogen



Figuur 6. Kleuren zien. Vergelijking van het voor de mens en de honingbij waarneembare deel van het zonnespectrum (n. von Frisch, uit Dijkgraaf 1971).

waarneembare groen ook nog ultraviolet terugkaatsen, zullen ze op bijen een grijze indruk maken, waartegen de bloedkleuren duidelijk contrasteren. Voor een bij is rood geen adequate prikkel. De rode klaproos die door bijen vooral bezocht wordt om er stuifmeel te verzamelen weerkaatst ook ultraviolet licht, dat door de bij wél waargenomen kan worden.

Benodigdheden:

- vier of meer figuren van verschillende vorm en verschillende kleuren, bijvoorbeeld: rode driehoek, groen vierkant, gele cirkel, blauwe ruit.
Maak hiervan diverse sets uit etalagekarton.
- vrij grote cirkel van etalagekarton met verschillend gekleurde segmenten.
- collectie kleurenmonsters van wol.
- groot wit karton.

A. Onderzoek drempelwaarde

Uitvoering:

- a.
 - leg de gekleurde figuren op een witte ondergrond, in een lokaal dat verduisterd is.
 - zet de deur naar de verlichte gang zover open dat er een lichtgradiënt ter beschikking is.
 - wandel met de figuren van het licht naar het donkerste gedeelte van het lokaal.
- b.
 - bevestig de cirkel met de gekleurde segmenten op het bord.
 - verduister het lokaal en laat het door middel van een trafo langzaam lichter worden.
 - bij maximaal licht, via de trafo het lokaal langzaam verduisteren.
- c.
 - gooi de verschillende gekleurde draadjes wol, die allen van dezelfde lengte zijn, door elkaar op een stuk wit karton.
 - tracht op verschillende plaatsen in de lichtgradiënt, bij verschillende lichthoeveelheden de draadjes in de juiste volgorde van het spectrum te leggen,

Vragen:

1. Wat neemt men op een gegeven moment bij een bepaalde lichtintensiteit waar?
2. Een van de twee eigenschappen (kleur of vorm) blijft zeer duidelijk.
Waar wijst dit op ten aanzien van de drempelwaarde van staafjes en kegeltjes?
3. Hoe neemt men dan bij weinig licht waar met de ogen?
4. Maakt het iets uit of de verschillende voorwerpen in de proef een verschillende grootte van oppervlak hebben?

B. Ligging kegeltjes

Uitvoering:

- fixeer met één oog een punt op een muur of een voorwerp in de ruimte dat op enige afstand van de waarnemer staat.
- laat iemand anders gekleurde figuren (zie A) op dezelfde afstand van het oog van de waarnemer houden als het gefixeerde voorwerp zich bevindt.
Begin zover zijwaarts dat de waarnemer ze niet kan zien; naar voren bewegen.
De waarnemer blijft het afgesproken punt fixeren.
- beschrijf nauwkeurig de kleurwaarneming. Verklaar de waarneming.
- Bepaal de hoek waarbij de waarnemer de vorm kan gaan waarnemen.
- bepaal de hoek waarbij de waarnemer de kleur kan waarnemen.

P-9 Stereoscopisch zien

Benodigheden:

- een ongeveer 1 meter lange koker die van binnen zwart gemaakt is. De diameter is zodanig dat men met beide ogen tegelijk er door kan kijken. Aan een uiteinde worden op korte afstand achter en iets naast elkaar drie zwarte staafjes van ongelijke dikte gemonteerd. Ongeveer halverwege wordt een diafragma in de koker gemaakt, zodanig dat men door de koker kijkend niet de plaatsen ziet waar de staafjes de koker raken.

Uitvoering:

a.

- kijk door de koker en houdt deze zó, dat de staafjes horizontaal liggen.
- kijk door de koker en houdt deze zó, dat de staafjes verticaal staan.
- probeer in beide gevallen te zeggen welk staafje het meest naar voren, respectievelijk naar achteren ligt.

b.

- breng met beide ogen open de punten van twee potloden op elkaar.
- tracht dit vervolgens te doen met één oog gesloten.
- tracht dit vervolgens te doen met beide ogen gesloten.

Achtereenvolgens beschikt men in deze situaties over informatie uit twee ogen en de spierzin van beide armen, één oog en de spierzin van beide armen en alleen over de spierzin van beide armen.

c.

- houdt een vinger op enige afstand (15 tot 20 cm) voor de ogen.
- bekijk deze vinger beurtelings, met het linker- en rechteroog en ook met beide ogen tegelijk.
- wat merkt men op?

P-10 Gezichtsbedrog

a. Optische illusies

Benodigheden:

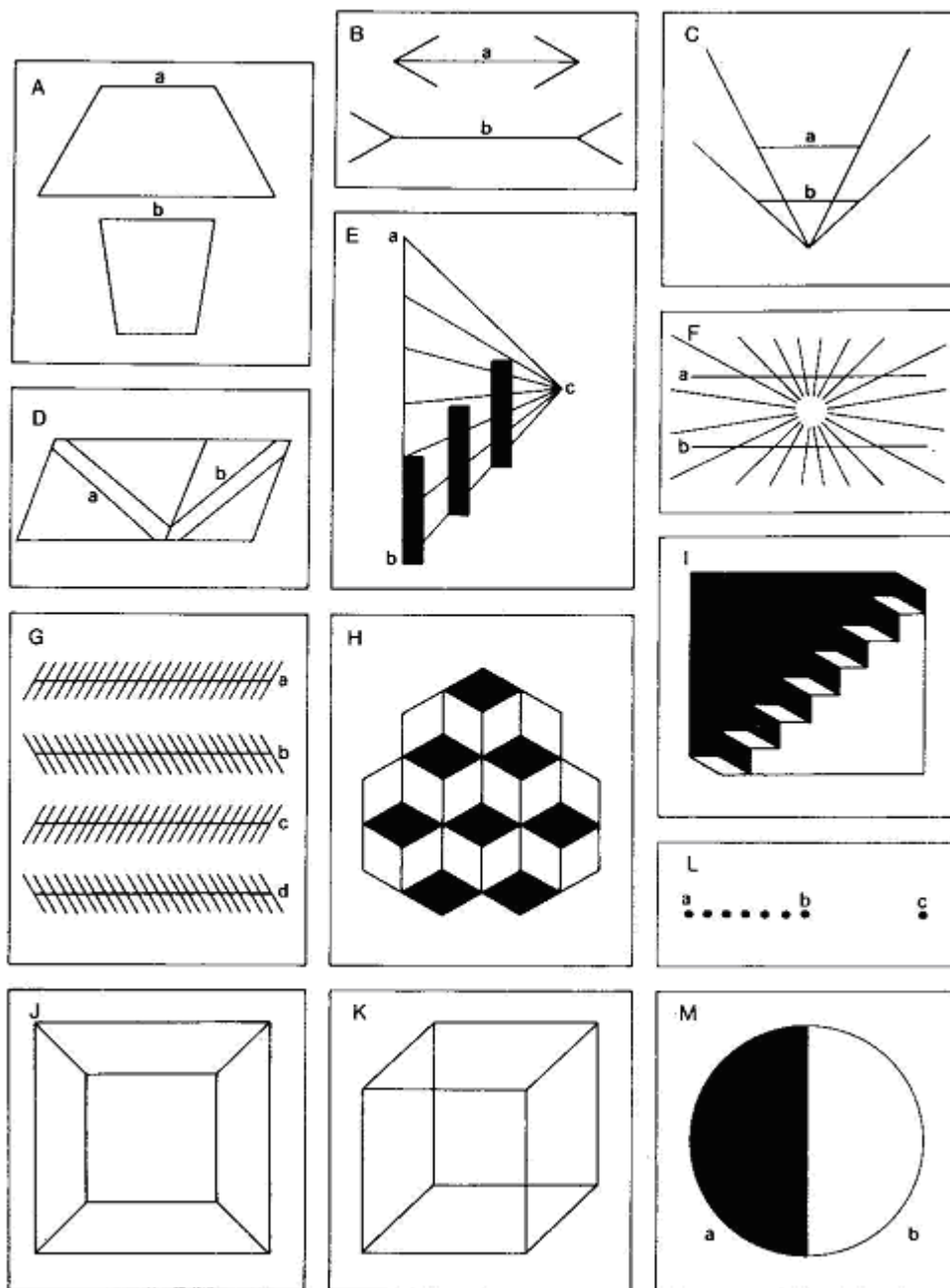
- kaarten van 15 x 15 cm waarop de afbeeldingen van figuur 7 A tot en met M worden overgetekend. Uit te voeren in O.I. inkt.
Maak voldoende aantallen om alle leerlingen te kunnen voorzien.

Uitvoering:

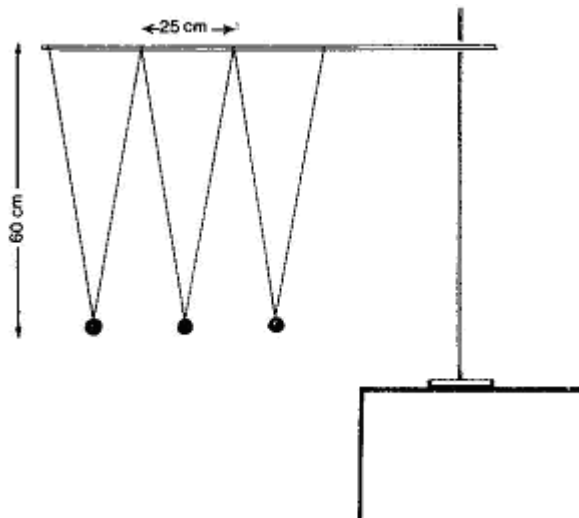
- vergelijk de lengten van a en b in figuur 7 A tot en met D.
- welke staaf is het langste in figuur 7 E?
- lopen de lijnen in figuur 7 F en G parallel?
- tel het aantal kubussen in figuur 7 H. Tel nog eens nauwkeurig.
- kijk rustig naar de trap in figuur 7 I. Draai nu de figuur langzaam; blijf daarbij de trap in figuur 7 I observeren.
- ligt het binnenste vierkant in figuur 7 J vóór of achter het buitenste?
- is in figuur 7 K de boven- of de onderzijde van de kubus zichtbaar?
- is in figuur 7 L de afstand a-b langer, korter of even lang als de afstand b-c?
- is in figuur 7 M de afbeelding een zuivere cirkel?

Vraag:

1. Waardoor wordt de optische illusie veroorzaakt?



Figuur 7. Gezichtsbedrog. Vervormingen treden op door adaptatie, vermoeidheid, herhaling van prikkels, intense prikkeling en processen in de hersenen, waar de informatie uit beide receptoren niet op de juiste wijze geïntegreerd wordt.



Figuur 8. Slingereffect van Pulfrich. Proefopstelling. Het bedekte oog zal zich aan het donker aanpassen: de impulsen komen, vergeleken met die uit het onbedekte oog, met een zekere vertraging in de hersencentra aan. In het midden van de slingerbeweging is de snelheid het grootst en de vertraging belangrijk: het bedekte oog ziet de balletjes steeds meer 'in het verleden'. Dit verschil in waarneming doet het merkwaardige effect ontstaan.

b. Experiment met slingerende balletjes

Benodigheden en voorbereiding:

- statief met klem.
- staaf van ongeveer 1 meter lengte.
- 3 verschillend gekleurde balletjes met een diameter van 2-3 cm,
- touw.
- zonnebrilglas.

Monteer de balletjes aan de staaf zoals aangegeven in figuur 8; door de dubbele ophanging kunnen de balletjes alleen in een plat vlak slingeren.

Uitvoering:

- laat de balletjes heen en weer slingeren (niet alle drie tegelijk in dezelfde richting).
- kijk in het verlengde van de staaf op ongeveer 2-4 meter afstand van de staaf.
- houd nu voor bijvoorbeeld het linkeroog een zonnebrilglas en kijk dan met beide ogen tegelijk naar de slingerende balletjes (ook weer in het verlengde van de staaf).
- houd het zonnebrilglas nu voor het andere oog en kijk weer naar de slingerende balletjes.

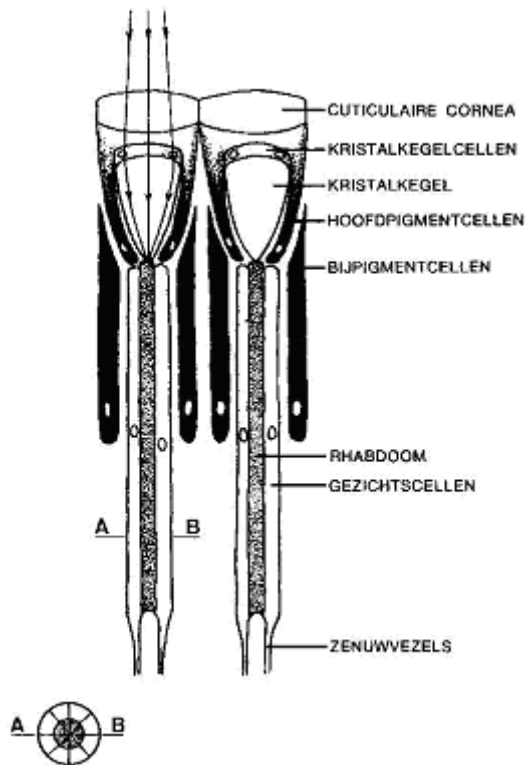
Vragen:

1. Wat lijkt er met de slingerende balletjes te gebeuren als men voor het linkeroog het zonnebrilglas houdt?
2. Wat, als men voor het rechteroog het zonnebrilglas houdt?
3. Bewegen de balletjes zich nog in een plat vlak? Is er nu sprake van diepte zien?
4. Welk oog ontvangt in het geval van vraag 2 het meeste licht en welk het minste?
5. Kan men met deze gegevens een verklaring geven (bedenken) voor dit verschijnsel?
6. Kan men in de schemering goed afstanden schatten (diepte zien)?
7. Voer deze proef, indien mogelijk, ook uit met één witte bal en met een grijs glas.

P-11 Andere typen ogen

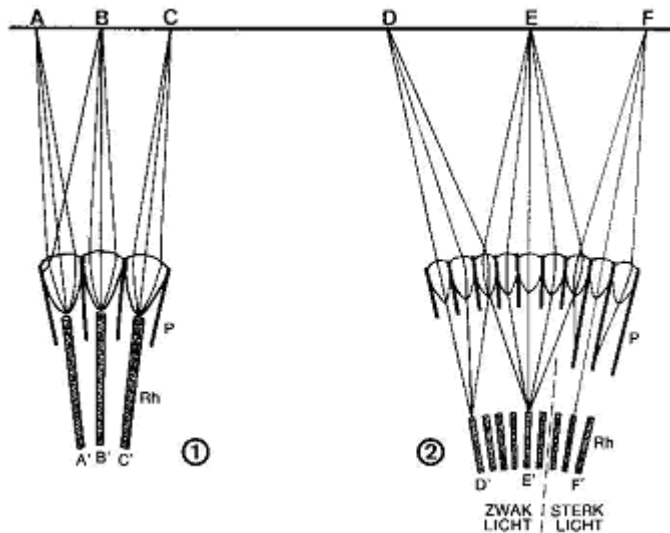
Inleiding

Geleedpotigen zien niet, zoals zoogdieren, een compleet beeld, maar een mozaïekbeeld. De bolvormige facetogen van de geleedpotigen bestaan uit een groot aantal enkelvoudige ogen; de ommatidia (figuur 9). Ieder ommatidium is een klein optisch systeem, dat een gedeelte van het blikveld bestrijkt. Vooral dankzij onderzoeken aan een soort Molukkenkreeft, *Limulus polyphemus*, met zeer grote facetogen, die ieder 100 ommatidia bevatten, zijn we goed ingelicht over de werking van de facetogen.



Figuur 9. Schema van een ommatidium van een facetoo (n. Kühn 1961).

Het lichtbrekend systeem van een ommatidium bestaat uit de cuticulaire cornea en de kristalkegel. De kristalkegel bestaat uit een materiaal, waarvan de brekingsindex langs de lengteas van het systeem het grootst is en naar de randen toe afneemt. Hierdoor ontstaat een puntvormige concentratie van het invallende licht aan de voet van de kegel. Alleen lichtstralen die centraal invallen worden voor de beeldvorming gebruikt. Ze komen in een cilinder, het rhabdoom, waar de lichtprikkel wordt omgezet in een impuls. Dit geschiedt doordat het zich daarin bevindende vit. A-aldehyde — met een absorptiespectrum dat een maximum heeft bij de golflengte van geel licht — structureel verandert wordt. In het donker wordt deze stof weer teruggevormd. De zintuigcellen (gezichtscellen) geven de impuls door aan de dendriet van een zenuwcel. De ommatidiën zijn door pigmentcellen optisch van elkaar geïsoleerd. Vooral bij nachtdieren komen facetogen voor met ommatidiën, waarin het pigment in de pigmentcellen kan worden verplaatst. Daardoor ontstaat de mogelijkheid om bij



Figuur 10. Schema van de stralengang in een facetoog.

A tot en met F zijn objectpunten; A' tot en met F overeenkomstige rhabdomen. P = pigment, Rh = rhabdoom.

1. 1.Appositie-oog, waarin een 'mozaïekbeeld' wordt opgebouwd.
2. 2.Superpositie-oog, waarin bij zwak licht de beelden van de verschillende facetten kunnen worden samengevoegd. In het superpositie-oog kan het pigment in de bijpigmentcellen worden verplaatst. In zwak licht is het pigment in een bepaald gedeelte van de cel samengetrokken.

geringe lichtsterkte ook de niet volgens de lengteas invallende lichtstralen te benutten. Wel wordt het gevormde beeld dan minder scherp, doordat op een bepaald rhabdoom lichtstralen van verschillende facetten worden samengevoegd (figuur 10).

Een ommatidium is te beschouwen als een foto-elektrische cel, die zeer lichtgevoelig is. Het menselijk oog werkt biochemisch op dezelfde wijze. Onder gunstige omstandigheden kunnen met het menselijk oog bij een golflengte van 512 nm (geel licht) 100 lichtquanten/sec. worden waargenomen. Dat komt overeen met een vermogen van $\pm 3,6 \times 10^{-17}$ W, of — omgerekend op een pupiloppervlak van $0,5 \text{ cm}^2$ — een gevoeligheid voor een energiestroom van 10^{-16} W/cm^2 . In de techniek kent men zulke gevoelige fotocellen niet.

Benodigheden:

- microscoop.
- loep.
- micro- en macropreparaten van ogen van insecten, spinnen, planaria, cyclops, vissen, etc.

Uitvoering:

- a.
 - Het samengestelde oog (facet- of netoog).
 - teken van een aantal insecten en spinachtigen de kop en de ligging van de ogen.
 - bekijk een preparaat van een doorsnede door het oog van een insect en teken één of meer afzonderlijke ommatidien.
 - teken een deel van het oppervlak met de zeshoekige lensjes.
- b.
 - De ogen van een vis.
 - bestudeer de bouw van het oog van een vis aan een preparaat.
 - vergelijk dit met de bewegingen van het oog van een levende vis.
 - hoe vindt bij een vis de accommodatie plaats?
- c.
 - De ogen bij andere lagere dieren.
 - bestudeer de foto receptoren van planaria en cyclops met een microscoop of loep.

P-12 Het gehoororgaan

Benodigheden:

- blinddoek.
- muntstukken.
- stemvork.
- horloge.
- twee trechters, met elkaar verbonden door een slang van 1 a 2 meter; het midden van de slang wordt van een merkstreep voorzien.

Gevoeligheid gehoororgaan

Uitvoering:

De volgende twee proeven worden telkens uitgevoerd door twee personen: één is proefpersoon, de ander is waarnemer.

a.

- de proefpersoon wordt geblinddoekt en in een cirkel gezet met een straal van 5 meter.
- de waarnemer maakt vanaf zoveel mogelijk verschil lende plaatsen op de omtrek van de cirkel geluid door twee muntstukken tegen elkaar te slaan, steeds met gelijke intensiteit.
- de proefpersoon geeft aan vanwaar het geluid komt.
- herhaal de proef waarbij één oor van de proefpersoon is afgesloten.
- proefpersoon en waarnemer wisselen.

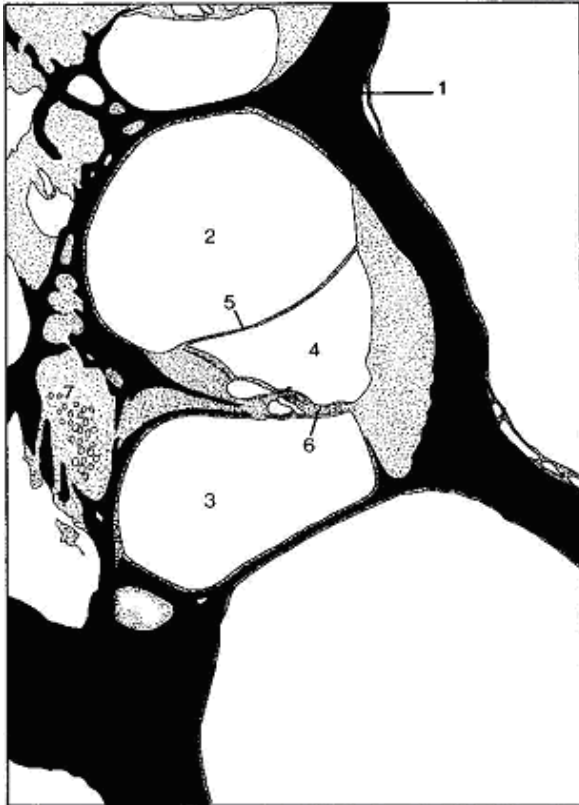
b.

- de proefpersoon krijgt op ieder oor een trechter. De slang wordt achter het hoofd van de proefpersoon gehouden (niet tegen de schedel).
- de waarnemer tikt met een potlood op het midden van de slang en links en rechts van het midden op steeds gelijke afstanden.
- de proefpersoon geeft aan of de tik van links (L), van rechts (R) of uit het midden (M) afkomstig is. De waarnemingen worden in onderstaande tabel geregistreerd, door onder de betreffende afstand ten opzichte van het midden van de slang L, R of M in te vullen.
- herhaal voor ieder punt de waarnemingen enige malen, maar zorg ervoor dat het tikken willekeurig plaats heeft.
- probeer het punt vast te stellen waarbij de proefpersoon de tikken ondubbelzinnig als van links of als van rechts komend waarneemt.
- bereken, met behulp van de voortplantingssnelheid van het geluid (340 m/sec.) en de afstand tussen de 'links' en 'rechts' punten, welk tijdsverschil nog juist wordt waargenomen.

afstand t.o.v. midden	- 4 cm	- 3 cm	-2 cm	- 1 cm	0 midden	+ 1 cm	+ 2 cm	+ 3 cm	+ 4 cm
a									
b									
c									
d									
e									
f									

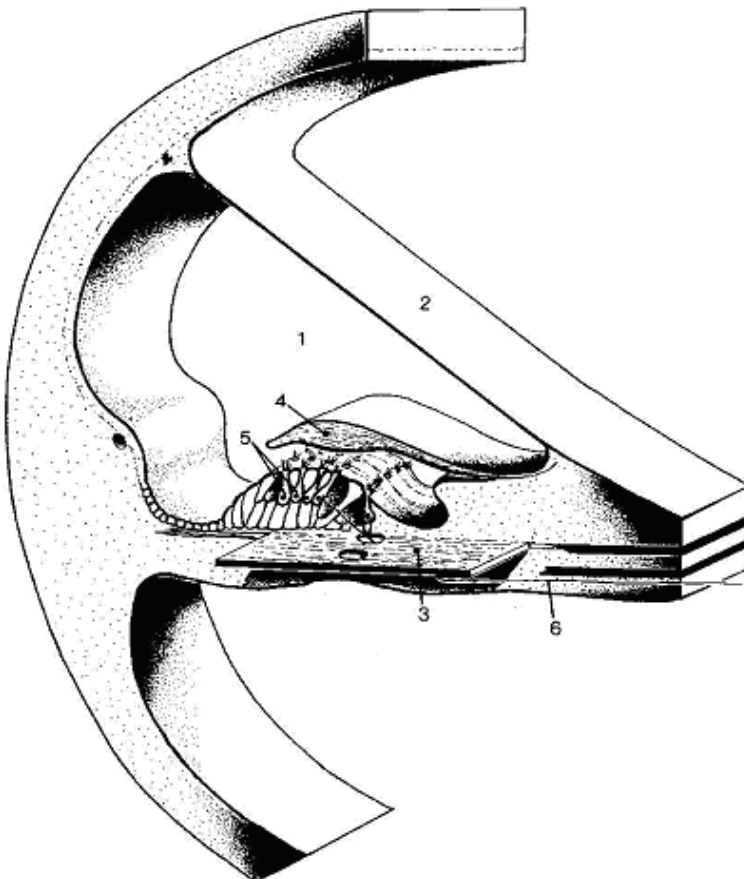


Het binnenoor. Foto van de overlangse doorsnede door het slakkehuis. Het benig gedeelte is op de foto nagenoeg zwart. In de as van het slakkehuis verloopt de slakkehuiszenuw (nervus cochlearis).

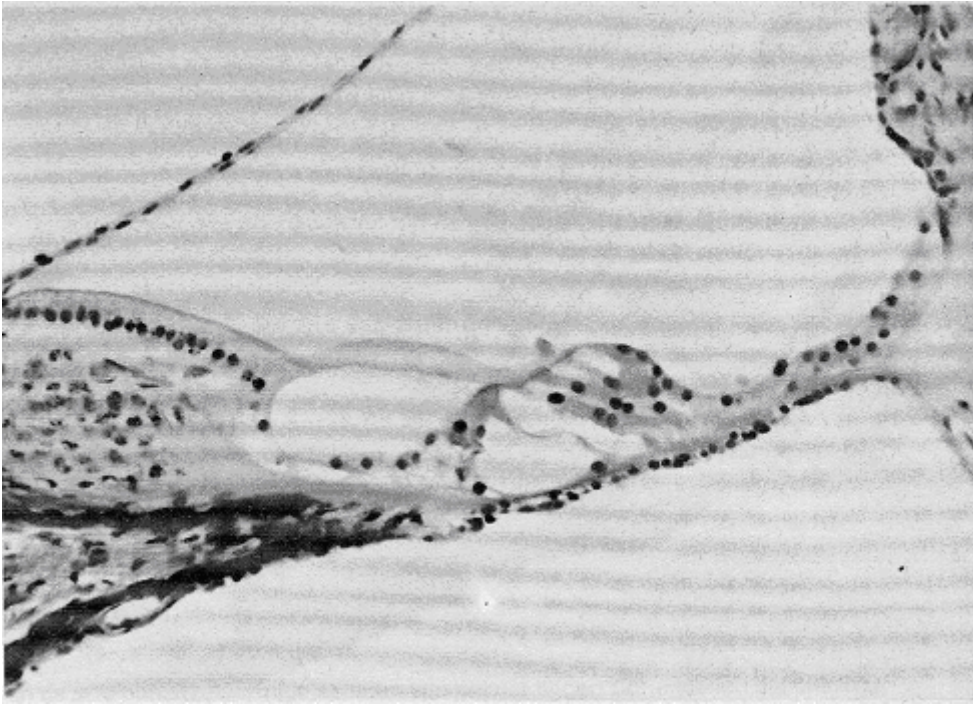


Overlangse doorsnede door een winding van het slakkehuis.

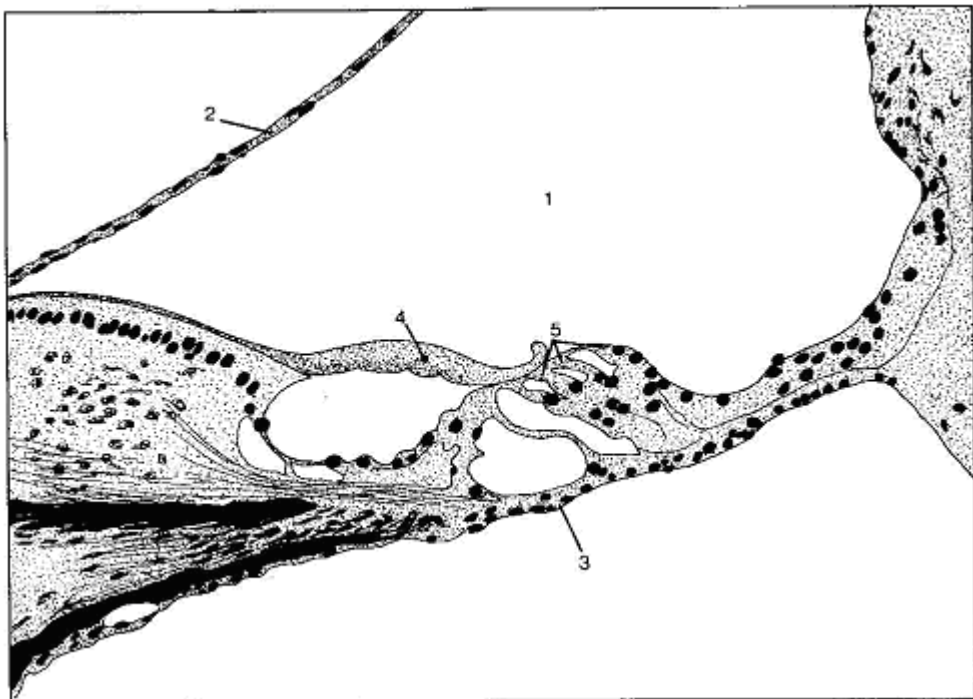
- 1 = benig gedeelte van het slakkehuis,
- 2 = voorhofstrap, 3 = trommelholtetrap,
- 4 = slakkehuis kanaal,
- 5 = membraan van Reissner,
- 6 = orgaan van Corti,
- 7 = ganglioncellen van de slakkehuiszenuw.

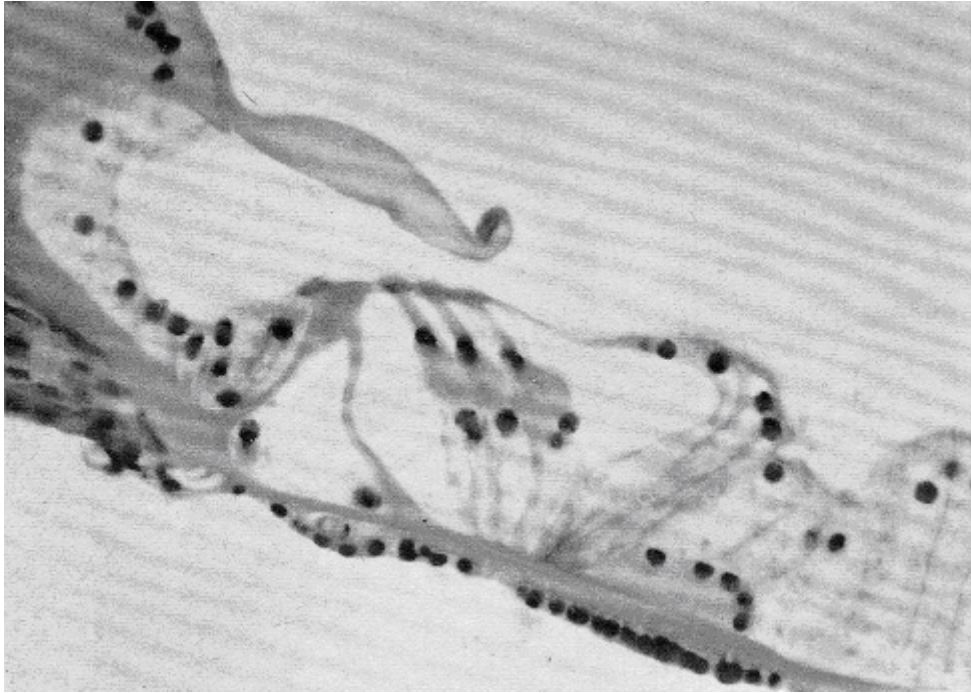


Schematische tekening van een gedeelte van een winding van het slakkehuis. 1 = slakkehuis kanaal, 2 = membraan van Reissner, 3 = basilaire membraan, 4 = dekmembraan, 5 = gehoorcellen met zintuigharen, 6 = zenuwvezel van de slakkehuiszenuw.

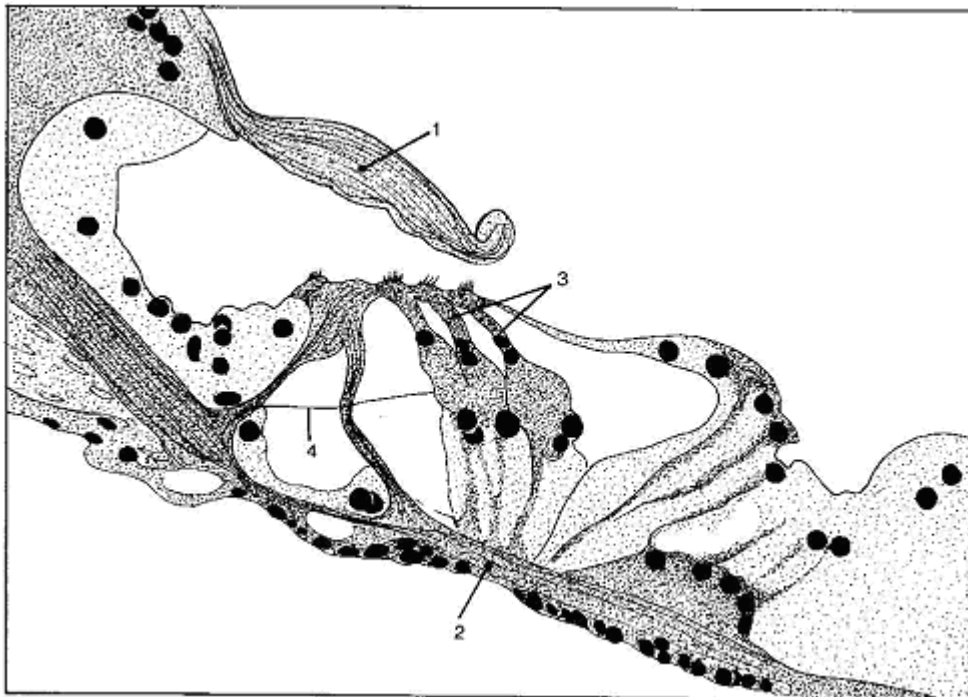


Microfoto (boven) met bijbehorende tekening (onder) van een gedeelte van een winding van het slakkehuis.
1 = slakkehuiskanaal, 2 = membraan van Reissner, 3 = basilaire membraan, 4 = dekmembraan, 5 =gehoorcellen.





Microfoto (boven) met bijbehorende tekening (onder) van het orgaan van Corti.
1 = dekmembraan (deze ligt in vivo op de zintuigharen!), 2 = basilaire membraan,
3 = gehoorcellen met zintuigharen, 4 = zenuwvezel van de slakkehuiszenuw.



B. Directe overbrenging van trillingen

Uitvoering:

- klem een horloge tussen de lippen en vervolgens tussen de tanden. Wanneer is het tikken het duidelijkst waarneembaar? Verklaar dit.
- zet een trillende stemvork tegen de tanden. Verklaar de waarneming. Is de waarneming dezelfde als eerst één en daarna twee oren worden dichtgestopt?
- zet een trillende stemvork midden op de schedel. Herhaal dit bij andere beenstukken, zoals het borstbeen en het scheenbeen en noteer de resultaten. Verklaar de waarnemingen.

C. Indirecte overbrenging van trillingen

Uitvoering:

- verbind de uitwendige gehoorgang van de ene persoon met de gehoorgang van een ander persoon door middel van de gummislang met twee trechters.
- plaats een trillende stemvork op het hoofd op verschillende plaatsen (ook op de tanden) en noteer de waarnemingen van de andere persoon.

P-13 Evenwichtszintuigen

In de drie halfcirkelvormige kanalen van het oor liggen zintuigcellen die ons informatie geven over de bewegingen van het hoofd. Er is, via het centrale zenuwstelsel, een invloed van de beweging van de vloeistof in de halfcirkelvormige kanalen op de oogbewegingen. Draait het hoofd bijvoorbeeld naar rechts, dan wordt deze hoekdraaiing waargenomen door de halfcirkelvormige kanalen. Indien de ogen tegelijkertijd op een vast punt in de ruimte gericht worden, dan moeten zij met dezelfde hoekdraaiing naar links draaien. Deze oogbeweging kan doorgaan tot de pupillen de linkerooghoek naderen. De ogen schieten dan snel naar rechts (nystagmus) en fixeren een nieuw punt in de ruimte, waarna weer een langzame beweging naar links volgt. Stopt men de proefpersoon plotseling, dan zal de vloeistof in de halfcirkelvormige kanalen 'doorschieten'. Dit heeft het effect alsof het hoofd naar links draait. Men kan dan bij de stilstaande proefpersoon snelle oogbewegingen naar links en langzame naar rechts waarnemen. De oogbewegingen treden vooral tijdens het versnellen en vertragen op. Indien het lichaam met een eenparige beweging ronddraait zal de vloeistof even snel met de halfcirkelvormige kanalen meedraaien en zo geen prikkeling van de ampulla-zintuigcellen veroorzaken.

Benodigheden:

- draaikruk.
- blinddoek.
- petrischaal.
- sigarettenas.
- model van gehoororgaan en halfcirkelvormige kanalen.

Uitvoering:

- a.
 - draai iemand die op een draaikruk zit met verschillende snelheden rond en stop hem plotseling.
 - let op zijn oogbewegingen.

- b.
 - laat een geblinddoekt iemand op een draaikruk, die vlak bij een tafel staat, plaats nemen.
 - laat hem met een potlood een stip zetten, midden op een stuk papier dat recht voor hem ligt.
 - draai de proefpersoon op de kruk nu tienmaal rond en stop hem wanneer hij weer recht voor het papier zit.
 - laat hem direct weer een stip midden op het papier zetten.
 - probeer de waarnemingen te verklaren.
- c.
 - vul een petrischaal met water en strooi er wat sigarettenas op.
 - door de schaal, bijvoorbeeld op een draaikruk, in draaiing te brengen en plotseling te stoppen kan men de werking van de halfcirkelvormige kanalen demonstreren.
 - noteer de waarnemingen en 'vertaal' ze naar de halfcirkelvormige kanalen.
- d.
 - laat iemand met gesloten ogen in een rechte lijn vooruit lopen.
 - laat dit nog eens doen, maar nu met het hoofd op één van de schouders gelegd. Deze schouder mag niet worden opgetrokken.
 - wat neemt men in beide gevallen waar? Verklaar.

P-14 Mechanoreceptoren

benodigdheden:

- metalen letter(s) L: korte been duidelijk korter dan lange been (2 en 4 cm) en in niet te lichte uitvoering.
- stompe prepareernaald.
- blinddoek.
- lucifer.
- watten.
- penseel.

Uitvoering:

Werk bij onderstaande proeven steeds met 2 personen: een proefpersoon en een waarnemer.

- a.
 - blinddoek de proefpersoon.
 - druk de metalen letter gelijkmatig op de arm van de proefpersoon.
 - de proefpersoon deelt nu mede hoe de letter ligt.
 - herhaal dit experiment, waarbij het lange been van de letter telkens in een andere richting wordt gelegd. Onderzoek bij zoveel mogelijk verschillende richtingen.

Vragen:

1. Kan de proefpersoon steeds zeggen hoe de letter staat?
2. Is er enige regelmaat in de vergissingen?

- b.
 - de proefpersoon sluit de ogen. De waarnemer plaatst een 'scherpe' punt op de huid van de proefpersoon.
 - vlakbij het prikkelpunt wordt met een vinger druk op de huid uitgeoefend. De scherpe punt wordt weggenomen terwijl de vinger druk blijft uitoefenen.
 - de proefpersoon zegt nu wanneer de punt wordt weggenomen. Bepaal het tijdsverloop tussen het wegnemen van de punt en het waarnemen daarvan.
 - herhaal deze proef enige malen.
 - verwissel proefpersoon en waarnemer en herhaal de proef.

Vragen:

1. Hoe zijn de tijden bij deze waarnemingen?
2. Treedt er gewenning op bij het herhalen van de proef?

c.

Dieper in de huid dan de tastorganen liggen nog grotere gevoelsorganen, die alleen op druk reageren. Het is vaak moeilijk te zeggen waar de één stopt en de ander begint.

- druk het uiteinde van een lucifer tegen de binnenkant van een vingertop.
Wat neemt men waar: druk of tast?
- strijk met een propje watten zachtjes tegen de binnenkant van de hand.
Wat neemt men waar: druk of tast?
- de proefpersoon wordt nu geblinddoekt.
- de waarnemer raakt met een penseeltje zachtjes de hand van de proefpersoon aan.
- de proefpersoon moet vervolgens een vinger precies op de plek leggen waar hij geraakt werd.
- met behulp van een penseeltje worden nu aan de binnenkant van de hand zachtjes letters geschreven. Welke letters neemt de proefpersoon waar?
Hoe groot moet de letter zijn?
- met behulp van de lucifer worden nu aan de binnenkant van de hand door stevig drukken letters geschreven. Welke letters neemt de proefpersoon waar?
- proefpersoon en waarnemer wisselen.

P-15 Chemoreceptoren

Benodigheden:

- kaneel.
- 40% suikeroplossing.
- 20% wijnsteenoplossing.
- 20% keukenzoutoplossing.
- 2% kinineoplossing.
- kruidnagelaftreksel: enkele kruidnagels in een halve liter water laten koken.
Afkoelen.
- verdunningsreeks van azijnzuur: verdun telkens 1 op 10 tot een concentratie van 1 op 10^{-10} is bereikt.
- petrischaal.
- filtreerpapier.
- galvanisch pincet.
- 3 grote cultuurbuizen.
- glazen T-stuk.
- peer of banaan.
- vlees of vis.
- regenwormen.
- drosophila's, huisvliegen of vleesvliegen.

Vorbereiding:

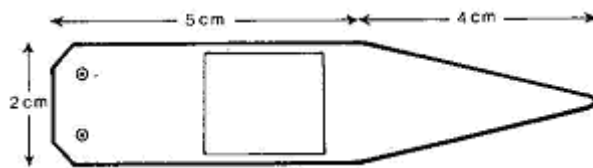
Het maken van een galvanisch pincet:

Een galvanisch pincet is opgebouwd uit een strip koper en een strip zink.

Deze strippen mogen niet aan elkaar gesoldeerd zijn.

Men dient ze met koperen klinknagels aan elkaar te klinken.

De beide benen van de pincet dienen geïsoleerd te zijn ten opzichte van de persoon die deze hanteert. Hiervoor lijmt men aan de buitenzijde van de benen een blokje perspex met behulp van chloroform (niet inademen). De maten zijn in bijgaande tekening aangegeven (figuur 11) (de Muynck).



Figuur 11. Galvanisch pincet. Afmetingen en constructie.

A. Bij de mens

Uitvoering:

Opmerking: Het verdient aanbeveling de proefpersoon niet te vertellen met welke oplossing de tong wordt aangeraakt.

- a.
 - sluit de neus en breng wat kaneel op de tong. Wat neemt men waar?
 - herhaal de proef met geopende neus. Verklaar dit.
- b.
 - blinddoek een proefpersoon.
 - droog de tong van de proefpersoon met filterpapier.
 - bevochtig nu een glazen staafje met suikeroplossing en raak daarmee de tong van de proefpersoon op verschillende plaatsen aan.
 - laat de proefpersoon een teken geven, als de oplossing duidelijk wordt geproefd.
 - laat de proefpersoon de mond spoelen met gedestilleerd water en droog de tong opnieuw af.

herhaal deze opdracht respectievelijk met de wijnsteenzuur-, keukenzout- en kinineoplossing.

Opdracht:

2. Maak vier tekeningen van de tong en geef daarin aan waar een bepaalde oplossing het duidelijkst wordt geproefd. De verdeling van de smaakgebieden is niet bij iedereen hetzelfde!
- c.
 - blinddoek een proefpersoon en raak in een willekeurige volgorde de tong van de proefpersoon aan met glazen staafjes, die of in het kruidnagelaftreksel of in aqua dest. zijn gedoopt. Raak de tong hierbij op verschillende plaatsen aan.
 - noteer het percentage goede antwoorden.
 - herhaal deze opdracht, maar laat de proefpersoon nu de neus dichtknijpen.
 - noteer weer het percentage goede antwoorden. Verklaar de waarnemingen.

B. Bij de regenworm

Uitvoering:

- a.
 - leg een regenworm in een petrischaal voorzien van vochtig filterpapier. Experimenteer niet te lang met een en hetzelfde dier.
 - raak de regenworm steeds op dezelfde plaats aan met filterpapiertjes gedrenkt in de azijnzuuroplossingen te beginnen bij de zwakste oplossing, totdat het dier reageert.
 - herhaal deze proef op andere plaatsen van het lichaam.
 - geef het dier enige tijd rust en herhaal de proef.

Vragen:

2. Bij welke concentratie treedt een reactie op? Beschrijf deze reactie.
3. Is het dier op alle plaatsen even gevoelig?
4. Vindt men bij het herhalen van de proef een andere concentratie voordat er een reactie optreedt? Verklaar dit.
 - b.
 - leg een verse regenworm in een petrischaal voorzien van vochtig filtreerpapier. Alleen verse en frisse dieren reageren!
 - raak de regenworm nu aan met de punten van de galvanische pincet, welke enige mm van elkaar gehouden worden.
 - herhaal dit voor verschillende plaatsen van het lichaam.

Vraag:

5. Zijn alle plaatsen even gevoelig?

C. Bij Drosophila**Uitvoering:**

Opmerking: Dit experiment is ook uit te voeren met huisvliegen of vleesvliegen. In plaats van fruit wordt dan een stukje vlees of vis gebruikt. Het glazen T-stuk moet een diameter hebben die het de vliegen mogelijk maakt er door te kruipen.

- drie grote Drosophilacultuurbuizen worden als volgt behandeld:
 - buis 1: geen inhoud.
 - buis 2: wat vochtig filtreerpapier op de bodem.
 - buis 3: een stukje peer of banaan of wat cultuurmedium op de bodem.
- sluit de buizen af met een kurk, waarin een gat is geboord. Dit gat moet zo groot zijn dat een glazen T-stuk in de gaten past.
- breng nu in buis 1 een aantal (± 20) vliegen en sluit deze buis met het T-stuk op de buizen 2 en 3 aan.
- leg de opstelling in een donkere ruimte en tel na een uur de aantallen vliegen welke zich in buis 2 en buis 3 bevinden.

P-16 Fonoreceptoren**Benodigheden:**

- huiskrekels (zie voor het kweken P-50 en voor het isoleren van zingende mannetjes P-43).
- twee kooitjes van fijn gaas: afmetingen 10x10x10 cm. Een zijde bedekt met stevig papier of karton, de andere zijde moet gemakkelijk te openen zijn. In plaats van de twee kooitjes kan ook één lange bak (80-100 cm lang en 30 cm breed) gebruikt worden die aan elk uiteinde voorzien is van een te openen afdeling. Bodem van de bak voorzien van turfmoel.
- bandopname-apparaat.

Opmerking: De waarnemingen die bij dit experiment gedaan worden vereisen een volledige stilte en rust. Iedere beweging van de waarnemer verstoort de situatie.

Uitvoering:

- plaats in een kooi een mannelijke en in de andere kooi een — liefst virginale — vrouwelijke huiskrekel.
- zet de kooien op enige afstand van elkaar op een tafel.

- open de kooi waarin het wijfje zit zodra het mannetje in de andere kooi enige tijd geluid maakt. (Bij gebruik van een lange bak wordt de afdeling waarin het wijfje zit geopend.) Werk zeer voorzichtig! Neem het geluid van het mannetje op de band op.
- beschrijf zo nauwkeurig mogelijk de weg die het wijfje aflegt.
- plaats de vrouwelijke huiskrekel terug in haar kooi.
- speel nu de bandopname af en open de kooi waarin het wijfje zit.
- beschrijf de weg die het wijfje aflegt.
- verwijder vervolgens het mannetje uit zijn kooi en plaats het vrouwtje weer in haar kooi.
- speel de bandopname opnieuw af en open de afdeling waarin het wijfje zit.
- beschrijf de weg die het wijfje aflegt.

Vragen:

1. Wat is hier de blancoproef?
2. Is met dit experiment de aanwezigheid van fonoreceptoren aangetoond?

P-17 Fotoreceptoren bij Euglena en Daphnia.

Benodigdheden:

- statief met klem.
- twee glazen buizen met een diameter van 3-4 cm en een lengte van minimaal 30 cm aan beide uiteinden voorzien van een kurk of rubber stop.
- lamp.
- kartonnen koker van dezelfde lengte als de buis en er precies omheen passend, voorzien van een nauwe verticale spleet (2 mm breed en 5-10 cm lang).
- kartonnen koker enige cm korter dan de buis en er precies omheen passend.
- Euglena's.
- Daphnia's.

a. De fotoreceptor bij Euglena

Uitvoering:

- zet een buis waarin zich een voldoende aantal exemplaren van Euglena bevinden — het water moet duidelijk groen zijn — in de koker welke voorzien is van een spleet.
- plaats een brandende lamp op enige afstand voor de spleetvormige opening.
- verwijder na een aantal uren de koker.
- noteer waar de organismen zich nu bevinden.
- schuif de koker weer om de buis, maar zo dat de spleet zich op een andere plaats bevindt.
- Plaats een brandende lamp voor de spleetvormige opening.
- verwijder na een aantal uren de koker.
- noteer waar de organismen zich nu bevinden.
- bekijk vervolgens Euglena onder de microscoop. Breng onder het dekglas een druppel methylcellulose-oplossing 1,5%, waaraan wat verdunde O.I. inkt is toegevoegd.
- teken Euglena en geef in de tekening de fotoreceptor aan?

b. De fotoreceptor bij Daphnia

Uitvoering:

- zet een buis waarin zich een voldoende aantal exemplaren van Daphnia bevindt in de koker die korter is dan de buis.
- schuif de koker zover mogelijk naar een zijde van de buis.
- klem de buis horizontaal vast in het statief.
- plaats een brandende lamp op enige afstand loodrecht op de buis.
- waar bevinden de Daphnia's zich na enige minuten?
- schuif de koker nu zo ver mogelijk naar de andere zijde van de buis.
- waar bevinden de Daphnia's zich na enige minuten?
- herhaal het schuiven van de koker diverse malen en noteer waar de Daphnia's zich steeds bevinden.

P-18 Thermoreceptoren

Benodigdheden:

- wandelende takken (zie voor het kweken P-50).
- prepareernaald.
- brander.
- blinddoek.
- breinaald.
- waterbad met water van 45 °C.
- ijswater.

a. Thermoreceptoren bij de wandelende tak

Uitvoering:

- leg een wandelende tak die zich 'dood houdt' zodanig op de rand van een tafel dat de kop en de voorste poten buiten de rand van de tafel steken.
- tracht de voorpoten wat uit elkaar te spreiden.
- verhit een prepareernaald in een vlam.
- nader nu met deze prepareernaald van onderaf het deel van het dier dat buiten de tafelrand steekt, ongeveer in het midden van de tasters.
- ga nu na of ook andere lichaamsdelen een reactie vertonen als een verhitte prepareernaald in de nabijheid van dat lichaamsdeel wordt gebracht.

b. Thermoreceptoren bij de mens

Uitvoering:

- blinddoek een proefpersoon.
- verwarm een breinaald in een waterbad van 45 °C en droog deze af.
- raak nu een aantal punten op de binnenkant van de onderarm aan en noteer op welke punten alleen druk en op welke alleen warmte wordt bemerkt.
- noteer hoeveel van deze punten er per 25 cm² zijn. De diverse punten kan men daartoe met inkt merken.
- herhaal deze proef, maar nu met een breinaald welke in ijswater is gedompeld.

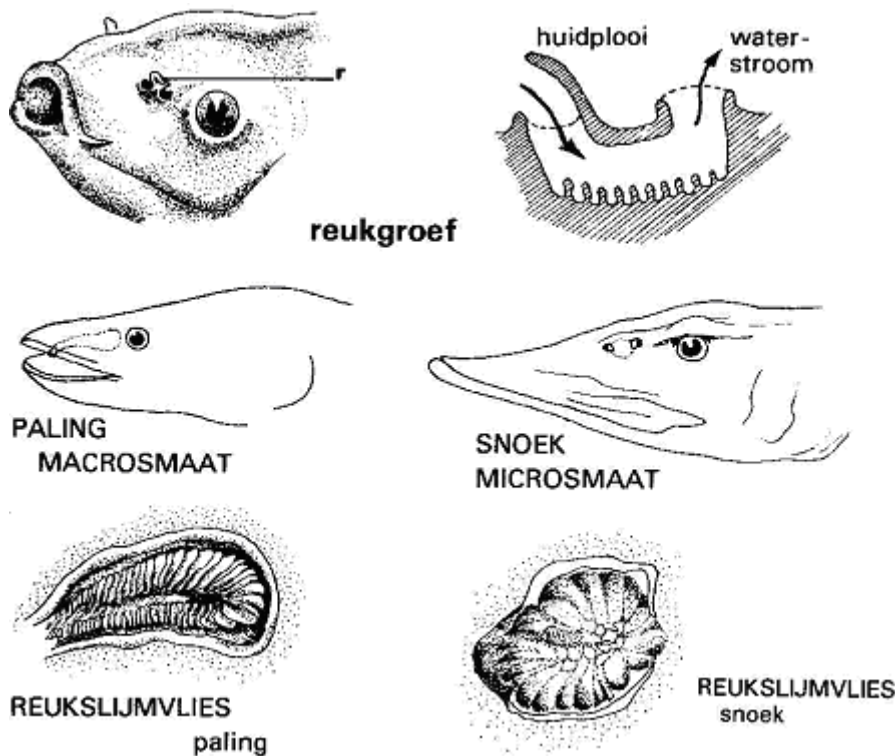
a. Reukzintuigen

Zoogdieren. Onder de vertebraten hebben de zoogdieren een over het algemeen uitgesproken goed ontwikkeld reukvermogen (*macrosmaten*). Kenmerkend is ook de hiermee samenhangende rijke voorziening met geurklieren van verschillende aard en functie. Tot de weinige uitzonderingen behoren de mens, de apen en de baleinwalvissen (*microsmaten*). Het verschil komt duidelijk tot uitdrukking in de ontwikkeling van de reukzintuigen en niet minder duidelijk in de prestaties. Zo ligt de reukdrempel bij een hond een miljoen maal lager dan bij de mens.

Vogels. Vogels zijn *microsmaten*. Men is zelfs geneigd aan te nemen dat ze in het geheel niet zouden kunnen ruiken. Door vogels bestoven bloemen zijn reukloos, maar kleurig, meestal rood. Ganzen echter blijken zwak op geurprikkels te reageren.

Reptielen. Onder de reptielen is vooral bij slangen iets over de reukzin bekend. Ze bezitten het zogenaamde orgaan van Jacobson. Dit orgaan bestaat uit twee holtes die in verbinding staan met de mondholte en waar gemakkelijk de punten van de gespleten tong in gestoken kunnen worden. De tongpunten nemen als ze uitgestoken worden 'geurstofmoleculen' op. Nadat de tong ingetrokken is, wordt hij in het orgaan van Jacobson gestoken waar de geurmoleculen waargenomen worden.

Amfibieën. Bij de amfibieën blijken de salamanders in staat zowel op het land, als onder water te ruiken. Ze maken in beide gevallen gebruik van dezelfde geur-



Figuur 12. Reukzintuigen bij paling en snoek. Macro- en microsmaat (n. von Frisch, uit Dijkgraaf 1971).

stofreceptoren, die op het land geurstofmoleculen uit de lucht en onder water geurstofmoleculen uit het water kunnen waarnemen. Omdat de slijmlaag van de salamanderhuid tijdens een langdurig verblijf op het land dikker wordt, groeien de zintuigharen van de reukzintuigcellen tijdens het verblijf op het land aan. De neusholte wordt zowel op het land als in het water geventileerd door bewegingen van de mondbodem.

Vissen. Bij vissen blijkt ook een indeling in macrosmaten (hondshaai, paling) en microsmaten (snoek) mogelijk. Het verschil komt tot uitdrukking in het oppervlak van het reukslijmvlies en in de wijze van waterverversing (figuur 12). Bij de paling bijvoorbeeld zorgen trilhaartjes voor een voortdurende stroom van vers water langs het reukepitheel. De paling blijkt in bepaalde gevallen in staat één enkel molecuul waar te nemen. De gevoeligheid van de paling neus overtreft daarmee met een factor 1022 die van andere vissen en staat op een lijn met het reukvermogen van een hond. De volwassen zalm blijkt in staat om — op grond van de specifieke geur van het water uit een bepaalde riviertak — de plaats terug te vinden waar hij zelf zijn eerste levensmaanden doorbracht.

Benodigdheden:

- schedels van zoveel mogelijk verschillende diersoorten.
- eventueel wandplaten betreffende de bouw van de neus van verschillende diersoorten.

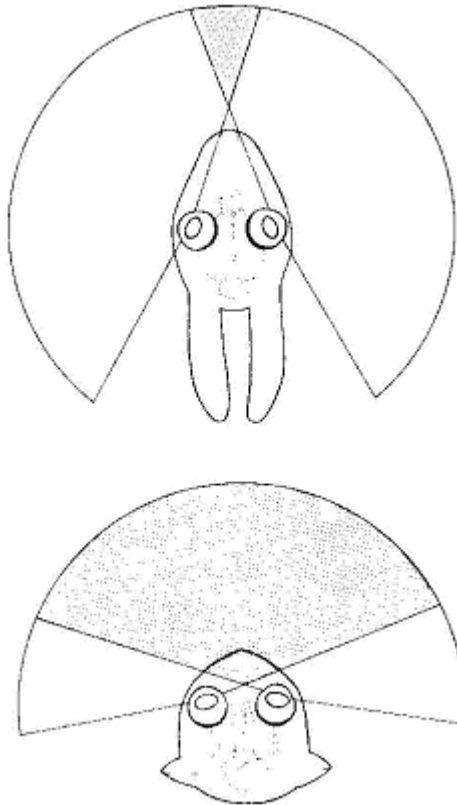
Uitvoering:

- vergelijk van de aanwezige schedels of aan de hand van wandplaten de bouw van de neus van verschillende diersoorten (bijvoorbeeld mens, aap, paard, rund, varken, konijn, enz.).
- meet de lengte van het neusgedeelte van de schedel en meet de schedellengte. Druk het resultaat uit in een breuk:
$$\frac{\text{schedellengte}}{\text{neuslengte}}$$
- leg de schedels op grond van deze uitkomst op volgorde.
- kijk nu voor in de neusholte en vergelijk de ingewikkeldheid van de neusschelpen van de verschillende dieren met elkaar.
- maak tekeningen van de neusgedeelten van de verschillende schedels.

b. Plaats van de ogen bij de Vertebrata

In P-3 tot en met P-11 is al uitgebreid aandacht besteed aan de bouw en werking van de ogen. Daarom hier slechts een korte toelichting. De ligging van de ogen is afhankelijk van het gebruik dat het dier ervan maakt. De ogen kunnen dienen tot een nauwkeurige afstandsschatting bij roofdieren. Hiertoe moet het gezichtsveld van beide ogen elkaar overlappen. Bij herbivoren liggen de ogen meestal zodanig dat een zo groot mogelijk gebied in één keer overzien kan worden (figuur 13).

Indien een voorwerp gefixeerd kan worden heeft het netvlies op de plaats waar tijdens het fixeren het beeld valt een gele vlek. Een dergelijke gele vlek ontbreekt bij veel zoogdieren die hun ogen niet gebruiken om voorwerpen te fixeren, maar in hoofdzaak om er beweging in het gezichtsveld mee waar te nemen als waarschuwing van naderend onheil (haas, hoefdieren). Omgekeerd hebben dagroofvogels in elk oog twee gele vlekken: één centrale gele vlek voor het met één oog fixeren en een tweede gele vlek voor het fixeren van een voorwerp met beide ogen. Bij zoogdieren worden voorwerpen steeds met twee ogen gefixeerd. Bij lagere gewervelde dieren met sterk draaibare ogen (kameleon, platvissen) soms ook met één oog. Bij extreme nachtdieren zoals uilen en diepzeevissen zijn de ogen in verhouding tot de afmetingen van het dier erg groot.



Figuur 13. Het binoculaire gezichtsveld van een planteneter (konijn) en een vleeseter (kat). Het gebied dat met twee ogen waargenomen wordt is in deze afbeeldingen grijs.

Benodigheden:

- opgezette zoogdieren en vogels.
- eventueel schedels van zoogdieren en vogels.

Uitvoering:

- probeer bij een aantal zoogdieren en vogels het gezichtsveld vast te stellen. Ga ervan uit dat een punt in het gezichtsveld ligt als men van dat punt uit één of twee ogen kan zien.
- bepaal op dezelfde wijze het gebied dat met twee ogen kan worden waargenomen.
- leg de bevindingen vast in schetsen zoals aangegeven in figuur 13.

Vraag:

Is er verschil te ontdekken tussen de oogplaatsing van plantenetende vogels en zoogdieren aan de ene kant en van roofvogels en roofdieren aan de andere kant?

P-20 Perceptie van licht door planten en dieren

Licht beïnvloedt drie sleutelprocessen in levende wezens: fotosynthese, visuele perceptie en fotoperiodiciteit. Deze beïnvloeding gebeurt via specifieke pigmenten.

Tijdens het ontstaan van leven op aarde heeft zonlicht op toevallige wijze de vorm van de oorspronkelijk aanwezige moleculen veranderd. Veel van deze veranderingen gebeuren nu niet meer, maar sommige hebben in het plantaardig of dierlijk organisme ook nu nog hun functie.

Fotosynthese. Sedert het ontstaan van de fotosynthese kunnen de groene planten met behulp van door licht veroorzaakte veranderingen binnen bepaalde moleculen energie vast leggen. Deze energie wordt door de groene plant gebruikt om bijvoorbeeld ingewikkelde verbindingen samen te stellen. De fotosynthese komt in Biothema 2 uitgebreid aan de orde.

Visuele perceptie. Omdat licht over grote afstanden werkzaam is, is het een geschikt hulpmiddel om contact met de omgeving te onderhouden. Om hiervan gebruik te kunnen maken moet het dier een receptor bezitten, bijvoorbeeld een lichtgevoelig weefsel, een oogvlek of een oog. Deze receptor moet in verbinding staan met een informatieverwerkend systeem: een ganglion of een centraal zenuwstelsel, waar de van de lichtreceptor afkomende impulsen verwerkt worden. Het informatieverwerkend systeem moet op zijn beurt in verbinding staan met een of meer effectoren. De combinatie van lichtreceptor, het informatieverwerkend systeem en het spierstelsel stelt een dier in staat naar voedsel te gaan of gevaar te ontvluchten. Met fotosynthese en visuele perceptie zijn de mogelijkheden van een verlichte omgeving nog niet uitgeput.

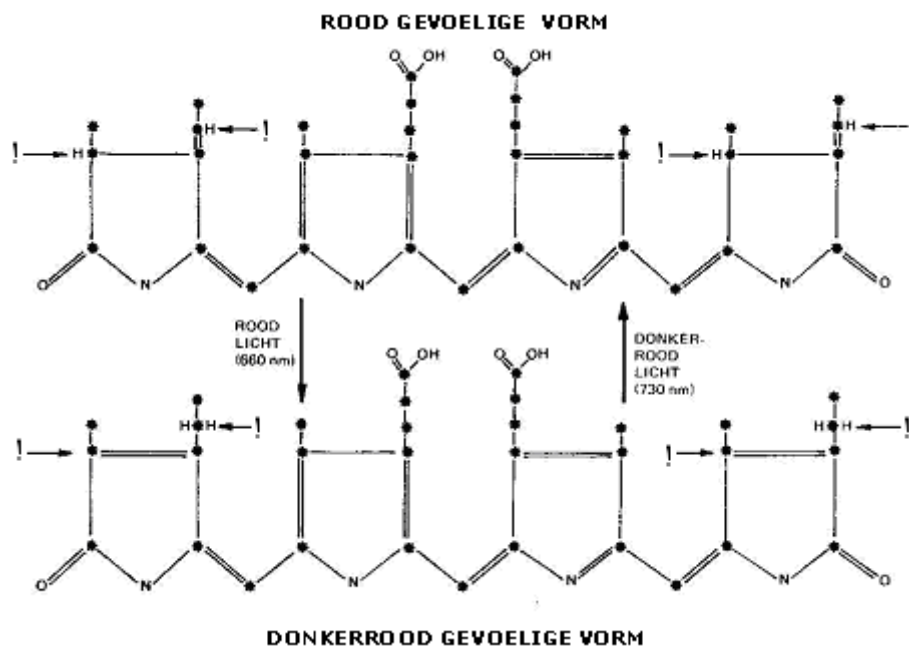
Het zien op moleculair niveau. De rose en purpere kleur van het netvlies van de mens wordt veroorzaakt door de in het netvlies aanwezige lichtgevoelige pigmenten. In het netvlies komen ongeveer 100 miljoen staafjes en ongeveer 5 miljoen kegeltjes voor. Ieder van hen is via een synaps met zenuwcellen verbonden die op hun beurt weer met het centrale zenuwstelsel in verbinding staan. Uit elektronenmicroscopische foto's blijkt dat in de uiteinden van zowel de staafjes als de kegeltjes pakketten membranen (lamellae) voorkomen waaraan de lichtgevoelige pigmenten gebonden zijn. Wordt een pigmentmolecuul door licht getroffen, dan verandert het van structuur, waardoor in de lamellae een wijziging optreedt welke uiteindelijk tot prikkeling van de bij de zintuigcel horende zenuwvezel leidt. Het lichtgevoelig pigment blijkt een vitamine-A aldehyde te zijn (11-cis retinal) dat aan een proteïne (opsine) gebonden is. Dit *opsine* is op zijn beurt weer aan de lamellae gebonden. Er zijn in het menselijk netvlies vier soorten opsinen: één in de staafjes (*rhodopsine*) en drie verschillende in de kegeltjes (*iodopsinen*). Alle vier zijn ze verbonden met 11-cis retinal. De drie soorten iodopsine in de kegeltjes zijn vooral gevoelig voor licht met een golflengte van respectievelijk 450 nm (blauw), 525 nm (groen) en 555 nm (oranje). Door de belichting verandert het 11-cis retinal in 11-trans retinal. Door deze verandering wordt de verbinding met het opsine verbroken. De oorspronkelijke toestand moet eerst hersteld worden voordat het rhodopsine en de iodopsinen weer lichtgevoelig zijn.

Fotoperiodiciteit. Zowel planten als dieren bezitten mechanismen waarmee zij in staat zijn op de dagelijkse licht/donker verhouding te reageren. Men noemt deze reactie de fotoperiodiciteit. Naast andere invloeden stuurt de fotoperiodiciteit onder andere de groei en bloei van planten, de verpopping van insecten en het broeden van vogels. Om de samenhang tussen bijvoorbeeld het bloeien van planten in het voorjaar en de daglengte in het voorjaar te kunnen begrijpen moet men zich afvragen hoe het

licht in staat is de processen in de plant te beïnvloeden. Het is gebleken dat zowel in planten als in dieren bepaalde pigmenten aanwezig zijn die onder invloed van licht van structuur veranderen. Deze van structuur veranderde pigmenten zijn weer in staat via andere verbindingen de groei en bloei van planten en de voortplanting van dieren te beïnvloeden.

N.B. De invloed van groeistoffen op de groei en bloei van planten valt buiten het kader van dit deel en komt aan de orde in Biothema 6. In dit deel komt alleen het perceptiegedeelte van dit gebeuren aan bod.

De reacties van planten op wijzigingen in de lengte van dag en nacht worden veroorzaakt door veranderingen in lichtgevoelige pigmenten welke vergelijkbaar zijn met de processen die verlopen tijdens het zien. Omdat fotoperiodiciteit niet zo'n bekend verschijnsel is als het zien volgt hier eerst een voorbeeld. Chrysanten en vele andere planten bloeien in de herfst als reactie op het langer worden van de nachten. Indien men deze langere nachten rond middernacht door korte lichtperiodes onderbreekt (stoorlicht), zullen de planten niet gaan bloeien. Het licht dat het grootste effect als stoorlicht vertoont blijkt rood licht met een golflengte van 660 nm te zijn. We kunnen dus aannemen dat het pigment dat dit licht moet absorberen de complementaire kleur van rood (groen) zal hebben. Indien kort na de belichting met rood licht een tweede belichting met donkerrood licht met een golflengte van 730 nm — tegen de grens van het zichtbare licht — wordt gegeven, zal de plant gaan bloeien alsof de nacht helemaal niet door licht onderbroken was geworden. Het vetplantje Kalanchoë reageert op soortgelijke wijze. Men kan dit verschijnsel begrijpen indien men aanneemt dat er een pigmentsysteem aanwezig is dat in twee vormen kan vóórkomen namelijk een roodgevoelige vorm en een donkerrood gevoelige vorm. Door rood licht wordt de roodgevoelige vorm omgezet in de donkerrood gevoelige vorm, door donkerrood licht wordt de donkerrood gevoelige vorm omgezet in de roodgevoelige vorm. In het donker van een lange nacht wordt het pigment omgezet in de roodgevoelige vorm. Een Chrysant of een Kalanchoë zal dan gaan bloeien. Wordt de lange nacht



onderbroken door rood stoorlicht, dan wordt deze omzetting ongedaan gemaakt en de plant bloeit niet. Hóe het pigment de bloei veroorzaakt is nog niet duidelijk. Fotoperiodiciteit is niet beperkt tot het plantenrijk. Ook dieren reageren op veranderingen van de daglengte in de loop van het jaar. De vogeltrek en het voortplantingsgedrag van vogels blijkt door de daglengte beïnvloed te worden. Men heeft de neiging om aan te nemen dat deze gevoeligheid voor de daglengte wel via de ogen zal worden waargenomen. Dit blijkt niet juist. Vogels bezitten ergens in de schedel een lichtgevoelig systeem, dat in staat is bijvoorbeeld de groei van de testes te beïnvloeden. Dit is onder andere gebleken uit experimenten met mussen. Men had twee groepen mussen, waarvan de een wél en de andere niét kon zien. Beide groepen werden in een kunstmatige daglengte van 6 uur gebracht. Het gemiddelde gewicht van de testes van de ziende vogels bleek 10 milligram en van de blinde vogels 15 milligram. Daarna werden beide groepen vogels gedurende twee maanden in 16 uur licht en 8 uur donker gebracht. Het hierna vastgestelde gewicht van de testes van de ziende vogels bleek 426 milligram en van de blinde vogels 404 milligram. Zowel de ziende als de blinde vogels hadden het verschil in daglichtlengte waargenomen. Een hierop volgend experiment werd uitgevoerd met twee groepen ziende mussen, in zwak licht. Bij de ene groep werden de veren van het hoofd verwijderd, zodat het zwakke licht beter door de schedel kon dringen. Bij de andere groep werden de veren niet verwijderd en werd bovendien de schedel met zwarte inkt ondoorschijnend gemaakt. Bij de ziende, kale vogels bleek na langedag behandeling een sterke groei van de testes opgetreden te zijn, terwijl bij de ziende vogels met zwarte koppen de testes ongeveer even groot waren gebleven als bij vogels in een korte dag. Ook uit dit experiment blijkt dat de fotoperiodiciteit bij vogels niet berust op visuele perceptie, maar op een ander lichtgevoelig systeem dat ergens in de schedel gelokaliseerd is.

P-21 Kruidje-roer-me-niet

Over het algemeen is het niet eenvoudig bij planten een met de dieren vergelijkbaar systeem van perceptie, geleiding en reactie aan te tonen, omdat de reactie van de meeste planten op een prikkeling pas na verloop van tijd zichtbaar wordt.

Zulke langzame reacties zijn met behulp van film versneld weer te geven, waarna de overeenkomst met het dierlijk systeem van perceptie, integratie, gedrag duidelijker zichtbaar wordt. Een plant die — ook zonder gebruik van film — snelle reacties op prikkels vertoont is het Kruidje-roer-me-niet.

Indien men een topblaadje van het Kruidje-roer-me-niet met behulp van een vergrootglas verhit, ziet men eerst het beschadigde paar blaadjes samenkappen, daarna vlug na elkaar paar na paar de buurblaadjes tot de plaats waar de hoofdnerf elkaar ontmoeten. Van hieruit loopt de reactie de andere hoofdnerf in, terwijl ook de bladsteel reageert. Vlak bij de stengel zit een verdikking welke het als een soort gewricht mogelijk maakt dat het hele blad naar beneden klapt. Na een sterke prikkel kan men tot op een afstand van 50 cm reacties opmerken. De eerste reactie bij een sterke prikkel treedt — bij voldoende luchtvochtigheid en 'n niet te lage temperatuur — al na 0,08 seconden op. Wordt de plant na de prikkel met rust gelaten, dan gaan de bladeren na 15-20 minuten weer in hun oorspronkelijke stand staan. Men heeft de snelheid van de prikkelgeleiding bepaald op 4 tot 30 mm/sec. Als maximale snelheid werd 100 mm/sec. gemeten. (De prikkelgeleiding in een zenuw van de zoetwater mossel gaat met een snelheid van ongeveer 10 mm/sec.) In de gewrichten liggen rond een centrale vaatbundel dunwandige cellen, die door hun turgor voor de stevigheid zorgen. Als het cytoplasma onder invloed van de prikkel doorlatend wordt voor de inhoud van de vacuole, verdwijnt de turgor en zakt het blad omlaag.

Benodigdheden:

- Kruidje-roer-me-niet planten.
- pincet.
- glazen stolp of ander luchtdicht vat waar een plant onder kan.
- watten.
- ether.

Uitvoering:

- prikkel een topblaadje van Kruidje-roer-me-niet door er met een pincet in te knijpen. Meet het tijdsverloop tussen de prikkel en het omlaag klappen van het blad en reken de geleidingssnelheid uit.
- zet een andere plant onder een stolp en leg er een watje met ether bij.
- laat de etherdamp gedurende een half uur inwerken. Prikkel dan ook deze plant. Wat neemt men waar?

Vraag:

Zou de prikkelgeleiding een zuiver fysisch-chemisch of een biologisch proces zijn?

P-22 De samenhang tussen zintuiglijke waarneming, impulsgeleiding en spierwerking

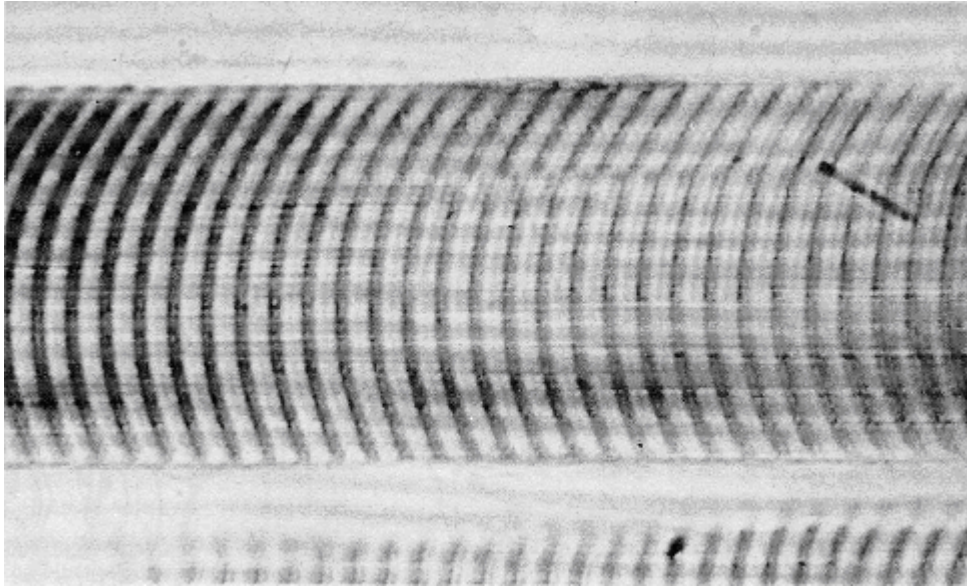
De in onderstaande tekst tussen haakjes opgenomen verwijzingen hebben betrekking op figuur 15.

Iemand trapt op een hard voorwerp (A). In diepere lagen van de huid bevinden zich de tastzintuigen (in dit geval de lichaampjes van Vater Pacini). Het zijn microscopisch kleine, eivormige zintuigen, opgebouwd uit lagen (1). Door mechanische vervorming van de huid verschuiven de lagen ten opzichte van elkaar (zie pijltje in 1). Binnenin het zintuig of receptor (R) begint het kale uiteinde van een sensible zenuwvezel (SE). Deze zenuwvezel vertoont in rust een spanningsverschil (= potentiaal) tussen de buitenzijde en de binnenzijde van zijn membraan van ongeveer -60 mV.

Men noemt dit de rustpotentiaal (links van de pijl in figuur 14).

Binnen- en buitenkant zijn dus gepolariseerd.

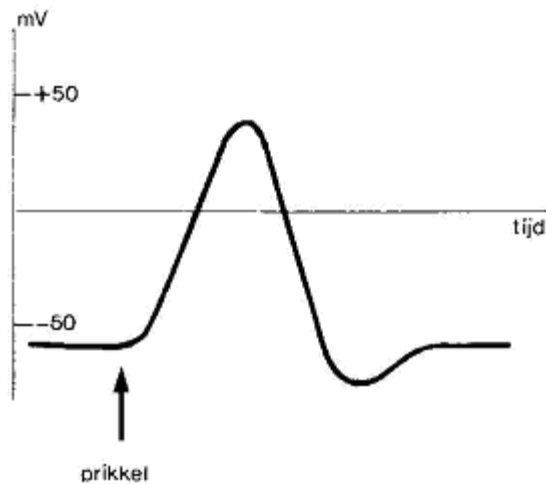
Tengevolge van de mechanische vervorming van de lagen (= prikkel) van het lichaampje van Vater Pacini wordt deze polarisatie in geringe mate verstoord. Indien de prikkel sterk genoeg is overschrijdt de verstoring van de rustpotentiaal een bepaalde waarde, de drempelwaarde, en treedt door veranderingen in de membraan van de zenuwvezel een verdergaande depolarisatie op. Zelfs treedt meestal niet alleen depolarisatie op, maar wordt het spanningsverschil tussen binnen- en buitenkant van de zenuwvezel zeer korte tijd ongeveer +30 mV. Onmiddellijk daarna treedt dan repolarisatie op: het spanningsverschil tussen binnen- en buitenzijde wordt weer -60 mV en de rustpotentiaal is hersteld. Het geheel van depolarisatie en repolarisatie noemen we *actiepotentiaal* (figuur 14). De actiepotentiaal (= impuls) komt tot stand door ionenverschuivingen; de zenuwvezel ondergaat dan een levendige in- en uitstroom van ionen. De ionen die instromen verplaatsen zich in de zenuwvezel naar links en naar rechts. Als gevolg daarvan treedt links en rechts van de plaats waar een actiepotentiaal ontstond eveneens een actiepotentiaal op. Dit proces zet zich verder in de zenuwvezel voort: de actiepotentiaal plant zich langs de zenuwvezel voort. Op de plaats waar een actiepotentiaal optreedt is de zenuwvezel korte tijd refractair. In deze refractaire periode is de zenuwvezel ter plaatse in het geheel niet of verminderd gevoelig voor prikkels. Ook ionenverschuivingen binnen in de vezel



Microfoto van een gedeelte van een dwarsgestreepte spiervezel.



Microfoto van een drietal takken van een eindboompje van een motorische zenuwvezel en de bijbehorende eindplaatjes (neuromusculaire synapsen).



Figuur 14. De actiepotentiaal in een zenuwcel of zenuwvezel. Als gevolg van een prikkel wordt de rustpotentiaal verstoord; er treedt depolarisatie en vervolgens repolarisatie op.

leiden dan niet tot depolarisatie. Als gevolg daarvan plant een actiepotentiaal zich in een zenuwvezel niet voort in de richting waar hij vandaan kwam.

Bij niet gemyeliniseerde zenuwvezels wordt de impuls over het gehele oppervlak continu voortgeleid. Bij zenuwvezels die omgeven zijn door een myelineschede kan de membraan slechts depolariseren op die plaatsen, waar de myelineschede onderbroken is: de insnoeringen van Ranvier. De voortgeleiding van de impuls vindt dan sprongsgewijze (2, 3 en 4), van insnoering naar insnoering plaats. De impuls komt via het cellichaam en de uitlopers van het sensibel neuron (SE) in het ruggenmerg aan (5,6 en SC).

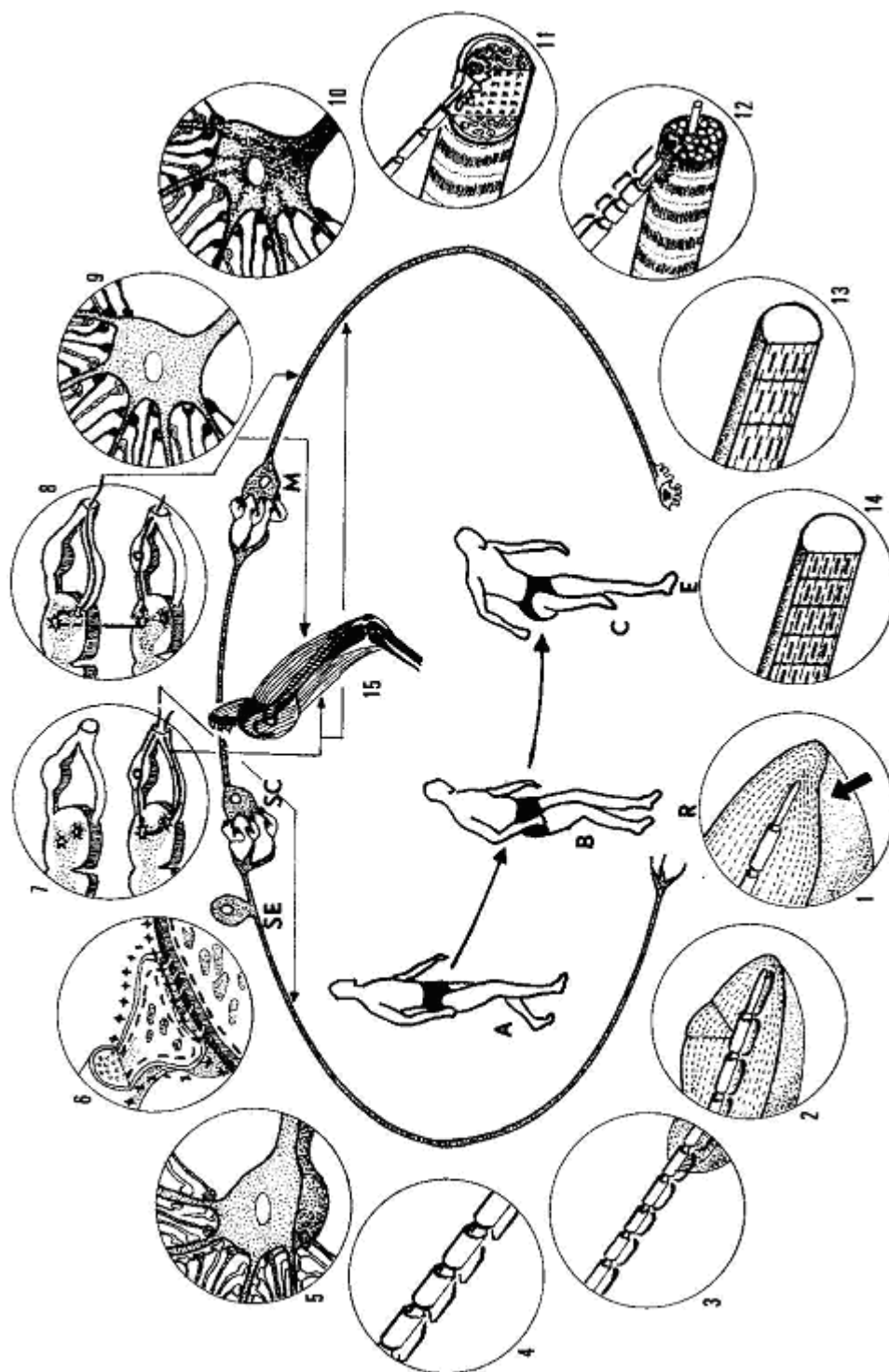
Hier komt de verbinding tussen de neurietvertakkingen van het sensibel neuron en de dendrieten en het cellichaam van het schakelneuron tot stand (5, 6, 7 en 8).

De cellichamen van de sensibele neuronen bevinden zich in de spinale ganglia.

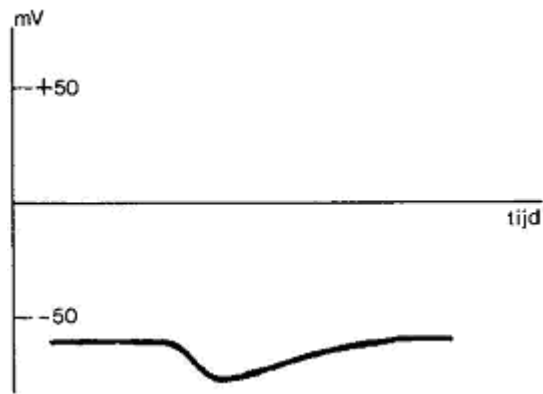
De spinale ganglia liggen buiten de wervelkolom in de tak van de ruggenmergszenuw die aan de rugkant de wervelkolom binnengaat (7 en 8 rechterzijde). De vele uiteinden van de neuriet vormen met de dendrieten of het cellichaam van het volgend neuron de synapsen. De synaps bestaat aan de zijde van de neuriet uit een eindknopje (5 en 6), waarin bepaalde stoffen, neurotransmitters, zijn opgeslagen. Zodra een impuls het eindknopje bereikt wordt de transmitterstof afgegeven en komt in de spleet tussen eindknopje en de membraan van het volgend neuron terecht. Die membraan wordt dan gedepolariseerd. Daardoor wordt de impuls van het ene neuron op het andere overgedragen.

De synaps bepaalt dus de richting van de impulsdoorgang. Elke zenuwvezel kan een impuls in beide richtingen geleiden, maar de synaps laat de impuls slechts in één richting door. Bij achter elkaar geschakelde zenuwcellen gaat de impuls dan ook in één richting.

Overigens komen er ook synapsen voor, waarin de transmitterstof de membraan van het volgend neuron niet depolariseert, maar sterker polariseert. Er treedt hyperpolarisatie op, dat wil zeggen dat de rustpotentiaal tijdelijk wordt verhoogd tot bijvoorbeeld -65 mV (figuur 16). Daardoor is dit neuron tijdelijk ongevoelig of verminderd gevoelig voor de depolariserende werking van transmitterstoffen in andere synapsen op zijn oppervlak. Dit proces heet inhibitie.



Figuur 15. De reflexboog. R = receptor, SE = sensibel neuron, SC = schakelneuron, M = motorisch neuron. A, B en C zijn de na elkaar optredende handelingen. De processen 1 tot en met 7 spelen zich af in het sensibel neuron, 7 tot en met 9 in het schakelneuron, 9 tot en met 12 in het motorisch neuron en 12 tot en met 14 in de spier die contraheert. Verdere verklaring in de tekst.



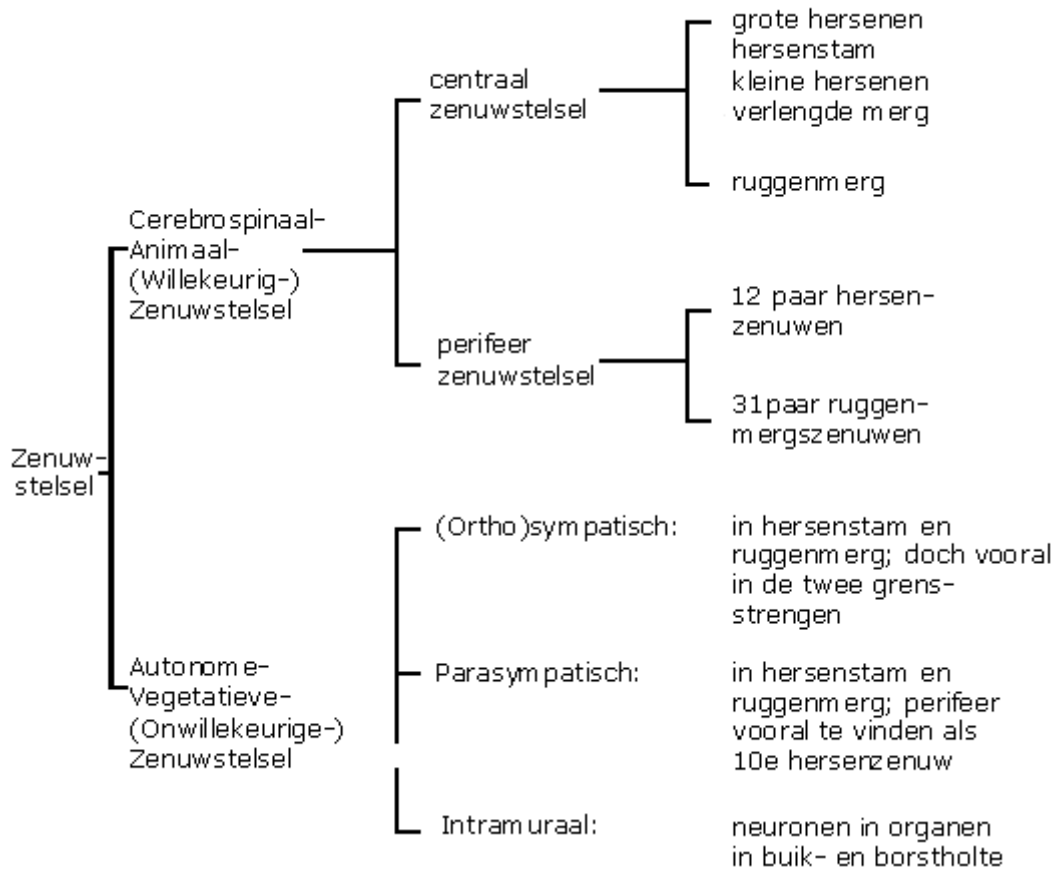
Figuur 16. Inhibitie van een zenuwcel. Als gevolg van vrijkomende neurotransmitters wordt de rustpotentiaal tijdelijk verhoogd (hyperpolarisatie) waardoor de betreffende zenuwcel in die periode niet reageert op een actiepotentiaal die in een van de synapsen op zijn oppervlak aankomt.

N.B. Neuriet en dendriet worden niet gedefinieerd naar hun lengte, maar naar de richting waarin zij de impuls voortgeleiden. Als gevolg van de werking van de synapsen is dit in de dendriet altijd naar het cellichaam toe en in de neuriet van het cellichaam af. Axon is een anatomische aanduiding voor een lange uitloper (zenuwvezel) van een neuron en kan zowel een dendriet als een neuriet zijn. Een aantal afzonderlijke zenuwvezels vormen één zenuw. Binnen één zenuw kunnen zenuwvezels liggen van zowel sensibele neuronen als van motorische neuronen. Dit zijn gemengde zenuwen.

In figuur 15 is in tekening 7 aangegeven dat de motorische voorhoorn cel (M) wordt geëxciteerd, waardoor de achterste dijbeenspieren samentrekken en het been buigt. De drie zenuwcellen SE, SC en M geven de reflexboog weer. In tekening 7 en 8 van figuur 15 kan men nagaan hoe zij in werkelijkheid door het ruggenmerg verlopen. De impuls kan ook in een ander segment van het ruggenmerg een voorhoorn cel exciteren (8). De impuls die via het sensibel neuron in het ruggenmerg binnenkomt moet dan wel eerst in de lengterichting van het ruggenmerg via een schakel cel (SC) worden voortgeleid. In het voorbeeld van figuur 15 wordt op deze wijze een bepaalde spiergroep van de voorste dijbeenspieren tot contractie gebracht, waardoor het been wordt opgetild. Via andere schakelcellen worden de motorische voorhoorn cellen van die spiergroepen van de voorste dijbeenspieren die het onderbeen kunnen strekken, geïnhibeerd. Anders zouden de strekkers van het onderbeen de buiging kunnen tegenwerken. In tekening 9 en 10 is de depolarisatie door transmitterstoffen van de motorische voorhoorn cel (M) weergegeven. Deze motorische voorhoorn cel is door een zenuwvezel verbonden met spiervezels (11). De impuls wordt door deze neuriet van de voorhoorn cel naar de spiervezel voortgeleid (12). Het uiteinde van deze motorische zenuwvezel is niet gemyeliniseerd. De verbinding tussen spiervezel en zenuwvezel noemt men motorische eindplaat Het is een synaps, die hier neuromusculaire synaps wordt genoemd. Door een transmitterstof (acetylcholine) kan de impuls doorgang krijgen en ontladend zich op de spiervezel (12). Een spiervezel bestaat uit verschillende spierfibrillen (11 en 12). De fibrillen zijn door Z-membranen in kleine kamertjes verdeeld (13). Aan de Z-membranen zitten de dunne filamenten vast (13). Als de dikke en dunne filamenten zich ten opzichte van elkaar verplaatsen, tengevolge van de vrijkomende energie, wordt

de spierfibril in zijn geheel verkort en verdikt. Als dit bij meer fibrillen gebeurt trekt de spier waartoe zij behoren in zijn geheel samen. Tengevolge van de antagonistische werking van de geëxciteerde en geïnhibeerde dijbeenspieren wordt het bovenbeen opgetild en het onderbeen gebogen (B). Er kunnen ook impulsen naar de hersenen gaan. Daar kan bewustwording van de reflexbeweging plaats vinden, hetgeen tot nader onderzoek en tot bewust handelen kan leiden (C).

Indeling zenuwstelsel



P-23 De anatomie van de hersenen van het konijn

Inleiding

a. Begrippen.

De volgende begrippen komen in vrijwel elk anatomisch leerboek voor. Bij de beschrijving van de dissectie van de hersenen zijn ze zoveel mogelijk weggelaten.

De verklaringen van deze termen zijn bijgevoegd voor nadere informatie en om het hanteren van studieboeken te vergemakkelijken:

anterior	meer naar voren gelegen in de menselijke anatomie synoniem met ventraal = aan de buikzijde; in de vergelijkende anatomie synoniem met cephaal (craniaal) = aan de kopzijde
apicaal	naar de top toe
caudaal	aan de staartzijde (zie posterior)
cephaal	aan de kopzijde (zie anterior)
craniaal	aan de kopzijde (zie anterior)
distaal	in de richting van het uitsteeksel
dorsaal	aan de rugzijde (zie posterior)
frontaal	horizontale overlangse snede (term ontleend aan menselijke anatomie)
inferior	meer naar onderen in de menselijke anatomie synoniem met caudaal
lateraal	naar de zijde toe
mediaal	naar het midden toe
mediaan	sagittaal snijvlak, precies door de middellijn
posterior	meer naar achteren gelegen in de menselijke anatomie synoniem met dorsaal = aan de rugzijde; in de vergelijkende anatomie synoniem met caudaal = aan de staartzijde
proximaal	in de richting van de basis (wordt gebruikt bij ledematen, uitsteeksels en zenuwen)
rostraal	aan de kopzijde (wordt gebruikt bij ledematen, uitsteeksels en zenuwen)
sagittaal	verticaal-over langs snijvlak (van kop naar staart)
superior	meer naar boven in de menselijke anatomie synoniem met cephaal
transversaal	dwars snijvlak
ventraal	aan de buikzijde (zie anterior)

Om de bewegingen in een bepaalde richting aan te geven wordt de uitgang -aal vervangen door -aad.

b. Overzicht van de hersenzenuwen

nervus olfactorius	reukzenuw	sensibel
nervus opticus	gezichtszenuw	sensibel
nervus oculomotorius	oogspierzenuw	motorisch
nervus trochlearis	katrofspierzenuw	motorisch
nervus trigeminus	drielingzenuw	gemengd
nervus abducens	oogspierzenuw	motorisch
nervus facialis	aangezichtszenuw	motorisch
nervus vestibulocochlearis	gehoorzenuw	sensibel
nervus glossopharyngeus	tongkeelzenuw	gemengd
nervus vagus	zwervende zenuw	gemengd
nervus accessorius	bijkomstige zenuw	motorisch
nervus hypoglossus	ondertongzenuw	motorisch

De hersenzenuwen worden aangegeven met de nummers I tot en met XII. I en II zijn eigenlijk delen van de hersenen.

c. Werkingsgebied van de hersenzenuwen

- I reukorganen
- II netvlies
- III alle uitwendige oogspieren, behalve de bovenste schuine en buitenste rechte oogspier; omvat ook parasympatische vezels voor accommodatie en pupilvernauwing.
- IV bovenste schuine oogspier (katrolspier)
- V gelaatshuid, tanden, tong, speekselklieren en kauwspieren
- VI buitenste rechte oogspier
- VII mimische gezichtsspieren, smaakgevoel voorste tweederde deel van de tong; parasympatische vezels voor traanklier en onderkaaks- en tongspeekselklier.
- VIII labirynthensfakkenhuis
- IX smaak, keelholte; parasympatische vezels voor oorspeekselklier
- X kopgebied en luchtwegen, hart, grote bloedvaten, spijsverteringskanaal, parasympatische vezels
- XI aanvulling Xe zenuw
- XII tongspieren

d. Overzicht van de hersendelen en hersenventrikels

Hersendelen:

- telencephalon eindhersenen of voorhersenen, I.
(met hersenhelften en reukhersenen).
- diencephalon tussenhersenen, II.
(met thalamus, epifyse, hypofyse-achterkwab),
- mesencephalon middenhersenen, III en IV.
(met vierhevelplaat, grondplaat en hersenstelen).
- metencephalon achterhersenen of kleine hersenen.
(met brug = pons en kleine hersenen = cerebellum).
- myelencephalon verlengde merg of nahersenen, V tot en met XII.
ook wel: medulla oblongata of bulbus.

Hersenventrikels

- eerste en tweede : in de hersenhelften van de eindhersenen
- derde : in de tussenhersenen
- aquaduct : in de middenhersenen
- vierde : in de achterhersenen en het verlengde merg

Benodigheden:

- konijnenkoppen; de kop wordt van de romp verwijderd door enkele cm onder de schedel de hals door te snijden.
- scalpel.
- puntige schaar.
- pincet.
- loep.

Vorbereiding:

- snijd zoveel mogelijk huid, spierweefsel en vet weg en verwijder onderkaak, tong en ogen.
- voordat de hersenen kunnen worden uitgerepareerd moet het zenuwweefsel goed worden gehard door de kop in formaline 4% te leggen gedurende een aantal weken. Hoe langer men dit doet des te beter zal het resultaat zijn, omdat het geruime tijd duurt voordat de formaline door alle weefsels is heengegredrongen.

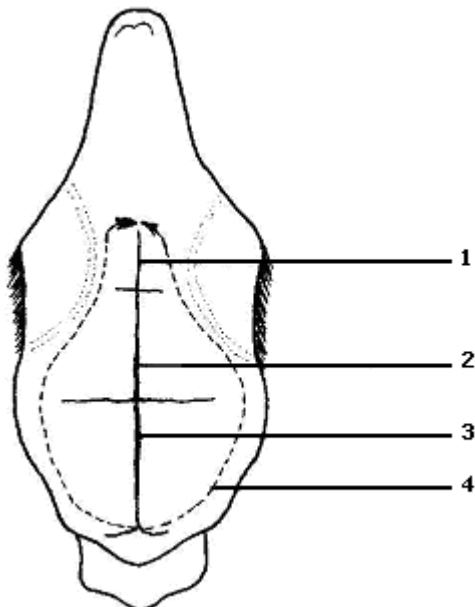
- het is ook mogelijk te harden met alcohol 70%.
- enkele dagen voordat de koppen nodig zijn (2-4 dagen) worden ze in 10% HCl gelegd teneinde de schedelbeenderen te ontkalken.
- een uur voor de dissectie moeten de koppen goed worden gespoeld in water, zodat alle HCl wordt weggenomen.
- verwijder alle overgebleven resten van huid en spieren.

Aanwijzingen voor de dissectie:

- snijd nooit een deel weg zonder eerst te hebben nagegaan hoe dit deel heet, welke functie het heeft en welk verband er bestaat tussen dit deel en de omringende structuren.
- maak gebruik van pincetten voor het vasthouden van de weefsels.
- houd de te bestuderen weefsels onder een zachte spanning door er met de pincet zacht aan te trekken. Indien de samenhang tussen twee structuren niet duidelijk is (bijvoorbeeld twee bloedvaten die elkaar kruisen of samen komen) trek dan voorzichtig aan één van beide en let op de veranderingen die dan optreden.
- maak steeds gebruik van een loep.
- vergelijk de gevonden structuren met die gevonden door de andere leerlingen.

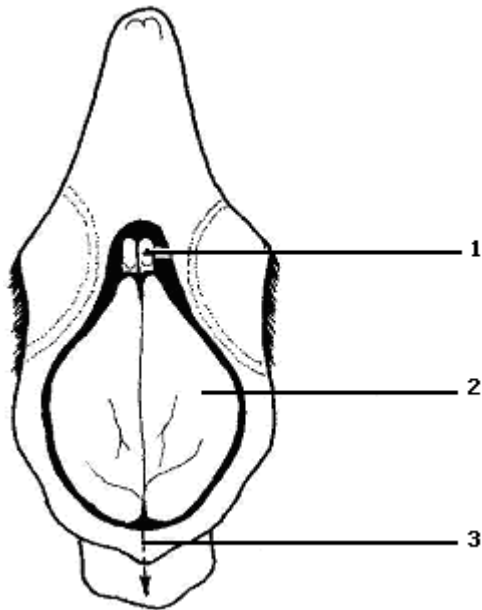
Uitvoering:

- neem de schedel in de linkerhand (figuur 17).
- snijd met een scalpel voorzichtig langs 1, 2 en 3 en houd de scalpel hierbij HORIZONTAAL, zodat de hersenen niet worden beschadigd (voor het inbrengen van de scalpel kan het nodig zijn de scalpel verticaal te houden).
- knip met een kleine puntige schaar het schedeldak weg in twee delen volgens de stippellijn in figuur 17.
- teken de ligging van de hersenhelften en de reuklobben (figuur 18),
- maak een dwarse verticale doorsnede vóór iedere reuklob om de reukzenuwen door te snijden.



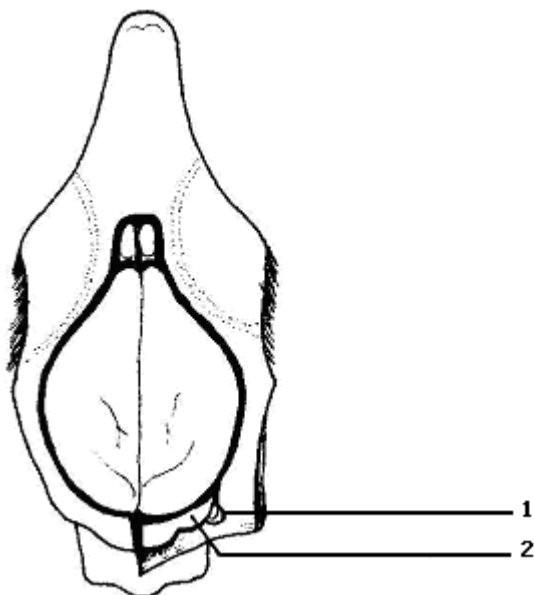
Figuur 17. Kop van het konijn; het openen van de schedel.

1. naad tussen de neusbeenderen,
2. naad tussen de voorhoofdsbeenderen,
3. naad tussen de wandbeenderen,
4. langs de stippellijn wegknippen.

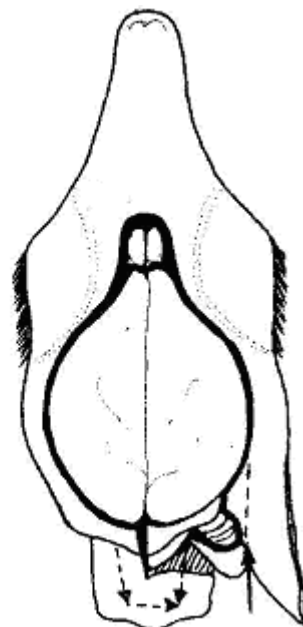


Figuur 18. Kop van het konijn; de geopende schedel.
1. reuklob, 2. hersenhelft, 3. richting van knippen.

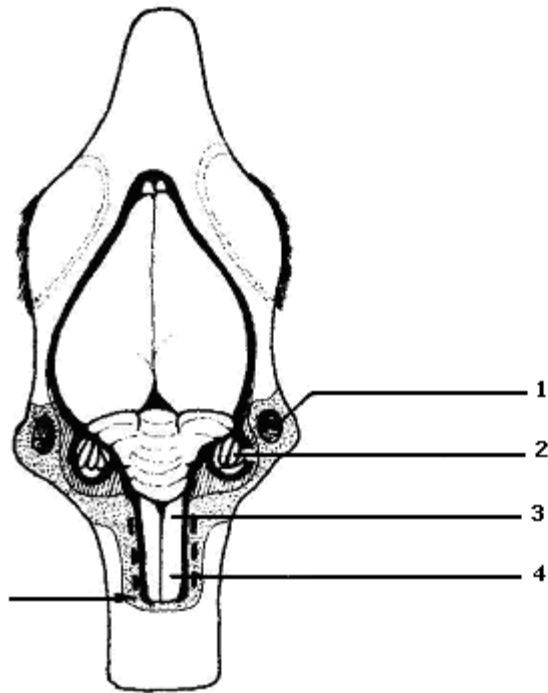
- knip met een schaar aan de achterzijde van de schedel de beenderen los tot aan de nek (figuur 18, nr.3).
- trek de rechterhelft van de achterzijde van de schedel wat opzij en ondersteun dit deel met één vinger (figuur 19).
- maak voorzichtig de holte waarin de paraflocculus ligt vrij zonder de paraflocculus te beschadigen.
- snijd alleen indien dit nodig is om het hersenvlies los te maken.
- knip het gedeelte van de schedel weg dat nu is losgemaakt (figuur 20).
- herhaal voorgaande vier handelingen aan de andere kant van de schedel.



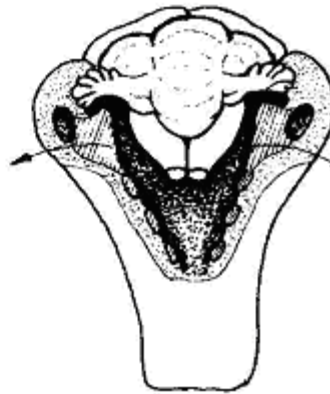
Figuur 19. Kop van het konijn; het verder openen van de schedel en het vrijmaken van het verlengde merg.
1. paraflocculus, 2. kleine hersenen.



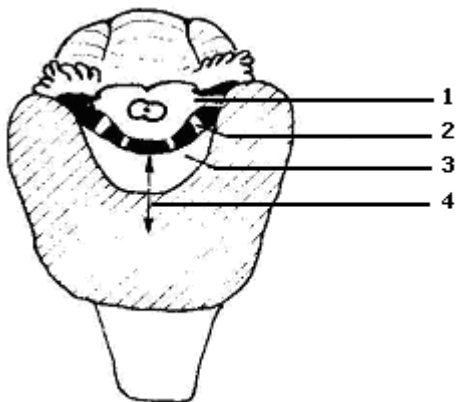
Figuur 20. Kop van het konijn; het verder openen van de schedel en vrijmaken van het verlengde merg aan de andere zijde van de schedel. De pijlen geven de richting aan waarin moet worden geknipt.



Figuur 21. Kop van het konijn; het doorsnijden van de verbinding van het verlengde merg met het ruggenmerg. De pijl geeft de richting aan. 1. uitwendige gehoorgang, 2. paraflocculus, 3. verlengde merg, 4. ruggenmerg.



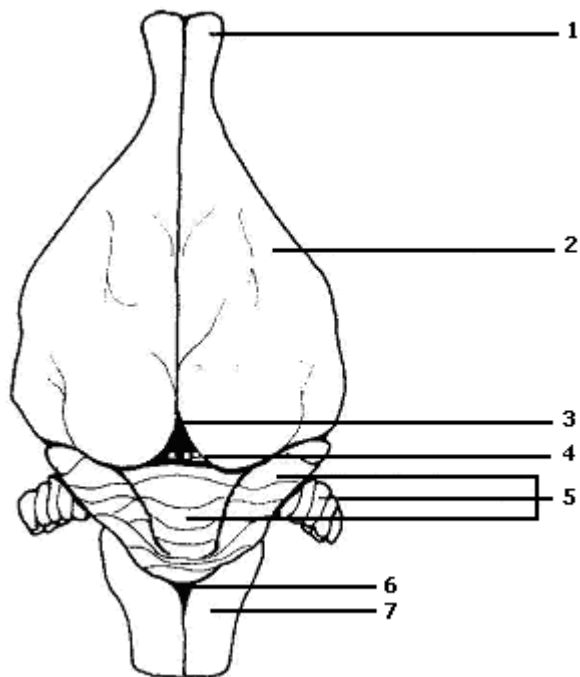
Figuur 22. Achterzijde van de kop van het konijn; het verwijderen van de hersenen uit de schedel: eerste fase. De pijlen geven de richting van losmaken van de schedelbasis aan



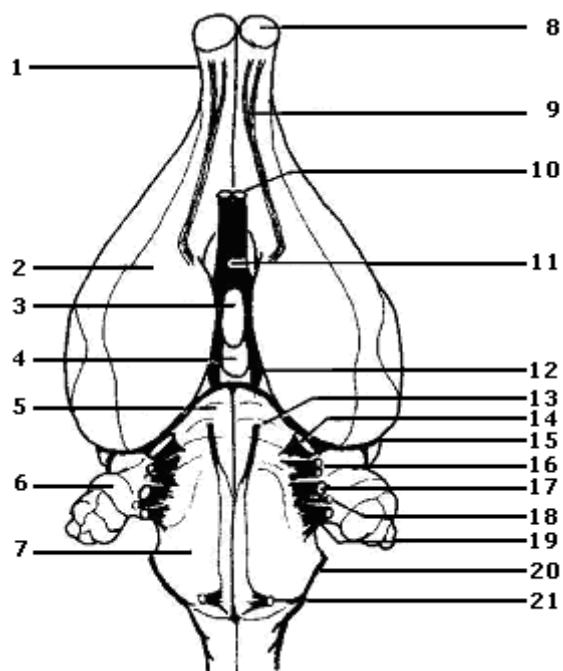
Figuur 23. Achterzijde van de kop van het konijn; het verwijderen van de hersenen uit de schedel: tweede fase.

1. hersenzenuwen VII, VIII, IX en X,
2. hersenzenuw V,
3. hersenzenuwVI,
4. de pijlen geven de aan te brengen snede aan; plaats de punt van de schaar zo laag mogelijk.

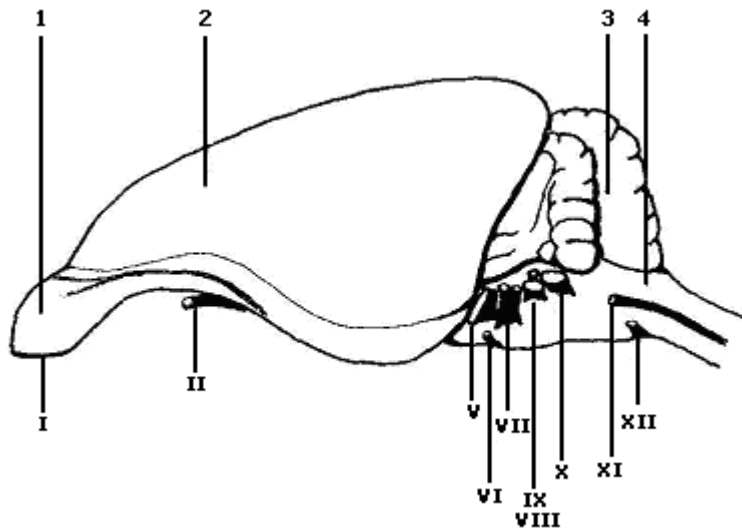
- knip nu aan de rugzijde het benige gedeelte weg langs de in figuur 20 aangegeven stippellijn, waardoor het verlengde merg (figuur 21) en het begin van het ruggenmerg zichtbaar wordt.
- snijd het ruggenmerg op de door een pijl in figuur 21 aangegeven plaats door.
- het uit de schedel verwijderen van de hersenen kan het beste gebeuren in twee fasen (figuur 22 en 23).
- begin aan de achterzijde en maak de hersenvliezen los.
- snijd de hersenzenuwen zo dicht mogelijk bij de schedel door.
- maak enkele sneden aan weerszijden in de basis van de schedel en buig de basis nu naar beneden, zoals is aangegeven in figuur 22. (Zorg ervoor dat de hypofyse niet wordt beschadigd: zie figuur 25.)



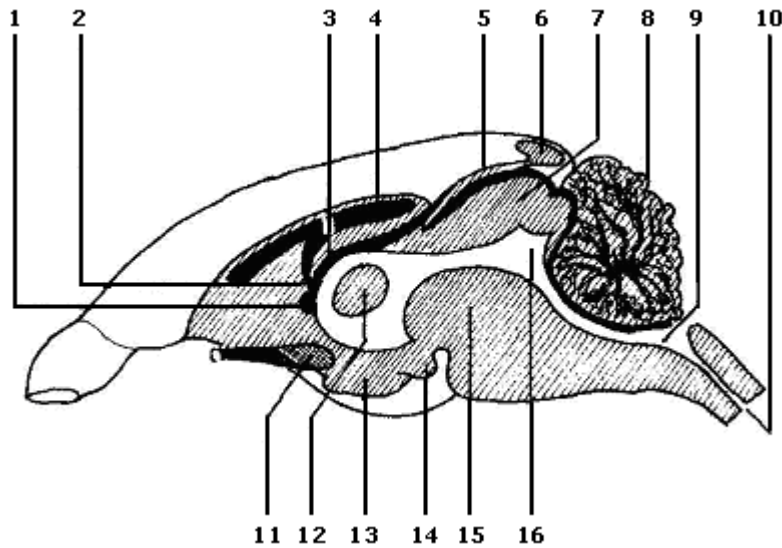
Figuur 24. De hersenen van het konijn, dorsaal gezien.
 1. reuklob, 2. hersenhelft, 3. epifyse, 4. middenhersenen,
 5. kleine hersenen, 6. vierde ventrikel, 7. verlengde merg.



Figuur 25. De hersenen van het konijn, ventraal gezien.
 1. reuklob, 2. hippocampus, 3. hypofyse, 4. corpus albicans, 5. brug van Varol, 6. paraflocculus,
 7. verlengde merg, 8. hersenzenuw I, 9. reukbanen, 10. hersenzenuw II, 11. kruising van de
 gezichtszenen, 12. hersenzenuw III, 13. hersenzenuw IV, 14. hersenzenuw V, 15. hersenzenuw
 VI, 16. hersenzenuw VII, 17. hersenzenuw VIII, 18. hersenzenuw IX, 19. hersenzenuw X,
 20. hersenzenuw XI, 21. hersenzenuw XII.



Figuur 26. De hersenen van het konijn, lateraal gezien.
 1. reuklob, 2. hersenhelft, 3. kleine hersenen, 4. verlengde merg.



Figuur 27. De hersenen van het konijn overlans doorgesneden.
 1. voorste verbinding tussen linker- en rechterhelft van de hersenen, 2. hersengewelf,
 3. derde ventrikel, 4. hersenbalk. 5. epifysesteel, 6. epifyse, 7. middenhersenen,
 8. kleine hersenen met levensboom, 9. vierde ventrikel, 10. centraal kanaal, 11. kruising van
 gezichtsenuwen, 12. massa intermedia, 13. hypofyse, 14. corpus albicans, 15. hersenstelen,
 16. optocoel.

- knip de schedelbasis door volgens de in figuur 23 (nr. 4) aangegeven pijlen tot aan de hypofyse, waarbij de hersenzenuwen achtereenvolgens worden doorgeknipt; de laatste door te knippen zenuwen zijn de oogzenuwen.
- licht de hersenen nu voorzichtig uit de resten van de schedel (het kan nodig zijn de reukzenuwen verder door te snijden).
- als de hersenen voorzichtig genoeg zijn verwijderd moet het hersenvlies met de duidelijk zichtbare bloedvaten nog intact zijn.
- verwijder de hersenvliezen voorzichtig (let op dat de hersenzenuwen niet worden beschadigd).
- teken de hersenen in bovenaanzicht, onderaanzicht en zijaanzicht (figuur 24, 25, en 26).
- maak een overlangse doorsnede door de hersenen (maak daartoe een snede precies tussen de beide hersenhelften; snijd steeds in één richting).
- teken de overlangse doorsnede (figuur 27).
- in figuur 27 zijn de epifyse en epifysesteel zodanig afgebeeld, als waren zij precies midden overlans doorgesneden (in de praktijk zal blijken dat de epifyse en epifysesteel meestal geheel aan een helft blijven zitten).
- de derde ventrikel en optocoel zijn slechts duidelijk zichtbaar, indien de overlangse doorsnede werkelijk in het mediane vlak ligt.

P-24 De anatomie van de hersenen van de hondshaai

Zie voor een inleiding over de anatomie van de hersenen P-23.

Benodigheden:

- hondshaaien.
- scalpel.
- puntige schaar.
- loep.

Vorbereiding:

De hondshaaien die worden gebruikt voor de dissectie zijn altijd geconserveerd, doordat ze gedurende geruime tijd in formaline hebben gelegen. Formaline dringt maar langzaam in de weefsels door. Het is aan te bevelen de hondshaai aan de buikzijde te openen, zodat de formaline tot in de inwendige organen kan doordringen, voordat deze gaan ontbinden. Tevens kan men een klein stukje van het schedeldak wegnemen, om de hersenen te conserveren. Teneinde meer opslagruimte te benutten kan een deel van de staart worden afgesneden.

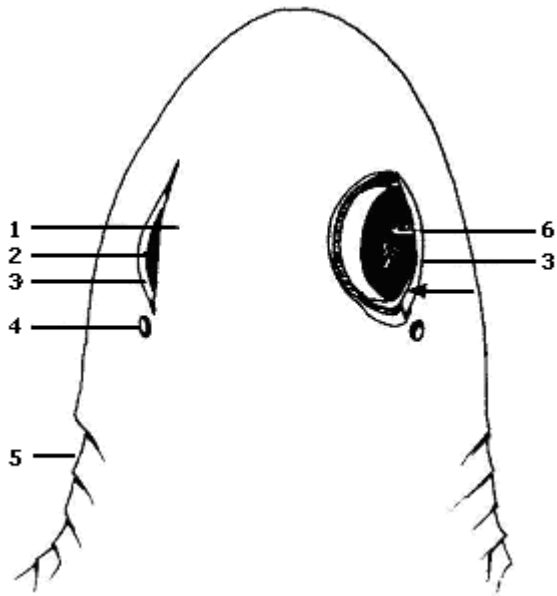
Aanwijzingen voor de dissectie

Zie bij P-23.

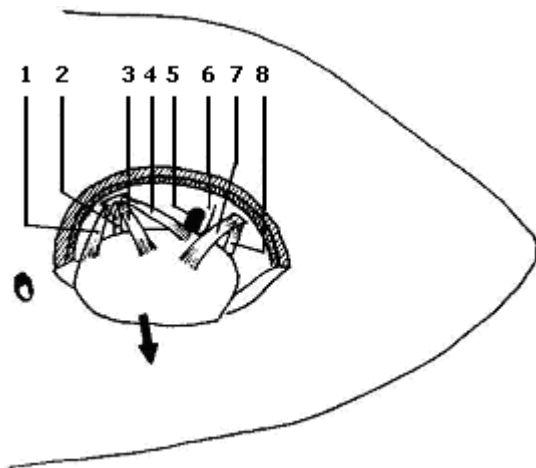
N.B. De hersenzenuwen XI en XII komen alleen bij reptielen, vogels en zoogdieren voor.

Uitvoering:

- zet de hondshaai vast met de rugzijde naar boven.
- teken de dorsale kant van de kop.
- snijd het bindweefsel tussen het bovenste ooglid en de oogbol door en verwijder een deel van het dak van de oogkas (figuur 28).
- snijd het bindweefsel tussen het onderste ooglid en de oogbol door terwijl de oogbol omhoog wordt gehouden.
LET OP: snijd niet de zenuwen door die over de bodem van de oogkas lopen (zie figuur 30).

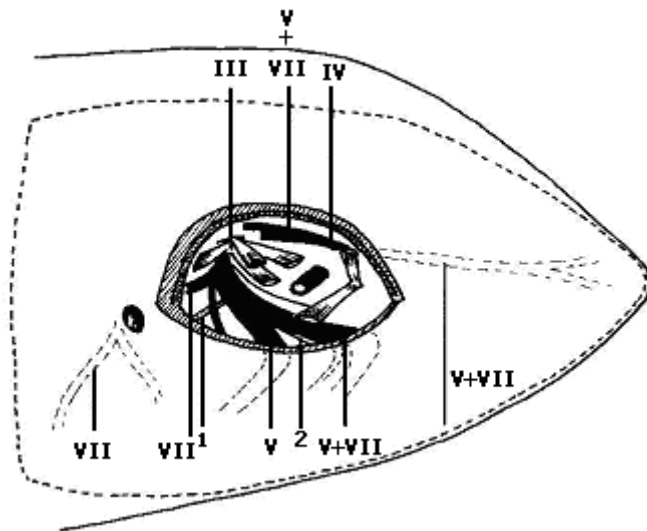


Figuur 28. Kop van de hondshaai; het verwijderen van de oogkas.
De pijl geeft de plaats van doorsnijden van het bindweefsel aan.
1. bovenste ooglid, 2. oog, 3. onderste ooglid,
4. spuitgat (spiraculum), 5. kieuwspleten, 6. oogbol.

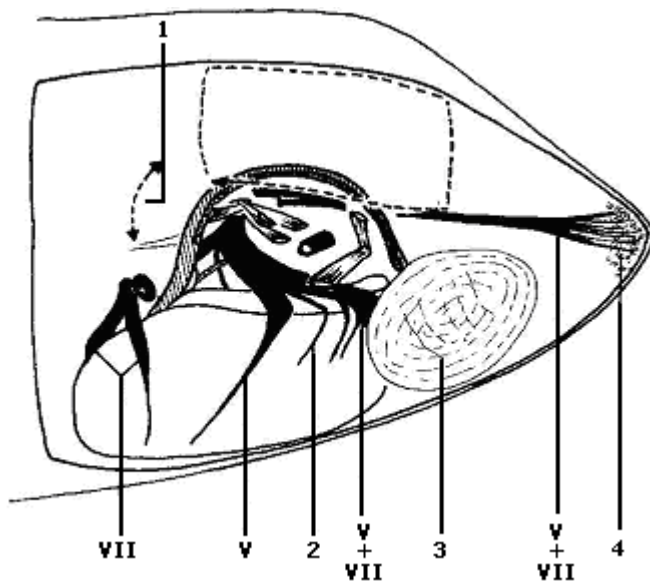


Figuur 29. Kop van de hondshaai; het verwijderen van het oog.
1. buitenste rechte oogspier, 2. onderste rechte oogspier, 3. bovenste rechte oogspier,
4. binnenste rechte oogspier, 5. hersenzenuw II, 6. hersenzenuw IV,
7. bovenste schuine oogspier, 8. onderste schuine oogspier.

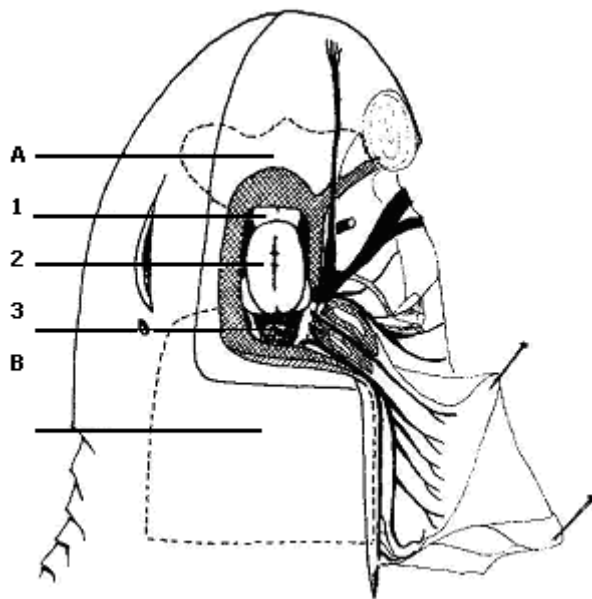
- verwijder alle gelatineus bindweefsel uit de oogkas.
- draai de hondshaai en teken de kop met oogkas van de dorso-laterale kant (schuin van boven).
- trek voorzichtig de oogbol naar buiten en teken de oogspieren (figuur 29).
- snijd iedere oogspier en de oogzenuw zo dicht mogelijk bij de oogbol door.
- verwijder het oog.
- snijd het onderste ooglid weg.
- spoel de oogkas uit.
- duw de bovenste rechte oogspier naar beneden zodat de nervus oculomotorius (III) zichtbaar wordt (figuur 30).



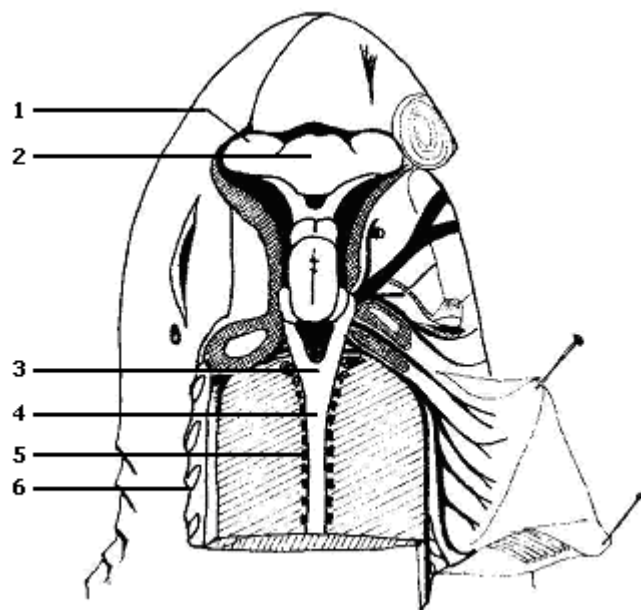
Figuur 30. Kop van de hondshaai; het vrijmaken van de schedel.
De huid binnen de stippellijn verwijderen. 1. tongbeenslagader, 2. oogkaslagader.



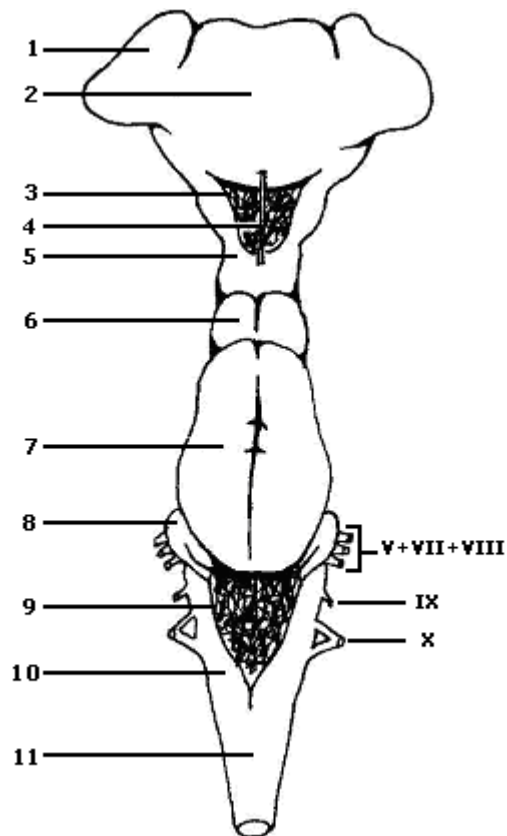
Figuur 31. Kop van de hondshaai; het verwijderen van het schedeldak en het vrijmaken van het oorkapsel. Te verwijderen gedeelte van het schedeldak is aangegeven door stippellijnen. Stippellijn links geeft de grens aan tot waar het spierweefsel van het oorkapsel moet worden gekrabd.
1. spierweefsel over het oorkapsel, 2. oogkaslagader, 3. reukorgaan, 4. ampullen van Lorenzi.



Figuur 32. Kop van de hondshaai; het verder verwijderen van het schedeldak en de verder naar achter liggende schedelgedeelten, A en B: te verwijderen gedeeltes van de huid, het spierweefsel en het kraakbeen. 1. gezichtshersenen, 2. kleine hersenen, 3. vlechtwerk van aderen van de vierde ventrikel.



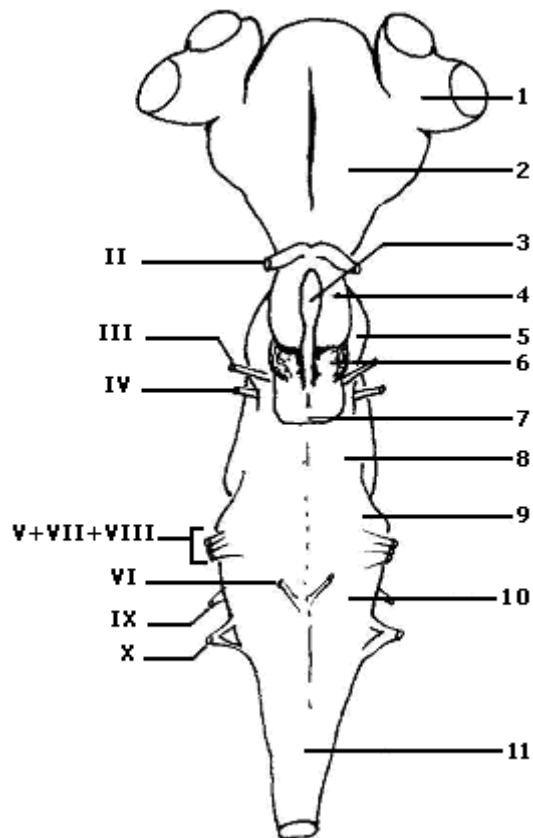
Figuur 33. Kop van de hondshaai; ligging van de hersenen in de schedel. 1. reukkolf, 2. eindhersenen, 3. verlengde merg, 4. ruggenmerg, 5. kraakbenige wervelkolom, 6. kieuspleet.



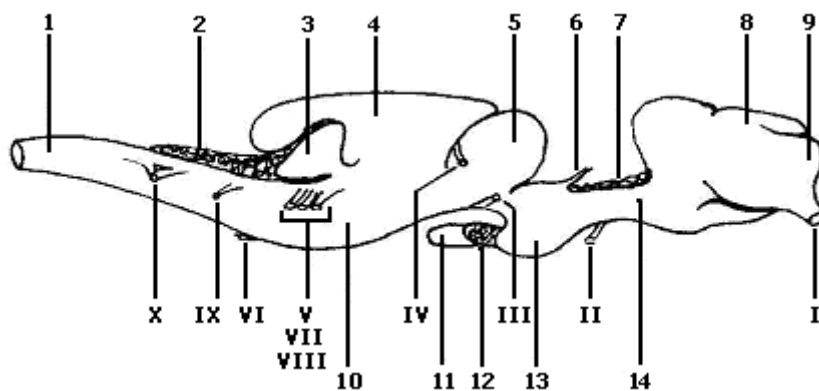
Figuur 34. De hersenen van de hondshaai, dorsaal gezien.

1. reukkolf, 2. eindhersenen, 3. vlechtwerk van aderen van de derde ventrikel, 4. steel van de epifyse, 5. tussenhersenen, 6. gezichtshersenen, 7. kleine hersenen, 8. auricula cerebelli, 9. vlechtwerk van aderen van de vierde ventrikel, 10. verlengde merg, 11. ruggenmerg.

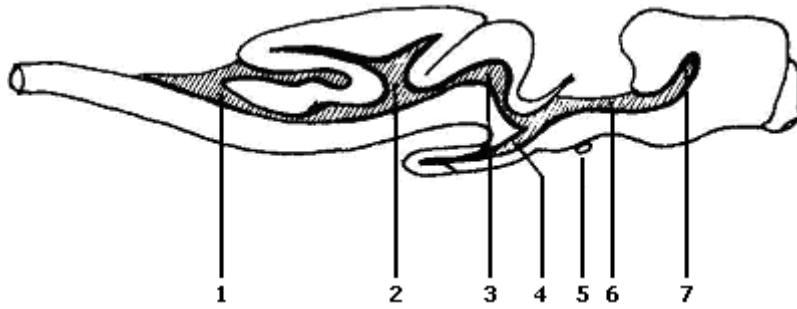
- snijd de huid weg in het gedeelte dat omlijnd is door de dikke stippellijn (figuur 30).
LET OP: beschadig de zenuwen, die door de dunne stippellijnen zijn aangegeven niet.
- snijd het schedeldak voorzichtig weg tot aan de plaats waar de nervus olfactorius (V en VII) de oogkas verlaat (door stippellijn omgeven rechthoek in figuur 31).
LET OP: beschadig hierbij de hersenen (epifyse) niet!!!
- verwijder de rechte en schuine oogspieren en de zenuwen III en IV.
- krab het spierweefsel los dat op de dorsale zijde van het oorkapsel ligt en snijd het weg tot de links in figuur 31 aangegeven stippellijn.
- snijd het kraakbeen en het zenuwweefsel weg, zodat men het beeld krijgt, dat in figuur 32 is getekend.
- snijd vervolgens huid, spierweefsel en kraakbeen weg in de gedeelten die in de figuur 32 met A en B zijn aangegeven.
LET OP: houd hierbij de scalpel horizontaal, zodat de hersenen niet beschadigd worden.
- teken de hersenen gelegen in de schedel (figuur 33).



Figuur 35. De hersenen van de hondshaai, ventraal gezien.
 1. reukkolf, 2. tussenhersenen, 3. infundibulum, 4. lobi inferiores, 5. gezichtshersenen, 6. saccus vasculosus, 7. hypofyse, 8. kleine hersenen, 9. auricula cerebelli.
 10. verlengde merg, 11. ruggenmerg.



Figuur 36. De hersenen van de hondshaai, lateraal gezien.
 1. ruggenmerg, 2. vlechtwerk van aderen van de vierde ventrikel, 3. auricula cerebelli, 4. kleine hersenen, 5. gezichtshersenen, 6. steel van de epifyse, 7. vlechtwerk van aderen van de derde ventrikel, 8. eindhersenen, 9. reukkolf, 10. verlengde merg, 11. hypofyse, 12. saccus vasculosus, 13. lobi inferiores, 14. tussenhersenen.

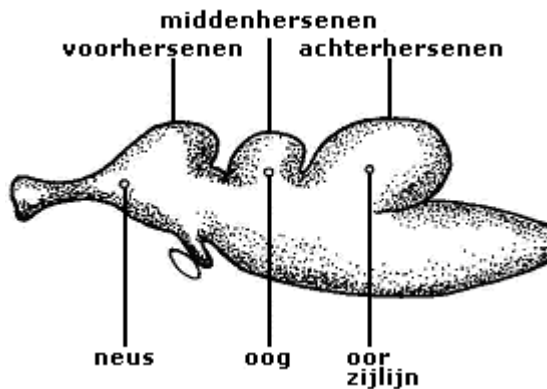


Figuur 37. De hersenen van de hondshaai, overlans doorgesneden.
 1. vierde ventrikel, 2. holte in de kleine hersenen, 3. holte in de gezichtshersenen, 4. holte in infundibulum, 5. kruising van de gezichtszenen, 6. derde ventrikel, 7. verbinding tussen de zijventrikels (eerste en tweede ventrikel) en de derde ventrikel.

- snijd het ruggenmerg door op korte afstand van het verlengde merg.
- knip iedere hersenzenuw zo dicht mogelijk bij het schedelkraakbeen door; werk daarbij van achteren naar voren en licht de hersenen daarbij steeds verder uit de schedel.
- snijd de verbinding tussen de reuklob en het reukorgaan met de scalpel door.
- teken de hersenen in bovenaanzicht, onderaanzicht en zijaanzicht (figuur 34, 35 en 36).
- snijd de hersenen overlans door, precies in het midden (figuur 37).
- teken deze doorsnede en geef duidelijk de ligging van de ventrikels aan.

P-25 Vergelijking van verschillende typen hersenen; toename van differentiëring en specialisatie

Bij alle vertebraten en bij hoger georganiseerde invertebraten vinden we in het voorste deel van het lichaam een concentratie van zenuwweefsel in de vorm van de hersenen. Deze concentratie is daar ook te verwachten, want bij een actief bewegend dier is dit het gebied dat het eerst in aanraking komt met situaties in het milieu waarop gereageerd moet worden; hier ligt dus de gunstigste plaats voor zintuigen en de daarbij behorende zenuwverbindingen. Deze hersenen houden zich niet alleen bezig met de verwerking van de informatie vanuit de in de kop liggende zintuigen, maar besturen ook de lichaamsfuncties, waarvoor binnen de hersenen bepaalde centra beschikbaar zijn. In deze centra worden de impulsen welke van de zintuigen afkomstig zijn met elkaar in verband gebracht en geïntegreerd om de juiste reactie te bewerkstelligen (zie P-26). Bovendien worden de impulsen naar de motorische effectoren met elkaar gecoördineerd. Op een nog hoger niveau ontwikkelden zich associatiecentra, waardoor het ontstaan van een geheugen, leerprocessen en bewustzijn mogelijk werd. Al vroeg in de embryonale ontwikkeling zijn in de hersenen gedeelten te herkennen, welke ook bij het volwassen dier aantoonbaar zijn. In het allereerste begin van de embryonale ontwikkeling bestaan de hersenen alleen uit een verbreed gedeelte van de neurale buis. Door het ontstaan van krommingen en insnoeringen wordt dit deel in drie grote hersengebieden verdeeld: de voorhersenen, de middenhersenen en de achterhersenen (figuur 38). Deze delen zijn bij de meeste vertebraten ieder gekoppeld aan afzonderlijke zintuigen respectievelijk de neus, het oog en oor met zijlijn.

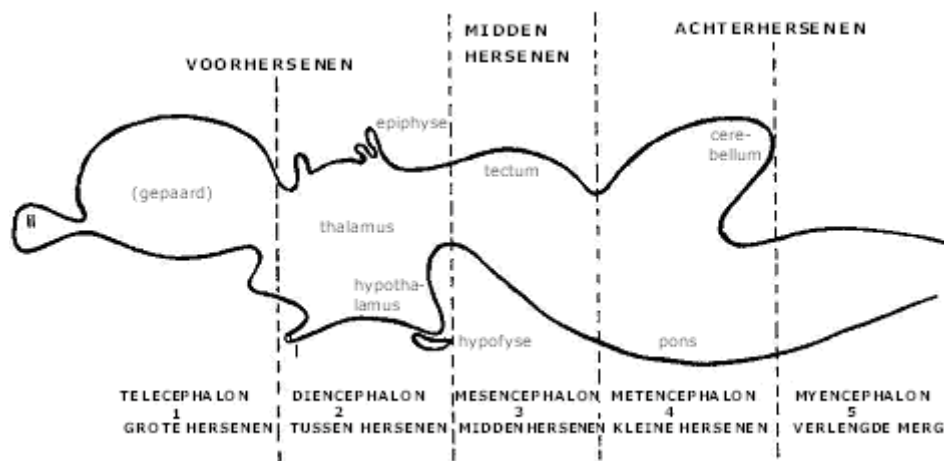


Figuur 38. De ontwikkeling van de drie afdelingen van de hersenen bij lagere gewervelde dieren. De in die afdelingen voorkomende centra van de belangrijkste receptoren zijn tevens aangegeven.

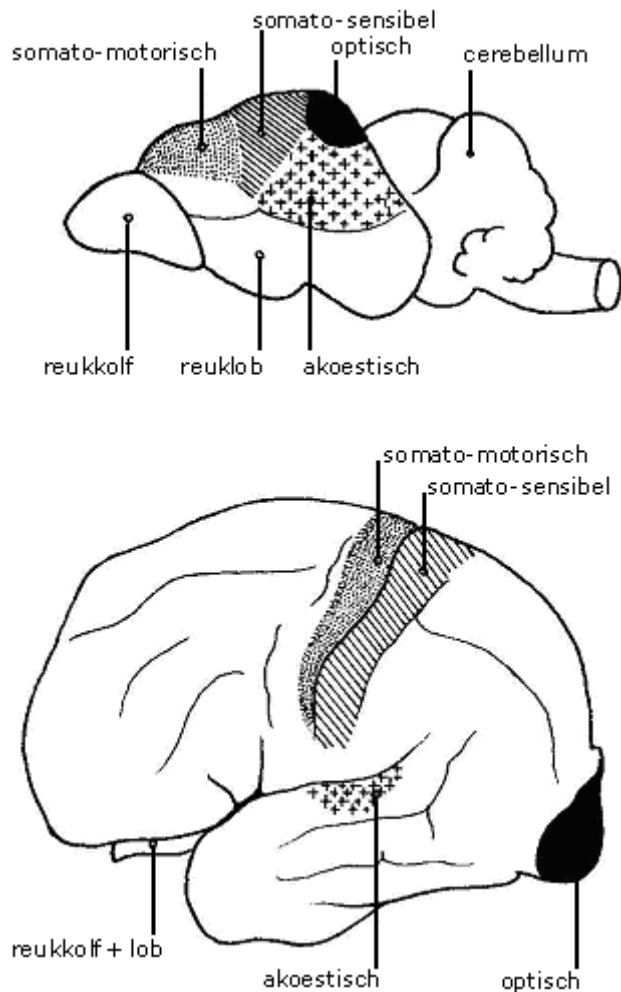
Uit de voorhersenen ontwikkelen zich twee symmetrische uitstulpingen. Deze twee uitstulpingen worden aangeduid met *telencephalon* terwijl het overblijvende niet gepaarde deel van de embryonale voorhersenen — mét de hypofyse — tot *diencephalon* wordt.

Uit de embryonale middenhersenen ontstaan een paar dorsale uitstulpingen (het tectum of dak) die samengroeien en vooral bij lagere vertebraten goed ontwikkeld zijn: het *mesencephalon*.

Uit de embryonale achterhersenen ontwikkelen zich aan de dorsale kant de *kleine hersenen* (cerebellum). Bij zoogdieren ontwikkelt zich ventraal van het cerebellum een structuur die de *brug* (pons) genoemd wordt. Samen heten zij het *metencephalon*. Het achterste deel van de embryonale achterhersenen verandert niet zo opvallend, men noemt het het verlengde merg of *myelencephalon* (figuur 39).



Figuur 39. De ontwikkeling van de belangrijkste afdelingen van de hersenen. Er zijn 5 hersenafdelingen.

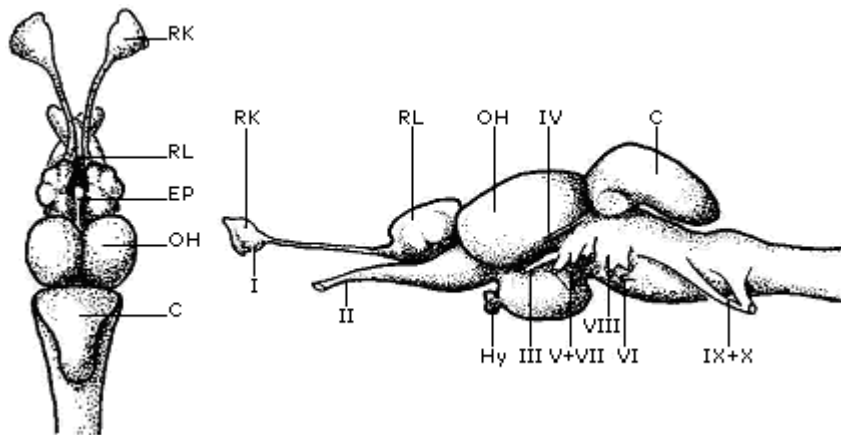


Figuur 40. De ligging van de schorsgebieden in de hersenen van de spitsmuis (boven) en van de mens (onder) (n. Romer, 1971).

Om deze anatomische indeling enige inhoud te geven, volgen hier in omgekeerde volgorde enkele functionele gegevens:

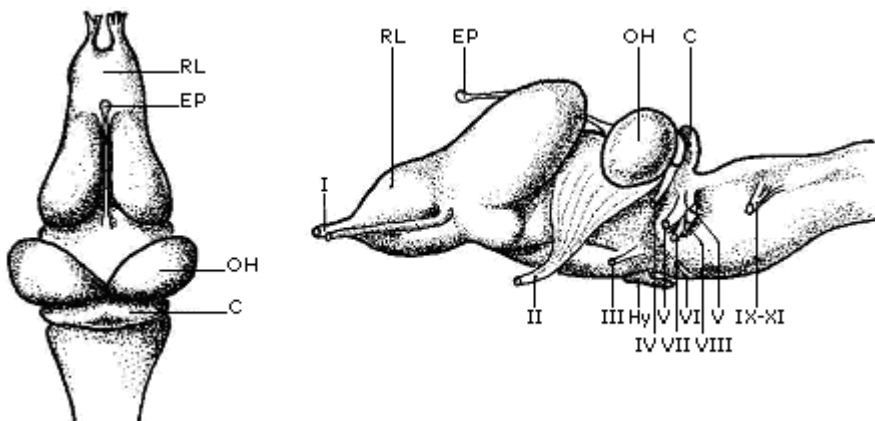
Verlengde merg: Bevat bij vissen en amfibieën met een staart cellen die controle uitoefenen op de ritmische beweging van romp en staart; van groot belang tijdens het zwemmen.

De kleine hersenen: Ze zorgen voor de coördinatie en regulatie van de motorische activiteiten voor het handhaven van de lichaamshouding. Het regelt het evenwicht door middel van reflexen. De informatie van de zintuigen in spieren en pezen wordt in verband gebracht met de informatie van het evenwichtsorgaan en de zijlijnorganen. De grootte van de kleine hersenen hangt in het algemeen af van de beweeglijkheid van het dier. Vogels en zoogdieren hebben vaak een geplooid cerebellum, waardoor het oppervlak vergroot is.

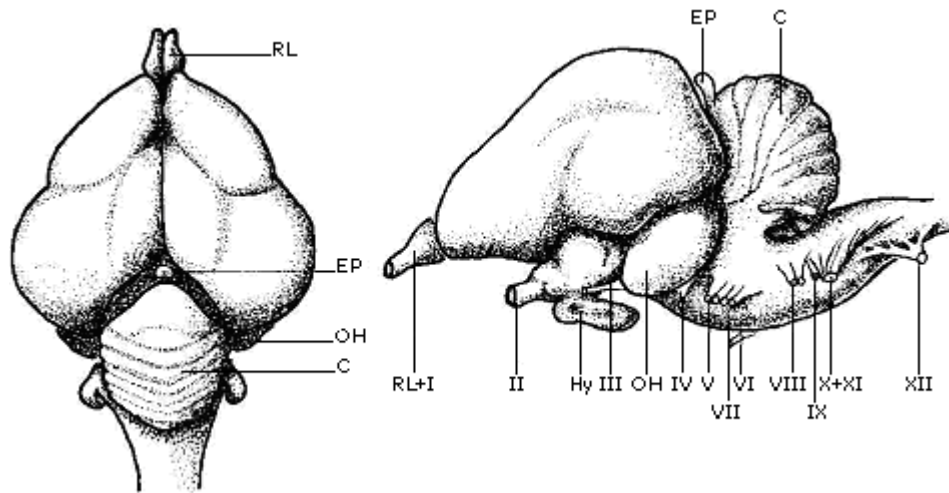


Figuur 41. De hersenen van de kabeljauw; links dorsaal en rechts lateraal gezien. RK = reukkolf, RL = reuklob, EP = epifyse, OH = optische hersenen, C = cerebellum, Hy = hypofyse, I tot en met XII zijn de gelijkgenummerde hersenzenuwen.

Middenhersenen: Bij alle vertebraten, behalve de zoogdieren, ligt in het tectum het gezichtscentrum, maar er komen ook vezelbanen van de andere sensorische centra uit, zoals van het oor, de zijlijn en indirect ook van de reukzintuigen. Deze impulsen kunnen hier gecoördineerd worden waarna motorische impulsen kunnen ontstaan. Bij vissen en amfibieën schijnt het tectum dan ook het 'hart' van het zenuwstelsel te zijn. Ook bij reptielen en vogels is het *tectum* nog van groot belang, maar hier beginnen de grote hersenen steeds meer invloed te krijgen. Bij vogels hebben deze de leidende functie van het tectum overgenomen. Bij zoogdieren zijn de functies die bij andere vertebraten door het tectum geregeld worden overgebracht naar de grote hersenen. Er zijn alleen nog de corpora quadrigemina van overgebleven die voor de oogreflexen zorgen.



Figuur 42. De hersenen van de kikker; links dorsaal en rechts lateraal gezien. RL = reuklob, EP = epifyse, OH = optische hersenen, C = cerebellum, Hy = hypofyse, I tot en met XI zijn de gelijkgenummerde hersenzenuwen.



Figuur 43. De hersenen van de gans; links dorsaal en rechts lateraal gezien.
 RL = reuklob, EP = epifyse, OH = optische hersenen, C = cerebellum, Hy = hypofyse,
 I tot en met XII zijn de gelijkgenummerde hersenzenuwen.

Tussenhersenen: Uit het dorsale deel werd bij primitieve vertebraten een derde oog gevormd dat boven op het hoofd geplaatst en omhoog gericht was. Bij pissen en enkele hagedissen zijn er nog resten van te vinden. Ze liggen onder de huid en kunnen dus alleen de aan- of afwezigheid van licht waarnemen. In de bodem van de tussenhersenen ligt het *chiasma opticum* en het *hypofyse-aanhangsel*.

In de wanden van de tussenhersenen liggen bij vogels en zoogdieren centra die de temperatuur regelen, terwijl bij zoogdieren ook het slapen van hieruit geregeld wordt.

De grote hersenen: De gepaarde uitstulpingen van de embryonale voorhersenen hadden oorspronkelijk slechts reukcentra. Al vroeg in de geschiedenis van de vertebraten ontstonden er centra waar de sensorische impulsen met elkaar in verband werden gebracht. Tegen de tijd dat het zoogdierstadium was bereikt, was het oppervlak enorm vergroot en lagen hier *associatiecentra*, welke bij de mens mentale processen als leervermogen, initiatief, vooruitzien en beoordeling mogelijk maken. Voor deze associatiefuncties zijn bij de mens grote delen van de grijze stof in de grote hersenen beschikbaar, welke bij lagere vertebraten bezet worden door aan bepaalde lichaamsdelen gekoppelde sensorische en motorische velden (figuur 40).

Opdracht:

Tracht aan de hand van

- eventueel aanwezige hersenmodellen
- bijgaande tekeningen van hersenen van kabeljauw (figuur 41), kikker (figuur 42) en gans (figuur 43)
- wandplaten met afbeeldingen van hersenen
- uitgeprepareerde konijnenhersenen en haaienhersenen
- figuren uit P-23 en P-24

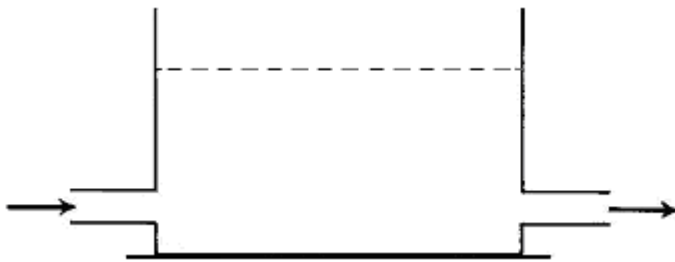
een beeld te krijgen van de grootte van de verschillende hersenafdelingen bij vissen, amfibieën, reptielen, vogels en zoogdieren.

Bedenk dat de grootte verband houdt met de belangrijkheid van een hersenafdeling.

P-26 Model ter verklaring van homeostase

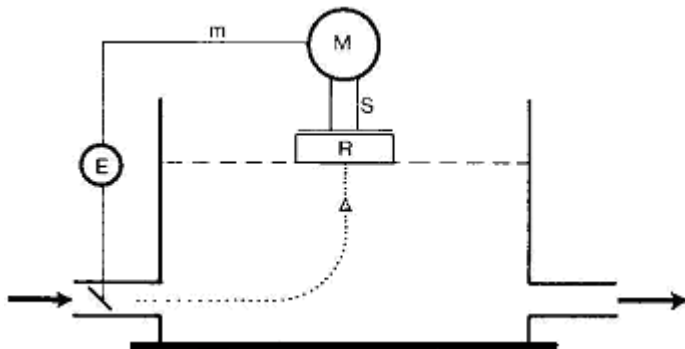
Alle processen in de levende organismen dienen voortdurend gestuurd te worden. Dat wil zeggen dat acties bijgesteld worden, omdat iedere actie het organisme steeds doet veranderen en dat de daardoor veroorzaakte instabiliteit het organisme in gevaar brengt. Bijvoorbeeld: het tot zich nemen van voedsel zal onmiddellijk het organisme veranderen. Of afname van licht zal onmiddellijk de pupil groter doen worden. Het wijder worden van de pupil op zich is zinloos: deze actie dient bijgesteld te worden zodat bij een bepaalde lichthoeveelheid een bepaalde pupilgrootte ontstaat. Dergelijke regelingen en sturingen bestaan in de organismen als zogenaamde *regelkringen*. De door de regelkringen ontstane situatie van een vloeiend evenwicht, waardoor de instabiliteit opgeheven wordt, noemt men *homeostase*.

Veronderstel dat de waterhoogte in de tank in figuur 44 constant dient te blijven. Dan moet er een continu binnenkomen van water zijn, evenals een continu wegvloeien.



Figuur 44. Bak met water waarin het niveau constant even hoog is, doordat de hoeveelheid instromend water gelijk is aan de hoeveelheid uitstromend water.

Hoe zou dit dynamisch (vloeiende) evenwicht in stand gehouden kunnen worden, als de hoeveelheid water die binnenkomt steeds varieert? Dit kan indien deze tank wordt voorzien van een *coördinerend controlesysteem* (figuur 45).

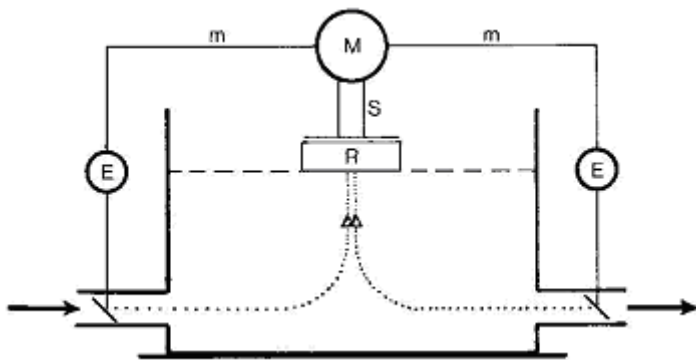


Figuur 45. Model van homeostase. De hoeveelheid uitstromend water is steeds even groot. De hoeveelheid water die door de buis links aanstroomt is variabel. De hoeveelheid water die wordt toegelaten wordt door terugkoppeling gecontroleerd.

Een vlotter R registreert (figuur 45) de waterhoogte (receptor). Iedere verticale beweging wordt doorgegeven naar de modulator M. Deze zendt, al naar gelang de beweging naar boven of beneden is — het water loopt immers weg — een signaal naar de elektromotor E (effector), die de klep bedient in de instromingopening. Iedere standsverandering van de klep heeft invloed op het vloeistofniveau, omdat de hoeveelheid binnenkomend water *gemodificeerd* wordt. De standsverandering van de klep is dus weer — via het vloeistof niveau — een signaal voor de modulator. De modulator geeft hierdoor dus steeds bevelen: of klep open òf klep dicht (of doorgaan met de actie of stoppen met de actie). De actie van de klep is dus een signaal voor een hernieuwde actie van de klep: er is een continu optredende informatiestroom welke in een kring verloopt: *regelkring*. De informatiestroom van klep naar receptor, die een voorgaande actie corrigeert, heet *negatieve terugkoppeling (feed-back)*. Actie en reactie zijn aan elkaar tegengesteld of hun gezamenlijke resultaat hangt af van hun algebraïsche sorn.

Het geheel blijft zich steeds herhalen: de waargenomen afwijking van het vloeistofniveau doet de klep zo draaien dat deze een effect heeft tegengesteld aan de afwijking. Het proces gaat door totdat er geen afwijking meer te corrigeren valt. De keten van oorzaken en gevolgen is dus niet: $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D$, maar: $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D \rightarrow A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D \rightarrow A \rightarrow \text{etc.}$

De pupil wordt groter bij weinig licht en laat dan na enige tijd te veel licht door. Dit te veel aan licht is de terugkoppeling die er voor zorgt dat de pupil weer nauwer wordt. Het nauwer worden is weer de terugkoppeling (te weinig licht) om de pupil te verwijden. Dit gaat door totdat de pupil een bepaalde stand heeft bij een bepaalde hoeveelheid licht. In het model zal de waterspiegel niet constant zijn, maar schommelen tussen twee waarden die zeer dicht bij elkaar kunnen liggen: *homeostase*. Homeostase is dus een evenwichtstoestand welke bereikt wordt via een regelkring. De informatiestroom in de regelkring bevat twee componenten: één van de modulator naar de effectoren en één (terugkoppeling) van de effectoren naar de modulator. Het systeem kan nog ingewikkelder worden en daarmee meer verfijnd in zijn regeling, indien we ook de uitstroomopening voorzien van een coördinerend systeem (figuur 46).



Figuur 46. model van homeostase. Het niveau van het water kan nauwkeurig constant gehouden worden, doordat zowel de hoeveelheid instromend als de hoeveelheid uitstromend water door middel van terugkoppeling kan worden gecontroleerd.

De modulator kan zo geconstrueerd worden dat deze een signaal zendt naar één van de elektromotoren of naar beiden: linker open en rechter dicht. In levende organismen komen zeer veel regelkringen voor bij één proces. De samenwerking van de regelkringen noemen we *integratie*. Duidelijke voorbeelden vinden we in het hormoonstelsel.

Vragen en opdrachten:

1. Met welke onderdelen van het dierlijk nerveuze regelsysteem is de vlotter R, is de modulator M en zijn de elektromotoren E te vergelijken?
2. Hoe noemt men de verbindingen tussen R en M, M en E bij dieren?
3. Wat is in het model de prikkel en wat de reactie?
4. Waarom moet men hier van een dynamisch (vloeiend) evenwicht spreken en kan men de term statisch evenwicht niet gebruiken?
5. Is de terugkoppeling prikkel of reactie?
6. Geef met behulp van figuur 46 de weg aan waarlangs een uitwendige verandering in een homeostatisch effect resulteert.
7. Indien R een receptor is en E een effector, geef dan met behulp van figuur 46 aan, langs welke weg bij dieren een uitwendige verandering (prikkel) in een homeostatisch effect resulteert.
8. Welke invloed hebben wijzigingen in de gevoeligheid van R op schommelingen in het evenwicht?
9. Zou de gevoeligheid van R voor de terugkoppeling uit de linker en de rechter klep verschillend kunnen zijn? Hoe zou dit bij dieren kunnen zijn?
10. Welke receptoren en effectoren heeft de mens?
11. Welke delen doen, bij de regeling van de lichaamstemperatuur van de mens dienst als receptor, effector, sensibel en motorisch geleidend systeem?
12. Is het in het model afgebeelde regelsysteem zowel voor de instroom als voor de uitstroom noodzakelijk?

P-27 Hormonen

Alle uitwendige en inwendige factoren kunnen een levend organisme zodanig beïnvloeden dat het ontregeld en zelfs te gronde gericht wordt. Voor uitwendige factoren is dit zonder meer duidelijk; vijanden, voedselgebrek, temperatuurwisseling en talloze andere biologische, fysische en chemische factoren. Inwendige factoren die hetzelfde effect hebben zijn ook aanwezig. Ze ontstaan veelal door de werkzaamheid van het organisme zelf; stoffen worden verbruikt, concentraties van stoffen veranderen voortdurend, bepaalde delen verouderen en uitscheidingsproducten hopen zich op. Een organisme is zodanig geconstrueerd dat de versturende effecten van deze invloeden opgeheven worden. Het organisme moet eerst de invloed waarnemen (receptor), ten tweede zodanig reageren op deze invloed dat deze opgeheven wordt en ten derde de toestand voortdurend onder controle houden. Het resultaat kan dan bijvoorbeeld zijn dat de concentratie van een stof constant blijft, dat wil zeggen schommelt binnen nauwe grenzen rond één waarde. Hoe dit bereikt wordt hebben we bij de homeostase gezien. We zullen nu bespreken hoe in- en uitwendige factoren geïntegreerd worden door de hormonen in interactie met het zenuwstelsel en wel zodanig dat het organisme op de juiste wijze reageert.

Bij een normale samenstelling van het bloed mag het bloedplasma slechts 0,1 % glucose bevatten. Verstoringen hiervan treden regelmatig op: direct na de maaltijd stijgt het glucosegehalte. Er treedt nu een regelmechanisme in werking dat tot resultaat heeft dat het bloed weer 0,1% glucose bevat. Het regelmechanisme is in dit geval het hormoonstelsel.

In het gegeven voorbeeld spelen twee stoffen een rol: *insuline* en *glucagon* (zie figuur 47). Insuline wordt gemaakt in speciale cellen. In de alvleesklier zijn deze cellen in de eilandjes van Langerhans (β -cellen) gelegen. Stijgt nu het glucosegehalte van het bloed dan komt insuline vrij en verspreidt zich met het bloed door het gehele lichaam.

Insuline heeft tot effect dat de cellen en speciaal de spieren en levercellen meer glucose opnemen, omdat onder invloed van insuline celmembranen meer doorlaatbaar worden voor glucose. De glucose wordt, alweer onder invloed van insuline, in de cellen omgezet in glycogeen, in vet, geoxideerd tot kooldioxide en water, gebruikt voor de synthese van aminozuren, nucleïne-zuren en andere essentiële stoffen. De gehele glucosestofwisseling wordt bevorderd, met als resultaat: daling van het glucosegehalte van het bloed.

Glucagon wordt eveneens gemaakt in speciale cellen in de alvleesklier. Deze liggen eveneens in de eilandjes van Langerhans (α -cellen). Glucagon heeft een tegenovergestelde werking (antagonisme). De werking van het glucagon is beperkt tot de lever. Het stimuleert de afgifte van glucose aan het bloed.

Opmerking: In dit proces van glucosetoename in het bloed speelt nog een andere stof — adrenaline — een rol. Dit stimuleert eveneens de glucose-emissie van de lever, maar tevens de afbraak van glycogeen tot glucose in de spiercellen. Het mobiliseert glucose vooral in noodsituaties.

De stoffen die we hier in dit voorbeeld hebben ontmoet noemen we hormonen (letterlijk vertaald: aanzetten tot, boodschapper).

Hormonen zijn stoffen die — door het organisme in gespecialiseerde cellen (hormoonklieren) in kleine hoeveelheden gemaakt en door het bloed opgenomen (interne secretie) en getransporteerd — elders een proces bevorderen of remmen.

Omdat hormonen door het bloed getransporteerd worden werken zij, in tegenstelling tot het zenuwstelsel dat snel en kortdurend werkt, langzamer, maar langduriger. Hormonen worden op een gegeven moment uitgescheiden of door enzymen afgebroken. Het ene hormoon stimuleert de synthese van enzymen of activeert inactieve enzymen, waardoor bepaalde processen kunnen verlopen (insuline en glucagon in de glucosestofwisseling), het andere hormoon verandert de doorlaatbaarheid van de celmembranen voor bepaalde stoffen (insuline en de celmembranen van spiercellen). De werking van de hormonen verloopt in twee stadia: primair is een *biochemische werking* die secundair een *fysiologische werking* tot gevolg heeft. De fysiologische werking is aan het organisme direct merkbaar.

Zo zal een juiste hoeveelheid *thyroxine* — het hormoon van de schildklier — onder andere de eiwitsynthese in het gehele lichaam kunnen bevorderen. We nemen het effect als groei van het organisme waar.

Gonadotrope hormonen stimuleren de biochemische processen (eiwit- en hormoonsynthese) in de gonaden;

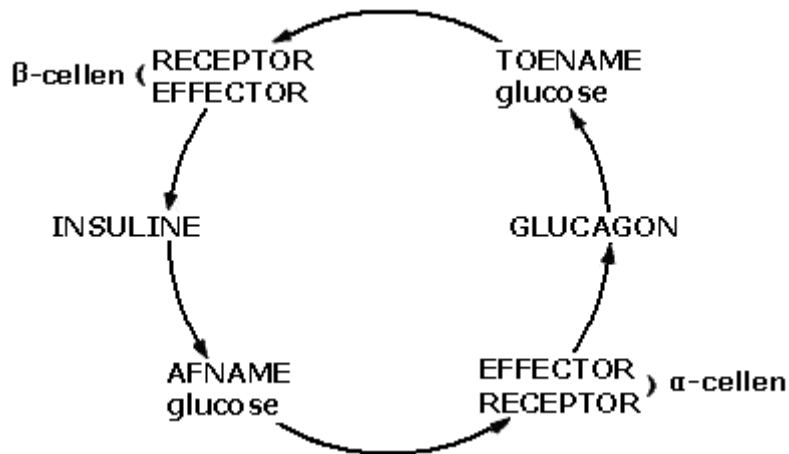
a. eiwitsynthese: we nemen de groei van de gonaden waar;

b. hormoonsynthese: we zien een voortplantingsgedrag optreden.

Hormonen hebben een specifieke (biochemisch-fysische) werking; ze zijn echter niet soortspecifiek. We kunnen bijvoorbeeld mannelijke hormonen van welk dier dan ook inspuiten bij andere dieren. De fysiologische werking wordt merkbaar. Het ingespoten dier zal, indien van het mannelijk geslacht, groei vertonen in de secundaire geslachtskenmerken (bijvoorbeeld kopaanhangsels en staartveren bij een haan) en zich willen gaan voortplanten, zelfs buiten het normale seizoen. Inspuiten van mannelijke hormonen bij vrouwelijke dieren roept mannelijk seksueel gedrag op (de kip wil de haan treden en wordt dominant in de troep). De werkzaamheid van een hormoon hangt af van de hoeveelheid hormoon dat geproduceerd wordt en de tijdsduur dat het hormoon aanwezig is, totdat het afgebroken wordt.

Op de werking van hormonen dient een controle ingebouwd te zijn (figuur 47).

In het gegeven voorbeeld van insuline en glucagon vormt de verandering van het glucosegehalte van het bloed een directe prikkel voor de hormoonklier (α - en β cellen) die nu als receptor werkt. Een stijging van het glucosegehalte van het



Figuur 47. Door hormonen en receptoren gestuurde regelkring ter bereiking van een min of meer constant suikergehalte van het bloed. Er is geen regeling door het zenuwstelsel.

bloed is een prikkel voor de β -cellen om insuline te produceren. Glucagon wordt afgescheiden indien de α -cellen geprikkeld worden door een laag glucosegehalte.

Van enige innervatie van zenuwen en stimuleren door impulsen vanuit deze zenuwen is geen sprake. Dit blijkt uit:

1. een alveesklier waarvan de zenuwen zijn doorgesneden of een alveesklier die elders in het lichaam getransplanteerd is, blijft normaal functioneren in de regulatie van het glucosegehalte;
2. als bloed met een hoog glucosegehalte wordt gebracht in de slagader van een alveesklier start de productie van insuline, terwijl elders in het lichaam een laag glucosegehalte kan zijn;
3. een alveesklier in een cultuurmedium (dus buiten het lichaam) produceert insuline in afhankelijkheid van het glucosegehalte van dit cultuurmedium.

We zien hier een regelkring die nauwelijks van buiten af is te beïnvloeden.

Er bestaat dus ten aanzien van de glucoseregulatie in het bloed een dubbelsysteem: hetzelfde glucosegehalte kan ontstaan door een aanzettende werking van een *synergist* (bijvoorbeeld insuline) of door de afnemende werking van de *antagonist* (bijvoorbeeld glucagon).

De meest belangrijke en grootste groep hormoonklieren zijn gevoelig voor een uitgebreid arsenaal uitwendige prikkels, Hiervoor dient een tweede regel- en controlemechanisme ingebouwd te zijn en dit is; het autonome deel van het centrale zenuwstelsel.

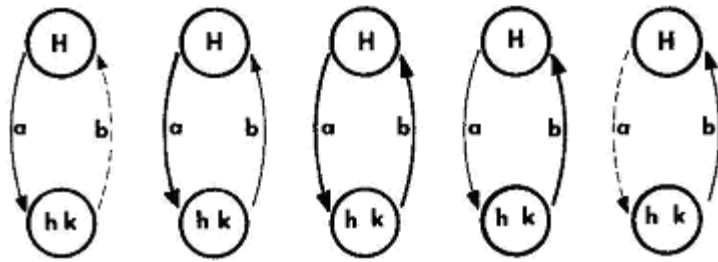
Het autonome deel van het zenuwstelsel is in staat de informatie, die vanuit de buitenwereld via het animale deel wordt ontvangen, met haar eigen informatie vanuit het interne milieu tot één informatie te verwerken. De centra waar deze verwerking plaats vindt liggen in de *hypothalamus*, de ventrale wand van de tussenhersenen.

De impulsen vanuit de hypothalamus gaan nu naar de hypofyse.

De *hypofyse* is een hormoonklier welke tegen de onderzijde van de hypothalamus ligt.

Deze produceert onder invloed van de hypothalamus hormonen die altijd stimuleren.

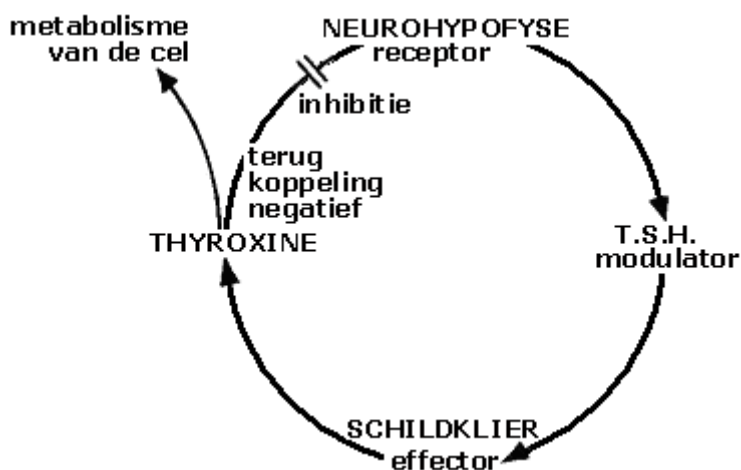
Vandaar de naamsaanduiding van deze hormonen; FSH is **f**ollikel **s**timulerend **h**ormoon; gonadotroop hormoon is een hormoon dat de gonade stimuleert



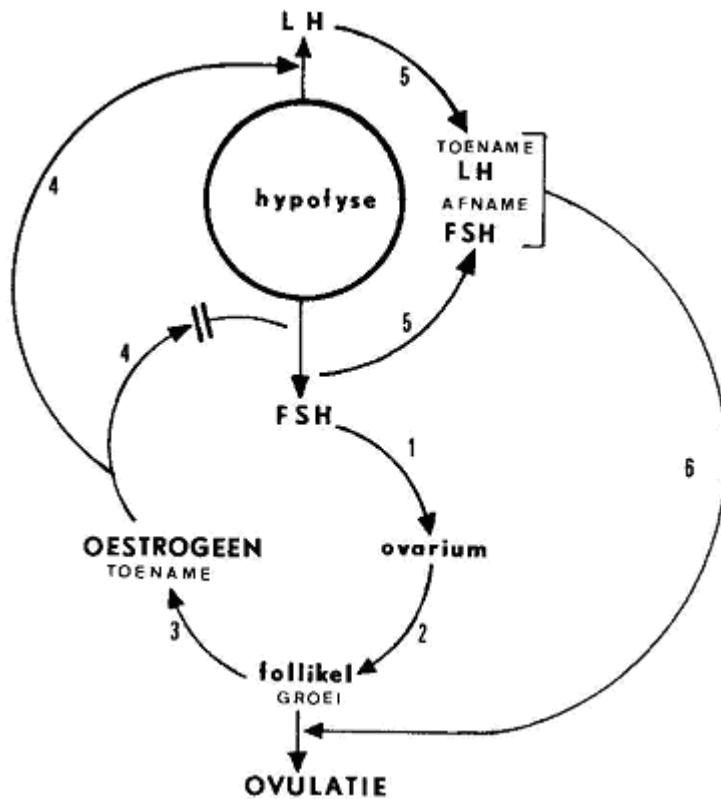
Figuur 48. Model van negatieve terugkoppeling. H = hypofyse, h.k. = hormoonklier, a en b zijn hormonen. Hormoon a stimuleert de productie van hormoon b en hormoon b remt de productie van hormoon a. Van links tot midden: toename van de hoeveelheid hormoon a, waardoor de productie van hormoon b toeneemt. Van midden tot rechts: als gevolg van de toegenomen hoeveelheid hormoon b neemt de productie van hormoon a af.

(trepein is wenden). Deze hormonen zijn altijd afkomstig van de hypofyse; ze zetten de hormoonklieren aan tot het opnemen van stoffen die nodig zijn om hormonen te synthetiseren en tot afscheiding van de gemaakte hormonen. Op deze wijze ontstaat er via de hypothalamus en de hypofyse een verbinding tussen het hormoonstelsel en het centrale zenuwstelsel. Bovendien is er nu een *hiërarchisch systeem*: de hypofyse die als 'overkoepelend' orgaan, mede onder invloed van het zenuwstelsel, de activiteiten van de meeste hormoonklieren regelt. De hypofyse regelt door de -trope (stimulerende) hormonen andere hormoonklieren en wordt zelfs via negatieve terugkoppeling van de in deze hormoonklieren geproduceerde hormonen, alsmede door de hypothalamus, gestuurd.

Het controlerende en regelende mechanisme in deze regelkring is de negatieve terugkoppeling. De hypofyse scheidt een hormoon a (figuur 48) af dat een andere bepaalde hormoonklier stimuleert tot productie van een hormoon b. Wanneer nu de concentratie van het hormoon b in het bloed stijgt tot een bepaalde (instel)-waarde treedt negatieve terugkoppeling op en wordt de productie van hormoon a onderdrukt. Als het hormoon b is verbruikt in het metabolisme (stofwisseling) of is uitgescheiden daalt de concentratie van dit hormoon in het bloed: de hypofyse wordt gedeblokkeerd en begint weer hormoon a te produceren. Hetgeen hieronder nog eens in beeld gebracht is voor het schildklierhormoon in figuur 49.



Figuur 49. Voorbeeld van een door twee hormonen gestuurde regelkring, die via de hypofyse in verbinding staat met het zenuwstelsel. Door het verbruik van het hormoon en de negatieve terugkoppeling via de hypofyse wordt de productie van thyroxine door de schildklier bepaald. T.S.H. = thyro-stimulerend hormoon.



Figuur 50. Voorbeeld van een door meer dan twee hormonen gestuurde regelkring. De hormonen zijn in een bepaalde balans aanwezig. Via de hypofyse kan een toename van de hoeveelheid van het ene hormoon of een afname van de hoeveelheid van een ander hormoon optreden. Door deze veranderingen kunnen bepaalde processen tot stand komen, bijvoorbeeld de ovulatie. LH = luteïniserend hormoon, FSH = follikel stimulerend hormoon.

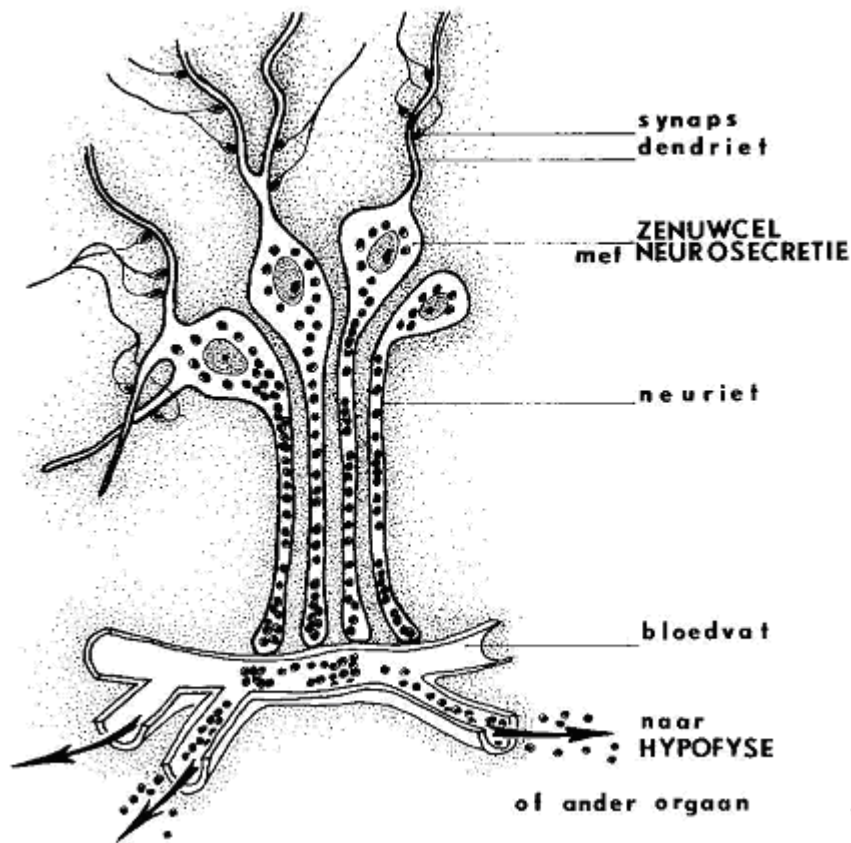
Vele processen worden niet door een hormoon gestimuleerd of geremd, maar worden pas mogelijk indien meer hormonen in een bepaalde balans aanwezig zijn. Als voorbeeld hier de ovulatie (figuur 50).

De hypofyse produceert FSH: dit hormoon stimuleert het ovarium en doet de follikel rijpen (1 en 2); de rijpende follikel produceert het hormoon oestrogeen(3) at via terugkoppeling de productie van FSH inhibeert (remt)(4) en de productie van LH stimuleert (4). Er is dan een toename van LH en een afname van FSH(5): bij een juiste balans van deze twee treedt ovulatie op (6).

Het bestaan van terugkoppeling blijkt uit:

1. het toedienen van een overmaat aan hormoon veroorzaakt atrofie van de hormoonklier en afname van de productie van dit hormoon; bovendien treedt atrofie op van de specifieke cellen in de hypofyse die het hiermee corresponderende hormoon maken;
2. het ontbreken van een hormoon geeft hypertrofie van de hypofyse en speciaal van de specifieke cellen die het corresponderende -trope hormoon in overmaat gaan produceren.

De negatieve terugkoppeling alleen is niet voldoende om de regelkring in stand te houden (behalve bij het eerste voorbeeld van insuline en glucagon, waar geen enkele informatie van buiten het organisme een rol speelt).



Figuur 51. Zenuwcellen uit de hypothalamus met neurosecretie van releasing factors. De releasing factors stimuleren de hypofyse. De informatie hiervoor komt uiteindelijk van de sensibele zijde van het zenuwstelsel (n. Frye, 1971).

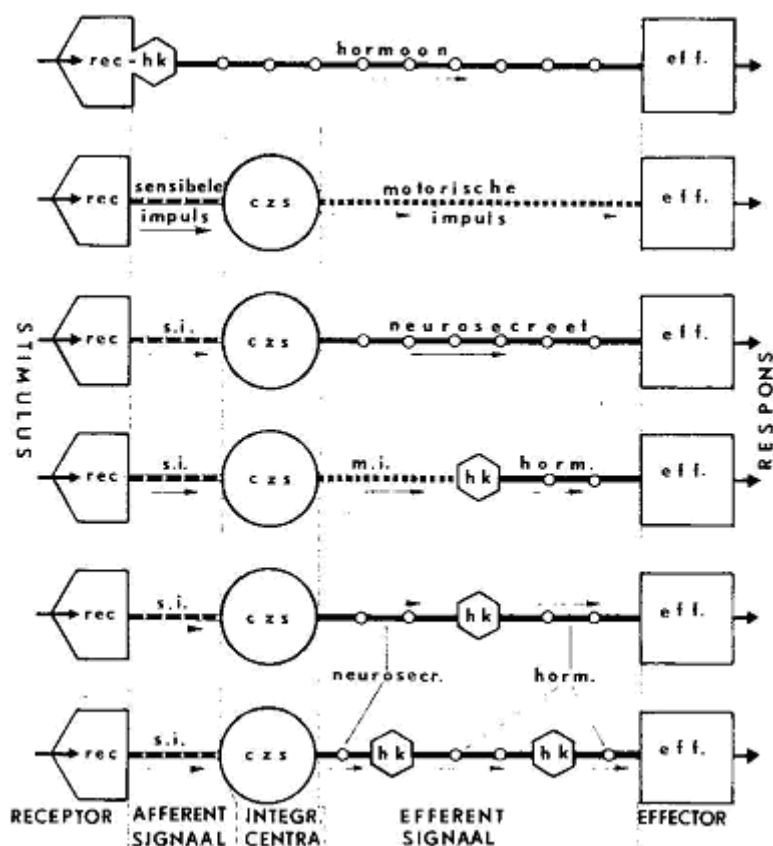
Hoe heeft nu de buitenwereld invloed op deze regelringen en verkrijgt het dier de juiste hormoonbalans passend bij zijn situatie? Zeer veel uitwendige prikkels resulteren in activiteiten van hormoonklieren. Men denke slechts aan emoties zoals angst, schrik en woede op de productie van adrenaline; aan seizoenwisselingen op de productie van geslachtshormonen.

Indien de zenuwen van deze hormoonklieren worden doorgesneden blijven ze toch hormoon produceren onder invloed van externe prikkels. De productie van hormonen wordt dus kennelijk niet rechtstreeks geregeld via het animale zenuwstelsel. Daarentegen betekent verwijdering van de hypofyse totaal uitvallen van deze hormoonklieren. De uitwendige prikkels moeten dus via de hypofyse hun invloed doen gelden. Zoals reeds eerder opgemerkt, ontvangt de hypofyse deze informatie via de hypothalamus en daardoor hangt de secretie van de -trophe hormonen af van de sensibele informatie welke ontvangen is door het centrale zenuwstelsel. Hoe is de verbinding tussen de hypothalamus en de hypofyse? Vanuit de hypothalamus dringt een bloedvatennet binnen in de hypofyse en het bloed stroomt vanuit de hypothalamus in de hypofyse. In de hypothalamus liggen speciale zenuwcellen met een klierkarakter. Zij produceren stoffen die worden afgegeven aan het bloedvaatstelsel en die de hypofyse stimuleren tot productie van de -trophe hormonen (zie figuur 51). Men noemt deze stoffen de *releasing factors* (bijvoorbeeld FSHR: follikel-stimulerend-hormoon-releasing factor). Men noemt de productie van deze hormonen (releasing factors): *neurosecretie*. Dergelijke cellen zijn ook elders gevonden in het zenuwstelsel en ook bij ongewervelde dieren. Elektrische prikkeling van centra in de hypothalamus bij proefdieren veroorzaakt afgifte van neurohormonen aan de hypofyse en afgifte van -trophe hormonen.

Zenuwcellen hebben via synapsen contact met de dendrieten van de zenuwcellen-met-neurosecretie en deze krijgen via deze synapsen de informatie van zowel de interne als externe omgeving (figuur 51). Het neurosecret wordt geproduceerd in het cellichaam en gaat in korrel- of druppelvorm via de neuriet naar het eindblaasje waar het in het bloed gebracht wordt indien de informatie uit het centrale zenuwstelsel dit voorschrijft.

Het circuit waarlangs informatie wordt vertaald van neuraal in hormonaal en tenslotte in een fysiologische reactie noemt men een *neuro-endocriene reflex*.

De neurosecretie is het unieke verschijnsel in deze reflex omdat het een zenuwimpuls vertaalt in een hormonaal signaal en daardoor twee coördinerende-regulerende systemen aan elkaar koppelt. Door zijn sleutelpositie in het zenuwstelsel en door zijn karakter van zenuwcel en klier cel kan dit type cel zeer veel verscheiden sensibele informatie van elders uit het lichaam verwerken en omzetten in hormonale boodschappen, waardoor een door hormonen en zenuwstelsel gecontroleerde reactie mogelijk is (figuur 52).



Figuur 52. De plaats van de hormoonklieren (h.k.) in de integratie van prikkels (stimulus) en de daarbij behorende reacties (respons). Er zijn zes mogelijkheden van integratie en interactie. De mogelijkheden 3, 5 en 6 zijn neuroëndocriene reflexen van respectievelijk de eerste, tweede en derde orde.

rec = receptor, s.i. = sensibele impuls, czs = centraal zenuwstelsel, h.k. = hormoonklier, m.i. = motorische impuls, eff. = effector.

Als we tenslotte bedenken dat *nor-adrenaline* gemaakt wordt in het bijniermerg, een weefsel dat van oorsprong sympatisch zenuwweefsel is en dat de zenuwen bij hun impulsoverdracht via de synapsen ook hormonen afgeven: *acetylcholine* bij 'gewone' zenuwcellen en *nor-adrenaline* bij de *sympaticus* dan zien we dat er een grote overeenkomst en een nauwe samenwerking bestaat tussen het zenuwstelsel en het hormoonstelsel.

a. De hormonen van de hypofyse

De hypofyse kan verdeeld worden in drie delen: voor-, midden- en achtergedeelte. Midden- en achtergedeelte worden meestal samen aangeduid als neurohypofyse of achterkwab. Het voorste gedeelte als praehypofyse of voorkwab.

1. hormonen van de neurohypofyse worden door de zenuwcellen gemaakt en in korrelvorm door de uitlopers van deze cellen naar de hypofyse getransporteerd. In de cellen van de neurohypofyse worden ze opgeslagen en later naar behoefte aan het bloed afgegeven:

Oxytocine; veroorzaakt onder andere contractie van de gladde spieren van de baarmoeder en van de kringspieren van de tepel.

Vasopressine (adiuretine): verhoogt de bloeddruk en de terugresorptie van water in de nieren (regelt de waterafgifte door de nieren).

2. stoffen, die nodig zijn om de cellen van de voorkwab te prikkelen tot het afgeven van hun hormonen; worden via de bloedvaten naar de hypofyse gevoerd. Door de voorkwab worden aan het bloed afgegeven:

TSH: Thyroid stimulerend hormoon (thyreotroop hormoon of thyreotropine) bevordert de groei van de schildklier, de opname van I_2 en de productie van thyroxine. Neurosecret van de hypothalamus bevordert de afgifte van TSH, welke door negatieve terugkoppeling van thyroxine geremd wordt.

ACTH: Adrenocorticotroop hormoon (corticotropine) stimuleert de schors van de bijnier tot productie van corticoiden (aldosteron, cortisol, androgene hormonen).

Neurosecret van de hypothalamus bevordert de afgifte van ACTH; corticoiden remmen via negatieve terugkoppeling de productie van ACTH, die eveneens onder invloed staat van uitwendige prikkels die via het zenuwstelsel de hypofyse bereiken.

Gonadotrope hormonen: beïnvloeden de processen in de geslachtsklieren, zowel mannelijke als vrouwelijke.

FSH: Follikel stimulerend hormoon regelt rijping van ei- en zaadcellen in de geslachtsklieren. Hier wordt dan oestrogeen hormoon geproduceerd dat via negatieve terugkoppeling remmend werkt op de productie van FSH.

LH: Luteïniserend hormoon stimuleert ovulatie en zaadcellen, bevordert de productie van oestrogenen en progesteron (ICSH).

LTH: Lacto-luteotroop hormoon (= prolactine) stimuleert broedzorg en melkproductie, dus zowel voedselvoorziening als het daarbij behorende gedrag!

MSH: Melanine stimulerend hormoon (melanotropine) zorgt voor de spreiding van het melanine (pigment-spreiding van melanoforen) over de huidcellen: donkerder worden van de huid. Komt voor bij vissen en amfibieën. Wordt geproduceerd door het middengedeelte van de hypofyse.

b. De hormonen van andere klieren

Schildklier: Neemt I_2 op uit het bloed, bindt dit aan tyrosine(eiwit) en vormt zo hormoon: *thyroxine*. Regelt groei, ontwikkeling en stofwisseling.

Bijdschildklier: Produceert *parathormoon*. Dit bevordert de opname van calcium vanuit de darm in het bloed en zelfs vanuit het bot in het bloed. Regelt calciumconcentratie van het bloed.

Bijnieren: Het merg: produceert *adrenaline* en *nor-adrenaline*. Afgifte is nerveus geregeld. Deze hormonen hebben een sympathicus-werking: verhoogde stofwisseling, bloeddrukverhoging, veranderde bloedverdeling, verhoogde glucoseconcentratie in het bloed en omzetting van glycogeen in glucose (vooral in de spiercellen).

De schors; produceert de *corticoïden*. Aldosteron regelt de waterhuishouding en zoutstofwisseling. Cortisol regelt de eiwit- en koolhydraat-stofwisseling.

Androgene hormonen veroorzaken de primaire mannelijke kenmerken.

Alvleesklier: α -cellen: produceren *glucagon*, waardoor glycogeen omgezet wordt in glucose en de glucoseconcentratie van het bloed stijgt.

β -cellen: produceren *insuline*, waardoor glucose omgezet wordt in glycogeen en de glucoseconcentratie van het bloed daalt.

Gonaden: De testis bij de man en de ovaria en de placenta bij de vrouw produceren respectievelijk *androgene* en *oestrogene* hormonen. Deze hormonen bewerken de primaire en secundaire geslachtskenmerken. Ze bepalen mede het gedrag dat typisch mannelijk respectievelijk vrouwelijk is (Biothema 6).

P-28 Coördinatie

Schrijven, tekenen — iedere vorm van handenarbeid — is een vaardigheid bestaande uit gecoördineerde spierbewegingen die voortdurend gestuurd worden door terugkoppelingen. 'Vertrouwde' bewegingen zijn als het ware 'ingeslepen banen' in het zenuwstelsel, ontstaan door leerprocessen. Andere, 'niet-vertrouwde' bewegingen moeten eerst aangeleerd worden.

a. Spiegeltekenen

Benodigheden:

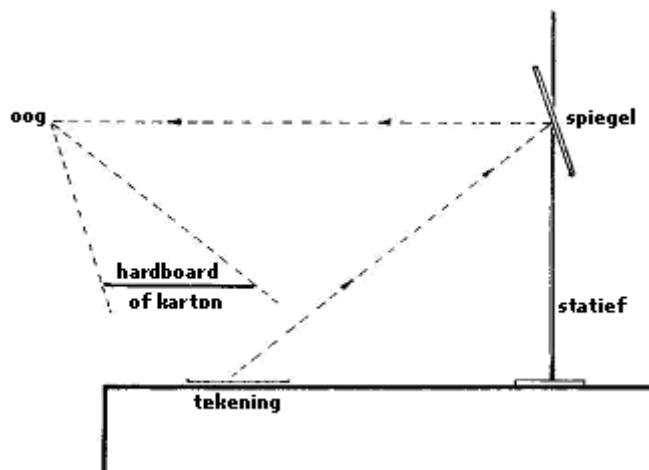
- statief met klem.
- spiegel van 30 x 40 cm.
- karton of board.
- stopwatch.
- tekeningen van vijfpuntige sterren, passend in een cirkel met een straal van 8 cm. Binnen in deze ster wordt een tweede ster getekend, waarvan de zijden evenwijdig aan en op 1 cm afstand lopen van die van de eerste ster.

Vorbereiding:

- per twee leerlingen zijn 24 stuks tekeningen van sterren nodig. Teken en vermenigvuldigen. In plaats van vijfpuntige sterren kunnen ook cirkels of vijf-hoeken met dubbele omtrek worden gebruikt.
- bevestig de spiegel verticaal in een klem aan een statief en plaats deze op ongeveer een halve meter van de plaats van de proefpersoon.
- bevestig het stuk karton/board horizontaal in een klem van een statief op een dusdanige hoogte dat de proefpersoon de tafel daaronder — voor de spiegel — ongehinderd kan gebruiken om te tekenen, maar zo dat hij de hand waarmee hij tekent niet, dan alleen in de spiegel, kan zien (figuur 53).

Uitvoering:

- leg de vijfpuntige ster recht onder het karton of board op de tafel. De proefpersoon mag met zijn lichaam de tafel niet raken; elleboog en onderarm mogen niet op de tafel steunen.



Figuur 53. Spiegeltekenen. Proefopstelling voor het verstoren van een bestaande coördinatie en het aanleren van een nieuwe coördinatie.

- de waarnemer geeft het startsein: de proefpersoon tekent, kijkend in de spiegel, zo snel mogelijk één lijn zo dicht mogelijk rond de figuur en één lijn tussen de twee lijnen van de dubbele omtrek van de ster, zonder de lijnen van de ster te raken.
- de waarnemer noteert de tijd die de proefpersoon nodig heeft.
- herhaal deze opdracht 10-12 maal en gebruik steeds een nieuwe ster.
- noteer de tijden.
- verwissel proefpersoon en waarnemer en herhaal dit experiment.

Opdracht en vragen:

1. Zet grafisch uit:
 - a. de tijd nodig voor iedere poging tegen het nummer van de poging.
 - b. het aantal vergissingen, dat wil zeggen het aantal keren dat de getekende lijn de steromtrek raakt tegen het nummer van de poging.
2. Wat geeft de grafiek aan ten aanzien van de snelheid waarmee men deze 'tekenvaardigheid' leert?
3. Hoeveel variatie is er in snelheid van leren als men de resultaten van alle leerlingen met elkaar vergelijkt?
4. Maakt de vaardigheid, die men door deze proef verkregen heeft, het makkelijker een andere tekening via de spiegel te maken?
5. Hoe komt men daarachter?

b. Punten zetten

Benodigheden:

- tekeningen van vierkanten met zijden van 3,5 cm, ieder vierkant verdeeld in 100 vierkantjes van gelijke grootte.

Vorbereiding:

- per leerling zijn 3 vierkanten nodig. Tekenen en vermenigvuldigen.

Uitvoering:

- zet zeer snel met één oog open een puntje in ieder hokje van het vierkant, zonder de schrijfarm te steunen.
- herhaal de proef met het andere oog open met een nieuw vierkant.
- herhaal de proef met beide ogen open met een nieuw vierkant.
- tel het aantal mislukkingen.

c. Coördinatie van de ogen

Benodigdheden:

- spiegel.
- lichtbronnen met zwak en sterk licht.

Uitvoering:

- ga voor de spiegel staan en let op de grootte van de pupil van één oog door beurtelings met een fel en een zwak licht in dit oog te schijnen.
- herhaal de proef en let dan op de pupil van het oog dat niet beurtelings direct wordt beschenen.

P-29 Spierpreparaat

Benodigdheden:

- stukjes kippenvlees.
- object- en dekgleden.
- pincet.
- prepareernaalden.
- microscoop.
- formaline-oplossing 4%.
- haemaluin.
- eosine-oplossing 0,1%.
- kleurbakjes.
- vaste preparaten van spierweefsel.

Vorbereiding:

De stukjes kippenvlees gedurende 40 minuten koken en daarna gedurende 1 tot 3 dagen fixeren in formaline-oplossing 4%. Het fixeren kan ook sneller (3 tot 10 uur) in een broedstovf bij 40-50° C. Het koken is nodig voor de uitvoering van onderdeel a en fixeren is nodig voor de uitvoering van onderdeel b. Leg enige uren voordat gefixeerd kippenvlees verder moet worden behandeld de stukjes kippenvlees in water om de formaline te verwijderen.

a. Ongekleurd spierweefsel

Uitvoering:

- neem een klein stukje gekookt kippenvlees en druk dit plat tussen twee objectglasjes (squashtechneik).
- neem het bovenste objectglas weg, doe wat water op het preparaat en breng er een dekglas op.
- bekijk het preparaat bij een vergroting van 400x. Teken!

b. Kleuring van spierweefsel

Uitvoering:

- neem een klein stukje gefixeerd kippenvlees en druk dit plat tussen twee voorwerp-glasjes (squashtechneik); desnoods verder uiteen rafelen met repareernaalden.
- breng vervolgens het fijngedrukte spierweefsel in haemaluin gedurende 2-3 minuten.
- hierna in leidingwater overbrengen gedurende 10-20 minuten; het water enkele malen verversen.
- vervolgens in 0,1% eosine gedurende 3 minuten.

- wederom in leidingwater en vandaar overbrengen op een objectglas en afdekken met een dekglas.
 - bekijk het preparaat bij een vergroting van 400x. Tekenen!
- N.B. Indien de kleuring niet direct goede resultaten oplevert (onder andere afhankelijk van de conditie van het weefsel en de temperatuur) experimenteren met de tijdsduur van de verschillende fasen.

c. Vaste preparaten

Uitvoering:

- bekijk vaste preparaten van dwarsgestreepte spieren met behulp van de microscoop.
- tekenen.

P-30 Sterktebepaling van botmodellen; bouw en samenstelling van beenderen

a. Sterktebepaling van botmodellen

Van papier worden enkele botmodellen gemaakt. Aan de hand van deze voorbeelden kan worden nagegaan welke constructie het beste voldoet en in organismen is terug te vinden.

Benodigheden:

- vellen tekenpapier.
- lijm.
- gewichten.
- touw.
- karton.

Vorbereiding:

Botmodellen worden als volgt gemaakt:

- knip stroken tekenpapier van 25 x 9 cm.
- maak cilinders met een omtrek van 8 cm door de strook rond een bezemsteel te winden en het overlappende gedeelte van 1 cm vast te lijmen.
- maak vierkante kokers met zijden van 2 cm door eerst cilinders te maken. Druk deze plat, breng vervolgens de vouwnaden tegen elkaar en druk opnieuw plat. Breng dan het geheel in het model van een vierkante koker.
- maak massieve staven door in de lengte op de stroken tekenpapier 6 banen af te tekenen van 1,5 cm breedte. Vervolgens langs de getrokken lijnen 'zig-zag' omvouw en de banen tegen elkaar lijmen.

Maak voldoende modellen; per groep van ieder model 6 stuks.

Ten behoeve van onderdeel **c** kan van tevoren een bot van bekend gewicht in HCl gebracht worden en bouillon worden gemaakt.

Uitvoering:

De weerstand van de drie botmodellen wordt als volgt bepaald:

- knoop in een stukje touw (lengte 20 à 25 cm) aan een eind een lus met een omtrek van 9 cm. Het andere eind blijft los om er gewichten aan te kunnen hangen.
- houd nu een papieren botmodel aan een einde vast en belast het andere einde met steeds zwaardere of meer gewichten tot het model doorbuigt.

- noteer bij welk gewicht de modellen doorbuigen.
- voer deze proef met ieder botmodel (rond, vierkant, massief) twee maal uit en bereken het gemiddelde.
- belast vervolgens een serie botmodellen die aan beide uiteinden gesteund worden. In het midden worden nu met behulp van het touwtje met lus steeds zwaardere of meer gewichten aangebracht.
- noteer bij welk gewicht de modellen doorbuigen.
- voer ook deze proef met ieder botmodel twee maal uit en bereken het gemiddelde.
- bepaal tenslotte van de botmodellen de weerstand tegen verticale druk. Zet daartoe het model verticaal, leg er een stukje stevig karton bovenop en plaats daar steeds zwaardere of meer gewichten op. Bij de massieve staaf zal men moeten steunen.
- noteer bij welk gewicht de modellen doorbuigen.
- voer deze proef met ieder botmodel twee maal uit en bereken het gemiddelde.

Opdracht en vragen:

1. Maak een schema waarin horizontaal: aan een zijde steun, aan twee zijden steun, verticaal. En van boven naar beneden: rond, vierkant, massief. Hierin kunnen de gewichten worden genoteerd waarbij de modellen doorbuigen.
2. Welke constructie is het sterkst?
3. Bij welk van de modellen maakt het verschil in welke richting ze (het) worden gehouden?
4. Welke botten in het menselijk lichaam benaderen dit (deze) model(len)?
5. Welk verband is er tussen de vorm van een bot en de functie in het lichaam?
6. Met welk botmodel komen overeen: opperarmbeen, sleutelbeen, vingerkootjes? Verklaar dit.

b. Bouw van beenderen

Benodigdheden:

- doorsnede van beenderen (rib, opperarmbeen en dijbeen).

Uitvoering:

- teken een dwarse doorsnede door een rib, opperarmbeen en dijbeen.
- teken een lengtedoorsnede door een rib, opperarmbeen en dijbeen.
- benoem de diverse onderdelen.

Vragen en opdracht:

7. Wat voor bijzonders gaf de doorsnede door het dijbeen te zien?
8. Waar en hoe in de techniek maakt men gebruik van dit soort constructies?
9. Welk verband is er tussen de bouw van het bot en de eisen die er aan worden gesteld?

d. Samenstelling van de beenderen

Benodigdheden:

- verse botten (kip).
- zoutzuur (HCl).
- bunsenbrander.
- reagentia voor herkenningreacties (zie Biothema 2, V-8 en V-24).

Uitvoering:

- weeg een kippenbotje nauwkeurig en noteer het gewicht.
- leg het botje vervolgens in niet te sterk zoutzuur en laat het er enkele dagen in liggen: de zouten van het bot worden opgelost.

- spoel het na enkele dagen af onder de kraan en laat het drogen.
- weeg het nu weer nauwkeurig en noteer het gewicht.
- een stukje van het bot wordt nu goed fijn gewreven en in water gebracht.
- onderzoek de oplossing op koolhydraten, eiwitten en vetten.
- weeg vervolgens nauwkeurig een ander kippenbotje en noteer het gewicht.
- leg het op een statief en verhit gedurende een half uur in een fel brandende vlam van een bunsenbrander: door sterke verhitting worden de organische bestanddelen uit het bot verbrand.
- laat het afkoelen. Neem het vervolgens voorzichtig van het statief af en weeg het opnieuw. Noteer het gewicht.
- wrijf het bros geworden bot nu tot poeder.
- los een gedeelte van het poeder op in verdund HNO_3 . De oplossing onderzoeken op de aanwezigheid van Ca^{2+} , fosfaat, Fe^{3+} .
- meng een ander gedeelte van het poeder met aqua dest. en onderzoek op koolhydraten, eiwitten en vetten.
- trek tenslotte gedurende een aantal uren 'bouillon' van beenderen; organische en anorganische stoffen, waaruit been is opgebouwd, gaan door koken in oplossing.
- laat de 'bouillon' afkoelen en test op de aanwezigheid van koolhydraten, eiwitten en vetten.
- gloei enkele stukjes bot uit, breng ze in een reageerbuis en voeg 10% HCl toe.
- schenk het ontwijkende gas voorzichtig over in reageerbuis met kalkwater.

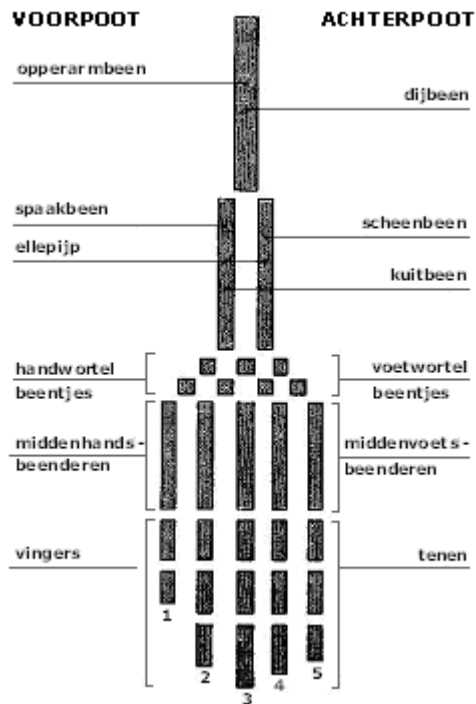
Vragen en opdracht:

- 10.** Welke stoffen zijn er na de behandeling met zoutzuur in het bot over?
- 11.** Waardoor is een bot stevig?
- 12.** Welk percentage van het gewicht is verloren gegaan bij de behandeling met zoutzuur?
- 13.** Hoeveel procent van het bot bestaat uit kalkzouten?
- 14.** Welke stoffen zijn er na het verbranden in het bot over?
- 15.** Waardoor krijgt een bot zijn veerkracht?
- 16.** Welk percentage van het gewicht is er bij het verbranden van het bot verloren gegaan?
- 17.** Hoeveel procent van het bot bestaat uit organische stof?
- 18.** Welke organische stoffen komen in beenderen voor?
- 19.** Welke anorganische stoffen komen in beenderen voor?
- 20.** Maak een overzicht van de stoffen die er in voorkomen en geef van elke stof aan hoe deze door het organisme wordt verkregen?
- 21.** Welk gas kan met kalkwater worden aangetoond?
- 22.** Indien door toevoeging van 10% HCl aan stukjes uitgegloeid bot een gas vrijkomt dat met kalkwater kan worden aangetoond, waar wijst dit dan op?

P-31 Vergelijking van vorm en functie van ledematen

Figuur 54 geeft schematisch de arm en hand (of been en voet) van bijvoorbeeld de mens aan.

Het spaakbeen of kuitbeen is in de figuren 54 tot en met 65 steeds te vinden aan de kant van de vinger of teen met het nummer 1 (= duim of grote teen).



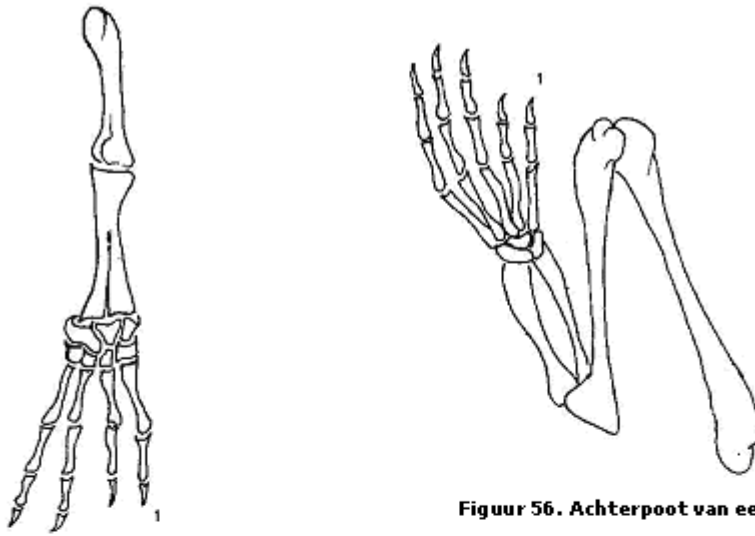
Figuur 54. Schema van de bouw van de voor- en achterpoot bij gewervelde dieren.

Vragen en opdrachten:

- Kleur in de figuren 55 tot met 65 alle:

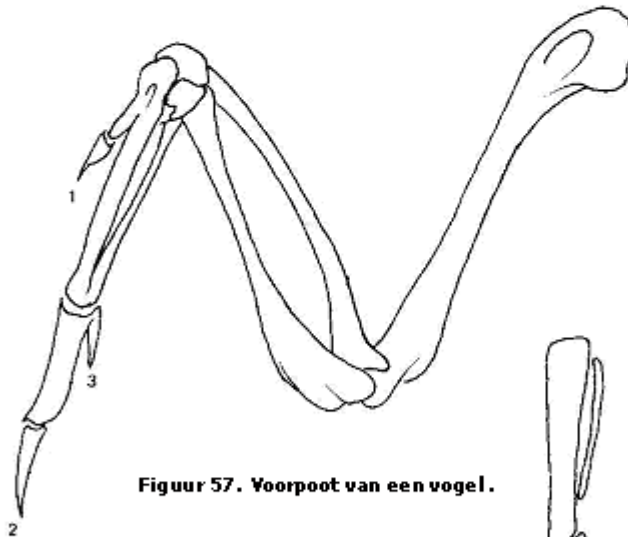
opperarmbeenderen en dijbeenderen	: bruin,
spaaakbeenderen en kuitbeenderen	: blauw
ellepijpen en scheenbeenderen	: geel.
handwortels en voetwortels	: groen.
middenhanden en middenvoeten	: rood.
kootjes	: wit.
- Welke overeenkomsten zijn bij alle ledematen te zien?
- Is duidelijk aan de skeletbouw te zien welke functie de desbetreffende ledematen hebben? Let op de lengte, stevigheid, stand van de delen, enz.
- Is er sprake van een relatie tussen de vorm en de functie bij de gewervelden? Geef een aantal voorbeelden van dergelijke relaties bij ongewervelden en bij planten (homologie en analogie van organen).
- Welke van de afgebeelde poten worden gebruikt om te lopen, springen, zwemmen, vliegen, graven? Bestudeer in dit verband zo mogelijk het skelet van een vleermuis.

Figuur 56. Achterpoot van een kikker.

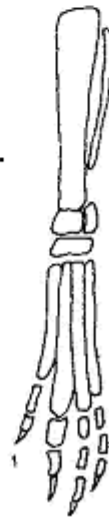


Figuur 56. Achterpoot van een kikker.

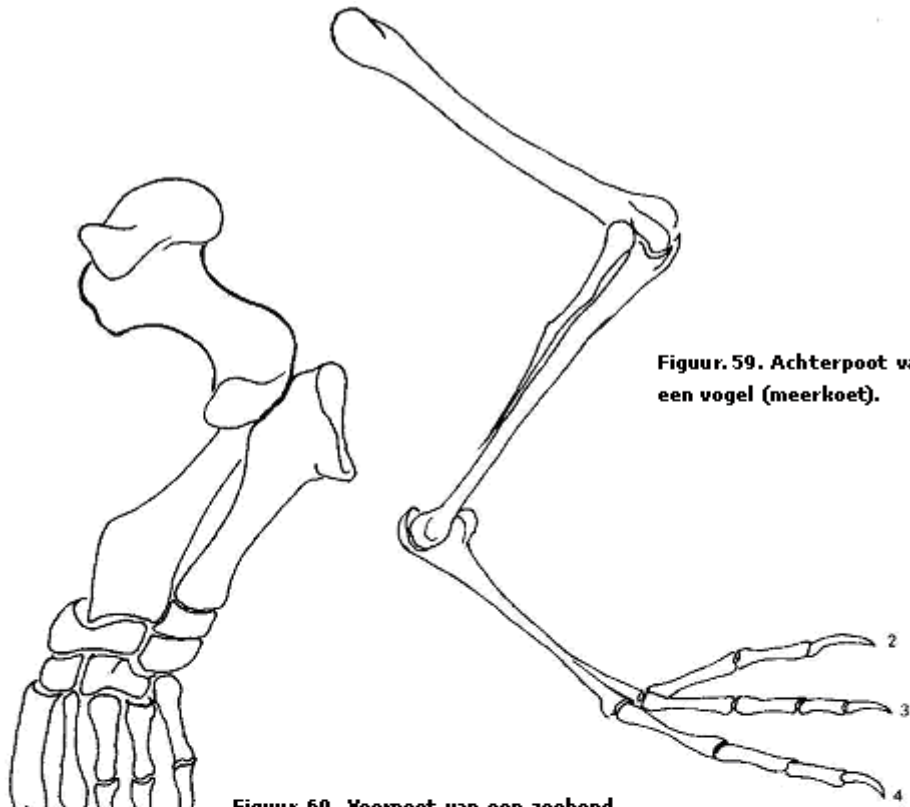
Figuur 55. Voorpoot van een kikker.



Figuur 57. Voorpoot van een vogel.

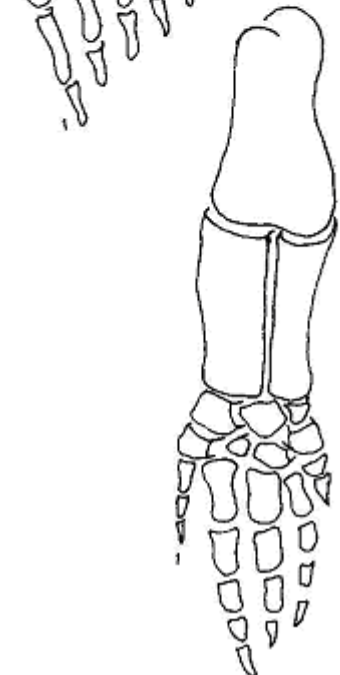


Figuur 58. Achterpoot van een vogel in embryonaal stadium.



Figuur. 59. Achterpoot van een vogel (meerkoet).

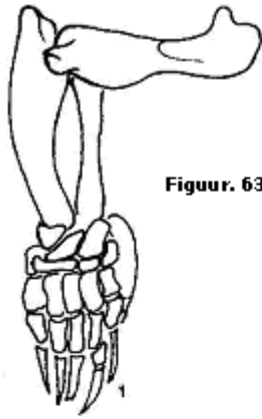
Figuur. 60. Voorpoot van een zeehond.



Figuur. 61. Voorpoot van een bruinvis.



Figuur. 62. Voorpoot van een schildpad.



Figuur. 63. Voorpoot van een mol .



Figuur. 64. Achterpoot van een kat .



Figuur. 65. Voorpoot van een paard .

6. Welke diersoorten, waarvan de poten zijn afgebeeld, zijn: zoolganger, teenganger, topganger? (zie ook P-34).
7. Welke diersoorten, waarvan de poten zijn afgebeeld, zullen sterk ontwikkelde sleutelbeenderen hebben? Geef hiervoor een verklaring.
8. Bij welke zal het borstbeen sterk ontwikkeld zijn? Verklaring.
9. Wat gebeurt er tijdens de ontwikkeling in het ei met de middenvoetsbeentjes van een vogelachterpoot?
10. Welke conclusie kunt U trekken uit figuur 58, waar de middenvoetsbeentjes nog duidelijk afzonderlijk aanwezig zijn?
11. Bij welke dieren zijn onderdelen vergroeid? Maak hiervan een overzicht en zet er bij welke onderdelen vergroeid zijn.
12. Welk verband bestaat er tussen deze vergroeiingen en de functies van de desbetreffende ledematen?
13. Geef een omschrijving (verklaring) van de termen: bouwplan, specialisatie van het bouwplan in verband met leefwijzen.

P-32 Perceptie en integratie en regulatie. (Samenvatting)

In Biothema 2 en 3 wordt kennis gemaakt met het verschijnsel, dat een organisme zijn 'milieu interieur' constant houdt.

Een organisme beschikt over fysisch-chemische mechanismen, die er zorg voor dragen, dat het 'milieu interieur' zo constant mogelijk is.

Bijvoorbeeld: het bloed is van een dusdanige chemische samenstelling, dat er een constante zuurgraad is. Toevoeging van zuren, die dus eigenlijk het bloed 'zuurder' zouden moeten maken, wordt door dit chemisch mechanisme tenietgedaan en de zuren sorteren ten aanzien van de zuurgraad geen effect. Zo is er ook een systeem, dat warmteproductie opvangt en er voor zorgt, dat de temperatuur constant blijft.

Dieren en planten verkeren steeds in een milieu exterieur dat variabel is (Biothema 4). Organismen zullen reacties vertonen als een respons op milieuveranderingen, dat wil zeggen een organisme zal, om zich te handhaven (zijn milieu interieur constant te houden) dat milieu dienen op te zoeken (gedrag), waar de milieuvorwaarden optimaal zijn, of het zal zich dienen aan te passen aan de milieuvorwaarden. Anders zal het organisme een desintegrerende invloed ondergaan van het milieu en sterven.

De coördinatie tussen het uitwendige en inwendige milieu is van essentiële betekenis.

Voor het uitvoeren van bewegingen als reactie op veranderingen in uitwendige situaties (prikkel) is energie nodig.

Energierijke stoffen worden geleverd door het spijsverteringsstelsel via transportsysteem naar de spieren. Deze systemen dienen dus aan elkaar gekoppeld te zijn. Nog meer: deze systemen moeten met elkaar in verbinding staan door een coördinerend systeem.

Het organisme is voor deze coördinatie uitgerust met een *zintuig-zenuw/*

hormoon-spijerselsel. Aan het geheel kan men onderscheiden:

1. een zintuiglijke kant (sensoriek of perceptiesysteem).
2. een informatieverwerkend systeem (zenuwstelsel al of niet met een hersengedeelte).
3. een bewegingsapparaat met voor elk organisme kenmerkende motorische eigenschappen (motoriek).

Dit zintuig-zenuw/hormoon-spijerselsel is gericht op het contact met en het reageren op het uitwendige milieu. Omdat dit zo typisch alleen bij dieren voorkomt, spreekt men van *animale functies* en het daarbij behorende integratiesysteem noemt men het *animale zenuwstelsel*. Vooral bij hoog-gedifferentieerde

organismen bestaat er tevens behoefte aan informatie over en regulatie van de toestand van het inwendige milieu, waarvoor het organisme beschikt over een vegetatief zenuwstelsel of autonoom zenuwstelsel, daar de activiteiten ervan zich aan het bewustzijn onttrekken.

Opmerking: De term vegetatief zenuwstelsel doet vreemd aan, omdat deze term aan de plant ontleend is. In het spraakgebruik is vegeteren een van weinig activiteit getuigende bezigheid.

Bij een coördinatie van alle stelsels van een organisme is het duidelijk, dat animale en vegetatieve zenuwstelsels aan elkaar zijn gekoppeld. Ook de hormoonproductie waarmee onder meer de enzym synthese en secretie voor de stofwisseling, de groei en de voortplanting wordt gestuurd, is nauw met het zenuwstelsel verbonden.

Ook bij de regulatie van het interne milieu is een groot deel van het zenuwstelsel betrokken (nerveuze regulatie) en voorts een groot aantal stoffen, die via de bloedbaan alle delen van het lichaam bereiken (humorale regulatie). Via dit dubbele en nauw verweven systeem (denk aan de neurale herkomst van de bijnier en aan het verschijnsel van neuro-secretie) blijft het inwendige milieu normaliter in een toestand van schommelend evenwicht ('steady state') of homeostase. Bij betrekkelijk simpele dierlijke organismen als amoeben vervagen de grenzen tussen de animale en vegetatieve functies. Aan een lichaamscel zijn geen zintuigen, zenuwelementen en spierelementen te onderscheiden. Toch is echter ook hier sprake van coördinatie en wel op moleculair niveau; bij organismen met wat meer differentiatie treedt een coördinatiesysteem op cellulair niveau op (bijvoorbeeld wimper- en zweephaarbewegingen bij Ciliaten en Flagellaten). Gaat men, verder redenerend, van deze weinig gedifferentieerde toestand via de spons en poliep naar een mossel of worm, dan ligt de veronderstelling voor de hand, dat de zintuigen in de eerste plaats tot ontwikkeling zijn gekomen (tijdens de evolutie van het desbetreffende organisme), om te voorzien in een betere handhaving van het inwendige milieu in het andere, meestal vijandige, uitwendige milieu. In die zin horen de zintuigen tot het homeostatisch systeem. Bovendien ging deze ontwikkeling parallel met de vervolmaking van het vermogen tot voortbewegen, waarbij de diervorm veranderde van sferisch via radiaal symmetrisch naar tweezijdige symmetrie.

Is het milieu niet te afwijkend van de eisen die het organisme stelt, dan vindt aanpassing plaats. Is het milieu te veel afwijkend of zelfs vijandig, dan vlucht het organisme.

Een schelpdier bijvoorbeeld sluit zijn schelp tot zijn zintuigen hem een verbetering van omstandigheden melden, etc., of komt om. Tijdens het proces van aanpassing treedt volgens de patronen van erfelijke eigenschappen in de populatie van één organisme (soort) — door natuurlijke selectie — in de loop van generaties een geleidelijke verandering op in de eigenschappen van het organisme, zodat het organisme aan het milieu raakt aangepast (*adaptatie*).

Behoort tot de vijandigheid van het milieu onder andere de aanwezigheid van roofvijanden (predatoren) waaraan moeilijk valt te ontkomen, dan zijn de reacties van dieren soms vergelijkbaar met die van de plant: in de loop van hun evolutie zijn doornen en stekels tot ontwikkeling gekomen. Bij het dier zijn meestal adaptaties tot ontwikkeling gekomen, die niet dwingen tot vluchten, zoals bijvoorbeeld: onsmakelijk zijn, zich drukken in de vegetatie en zich stilhouden, waarbij zich kleurpatronen hebben ontwikkeld die het dier onzichtbaar maken. In de laatste zin is hier een geheel gedragspatroon tot ontwikkeling gekomen, dat adaptief is. Dus niet alleen organen passen zich aan; ook gedrag evolueert en is adaptief. Bovendien zien we dat 'zich stilhouden' een gedrag is (zie P-36). Ook de predatoren pasten zich op hun beurt in de evolutie aan. Er ontstaat op deze wijze een gelijk opgaan van 'the struggle for life': een gezamenlijk evolueren wat tot zeer frappante vormen van leven geleid heeft, (mimicry, bijvoorbeeld: wandelende tak, op wespen gelijkende zweefvliegen, etc.). Door *selectie* verdwenen de slecht aangepasten.

Beschouwingen als deze zijn moeilijk te staven, daar de bewijzen van primitievere stadia ons meestal niet meer ter beschikking staan. Wat wij aan organismen rondom ons zien, zijn op dit moment gestabiliseerde stadia van lange evolutiereeksen. Door hen weer aan milieuwijzigingen te onderwerpen, zijn op lange termijn weer adaptaties te verwachten, dan wel catastrofale uitstervingen. Het laatste is thans ten aanzien van vele diersoorten het geval in het door de mens geschapen nieuwe chemische milieu (toename van verkeer; pesticiden en vogelsterfte). We hebben thans te maken met drastische milieuveranderingen, zodat er geen tijd meer is voor het optreden van adaptaties. Het is hier een zaak van onmiddellijk aanpassen of ten onder gaan.

Zich snel voortplantende organismen als vliegen daarentegen, zijn bezig zich geheel te adapteren aan een milieu van gechloreerde koolwaterstoffen. Hun diverse organen en zenuwstelsels worden thans aan DDT aangepast. Iedere belangrijke milieuverandering betekent voor duizenden onaangepasten de dood, maar voor de aangepaste overlevenden een expansieve vermeerdering. Biedt de zintuiglijkheid het organisme dus een machtig wapen in de verdediging van het inwendige milieu (defensief) en kan het organisme zelfs offensief zijn zintuigen benutten voor het opzoeken van voedsel (prooi), toch blijven de mogelijkheden van gebruik dikwijls zeer beperkt.

Allereerst hebben de zintuigen dikwijls bepaalde onvolkomenheden. Ogen zijn niet bij machte alle frequenties van lichtgolven te registreren of gehoororganen alle geluidsgolven. Reuk- en smaakorganen zijn op een beperkt aantal stoffen gespecialiseerd, enz. Dit zijn de fysische beperkingen van het zintuig. Let wel: fysische beperkingen, geen biologische. Ieder zintuig ontwikkelt zich immers in relatie met zijn omgeving en voldoet dus maximaal. De fysische beperkingen zullen we echter voor biologisch onderzoek eerst dienen te kennen. Als een dier rood van blauw onderscheidt, wil dit nog niet zeggen, dat dit dier kleuren kan zien, zelfs rood en blauw niet.

(Waarom?)

Daarnaast echter wordt ergens in het organisme een rigoureuze selectie gemaakt tussen alle binnenkomende prikkels. Het organisme reageert slechts op die prikkels uit zijn milieu, welke zijn zintuigen kunnen registreren en die het ingebouwde selectiemechanisme passeren en waaraan het uitdrukking kan geven door middel van zijn bewegingsapparaat (motoriek). De opbouw van het zenuwstelsel bepaalt mede de gedragsmogelijkheden.

Het is weinig zinvol het gedrag van dieren te 'verklaren' met verouderde begrippen als instinctief (erfelijk/aangeboren) en aangeleerd gedrag. Beter is de functie van het gedrag of van een bepaald gedragspatroon te analyseren, in samenhang met de zenuwstructuren en het zintuig- en bewegingsapparaat dat het organisme ter beschikking staat (zie P-36).

Gedrag is op te vatten als de functie van de hersenen. Evenals een speekselklier speeksel produceert, produceren de hersenen het gedrag. Maar evenals de mate en het moment van werking van de speekselklier afhankelijk is van tal van prikkels uit andere delen van het lichaam, is de werking van de 'gedragklier' afhankelijk van prikkels uit het uitwendige en inwendige milieu. Sommige gedragingen zijn genetisch vastgelegd en nauwelijks door het milieu te beïnvloeden en andere zijn weliswaar eveneens erfelijk bepaald, maar sterker door het milieu te beïnvloeden. Hoe veelzijdiger het gedrag, hoe veelzijdiger ook de technieken waarmee het dient te worden bestudeerd. Zij omvatten:

1. ethologische technieken met geprotocolleerde observaties van organismen in verschillende natuurlijke en experimentele toestanden.
2. fysische methoden ten aanzien van de gevoeligheid en het reactievermogen van zintuigen en spiersystemen, chemische en farmacologische methoden ('drugs') voor het blokkeren en vervormen van reactiepatronen, fysiologische technieken ten aanzien van doorbloeding en zuurstofvoorziening.

Vraagt men zich af waarom planten geen zenuwstelsel hebben dan valt de samenhang op met het ontbreken van spieren die de plant in staat stellen de opgenomen prikkels te effectueren in (snellere) bewegingsreacties. Bovendien zijn planten door hun autotrofe of saprofytische levenswijze in staat hun voedsel uit de directe omgeving te halen.

Verplaatsen is niet noodzakelijk (zie P-34). Vandaar ook, dat het voortplantings- en regeneratievermogen zeer sterk ontwikkeld is. Men treft deze verschijnselen ook aan bij dieren met een sessiele levenswijze, zoals zeeanemonen. Bij dieren zien we daarentegen bij een toenemende complexiteit van het zenuwstelsel een afnemend regeneratievermogen, terwijl bij de voortplanting de zorg voor de nakomelingen meer op de voorgrond treedt. Afgezien van de altijd langzame groeibeweging en, berusten de snellere plantenbewegingen op turgorveranderingen. Deze kunnen ter plaatse worden opgewekt en hebben een beperkte omvang. Er is geen geleidings- of coördinatiesysteem aanwezig. Toch kan men zich wel een plantaardig zenuwstelsel voorstellen, dat door de hele plant gecoördineerde turgorbewegingen veroorzaakt. Kennelijk is dit in de loop van de evolutie van de planten niet gerealiseerd, hoewel transport van plantenhormonen toch ook met grote snelheden kan verlopen. Lagere dieren lijken in menige opzichten op planten. Bij sponzen is geheel geen sprake van een zenuwstelsel en poliepen hebben een diffuus zenuwnet. De bewegingen zijn traag en de zintuigen nauwelijks ontwikkeld te noemen. Daar waar snelle reacties noodzakelijk zijn voor het verlammen van de prooi, zijn bijzondere 'netelorgaantjes' tot ontwikkeling gekomen, die echter volgens een ander principe werken dan zintuig-zenuw-spiersystemen. Pas bij vrijlevende dieren komt een zintuig-zenuw-spiersysteem goed tot ontwikkeling. Opvallend is, dat in de kwal (het vrijlevende stadium van de poliep) het zintuig-zenuw-spiersysteem reeds beter is ontwikkeld.

Bij meer ontwikkelde organismen (spitsmuis, torenvalk, rund, mens), komt men dan tot begrippen als 'Umwelt' en 'Merkwelt' dat wil zeggen dat voor iedere diersoort met zijn specifieke zintuigen en het daarbij behorende coördinatie-systeem de buitenwereld ('Umwelt') uit bepaalde prikkels bestaat ('Merkwelt'). Dat wat het organisme uit zijn Umwelt kan waarnemen is zijn Merkwelt.

P-33 Hefbomen; gewrichten als onderdelen van hefboomsystemen

a. Hefbomen

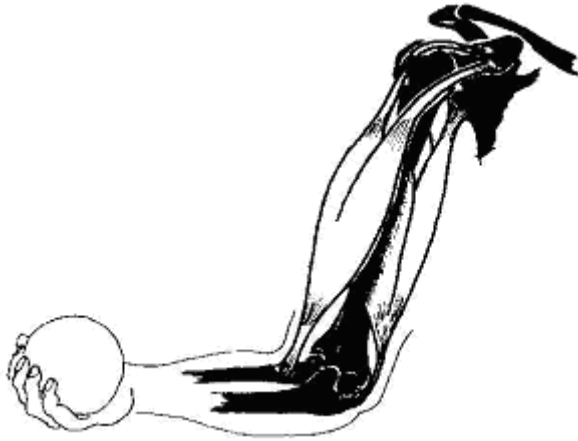
In de techniek is een hefboom een werktuig dat bestaat uit een onbuigbare staaf die om een vast punt (D) kan draaien en waarmee een bepaalde last (L) met een kracht (K) kan worden overwonnen.

Zoals uit figuur 66 blijkt, fungeert in het menselijk lichaam de onderarm en de hand met de daaraan bevestigde spieren als hefboom. Hefboomprincipes vinden veelvuldig toepassing bij dieren met een inwendig of uitwendig skelet.

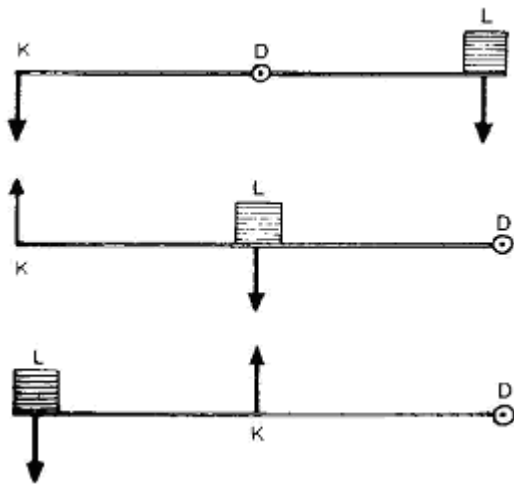
Men onderscheidt drie typen hefboomen, die zijn weergegeven in figuur 67. Afhankelijk van de ligging ten opzichte van elkaar van het draaipunt (D) en de aangrijpingspunten van de kracht K en de last L onderscheidt men het KDL type, het KLD type en het LKD type.

Indien bij een hefboom de kracht en de last met elkaar in evenwicht zijn dan geldt:

$$KD \times K = LD \times L$$



Figuur 66. De onderarm van de mens als hefboom.



Figuur 67. De drie typen hefboomen. Van boven naar beneden: het KDL type, het KLD type en het LKD type. K = kracht, D = draaipunt, L = last, KD= krachtaarm, LD = lastaarm.

Vraag:

1. Indien bij de drie verschillende typen hefboomen wordt uitgegaan van de situatie dat kracht en last met elkaar in evenwicht zijn en dit evenwicht vervolgens wordt verstoord door de last te vergroten, wat moet er dan, om kracht en last weer met elkaar in evenwicht te brengen, gebeuren met:
 - a. òf de kracht; b. òf de krachtaarm; c. òf de lastaarm?

b. Gewrichten als onderdeel van hefboomsystemen.

Bij de onderstaande opdrachten wordt de werkelijkheid sterk vereenvoudigd. Er wordt geen rekening gehouden met het feit dat de meeste spieren in werkelijkheid niet loodrecht op hun hefboom werken, maar scheef, terwijl bovendien de hoek waaronder zij trekken tijdens de beweging verandert. Er wordt ook geen correctie toegepast voor het eigen gewicht van de hefboomarmen. Ondanks de zeer grove benadering van de werkelijkheid geven de uit te voeren opdrachten een goed beeld van de krachten die een rol spelen.

Vragen en opdrachten:

2. Welk type hefboom is:
 - a. de elleboog met biceps als kracht?
 - b. de elleboog met triceps als kracht?
 - c. het schoudergewricht?
 - d. het teengewricht als men op de tenen gaat staan?
 - e. het enkelgewricht als de voet vrij kan bewegen?
 - f. schedel - atlas gewricht?
3. Wanneer de biceps de onbelaste onderarm wil buigen moet hiertoe een bepaalde kracht worden uitgeoefend. Deze kracht kan worden berekend. Stel het gewicht van de gehele arm op 4 kg; reken voor de onderarm 2 kg en voor de bovenarm ook 2 kg. De lastarm is de helft van de lengte van de onderarm. Ga uit van de situatie, waarbij de arm langs het lichaam hangt.
 - a. Waar ligt het draaipunt?
 - b. Hoe groot is de krachttarm? (Schatten; door betasten kan de peesaanhechting worden gevonden).
 - c. Met welk hefboomtype hebben we hier te maken?
 - d. Hoe groot moet de kracht zijn om de onbelaste arm op te kunnen heffen?
 - e. Hoe kan het juiste gewicht van de onderarm worden berekend? (s.m. = iets groter dan 1)
 - f. Moet de triceps kracht uitoefenen om de arm weer te strekken?
Zo ja, hoe groot is dan deze kracht?
4. Met behulp van een 25 kg unster kan worden berekend wat de grootste last is, die door de biceps kan worden geheven. Ga ook nu weer uit van de situatie waarbij de arm langs het lichaam hangt.
 - a. Hoe groot is deze last?
 - b. Hoe groot zijn de lastarm en de krachttarm?
 - c. Hoe groot is de kracht die de biceps moet uitoefenen?
5. Bij de bovenstaande opdrachten werd alleen de onderarm gebogen. Met behulp van een spier die op de schouder is gelegen — de deltaspiers — kan de gestrekte arm zijdelings worden geheven. Stel de massa van de gehele arm op 4 kg.
 - a. Met welk hefboomtype hebben we hier te maken?
 - b. Hoe groot zijn lastarm en krachttarm?
 - c. Hoe groot is bij benadering de kracht die de deltaspiers moet uitoefenen om de onbelaste arm zijdelings te heffen?
 - d. Bepaal met behulp van de 25 kg unster wat de grootste last is die door de gestrekte arm zijdelings kan worden geheven.
 - e. Waardoor is het moeilijker een voorwerp te heffen met gestrekte dan met gebogen arm?
 - f. Waardoor is het, hangend aan een wandrek, gemakkelijker de gebogen benen op te heffen dan de gestrekte benen?
6. Wanneer men op de tenen gaat staan wordt de hiel van de grond geheven. De kuitspiers moeten hiertoe de kracht uitoefenen.
 - a. Waar bevindt zich het draaipunt?
 - b. Hoe groot zijn de lastarm en krachttarm?
 - c. Hoe groot is de kracht die de kuitspiers moeten uitoefenen?
 - d. Welk hefboomtype is dit?
7. Verklaar aan de hand van de antwoorden op de vragen 5a tot en met 6d dat men wel lang achter elkaar kan lopen en staan, maar slechts korte tijd een gewicht kan dragen.

8. De schedel wordt met behulp van de nekspieren de gehele dag rechtop gehouden. Bij niet-rechtopgaande zoogdieren rust de kop niet op de romp maar zit er voor, zodat aan de nekspieren nog hogere eisen worden gesteld. De achterhoofdsknobbels liggen bij deze dieren relatief gezien veel verder naar achteren; het achterhoofsbeen is hier veel kleiner.
- Stel de massa van de schedel van de mens op 10 kg. Het draaipunt ligt ter hoogte van de achterkant van het oor. Schat de massa van de schedel vóór het oor op $\frac{2}{3}$ deel van de totale massa en achter het oor op $\frac{1}{3}$ deel.
- Hoe groot is het lastmoment?
 - Hoe groot is de krachtarm van de nekspieren?
 - Hoe groot is de kracht die de nekspieren moeten uitoefenen?
 - Is die kracht veel groter dan de last?
 - Welk hefboomtype is dit?
 - Is het inspannend het hoofd de gehele dag recht te houden?
 - Welke consequenties brengt een andere plaatsing van de schedel bij dieren met zich mee voor de nekspieren?
 - Welke aanpassing vindt men in dit verband bij bijvoorbeeld de hoefdieren?

P-34 Beweging en voortbeweging van organismen

I Bewegingen bij planten

Dat planten en dieren zich bewegen kan iedereen constateren. Er is echter een wezenlijk verschil tussen de bewegingen van planten en die van dieren. Het dier is vrij levend en moet zijn voedsel zoeken (sessiele dieren uitgezonderd). De plant is vastzittend en staat daar waar voedsel aanwezig is.

Bewegingen van planten zijn vrijwel altijd groeibewegingen en eindigen in een gefixeerde toestand. Deze groeibewegingen worden door inwendige en uitwendige factoren bepaald en verlopen in een bepaald ritme (zie Biothema 6). Zo duurt het ontrollen van een blad net zo lang tot het blad gestrekt is en de beweging eindigt in een gefixeerde stand, onder invloed van uitwendige factoren. Stengels en bladeren bewegen zodanig dat een optimale stand ten opzichte van het licht bereikt wordt.

Een eigen ritme wordt getoond door de zogenaamde slaapbewegingen van bloemen. Indien de uitwendige prikkels (licht, temperatuur) uitgeschakeld worden gaat het openen en sluiten van de bloemen door. Ook hier eindigt dit in een gefixeerde toestand: de totaal ontloken bloem.

Afhankelijk van de invloed van de prikkels heeft men aan de bewegingen van planten namen gegeven. Men spreekt van:

- Tropie**, indien een vastzittend organisme of een deel daarvan zich beweegt, waarbij deze beweging door de prikkel wordt opgewekt en gericht. De tropiën worden genoemd naar de soort prikkel en de bewegingsrichting. Men noemt een beweging in de richting van de prikkel positief en een beweging die van de prikkelbron afgekeerd is negatief. Voorbeelden: positieve fototropie, negatieve geotropie, positieve chemotropie.
- Nastie**, indien een vastzittend organisme of een deel daarvan zich beweegt, waarbij deze beweging door de prikkel wordt opgewekt maar er niet door wordt gericht. Nastieën zijn meestal groeibewegingen; soms worden zij veroorzaakt door turgorveranderingen (zie P-21).
- Taxis**, indien een vrij levend organisme of een deel daarvan zich beweegt, waarbij deze beweging door de prikkel wordt opgewekt en gericht. Net als bij de tropieën onderscheidt men: negatieve fototaxis, positieve geotaxis, positieve chemotaxis, enz.

Het begrip taxis wordt, behalve voor de beweging van sommige planten (bacteriën, blauwwieren, kiezelwieren, enz.), ook gehanteerd voor de bewegingen van dieren. Voor dieren zou echter de definitie moeten worden uitgebreid. Met taxis worden daar namelijk niet alleen bewegingen in de richting van de prikkel of van de prikkel af aangeduid, maar ook bewegingen die dienen voor de oriëntatie van het dier in zijn omgeving zonder dat het dier zich verplaatst.

Zo veroorzaakt de prikkel licht in bepaalde gevallen niet een gerichte beweging naar het licht toe of van het licht af, maar treedt een oriëntatie van het dier op in de richting van de hoogste lichtintensiteit. Door de kop (met 2 lichtreceptoren) voortdurend van links naar rechts te bewegen wordt door het successief ontvangen van verschillende intensiteiten licht de richting van de hoogste intensiteit bepaald: klinotaxis. Kan het dier de lichtbron met beide lichtreceptoren tegelijk waarnemen dan oriënteert het zich zó, dat de prikkel intensiteit in beide receptoren gelijk is: tropotaxis. Iedere verplaatsing van de lichtbron veroorzaakt ongelijkheid van de prikkelintensiteit in de lichtreceptoren en er treedt een heroriëntatie van het dier op.

Vragen en opdrachten:

22. Vul het onderstaande schema verder in:

orgaan	richting	prikkel	soort beweging
wortel			groei
stengel			
blad		licht	
bloem	open / dicht		verandering van de turgor of groei

23. Op welke wijze kunnen de in vraag 1 genoemde oorzaken voor de beweging experimenteel worden achterhaald?

24. Geef voorbeelden van tropieën, nastieën en taxieën.

25. Op welke wijze is uit te maken of de beweging een gevolg is van groei of van turgorverandering?

II Voortbeweging bij enkele lagere dieren

Naakte protoplasten, zoals amoeba, kunnen zich kruipend voortbewegen. De cel vormt uitstulpingen (pseudopodiën) aan de voorzijde van de beweging. Men spreekt van amoëboïde bewegingen. Veel algemener is de voortbeweging door middel van trilharen (ciliën) of zweepharen (flagellen).

Ciliën staan in reeksen schuin op de lengteas van het cellichaam. Zij bewegen met een zeker faseverschil in één richting, waardoor de cel in een schroefbeweging om zijn eigen as voortbeweegt. Flagellen komen meestal in beperkt aantal per organisme voor; soms verspreid over het celoppervlak, meestal gegroepeerd aan een van de uiteinden van de cel. Het pantoffeldiertje bezit ciliën, het oogdiertje bezit een flagel.

Bij kwalen treffen we een afwisseling aan van het principe van de raketmotor en het principe van de parachute om zich voort te bewegen (zie Biothema 2, pagina 83-87). De regenworm heeft de beschikking over een huidspierzak: een combinatie van kring- en lengtespieren. Per segment bezit de regenworm een 8-tal borstelharen, bovendien is het segment met vloeistof gevuld. De impulsgeleiding door het (touw-ladder-)zenuwstelsel zorgt voor een juiste coördinatie van de opeenvolgende bewegingen.

Benodigdheden:

- microscoop.
- object- en dekglazen.
- amoeben.
- pantoffeldiertjes.
- euglena's
- regenwormen.
- wit papier.
- schuurpapier.

Vorbereiding:

- kweken van eencelligen; zie P-35; amoeben zijn vooral te vinden op de bodem van deze cultuur.

Uitvoering

- bestudeer met de microscoop de voortbeweging van amoeben. Let daarbij ook op de wijze van voedsel opnemen.
- bestudeer aan Protozoa (pantoffeldiertje, euglena) de ciliën- en flagellenbeweging (zie P-35).
- laat een regenworm over een stuk wit papier en op een stuk schuurpapier kruipen (luisteren).
- beschrijf hoe de bewegingen van de regenworm plaatsvinden en hoe de contractiegolven verlopen.

Vragen en opdrachten:

26. Geef voorbeelden analoog aan de voortbeweging van de amoebe. Denk ook aan de menselijke cellen.
27. Heeft de amoëoïde beweging alleen betekenis voor de voortbeweging of ook voor de voeding van het organisme?
28. Geef voorbeelden analoog aan de voortbeweging van het pantoffeldiertje. Denk ook aan de menselijke cellen.
29. Verklaar waardoor een aantal naast elkaar gelegen cilia, die voor- en achteraan bewegen, voortbeweging van het organisme tot gevolg hebben en niet alleen maar het door elkaar roeren van het medium waarin ze zich bevinden.
30. Welke rol spelen de borstels van de regenworm bij de voortbeweging?
31. Waarmee is deze voortbeweging te vergelijken?
32. Welke onderdelen van de regenworm zijn noodzakelijk en moeten dus gecoördineerd samenwerken voor de voortbeweging?
33. Hoe bewegen kwallen zich voort?
34. Bij welke diergroep vinden wij hetzelfde principe?
35. Vul in het schema op pagina 97 met + of - in of organismen van de betreffende diergroep zich al of niet in water, op het land of in de lucht kunnen voortbewegen.

III Voortbeweging in het water

De wijzen waarop dieren zich in en op het water voortbewegen zijn velerlei. Het pulseren van de klok van een kwal en het spreiden van de klok vertegenwoordigt het principe van de raketmotor en de parachute. Verdere differentiatie en taakverdeling treffen we aan bij de buiskwallen, poliepvormige structuren, waarbij sommige 'kwallen' voor de voortbeweging zorgen en sommige door een vulling met gas het drijfvermogen voor hun rekening nemen. Bij een bepaald soort kwal, het portugese oorlogschip (Velella), komt zelfs een boven het water uitstekend deel voor, waardoor dit dier kan zeilen.

STAM/HOOFDAFDELING	water	land	lucht
eencelligen			
holvedieren			
sponzen			
wormen			
geleedpotigen			
weekdieren			
stekelhuidigen			
gewervelden			

Het principe van de raketmotor vinden we ook bij inktvissen en bij sommige insectenlarven (libel); in de darm opgenomen water kan door libellenlarven met kracht worden uitgestoten.

Peddelaars treffen we veel aan: Onder water zijn het de zeeschildpadden en op het water de eenden, ganzen en zwanen, etc. Wrikken komt voor bij vissen, zeehonden, dolfinen en walvissen maar ook bij pinguïns.

Tenslotte: een zangvogel wordt niet geacht in het water voor te komen. Anders is dit echter bij de waterspreeuw. Deze loopt en vliegt het water in alsof dit niet aanwezig is. Onder water maakt deze 'vliegbevingen' en geholpen door de poten rent hij over de bodem van snelstromende beken.

B. De zwembeweging

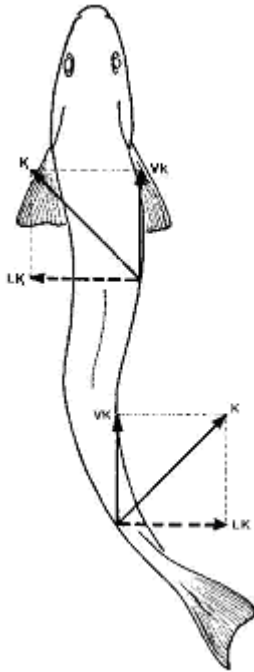
Bij het zwemmen (en bij golvende voortbeweging van op het land levende dieren zoals slangen) gaat er een golf van spiercontracties van voren naar achteren door het dier. Om zich met redelijk succes te kunnen afzetten tegen het medium is een groot oppervlak nodig: zijdelingse afplating van een vis. Door het naar links bewegen van de staart van de vis (figuur 68) ontstaat er een kracht waar de vis tegen het medium drukt. Het water drukt terug met een even grote kracht: K. Deze kracht is te ontbinden in een voorwaarts gerichte kracht: VK en een lateraal gerichte kracht: LK. Deze situatie is geldig voor iedere golf in het lichaam van het dier: de laterale krachten vormen een koppel. Het effect van dit koppel wordt teniet gedaan doordat de vis zijdelings afgeplat is. De voorwaarts gerichte krachten blijven over en resulteren in een voorwaarts gerichte beweging indien zij zo groot zijn dat zij de weerstand van het medium overwinnen.

Benodigheden:

- vissen (goudvissen).
- aquarium.

Uitvoering:

- neem in het aquarium gedurende enige tijd de zwembewegingen van wat grotere vissen waar. Doe dit indien mogelijk van boven.



Figuur 68. Zwemmen. Door de staart te bewegen oefent de vis een kracht uit tegen het medium. Deze kracht is te ontbinden. Uiteindelijk resulteren alleen de voorwaarts gerichte krachten.

K = kracht; LK = laterale kracht en VK = voorwaarts gerichte kracht.

Vragen en opdrachten:

- 36. Welk deel van de vis dient voor de voortbeweging?
- 37. Welke vinnen spelen een rol bij de voortbeweging? Hoe?
- 38. Vul de onderstaande tabel in.

	borstvin	buikvin	rugvin	staartvin	aarsvin
voortbeweging					
sturen					
afremmen					
stabiliseren					

- 39. Welke delen van de vis spelen een rol bij de op en neer gaande bewegingen?
- 40. Waarom verbindende druk van het water wel de zijdelingse bewegingen en heeft ze minder invloed op de naar voren gerichte?

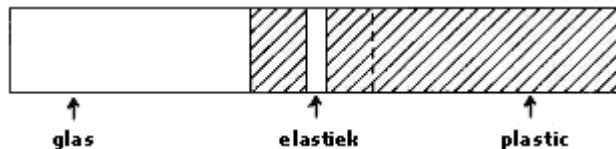
C. De waterbeweging

Benodigdheden:

- platte schaal.
- objectglas.
- plastic.
- elastiekje.
- lycopodiumpoeder of talkpoeder.

Uitvoering:

- vul de platte schaal met water.
- strooi gelijkmatig talkpoeder of lycopodiumpoeder op het wateroppervlak. Het poeder moet zeer fijn zijn en mag niet klonteren.
- neem een objectglas en houdt dit aan de lange zijde vast. Steek het voor de helft in het water.
- beweeg het objectglas nu langzaam heen en weer in dwarse richting.
- beschrijf nauwkeurig de bewegingen van het water. Tekenen!
- bevestig nu aan één zijde van het objectglas met behulp van een elastiekje een stukje flexibel (niet te slap) plastic.



Figuur 69. Kunstmatige staart ter bepaling van de waterbeweging bij het zwemmen.

- verdeel het poeder weer gelijkmatig over het wateroppervlak.
- beweeg nu het objectglas met plastic staart langzaam door het water in dwarse richting heen en weer.
- neem goed waar wat er met het plastic gebeurt en vooral wat er met het water gebeurt.

Vragen:

20. Waardoor beweegt een vis zich in het water voorwaarts?

21. Hoe verplaatsen wij het water als we zwemmen?

D. Stijgen en dalen van een vis.

De meeste vissen bezitten een zwemblaas. In de meeste gevallen is dit een ongepaarde blaas gevuld met gas; soms ingesnoerd en dan uit een paar afdelingen bestaand. Het is een soort uitstulping van de keel, liggend boven de darm. Bij sommige vissen is er een verbinding (een luchtkanaal) met de darm; bij andere niet.

De gassenstelling komt overeen met de atmosferische lucht en wordt geproduceerd door het 'rode lichaam': een gasklier. Het schijnt, dat de vis in haar eerste levensstadium naar boven moet om via de mondholte deze blaas te vullen; zeker is het niet, immers bij veel soorten verhindert de broedzorg van de ouden dat deze vissen aan de oppervlakte komen. Lediging geschiedt of door het luchtkanaal naar de darm, of door resorptie. Op deze wijze kan de vis zich aanpassen aan de verschillende diepten en zich zwevend houden.

Bij sommige vissen is er een verbinding tussen de wand van de zwemblaas en het labrynt via een reeks beentjes; de beenderen van Weber of het orgaan van Weber. Drukveranderingen worden op deze wijze doorgegeven aan het evenwichtsorgaan. Bovendien kan de zwemblaas, doordat deze als klankbodem dienst doet, een rol spelen in het registreren van geluiden.

Vragen:

22. Wat verwacht men als een vis stijgt ten aanzien van:

- a. de waterdruk op de vis;
- b. het volume van de zwemblaas;
- c. de soortelijke massa van de vis;
- d. de opwaartse kracht van het water?

23. Wat moet er gebeuren, wanneer een stijgende vis op een bepaalde hoogte weer gaat zweven?

24. Is de in vraag 22 en 23 opgebouwde redenering ook te gebruiken als de vis daalt?

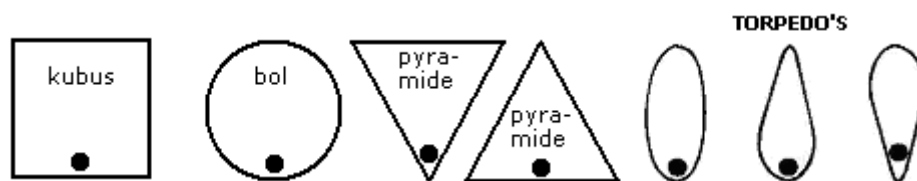
E. Stroomlijn

Benodigheden:

- plasticine of stopverf.
- fietskogeltjes.
- plexiglazen buis van 150 cm lengte en met diameter 3 cm of Pvc-buis van 150 cm lengte en met een diameter van 4 cm.
- melkfles.

Vorbereiding:

- weeg 7 stukjes plasticine of stopverf van gelijk gewicht af.
- doe in ieder stukje een fietskogeltje.
- geef deze stukjes de driedimensionale vormen uit figuur 70. De diameter mag niet meer dan 2 cm zijn. Maak voldoende series om met groepjes van drie of vier leerlingen te kunnen werken.
- voorzie de plexiglazen buis aan een einde van een rubber stop òf
- verwarm de onderste 5 cm van de Pvc-buis in kokend water en schuif het soepel geworden stuk over de hals van de melkfles.



Figuur 70. Verzwaarde modellen ter bepaling van de beste stroomlijnform.

Uitvoering:

- vul de plexiglazen buis, of de Pvc-buis met melkfles, met dunne olie of een oplossing van methylcellulose.
- laat nu de modellen (met het fietskogeltje aan de onderkant) een voor een door de vloeistof vallen en neem de tijd op die elk model er over doet om de bodem te bereiken.

Vragen en opdrachten:

25. Welk verband is er tussen de vorm en de voortbewegingsnelheid in de vloeistof?

26. Welke vorm geeft de minste weerstand?

27. Hoe kan iemand die zwemt de weerstand ten opzichte van zijn bewegingen verlagen? Vergelijk schoolslag en crawl in verband met grotere of kleiner weerstand.

28. Waartoe gebruikt een vis zijn borstvinnen?

29. Zoek voorbeelden van niet verwante dieren die, in verband met hun wijze van voortbewegen, hetzelfde uiterlijk vertonen.

30. Vergelijk, met behulp van de conclusies uit de proef met de laatste twee modellen, de stroomlijnform van de ooievaar en de reiger tijdens de vlucht.

IV Voortbeweging in het water en op het land

De wet van Archimedes leert ons dat organismen onder water een opwaartse kracht ondervinden. Deze kracht is vaak niet onaanzienlijk. In het water levende dieren hebben geen poten nodig; het gehele lichaam wordt door het water gedragen. Walvissen die aanspoelen op de kust zullen plotseling het gehele lichaamsgewicht te dragen krijgen. Daardoor worden de longen in elkaar gedrukt en sterven ze een verstikkingsdood. Water is als medium dichter dan lucht en geeft bij de voortbeweging veel weerstand. We treffen bij in het water levende dieren dan ook veelal de stroomlijnvorm aan. Op het land levende dieren daarentegen moeten hun gehele lichaamsgewicht dragen. Ze zijn uitgerust met poten die samen met de schouder- en bekkengordels 'poorten' vormen waarop het dier rust. Enerzijds dienen de poten ervoor het gewicht te dragen, anderzijds dienen zij voor de voortbeweging en de balans. De bouw van de extremiteiten en de gordels is een compromis tussen beide functies. Bij de voortbeweging geeft lucht weinig weerstand. Stroomlijnvormen treffen we bij landdieren dan ook minder aan dan bij in het water levende dieren.

Vragen:

31. Welke dieren kunnen zich het snelst voortbewegen? Waardoor?
32. Welke dieren bewegen zich het traagst voort? Waardoor?
33. Kan een dier in het water snel starten?
34. Hebben waterdieren een meer of minder sterk ontwikkeld evenwichtsgevoel dan landdieren?

V. Voortbeweging bij landdieren

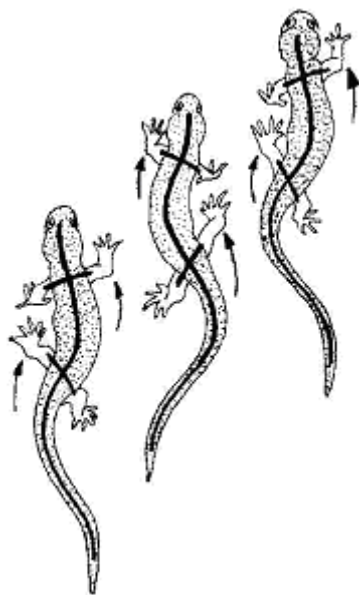
A. Evenwicht

Vragen en opdrachten:

35. Geef in een aantal eenvoudige tekeningen aan waar het zwaartepunt gelegen moet zijn bij dieren die respectievelijk op vier, drie, twee poten (benen) of op een poot (been) staan.
36. Op welke wijze wordt het evenwicht bewaard bij dieren die op twee poten of op één poot staan?

B. Voortbeweging bij kruipende dieren

Bestudeer figuur 71 en beantwoord daarna de vragen 37 tot en met 42.



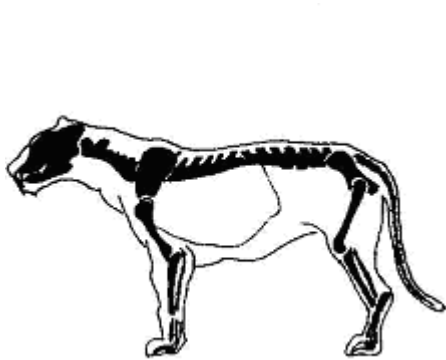
Figuur 71. Kruipen. Lichaamsbewegingen van een salamander. De wervelkolom maakt golvende bewegingen als de poten zich verplaatsen.

Vragen:

37. Wordt het lichaam door de poten van de grond getild tijdens het voortbewegen?
38. Waarom noemt men dit kruipen en niet lopen?
39. Is de beweging van de poten meer of minder afhankelijk van die van het lichaam vergeleken met bijvoorbeeld een hond?
40. Is er een principieel verschil tussen de kruipende beweging en het zwemmen van vissen?
41. In welke volgorde worden de poten verplaatst?
42. Speelt ook de staart een rol bij de voortbeweging?
Zou een salamander zonder staart sneller of langzamer lopen?

C. Voortbeweging bij lopende dieren

Dieren die zich op vier poten voortbewegen hebben een andere formatie van de wervelkolom dan de tweevoetige dieren (vogel en mens). De wervelkolom hangt als een zwak gewelfde brugboog tussen de 'poorten' van de voorpoten met de schoudergordel en van de achterpoten met de bekkengordel. De typische S-vorm van de menselijke wervelkolom is bij viervoeters alleen aanwezig in de hals. De rug- en lendewervels hebben, anders dan bij de mens, zeer lange doornuitsteeksels die zwak S-vormig op de brugboog staan. In het hoogste gedeelte van de rug veranderen zij van richting; in het voorste gedeelte van de rug staan zij schuin naar achteren en in het achterste gedeelte schuin naar voren (figuur 72 en 73). Enerzijds verhinderen deze uitsteeksels het doorbuigen van de wervelkolom, anderzijds vormen zij een door sterke rugspieren beheerst mechanisme voor het tot de sprong strekken van de rug (figuur 72).



Figuur 72. Wervelkolom en pootskelet van een leeuw.



Figuur 73. Wervelkolom en pootskelet van een reebok.

Het bezit van voor- en achterpoten brengt een heel andere plaatsing van de geraamteonderdelen in de poten met zich mee dan bij de mens het geval is. De meeste viervoeters zijn teengangers geworden. Dit betekent dat het aanrakingsvlak met de grond zo gering mogelijk is. Daardoor kunnen zij veel sneller vooruit komen dan de zoolgangers, zoals mens, aap en beer. Om zich te kunnen handhaven moeten deze teengangers in staat zijn snel weg te springen. We vinden dan in de poten veel knikkingen, vooral in de achterpoten. Een plotseling en krachtig-snel wegspringen kan alleen bereikt worden door het strekken van de gewrichten. Een mens doet dit ook door — voordat hij het op een lopen zet — alle beengewrichten te buigen (starthouding van atleten). Een ree kan ineens vanuit ruststand wegspringen (figuur 73).

Aan de voorpoten zijn de knikkingen minder opvallend en eigenlijk alleen aanwezig tussen schouderblad en opperarmbeen. Deze knik draagt veel bij tot het elastisch opvangen van het lichaam bij het op de grond neerkomen. Voor- en achterpoten bij bijvoorbeeld herbivoren en carnivoren verschillen aanzienlijk in functie (zie P-31). Bij die gewervelden, waarbij het schoudergewricht niet teveel van plaats mag veranderen (bijv. herbivoren, vogels, vleermuizen en mens) bevindt zich tussen schouderblad en borstbeen het **sleutelbeen**. Bij carnivoren zijn de voorpoten zonder sleutelbeenderen alleen door spieren aan de wervelkolom bevestigd. Hierdoor wordt de verschuifbaarheid van het schouderblad verhoogd. Dit is goed te zien bij de kat; bij iedere stap zien we de schouderbladen verschuiven.

Bij carnivoren bevatten de voorpoten bovendien twee schuine gewrichten en de achterpoten drie (figuur 72). De voorpoten fungeren als schokbrekers en de achterpoten leveren de voortstuwende kracht. Het gewicht is zo verdeeld dat het zwaartepunt meer naar voren ligt.

Voor het voortgaan heeft het dier 4 poten maar 6 pootparen: linksvoor-rechtsvoor; linksachter-rechtsachter; linksvoor-linksachter; rechtsvoor-rechtsachter; linksvoor-rechtsachter en rechtsvoor-linksachter! Door wisselend gebruik van de enkele poten en de pootparen ontstaan verschillende manieren van voortbewegen met verschillende snelheden. Daarbij komen dan nog diverse anatomische aanpassingen, waarvan hier de cheetah als voorbeeld gegeven is: buiging van wervelkolom, draaien van schouder- en heupgewricht, draaien van polsgewrichten, inbouwen van meer sprongen per volledige stap. Anderzijds bereiken dieren die niet 'zo soepel' zijn weer hetzelfde door verlenging van wat bij ons de handbeenderen zijn (zie P-31).

a. Langzaam gaan.

Een lopende, symmetrische, gebalanceerde gang. Symmetrisch omdat de lichaamsas recht boven de steunpunten blijft (de rechterpoten voeren dezelfde beweging uit als de linkerpoten); gebalanceerd omdat het zwaartepunt boven de steunpunten blijft.

Vragen en opdrachten:

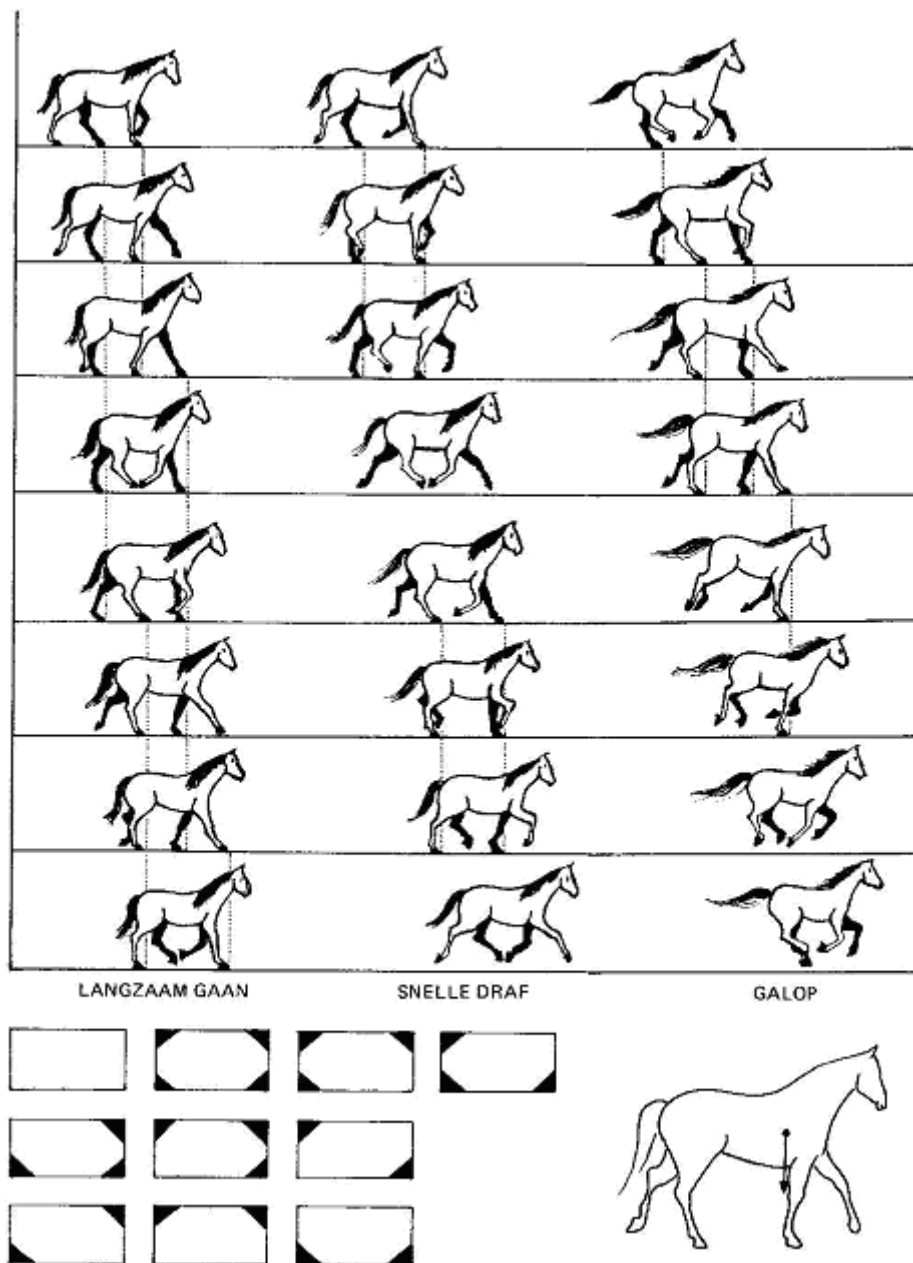
43. Bestudeer de linker kolom van figuur 74. Teken een serie van acht rechthoeken achter elkaar en geef daarin door zwarte driehoeken aan welke poten op de grond staan in iedere bewegingsfase.
44. Leid uit de tekeningenserie van opdracht 43 af hoe de volgorde van neerzetten van de poten is.
45. Waar ligt steeds het zwaartepunt?
46. Op hoeveel poten steunt het dier minimaal?
47. Welke poten leveren de voortstuwingskracht en is dit ook af te leiden uit de pootspieren?

b. Draf

Een springende, symmetrische, horizontale gang. Horizontaal omdat voor- en achterzijde tegelijk naar boven en naar beneden gaan; de hals blijft stil.

Vragen en opdrachten:

48. Bestudeer de middelste kolom van figuur 74. Teken een serie van acht rechthoeken achter elkaar en geef daarin door zwarte driehoeken aan welke poten op de grond staan in iedere bewegingsfase.
49. Leid uit de tekeningenserie van opdracht 48 af hoe de volgorde van neerzetten van de poten is.
50. Op hoeveel poten steunt het dier minimaal?
51. Is het dier meer of minder stabiel dan bij langzaam gaan?
52. Hoeveel zweefmomenten zijn er in één stap?



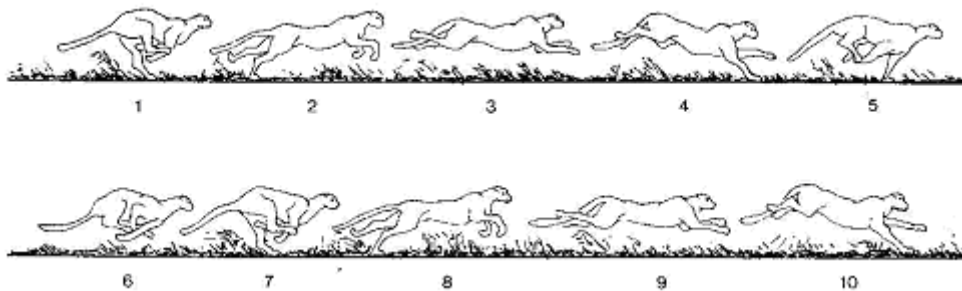
Figuur 74. Voortbeweging van een viervoetig dier (paard). Linker kolom: langzaam gaan, middelste kolom: snelle draf en rechter kolom: galop. De bewegingsfasen zijn vast te leggen door de poten die in contact zijn met de bodem, door zwarte driehoeken in de hoekpunten van een rechthoek aan te geven.

c. Galop.

Een springende, asymmetrische, balancerende gang. Asymmetrisch omdat de lichaamsas scheef is (rechtse of linkse galop); de bewegingen van de rechterpoten worden niet herhaald door de linkerpoten. Balancerend omdat het gehele lichaam van voren naar achteren en terug beweegt.

Vragen en opdrachten:

- 53.** Bestudeer de rechter kolom van figuur 74. Teken een serie van acht rechthoeken achter elkaar en geef daarin door zwarte driehoeken aan welke poten op de grond staan in iedere bewegingsfase.
- 54.** Leid uit de tekeningenserie van opdracht 53 af hoe de volgorde van neerzetten van de poten is.



Figuur 75. Galopperende cheetah.

- 55.** Bestudeer de galop van de cheetah (figuur 75). Tussen de eerste en tweede en tussen de zevende en achtste fase is er nog een moment, waarop de beide achterpoten gelijktijdig de grond raken! Teken een serie van twaalf rechthoeken achter elkaar en geef daarin door zwarte driehoeken aan welke poten op de grond staan in iedere bewegingsfase.
- 56.** Vergelijk de galop van de cheetah met die van het paard.
- 57.** Hoeveel poten raken bij de cheetah en het paard minimaal de grond?
- 58.** Hoeveel zweefmomenten heeft de cheetah? Speelt dit een rol bij het verkrijgen van een grotere stap of grotere snelheid? (zie d-1 hierna).

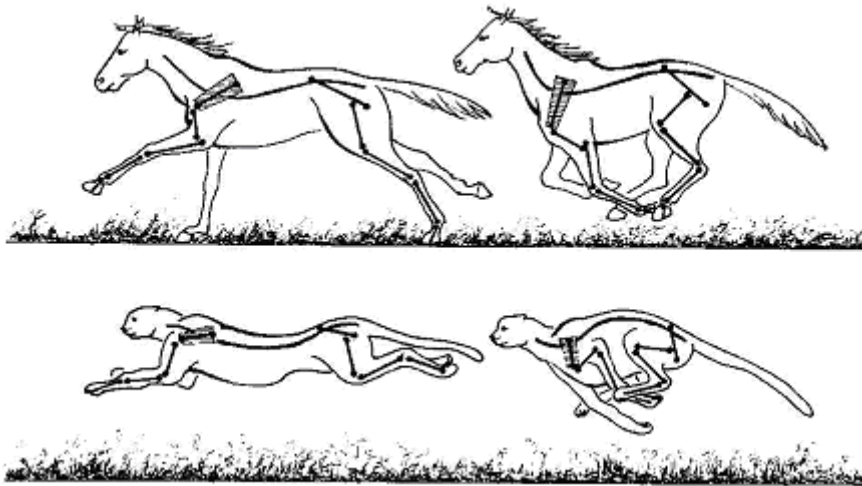
d. Aanpassingen in verband met de voortbeweging.

1 Verplaatsing van de schouderbladen

De verplaatsing van de schouderbladen van het paard en de cheetah is tijdens de galop zodanig, dat de voor- en achterpoten verder uit elkaar kunnen worden geplaatst (figuur 76).

Vragen en opdrachten:

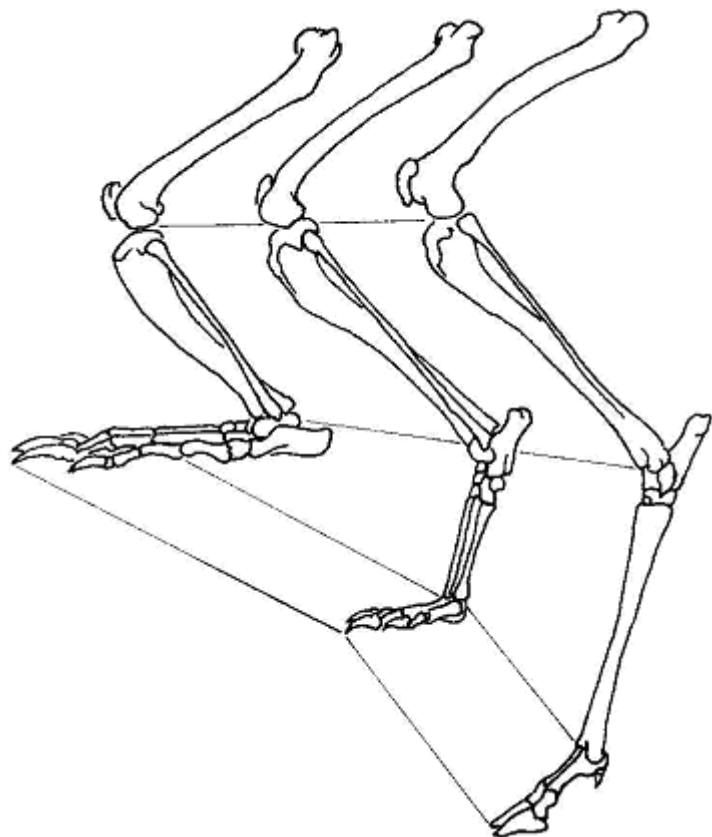
- 59.** Vergelijk aan de hand van figuur 76 alle draaipunten van het paard met die van de cheetah.
- 60.** Op welke wijze wordt een grotere lengte van de pas door de cheetah bereikt? Let niet alleen op de poten!
- 61.** Het schouderblad van het paard is minder beweeglijk; toch kan ook het paard de poten ver uit elkaar plaatsen. Waardoor?
- 62.** Een grote afzetkracht is bij de cheetah mogelijk. Waardoor?



Figuur 76. Paard en cheetah in galop ter demonstratie van de verplaatsing van de schouderbladen en daarnaast van de verlenging van de tenen om een grotere paslengte te bereiken.

2 *Aanpassing van de poot in verband met de snelheid*

Dit wordt hier geïllustreerd door de vergelijking van de achterpoten van een langzaam dier, middelmatig snel dier en een snel dier (das, hond en hert) (zie P-31). In figuur 77 zijn de drie dijbenen even lang gemaakt, zodat de lengte van de andere beenderen beter vergeleken kan worden en de verlenging daarvan beter zichtbaar wordt.



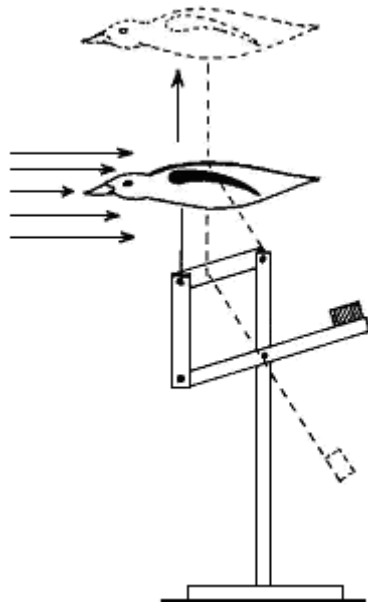
Figuur 77. Vergelijking van de achterpoten van een das, een hond en een hert.
De verlenging van de diverse onderdelen van deze poten geven de dieren een grotere snelheid.

Vragen en opdrachten:

63. Hoe is het aanrakingsoppervlak met de grond en hoe worden de manieren van voortbewegen daarnaar ingedeeld?
64. Welke beenderen zijn sterk in lengte toegenomen?
Liggen deze dichtbij de romp of ver er van af?
65. Hoe verandert de positie van de enkel ten opzichte van het lichaam?
66. Bij grotere dieren wordt, in vergelijking met kleinere dieren, lopen en springen steeds moeilijker. Immers de inhoud (gewicht) neemt toe met een derde macht, de kracht van de spieren met een tweede macht. Dit maakt speciale aanpassingen bij grotere dieren noodzakelijk. Verklaar nu hoe het komt dat een vos net zo snel is als een paard.

VI. Voortbeweging in de lucht

Bij het bestuderen van krachten die werken op een lichaam dat zich in water of lucht bevindt, is het van geen belang of dit lichaam zelf voortbewogen wordt of dat het stil staat en het medium (lucht/water) er langs stroomt (figuur 78). Bij proefnemingen kiest men altijd voor de tweede mogelijkheid. Men denke aan modellen in een windtunnel. De valproeven op pagina 100 kunnen ook gedaan worden door water langs de modellen te laten stromen.



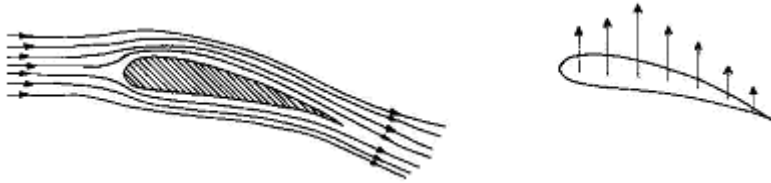
Figuur 78. Model ter demonstratie van de lift die ontstaat ten gevolge van het gewelfde profiel van een vleugel (n. Slijper, 1950).

A. Mechanica

Een vliegend dier moet een door zijn gewicht veroorzaakte neerwaartse kracht kunnen compenseren. Deze compensatie moet zelfs zo groot kunnen zijn, dat zij de zwaartekracht overwint als het dier stijgt. Daarvoor zijn vliegende dieren uitgerust met draagvlakken. Aan twee voorwaarden moet voldaan zijn om draagvlakken oorzaak te doen zijn van een zwaartekracht overwinnende **lift**:

- *schuine stand* ten opzichte van de voortbewegingsrichting. Denk aan de schuine stand van een stijgende vlieger.
- het *profiel* (dit is de dwarsdoorsnede) dient gewelfd te zijn.

Het gewelfde profiel: De stroming vindt zodanig plaats dat langs de bovenzijde van de vleugel de lucht sneller afvloeit dan langs de onderzijde, dank zij de welving. Daardoor ontstaat aan de bovenzijde een verminderde druk en aan de onderzijde een verhoogde druk. (figuur 79).



Figuur 79. Het gewelfde profiel van een vleugel met de daarlangs stromende lucht. Aan de bovenzijde gaat de lucht sneller dan aan de onderzijde. Hierdoor ontstaan krachten die de vleugel optillen: de lift of draagkracht.

Benodigdheden:

- twee tafeltennisballen.
- nylondraad.
- statief.
- boek.
- vel papier uit een schrift.

Uitvoering:

- a.
- hang twee tafeltennisballen ieder afzonderlijk met een dunne nylondraad op aan een statief. Onderlinge afstand 1 cm.
 - blaas voorzichtig recht op de opening tussen de twee tafeltennisballen. Stromende lucht: luchtverdunning!
 - vergroot vervolgens de afstand tussen de twee ballen en herhaal de proef.

Vragen:

- 67.** Wat neemt men waar omtrent de bewegingsrichting van de twee ballen als deze op een onderlinge afstand van 1 cm hangen? Verklaar dit.
- 68.** Tot hoever kunnen de ballen uit elkaar gehangen worden om toch nog hetzelfde resultaat te krijgen?

b.

- schuif van een opengeslagen boek een bladzijde enigszins op en blaas tegen de welving van het blad loodrecht op de snede van het boek. Wat gebeurt er met de open liggende bladzijde?
- houd een vel papier uit een schrift bij de hoekpunten van de korte zijde tussen duim en wijsvinger vast.
- houd deze korte zijde voor de mond.
- blaas langzaam beginnend tegen de korte zijde. Wat gebeurt er met het papier?

Vragen:

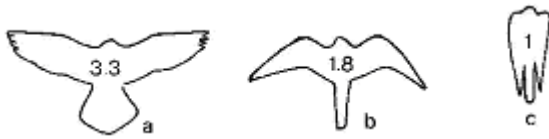
- 69.** Waartoe buigen sommige vogels, zoals meeuwen en albatrossen, behalve voor het zoeken van voedsel, vooral in zweefvlucht hun kop en hals omlaag?
- 70.** Waardoor start een vogel beter tegen de wind in?

B. Vliegen

a. Zweven

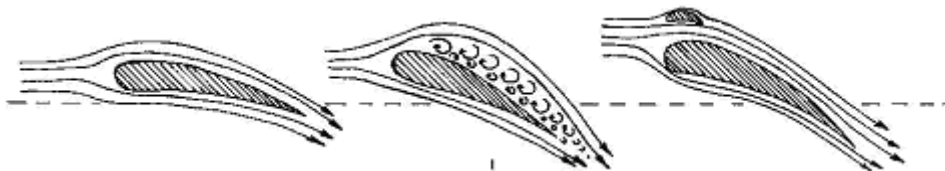
De grootte van de lift of draagkracht is afhankelijk van:

1. *de grootte van het vleugeloppervlak*. De vogel is in staat deze te variëren. Bij verkleining zal de druk onder de vleugel afnemen en de vogel gaat vallen. Hierdoor neemt de snelheid van de vogel toe en daarmee de druk onder de vleugel: de beweging wordt weer gelijkmatiger. We zien dit bij zwevende vogels, maar vooral zeer duidelijk bij stotende roofvogels. Bij vergroting van het draagvlak overtreft de lift de zwaartekracht: de vogel verliest snelheid en de lift neemt af totdat deze in evenwicht is met de zwaartekracht: de vogel zweeft. Bij een stotende roofvogel, die plotseling zijn draagvlak vergroot, krijgt de vogel zo'n sterke opwaartse druk dat hij in een sierlijke zwaai omhoog schiet (figuur 80).



Figuur 80. Vliegbewegingen van een boomvalk: a. schroevend, b. omlaag zwevend en c. stotend. De getallen duiden de verhoudingen van het vliegooppervlak aan (n. L. Tinbergen, 1937).

2. *de snelheid*. Men leze het voorgaande over de stotende en zwevende roofvogel.
3. *de invalshoek*, dit is de hoek tussen de koorde van het vleugelprofiel en de vliegrichting. Is deze hoek 0° dan ontstaat er geen lift; is deze 90° dan is er alleen wrijving. Draaiing van de vleugel wordt door de vogel toegepast om te dalen of te remmen. Hier functioneert de duimvleugel (figuur 81).
4. *welving van het profiel*. Wanneer het profiel gewelfd is, zal ook reeds bij een invalshoek van 0° een lift optreden. Grotere welving betekent niet alleen een grotere lift, doch ook een toename van de weerstand. Toch ligt deze verhouding gunstig; bijvoorbeeld bij een gier is de verhouding lift: weerstand = 19:1.

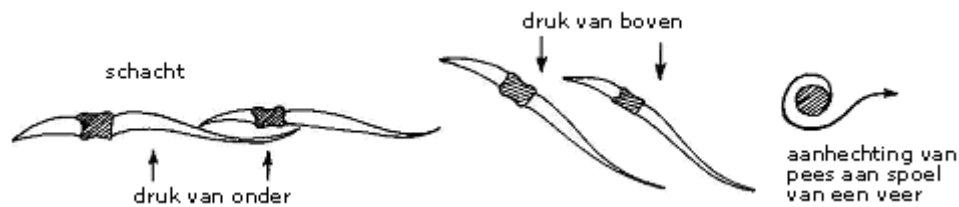


Figuur 81. De invalshoek van een vleugel. Bij een te grote invalshoek laat de stroming los van de vleugel en treden wervelingen op. Dit kan verhinderd worden door een voorvleugel; dit is bij de vogels de duimvleugel. Ook kan dit bereikt worden door de vleugel onder te verdelen: de slagpennen in de vleugelpunt.

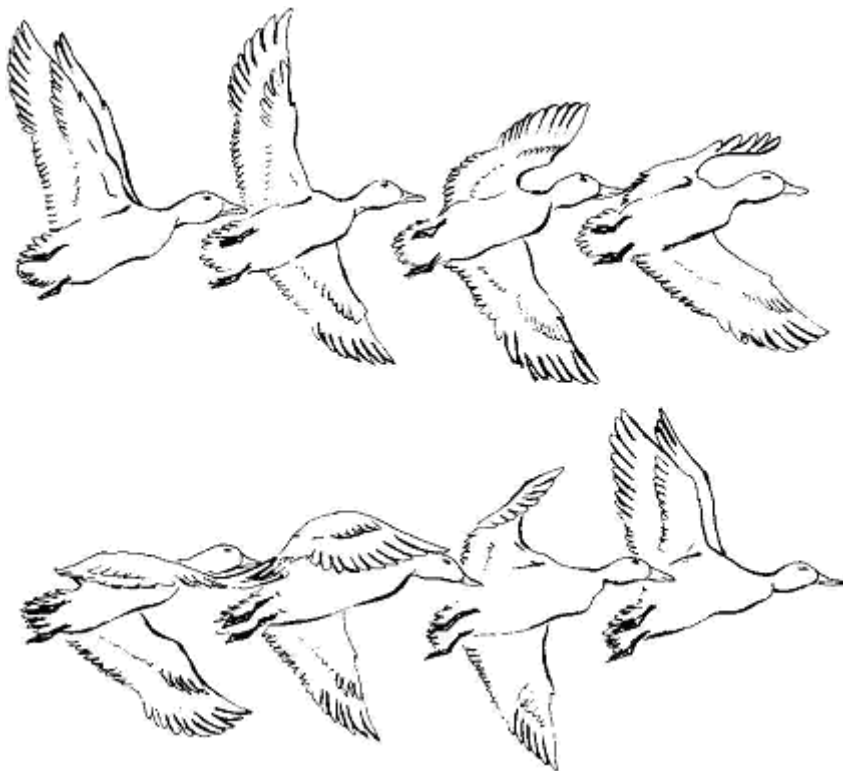
b. Slag vlucht

Bij het vliegen dient een vogel, behalve omhoog ook nog vooruit te gaan. Juist deze voortbeweging levert de snelheid van de luchtstroom langs het profiel en dus de lift. De vleugel dient dus zowel voor het omhoog gaan als wel voor het

voortuitgaan. De voortstuwende kracht (ter overwinning van de weerstand) wordt geleverd door het handgedeelte van de vleugel. Dit gedeelte beweegt van achter-boven naar voor-beneden en wordt in de pols gedraaid (figuur 83). De handpennen zijn zo geconstrueerd (grote vlag en kleine vlag) dat bij deze beweging de handpennen gesloten zijn. Andersom zijn de handpennen geopend en gaat de lucht tussen de handpennen door. Bovendien kan de vogel de handpennen draaien om hun lengteas (figuur 82). Het resultaat is dat een vogel tijdens een slagvlucht niet rechtuit vliegt, maar een golvende baan beschrijft. Iedere vogelsoort heeft zijn eigen karakteristieke golvende vlucht.



Figuur 82. Dwarse doorsnede van twee slagpennen in een vleugel. De dakpansgewijze ligging doet deze sluiten bij druk van onderen (neerslag) en openen bij druk van boven (opslag). Rechts: door de aanhechting van een pees met spier aan de spoel van een veer is de slagpen om de lengteas draaibaar: de diverse pennen werken als jaloezieën.



Figuur 83. Vliegende eend. Boven van links naar rechts de neerslag en onder van links naar rechts de opslag.

Vragen:

71. Welke diersoorten vertonen alleen glijvlucht?

72. Bij dieren met vleugels onderscheidt men:

- a. zweefvlucht
- b. slagvlucht

Hoe is in beide gevallen de stand van de vleugels? Welk type vliegen is passief?

73. Waarvan is de grootte van de draagkracht afhankelijk?

74. Welke gevolgen heeft een wijziging van de invalshoek lucht/vleugel?

75. Welk voordeel heeft het gewelfd zijn van de vleugel?

76. Figuur 83 laat de neerslag en opslag zien. Beschrijf de stand van de veren.

Welke invloed heeft deze stand op de luchtweerstand?

P-35 Trilhaarbewegingen

A. Bij Paramecium

Onder ongunstige omstandigheden (gebrek aan voedsel of water; te lage temperatuur) kapselt een eencellige zich in en vormt zo een spore of cyste. In deze spore kan het protoplasma zeer lang levend blijven. Deze toestand wordt aangeduid met latent leven. Worden de omstandigheden weer gunstig dan neemt de spore of cyste water op en het organisme leeft verder.

Hooi bevat zeer veel cysten van bacteriën, pantoffeldiertjes en andere eencelligen.

De hierna volgende kweekmethode berust op het laten 'ontkiemen' van deze cysten uit hooi. In feite zal er na verloop van tijd in de kweek een voedselweb ontstaan. Het in ontbinding zijnde hooi levert de organische voedingsstoffen voor de heterotrofe bacteriën; deze zullen zich aanvankelijk zo snel vermeerderen dat het water troebel wordt. Daarna nemen de eencelligen toe in aantal en stelt er zich een biologisch evenwicht in waarbij het water weer helder wordt en een theekeur krijgt.

Pantoffeldiertjes hebben geen grote zuurstof behoefte. De toetreding van zuurstof kan worden verhinderd door gebruik te maken van een kweekvat met nauwe opening (erlenmeyer) en door het vlies dat zich op het wateroppervlak vormt niet stuk te maken. Vele soorten eencelligen gaan daardoor dood met uitzondering van de pantoffeldiertjes, waarvan er relatief veel overblijven en die zich dan vlak onder het vlies verzamelen.

Bij vernietigen van het vlies, schudden van de kweek, meermalen achter elkaar pipetteren van pantoffeldiertjes, zal men tevergeefs pantoffeldiertjes zoeken omdat deze zich in het medium verspreiden. De kweek dus niet schudden of omroeren: voorzichtig transporteren en pipetteren.

Benodigheden:

- hooi of dood gras.
- erlenmeyers (1000 ml).
- zoutarme magere melkpoeder (bijvoorbeeld natrinon van Nutricia).
- Oost-Indische inkt.
- Pasteurse pipet.
- object- en dekglazen.
- microscoop.
- 1,5% oplossing van methylcellulose (Methocel van 400 centiPoise).

Vorbereiding:

a. Hooi-infuus

- vul een erlenmeyer van 1000 ml voor een kwart tot de helft met hooi en giet hier 1000 ml water bij.
- laat deze erlenmeyer bij kamertemperatuur zo lang staan totdat het water na troebel te zijn geweest de kleur van thee krijgt. Op het water ontwikkelt zich een dik vlies.
- trek met een pasteurse pipet een monster *vlak onder* dit vlies. De punt van de pipet dient bij het pipetteren met de dalende vloeistofspiegel mee te gaan.
- bedien **alle** leerlingen met de inhoud van **één** pipet; meerdere keren achter elkaar monsters nemen gaat niet!

b. Magere melkkweek

- vul een erlenmeyer met 1000 ml water en doe hier 2 g magere melkpoeder bij.
- trek uit het hooi-infuus met behulp van een pasteurse pipet een monster *vlak onder* het vlies. De punt van de pipet dient bij het pipetteren met de dalende vloeistofspiegel mee te gaan.
- beent de oplossing van de magere melkpoeder in de erlenmeyer met dit monster.
- laat de kweek staan (ongeveer 2 dagen) totdat de melkkleur verdwijnt en er een dik wit vlies aan de oppervlakte verschijnt.
- trek met een pasteurse pipet een monster *vlak onder* dit vlies. De punt van de pipet dient bij het pipetteren met de dalende vloeistofspiegel mee te gaan.
- bedien **alle** leerlingen met de inhoud van één pipet; meerdere keren achter elkaar monsters nemen gaat niet.

c. Aanhouden van de kweek.

Hooi-infuus: Deze is maandenlang houdbaar. Men moet zo nu en dan 1 g magere melkpoeder toevoegen en het water aanvullen tot 1000 ml. Magere melkkweek: Deze kweek is langer houdbaar dan het hooi-infuus. Zo nu en dan 1 g magere melkpoeder toevoegen en het water aanvullen tot 1000 ml. Deze kweek wordt op de duur eveneens theekleurig en bevat steeds voldoende pantoffeldiertjes om eventueel een nieuwe kweek te beënten.

Uitvoering:

Bij het microscopisch onderzoek van Paramecium valt direct het snelle bewegen van de dieren op. Daarom moeten ze voor het waarnemen van andere levensverschijnselen stilgelegd worden.

- breng Paramecium op een objectglas in een druppel methylcellulose-oplossing 1,5% waar een weinig verdunde Oost-Indische inkt aan toe is gevoegd. Men kan nu het bewegen van de trilharen en de kloppende vacuolen zien.

B. Bij de mossel

Benodigheden:

- mossels (via vishandel vers betrekken).
- karmijnpoeder.
- objectglazen.
- microscoop.

Vorbereiding:

De mosselen die voor dit experiment gebruikt worden van tevoren enige tijd in goed doorgelucht zeewater leggen. De in de gesloten mossel optredende verhoging van de koolzuurspanning remt de ciliënbeweging, waardoor tegelijk de zuurstofbehoefte vermindert (homeostase).

Uitvoering:

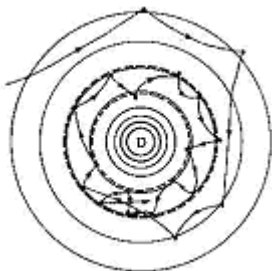
- snijd de grote sluitspier van een mossel door en klap de schelp open. Neem de bovenste schelp met de bijbehorende mantelhelft weg.
- strooi vervolgens wat fijne karmijnkorrels of andere geschikte kleurstof op de kieuw (die dus geheel intact moet blijven!). Na enige tijd wordt duidelijk dat de deeltjes volgens bepaalde banen naar de mond gebracht worden. Daar worden ze door de mondlappen geselecteerd op grootte (!) en niet op de voedingswaarde. Te grote partikels worden via de mantel afgevoerd.
- snijd vervolgens uit de vers geopende mossel enige kieuwdraden en stukjes van de mondlappen en bekijk deze in zeewater (water met 3,5% zout) onder de microscoop: ciliënbeweging.

P-36 Oriëntatie en communicatie bij dieren

De bestudering van de manier waarop dieren hun plaats in de ruimte bepalen en hoe volkomen onafhankelijk van elkaar levende dieren in de paringstijd elkaar weten te vinden heeft zeer boeiende aspecten. Veel organismen blijken te zijn uitgerust met buitengewoon gevoelige 'meetvoorzieningen', die hen in staat stellen met hun soortgenoten en met de rest van hun omgeving in contact te treden. Het oude vraagstuk van hoe de postduif zijn weg naar huis terug en de pinguïn de weg naar zee weet te vinden, is nog steeds niet opgelost. Er bestaan wel hypothesen over, maar die zijn nog niet waterdicht bewezen.

Buiten de spectaculaire gevallen van vermogen tot oriëntatie zijn er nog wel wat minder opvallende voorbeelden van de manier waarop dieren tot bijna onvoorstelbare prestaties komen. Hoe, bijvoorbeeld, vinden insecten elkaar in de paartijd; een vraag die van belang is in verband met de insectenbestrijding. Hoe vindt de vleermuis de insecten, die hij in grote aantallen verslindt? Hoe kan de dolfijn tussen al het niet eetbare al op grote afstand een eetbare vis vinden? Studie van de manier waarop dit allemaal gebeurt voert de onderzoeker langs een hele serie zintuigen, waarvan sommige bij de mens vrijwel onbekend zijn. Deze zintuigen zijn soms aan zeer gecompliceerde cybernetische systemen gekoppeld.

Een heel eenvoudig voorbeeld daarvan is het pantoffeldiertje (*Paramecium caudatum*) wanneer dit zich in water bevindt waaraan enkele zoutkristallen zijn toegevoegd. Door diffusie ontstaat er in de buurt van de kristallen een concentratieverval. Het pantoffeldiertje neemt nu op de een of andere manier de zoutconcentratie waar, vergelijkt die met een 'ingebouwde standaardwaarde' — namelijk de concentratie waarbij het organisme zich het best kan handhaven — beweegt zich met behulp van trilharen (ciliën) voort, 'meet' dan weer de concentratie en vergelijkt die met zowel de standaardwaarde als de vorige waarde. Door voortdurend waarnemen en bijsturen wordt het verschil tussen standaardwaarde en werkelijke waarde zo gering mogelijk gehouden; het pantoffeldiertje zoekt dus de optimale omstandigheden op (figuur 84).



Figuur 84. Bewegingen van een pantoffeldiertje in een bepaalde concentratie-gradiënt. In een veld rondom een zoutkristalletje in water neemt de zoutconcentratie naar buiten toe af. Het pantoffeldiertje beweegt zich binnen grenzen waar de concentratie een bepaalde waarde heeft (n. Kühn, 1961).

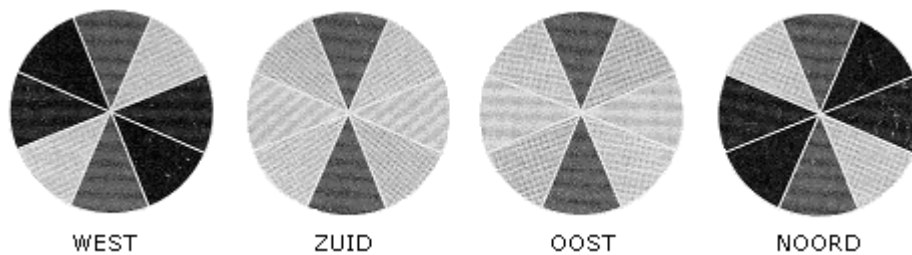


Figuur 85. De gewone strandvlo (n. Sars).

Bij strandvlooiën (figuur 85) (die eigenlijk geen vlooiën zijn maar kreeftjes, die opspringen door het lichaam plotseling te strekken) heeft men nog een veel gecompliceerder oriëntatiemechanisme waargenomen. De diertjes verblijven overdag aan de vloedlijn in het warme zand en trekken 's avonds naar zee om voedsel te zoeken. Uit laboratoriumproeven is gebleken, dat deze dieren de maanstand gebruiken om de richting naar de zee terug te vinden. Dat zou betekenen, dat ze alleen actief zijn als de maan voldoende zichtbaar is — wat bij dieren meer voorkomt — maar ook en vooral, dat ze in hun zenuwknopen al het vermogen moeten hebben om de variërende maanstand om te rekenen in de constante richting naar het water.

Zintuigen kunnen buitengewoon gevoelig zijn. Van vissen is het bekend, dat ze al reageren op concentraties geurstof van 10^{-14} milligram per gram water. Nog lagere concentraties, die zelfs met moderne apparatuur niet gemeten kunnen worden, schijnen door vissen te worden waargenomen. Ratelslangen hebben een daarmee vergelijkbare gevoeligheid voor temperatuurverschillen. Met een thermosreceptor, die zich tussen de ogen en de punt van de kop bevindt, nemen ze temperatuurverschillen waar van drieduizendste tot vijfduizendste °C. Met behulp van dit vermogen benaderen ze, 'gestuurd door de uitgestraalde warmte', 's nachts hun warmbloedige prooi.

Soms gebruikt een dier ook een serie van verschillende soorten prikkels in een bepaalde volgorde om tot het doel te komen. De mug bijvoorbeeld bepaalt voortdurend het waterdampgehalte van de lucht. In de buurt van een (transpirerende) 'prooi' stijgt dit. De mug volgt dan eerst de lijn van de toenemende vochtigheidsgraad. Daarna schakelt zij over op een andere vorm van waarnemen: het gehalte aan koolzuurgas (CO_2). Koolzuurgas wordt door de huid als ademend orgaan uitgescheiden. Het CO_2 -gehalte is voor de mug het 'landingslicht'. Is zij geland dan komt het steken, dat veroorzaakt wordt door een warmteprikkel. Het insect maakt vervolgens gebruik van een geurstof in het bloed om te bepalen of er een bloedvat is aangeboord en er dus met zuigen kan worden begonnen. Dieren maken van zeer veel verschillende soorten prikkels gebruik om zich hetzij in de ruimte, hetzij ten opzichte van hun voedsel, te oriënteren. Op welke manier ze dat doen, welke mechanismen er in het dier werkzaam zijn, wat het mechanisme is van de receptoren die de prikkels ontvangen, hoe die prikkels in het centrale zenuwstelsel worden verwerkt, is in veel gevallen nog niet duidelijk. Het meeste is nog bekend over het kijken en het luisteren, over de optische en de akoestische systemen. Bij het kijken maken de dieren altijd gebruik van gereflecteerd licht, dat uit een bepaalde bron komt, bijvoorbeeld van de zon. Het menselijk oog is in staat licht waar te nemen met een golflengte van 400-700 nm. Er zijn dieren die kortere golflengten kunnen waarnemen. Evenals het voor de mens zichtbare licht wordt licht met kortere golflengten door voorwerpen gereflecteerd. Dat is bij bloembladeren zelfs zeer sterk het geval. De honingbij maakt daar gebruik van. De facetogen van een honingbij reageren niet op rood licht (golflengte 700 nm), wel echter op straling met golflengten van 300 tot 400 nm. Bekend zijn de onderzoeken van Von Frisch over de oriëntatie van de honingbij. Hij heeft aangetoond dat insectenogen tot nog grotere prestaties in staat zijn. Bekend was dat de honingbij bij onbewolkte hemel met behulp van de stand van de zon in staat is om een voedselbron te lokaliseren en de plaats van die voedselbron door middel van de bijdans aan soortgenoten mee te delen. Nu bleek Von Frisch dat de



Figuur 86. Het polarisatiepatroon van de vier hemelstreken op een bepaalde tijd van de dag. De mate van zwarting geeft de hoeveelheid licht aan die wordt doorgelaten door het polarisatiefilter van Von Frisch

honingbij de plaats van een voedselbron ook nog via een dans kon mededelen als de hemel bijna geheel bewolkt was. Kleine stukjes blauw in de hemel zijn dan al voldoende. In deze situatie wordt de plaats van de zon bepaald door het patroon van het gepolariseerde hemellicht (figuur 86). Dit patroon ontstaat doordat het zonlicht langs de deeltjes strijkt, die in de hoogste atmosferische lagen aanwezig zijn en de blauwe kleur van de hemel veroorzaken. Een deel van dit licht is gepolariseerd. De hoeveelheid licht, die gepolariseerd wordt, hangt af van de hemelstreek: er ontstaat zo, afhankelijk van de plaats van de zon aan de hemel, een patroon van verschillende hoeveelheden gepolariseerd licht en van verschillende hoeken van polarisatie van het licht. Verplaatst de zon zich, dan wisselt de plaats van het polarisatiepatroon. Het bijenoog kan nu het percentage polarisatie en de polarisatiehoek waarnemen. Door een polarisatiefilter in de stralengang te plaatsen en dit filter te draaien kon Von Frisch de bijendans van richting veranderen. Gaf het polarisatiefilter het patroon weer van een andere hemelstreek, dan wezen de bijen door middel van hun dans deze nieuwe richting aan. Fysiologische onderzoeken aan het ommatidium (zie P-11) wettigen het vermoeden dat de analyse van het polarisatiepatroon plaats vindt in de gevoelige cellen. Het rhabdoom bestaat uit acht segmenten, overeenkomend met de door Von Frisch geconstrueerde polarisatiefilters. Deze acht segmenten fungeren waarschijnlijk als analysators, zoals we die in de fysica kennen, ieder rhabdoomsegment correspondeert met een lichtgevoelige cel.

We stoten hier op een buitengewoon ingewikkelde manier van informatie en communicatie en wel op een wijze die ons technisch aandoet, namelijk in een code. Een bij ontvangt een bepaald polarisatiepatroon en bepaalt hiermede de plaats van de zon zonder haar te zien. Dit wordt vastgelegd in het centrale zenuwstelsel en nog meer. De hoek die de vliegrichting ten opzichte van de lijn korf-zon moet maken om de voedselbron te bereiken wordt ook vastgelegd. Op een onbekende wijze wordt deze hoek gekoppeld aan de zwaartekrachtzin, zodat bij de dans dezelfde hoek ten opzichte van de zwaartekracht (verticaal) als een mededeling te voorschijn komt. Bij de werksters, die de dansende bij volgen, geschiedt hetzelfde maar nu in omgekeerde volgorde. Deze bijen vliegen onder de juiste hoek weg, maar als de zon niet te zien is, dient deze hoek vertaald te worden in een polarisatiepatroon, dat wil zeggen dat de bij net zo lang bijdraait totdat het juiste polarisatiepatroon, overeenkomend met de geleerde hoek door het oog ontvangen wordt. Een correctie treedt nog op door een nog totaal onbekende tijdzin. De stand van het polarisatievlak wordt in het centrale zenuwstelsel aan de hand van de verlopen tijd gecorrigeerd.

Behalve de richting kennen de bijen ook de afstand naar de voedselbron. Waarschijnlijk is deze opgemeten door op de heenweg de gebruikte energie als maat te gebruiken voor de afstand. Dit wordt gecodeerd in het centrale zenuwstelsel en aan de andere bijen tijdens de dans medegedeeld als kwispelingen van het achterlijf die met een bepaalde frequentie plaatsvinden.

De laatste jaren is het vermogen om gepolariseerd licht te zien en te gebruiken voor de oriëntatie bij meer dieren aangetoond. Al deze dieren behoren tot de geleedpotigen en zijn uitgerust met facetogen.

Akoestische methoden van lokalisatie zijn bekend geworden bij dolfinen en vleermuizen. Beide diersoorten zijn als het ware 'drukpratende' dieren. Zodra dolfinen op jacht gaan, schakelen ze over op hoogfrequente trillingen ter oriëntatie op buit of hindernissen.

Ze reageren op pulsen, die gemoduleerd zijn tussen 150 Hz en 120 kHz, bij een geluidssterkte van 40 db. De geluidsgevoeligheid van deze dieren komt overeen met de bandbreedte van de uitgezonden pulsen. Zo kunnen dolfinen met deze akoestische peilmethode een vis lokaliseren, die met de kop naar beneden aan de wateroppervlakte hangt. Waarschijnlijk is de zwemblaas met zijn grote geluidsweerstand verantwoordelijk voor de echo. Onbegrijpelijk is het dat deze lokalisatie van een prooi zo goed en selectief is: het regent echo's van de wateroppervlakte, de bodem en andere hindernissen.

Het opsporen van de prooi wordt nog verbeterd doordat de dolfinen stereofonisch peilen. Door de asymmetrische houding van de kop ten opzichte van de geluidsbron ontstaan faseverschillen (tijdsverschillen) tussen de door beide oren ontvangen signalen.

Deze tijdsverschillen zijn des te duidelijker naarmate de uitgezonden pulsen repeterend en met grote verscheidenheid van frequenties gegeven worden. Dit is hier het geval.

Ook vleermuizen geven een staccato van geluidsgolven.

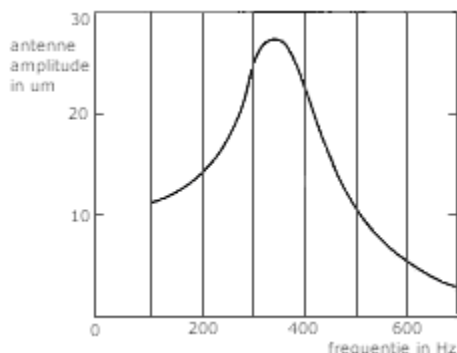
Behalve tijdsverschillen is het ook mogelijk intensiteitsverschillen te meten met beide oren. Er ontstaat dan een geluidsschaduw aan de zijde van de kop waar het van de geluidsbron afgekeerde oor zich bevindt. Deze schaduw treedt op vooral bij kleine golflengten met een breed frequentiespectrum.

Lokalisatie van een geluidsbron geschiedt door vogels op gelijke wijze. De ongepaarde wijfjes vinden op deze wijze de zingende en territoriumverdedigende mannetjes.

Typisch en biologisch functioneel is het, dat de alarmroep van vele vogels totaal anders is dan het zingen: een langzaam aanzwellend en vervolgens wegzakkend geluid met een zeer smalle frequentieband. Roofvogels krijgen geen geluidsschaduw — hun kop heeft bovendien hiervoor niet de goede afmetingen — en kunnen dus de alarmerende vogel niet lokaliseren. Soortgenoten lokaliseren de vogel ook niet: ze zoeken snel dekking voor het gevaar.

Mannelijke muggen vormen tijdens de schemering grote zwermen en zenden een vliegtoon uit van 500 Hz. Wijfjes die op een afstand van 1-2 meter passeren, worden door de mannetjes aangevlogen. Het passerende wijfje zendt een vliegtoon uit van 300 Hz. Deze toon wordt door de antennen van het mannetje geregistreerd; deze zijn afgestemd op 300 Hz (figuur 87). Aan de basis van deze antennen bevindt zich het Johnstonorgaan, waar de ontvangen frequenties omgezet worden in zenuwimpulsen.

Men kan de wijfjes imiteren met behulp van een luidspreker, viool of stemvork: de mannetjes komen er dan op af. Zelf kan men dit zoemende geluid met de mond imiteren. Binnen de kortst mogelijke tijd heeft men de mond vol met muggen.



Figuur 87. De gevoeligheid van de antennen van een mannelijke mug voor geluidstrillingen met een bepaalde frequentie. De grootste gevoeligheid ligt iets boven 300 Hz.

Er zijn nog meer voorbeelden van door dieren opgewekte 'signalen' die informatie moeten verschaffen over de omgeving. Gyrinus, het bekende 'schrijverke', veroorzaakt door zijn zwembewegingen op de oppervlakte van het water golven met een snelheid van 25 cm/sec. Deze golven gaan sneller dan de kever zelf en worden bij een golflengte van 2 cm zeer goed gereflecteerd door op het water liggende voorwerpen.

De frequentieverschuiving van uitgezonden en teruggekaatste golf wordt door twee grote tastorganen, die op het wateroppervlak liggen, opgevangen en de kever draait onmiddellijk af. Jagen we de kever zodanig op, dat de snelheid van de kever groter wordt dan die van de uitgezonden golf, dan botst het dier tegen de obstakels.

Sommige vissen zijn uitgerust met elektrische organen en hebben een elektrisch veld in de omgeving of vuren elektrische salvo's af. Verstoringen van het elektrische veld worden waargenomen door receptoren die zich aan de zijkant van het aalachtige lichaam bevinden (zie P-49).

De natuur beschikt in ieder geval over een groot aantal lokalisatiemechanismen, die in verband met de overlevingskansen van het organisme in zijn omgeving zeer verschillend zijn en op een verschillende hoogte van ontwikkeling staan. Geen van deze mechanismen is al volledig begrepen.

Gedragsstudies van het complete dier onder normale en abnormale omstandigheden zijn nodig om de oriëntatiemethoden beter te kunnen begrijpen. Tegelijkertijd moeten elektrofysiologische studies verricht worden over de verwerking van de gegevens door het zenuwstelsel van het organisme, om zo tot het ontwerpen van modellen te komen, die de gevonden wetmatigheden duidelijk voorstellen. Dergelijke modellen zullen van het grootste belang zijn voor de informatie-en communicatietechniek.

P-37 Inleiding gedragsleer

Wetenschappelijk onderzoek naar gedrag van dieren is meer dan het verzamelen van interessante voorvallen uit het leven van een dier. Centraal staan de volgende vragen: 'Wat is gedrag?' en 'Waarom doet een dier zoals het doet?'

Eenvoudig geformuleerd verstaan we onder gedrag de bewegingen die een dier maakt. Maar het begrip 'bewegingen' omvat meer dan lopen, zwemmen, kruipen, vliegen, etc. Ook bewegingen zoals ademen, eten, paren, spitsen van oren, geluid maken, van kleur veranderen, zich stil houden (niet bewegen!), zelfs inwendige veranderingen — die het gedrag erna beïnvloeden — vallen onder het begrip gedrag.

Nauwkeurige observatie en analyse dienen te leiden naar wat er in het dier gebeurt, zodat de gedragsstudie uiteindelijk leidt naar de mechanismen die het gedrag veroorzaken.

De vraag: 'Waarvoor doet een dier zoals het doet?' betekent dat men naar het effect, de zin, of de doelmatigheid van het gedrag vraagt. Alle gedragingen zijn van belang voor het voortbestaan van de soort. Voor een gedragspatroon zoals voedselzoeken is dit zonder meer duidelijk; voor andere is veel onderzoek vereist. Men vraagt dus eigenlijk naar de overlevingskansen van het dier en in het verlengde hiervan vraagt men naar de ontwikkeling van het gedragspatroon in de loop van de tijd; in hoeverre het gedrag aangepast is door voortdurende selectie in de loop van de evolutie.

De vraag: 'Waarom doet een dier zoals het doet?' betekent dat men vraagt naar de oorzaken van het gedrag*). Mechanisch gezien berust gedrag op de spierwerking

Waarvoor en waardoor worden in het taalgebruik abusievelijk vervangen door: Waarom. De vraag: 'Waarom doet een dier dit?' is onjuist.

ten gevolge van een serie zenuwimpulsen. De studie hiervan behoort tot het terrein van de fysioloog. Gedrag is complexer: de eenvoudigste gedragspatroon bestaan uit een gecoördineerd geheel van spiercontracties ten gevolge van een gecoördineerd geheel van series zenuwimpulsen.

Het zenuwstelsel werkt niet geheel op eigen initiatief: deels ontvangt het prikkels via de zintuigen, deels ontvangt het prikkels van binnen uit (honger, hormonen). En er is ook een zelfstandige, autonome werking.

Tot de vraagstelling van de gedragsleer behoort dus:

1. welke prikkels veroorzaken een bepaald gedrag en welke zintuigprocessen spelen hierbij een rol?
2. welke inwendige factoren spelen een rol bij een bepaald gedrag?
3. welke interactie bestaat er tussen deze in- en uitwendige factoren?

Twee foutenbronnen kunnen — ongewild — onze waarnemingen beïnvloeden en dienen vermeden te worden. De eerste is de 'subjectieve ervaring' van het dier en de 'subjectieve interpretatie' van de waarnemer. Kent het dier ervaringen analoog aan de onze? Geen bioloog die hier het antwoord op weet te geven. Hij bepaalt zich tot strikt wetenschappelijke waarnemingen en onderzoek naar de mechanismen verantwoordelijk voor het gedrag. Hij weet niet of een dier aanvalt omdat het 'boos' is of een 'woedeaanval' heeft. Men mag niet vermenschelijken (anthropomorfie)!

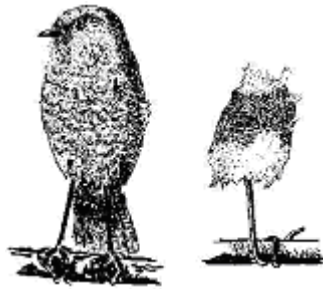
De tweede is de verkeerde interpretatie van het 'waarom'. We spreken te snel over het 'nut' van het gedrag en verslijten dit voor de oorzaak van het gedrag. Een misvatting die mogelijk voortkomt uit het feit dat wij vooruit denken en ons gedrag wél bepaald wordt doordat we van te voren bedenken wat we gaan doen en waarom we het doen.

Het gedrag kan in dienst staan van een functie op lange termijn; de veroorzaking wordt echter bepaald door in- en uitwendige prikkels, bijvoorbeeld de functie van de balts, paring, broedzorg staat in dienst van de instandhouding van de soort. Ze wordt echter veroorzaakt door inwendige prikkels (hormonen) en uitwendige prikkels (licht, temperatuur, signalen door de partner gegeven, etc.).

De methode van onderzoek is nu de volgende:

1. het maken van een **ethogram**. Dit is een zo compleet mogelijke beschrijving van het gedrag van een dier (soort); een inventarisatie van de omschreven bewegingen. Gedurende de loop van het onderzoek zal steeds blijken dat deze omschrijving incompleet is: Het ethogram wordt dus voortdurend herschreven en gecompleteerd.
2. het uitvoeren van **experimenten** via de probleemstelling verkregen uit het ethogram en daarbij behorende hypothese.
3. het uitvoeren van **vergelijkende gedragsstudies** van een groep systematisch verwante soorten. Dit wordt vooral gedaan aan soorten die moeilijk toegankelijk zijn voor experimenten. Het leidt tot inzichten over de evolutie van gedragspatronen en eventueel homologiseren van bewegingen.
4. uiteindelijk onderzoek naar de **inwendige situatie** van het dier, waardoor het dier 'gemotiveerd' is, dat wil zeggen gevoelig voor de uitwendige prikkels. Verschillende gedragspatronen, onderdelen van het gedrag, blijken hiërarchisch gerangschikt te zijn (territoriumverdediging, seksueel gedrag, nestbouw, broedzorg, voortplanting). De onderdelen blijken ook een verschillende drempelwaarde te hebben voor gelijke prikkels.
5. onderzoek naar de **functionele betekenis** van het gedrag als instandhouding van de soort (survival value).
6. onderzoek naar de *ontwikkeling* van het gedrag.

Het vak met deze probleemstelling en methodiek heet: **ethologie**.



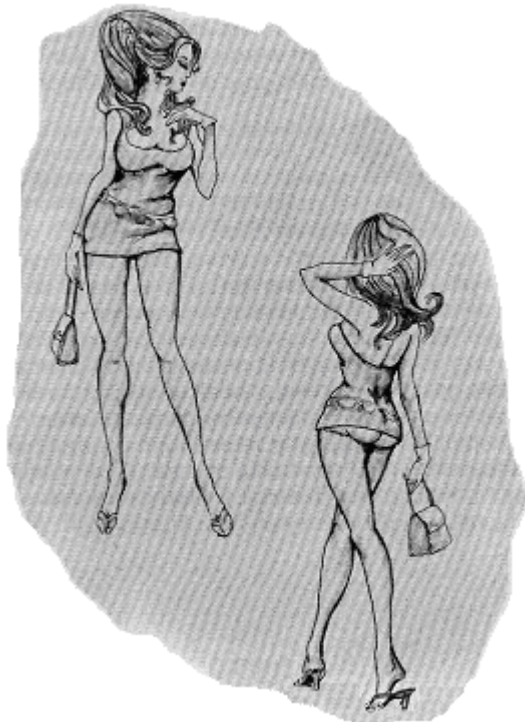
Figuur 88. Links: een onvolwassen roodborst zonder rode keelvlak. Hierop wordt door een territorium bezittende roodborst geen aanval gedaan. Rechts: een bosje rode veren wekt wel een aanval op van een territorium bezittende roodborst (n. Lack, 1943).

Bij een territoriumverdedigende roodborst heeft plaatsing van een opgezette roodborst in het territorium tot gevolg dat de eigenaar de opgezette roodborst aanvalt en uit elkaar plukt.

Onderzoek met behulp van modellen naar wat nu de eigenaar doet aanvallen leverde als uitkomst: rode keel of borstvlak. Alle onderdelen zoals kop, vleugels, kop met vleugels, zelfs een egaal bruine roodborst (juveniel kleed!) waren niet in staat de eigenaar te verleiden tot een aanval. Wél een bosje rode veren of een prop watten voorzien van een rode vlek (figuur 88). Men noemt de rode vlek: **signaalprikkel** (= sleutelprikkel = stimulus = auslöser = releaser) en de daarbij behorende handeling: **instincthandeling** (figuur 89).

Signaalprikkel is gekarakteriseerd door de vorm, de grootte, de kleur, de beweging en het aantal. Wanneer één eigenschap overdreven wordt spreekt men van een supra-normale prikkel, die het bijbehorende gedrag in een veel sterkere mate ontketent dan de normale prikkel.

Zo wordt de broeddrang bij een scholekster sterker ontketend door een ei van een struisvogel dan door zijn eigen vier eieren. Seksuele supra-normale prikkels worden in de reclame veel gebruikt.



Figuur 89. Deze figuren zijn ontleend aan een felicitatiekaart. Bij de linker figuur stond: 'Je hebt nu nog zoveel voor de boeg' en bij de rechter figuur op de achterzijde van de kaart stond: 'en toch ook al aardig wat achter je'.

Figuren en tekst bieden sleutelprikkel. Welke sleutelprikkel worden hier geboden en zijn deze supranormaal?

Er zijn twee hypothesen:

1. de signaalprikkel ontketent het gedrag in die zin dat de prikkel onverbrekelijk verbonden is met dit gedrag (stimulus/auslöser-reaktion).
2. in het dier liggen allerlei mogelijke reacties klaar die elkaar blokkeren (inhibitie). De prikkel deblokkeert die éne reactie, die dus tevoorschijn komt (releasing).

De instinctieve reactie zou dus optreden doordat een 'reactie – onderdrukkend mechanisme' door de prikkel opgeheven wordt (en door de combinatie van die prikkel met de 'krachten' van hormonen en van hogere zenuwcentra).

Opmerking: Gedrag wordt in de loop van de individuele ontwikkeling opgebouwd. Gedrag heeft een genetische basis dat wil zeggen dat het zich slechts kan ontwikkelen met behulp van in de genen vastgelegde informatie. Deze informatie ligt klaar als een soort 'blauwdruk'. Het is echter nodig dat hierbij informatie — door het individu opgedaan — wordt verwerkt: *ervaring*. Leerprocessen spelen dus een grote rol. Men kan daarom moeilijk meer spreken van aangeboren gedrag (instinct), omdat men steeds te maken heeft met gedrag als resultaat van een nauwe wisselwerking (integratie) van genetisch vastgelegde zaken en opgedane ervaring. In dit opzicht is de term instinct en instincthandeling onjuist.

Een gans zal een buiten het nest liggend ei met behulp van haar snavel naar binnen rollen. Zij zet de snavel achter het ei en door de hals in te trekken en tevens zijdelingse bewegingen te maken rolt het naar de borst in het nest. Dit kan men imiteren door een ei met behulp van een potlood naar zich toe te rollen. Verliest de snavel het contact met het ei dan vallen de zijdelingse bewegingen uit en de snavel wordt star naar binnen-getrokken. Deze handeling bestaat uit twee componenten: het intrekken van de hals is een 'aangeboren' patroon (*erbkoördination*) en de zijdelingse bewegingen van de kop en snavel: de *taxis*, die de starre handeling *adaptief* maakt aan de vorm van het ei, terrein-omstandigheden, etc. De prikkel voor het strekken van de hals is 'ei buiten het nest', de prikkel voor de *taxis* 'variërende tastprikkel tegen de onderkant van de snavel'. Volgens Lorenz bestaat een instincthandeling uit een *erbkoördination* en een *taxis*.

Twee hanen op de gemeenschappelijke grens van hun territorium staan tegenover elkaar: de waarnemer verwacht ieder ogenblik een aanval of de vlucht van één van beide. Geen van beiden treedt op. Plotseling begint een van de hanen (of allebei) steentjes op te pikken, maakt slikbewegingen, maar laat het steentje vallen (figuur 90). Dit gedragspatroon herhaalt zich enige malen zij het met wisselende intensiteit. De hanen draaien om en lopen rustig terug hun eigen gebied in. Op de grens van het territorium waren de prikkels aanwezig én voor de aanval op de tegenstander én voor de vlucht voor de tegenstander.



Figuur 90. Territoriumgevecht bij hanen. Aan de grens van de twee territoria treedt oversprong steentjes-pikken op. Links een hogere intensiteit dan rechts (n. N. Tinbergen, 1946).

Twee antagonistische systemen werden gestimuleerd en geven aanleiding tot gelijktijd optredende, maar tegengestelde motoriek (de haan staat stil). Er is in het dier een **conflictsituatie**. In een dergelijke interne situatie treedt een gedragspatroon op dat niet tot het mechanisme behoort dat geactiveerd is; de geblokkeerde energie zoekt een uitweg via een ander systeem; springt over op voedselzoeken: **oversprongbeweging** (displacement reaction).

Bij zwakke intensiteit van het conflict treedt een zwakke intensiteit op van oversprong: **intentiebeweging**, bijvoorbeeld de haan kijkt naar de grond en buigt alleen de kop naar beneden. Ook in een normaal gedragspatroon kent men zwakke intensiteiten, die nauwelijks waarneembaar kunnen zijn.

We spreken van autochtone prikkels en handelingen en bij oversprong van allochtone handelingen. Ook bij het uitblijven van een adequate prikkel treedt oversprong op, bijvoorbeeld wanneer het mannetje bij de balts niet de juiste prikkel van het wijfje ontvangt (omdat zij niet voldoende gemotiveerd is) voor de volgende handeling (figuur 91).



Figuur 91. Kluut, Links: oversprong-poetsen tijdens de balts. Rechts: een vrouwtje in copulatiehouding (n. Makkink, 1936).

Als oversprongbewegingen treden meestal handelingen op die behoren tot gedragspatronen met een lage drempelwaarde dat wil zeggen die veel uitgevoerd worden in het dagelijks leven van het dier, zoals: schoonmaken, voedselzoeken, nestbouwen en slapen. Als oversprongbewegingen uit de categorie van het schoonmaken zien we veren poetsen en snavel 'wetten' bij vogels, haren krabben bij zoogdieren en defaecereren. Zuigen bij zoogdieren, steentjes pikken bij vogels en de snapbeweging bij reigers komen voor als oversprong-voedselzoeken. Het strootje rapen bij vogels, het grastrekken bij meeuwen en het zandhappen van de stekelbaars zijn oversprong-nestbouwhandelingen. Geeuwen, rekken en zelfs slapen komen uit de categorie slapen (figuur 92).



Figuur 92. Scholekster. Oversprong-slapen tijdens een gevecht (n. N. Tinbergen, 1951).

Bij de mens treffen we als oversprong-schoonmaken aan: het 'clean-shaven' gebaar (=baardkrabben), het achter de oren krabben, het door de haren strijken, het rammelen met sleutels of los geld (= krabbeweging). Als oversprong-voedselzoeken: het zuigen op een potlood of sigaret en het kauwen op een potlood. Vooral met een zwakke intensiteit zien we het oversprong-voedselzoeken nogal eens in de vorm van het langs de lippen gaan met een potlood of als het tuiten van de lippen. Het geeuwen is dikwijls oversprong-slapen.

In de loop van de evolutie hebben deze oversprongbewegingen en vooral de intentiebewegingen een *secundaire signaalfunctie* gekregen. Ze zijn **geritualiseerd**. Ze hebben in bovengenoemde situatie van grensconflicten een **dreigfunctie** gekregen (dreigen van dieren is geritualiseerde oversprong). Bij stekelbaarzen is dit het begin van het zandhappen: op de kop gaan staan om naar beneden te zwemmen. Hierbij wordt dan de zijkant naar de tegenstander gekeerd en de buikstekel aan die zijde uitgestoken



Figuur 93. Vuurkeelcichlide in dreighouding. Het frontale oppervlak wordt verbreed door de kieuwdeksels, die vuurrood zijn, op te zetten. Bovendien worden twee 'ogen' getoond die eveneens een dreigfunctie (concentrische cirkels) hebben (n. N. Tinbergen, 1946).



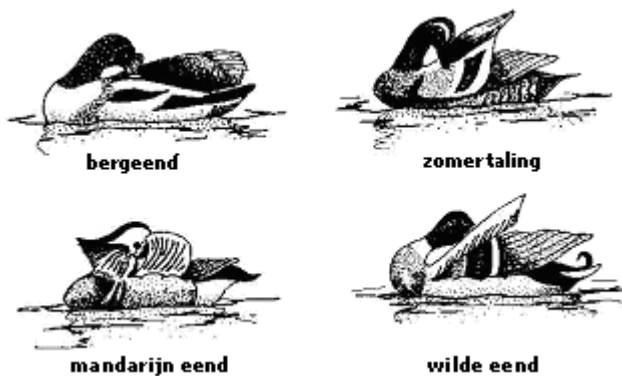
Figuur 94. Dreigende roodborst (rechts) tegen een indringer in het territorium. De eigenaar zet de keel- en borstveren op en toont deze in de richting van de hoger zittende opponent door achterover te buigen. De indringer heeft een vluchthouding: maakt zich smal door de veren aan te drukken (n. Lack, 1943).

Karakteristiek voor vele dreigbewegingen (figuur 93 en 94) als geritualiseerde oversprong is dat:

1. de intentie beweging 'verstard' is vergeleken met de normale autochtone beweging.
2. de beweging wat 'overdreven' uitgevoerd wordt.
3. op de door de oversprong aan de tegenstander getoonde delen zich kleurpatronen ontwikkeld hebben met duidelijke signaalfunctie.
4. deze bewegingen als signaal een oppervlakte-vergroting door een bepaalde morfologische structuur teweeg brengen.

Voorbeelden zijn in de literatuur genoeg te vinden. Eenden maken een intentiebeweging van poetsen: de kop verdwijnt achter de vleugel, de vleugel is die aan de kant van de tegenstander en wordt opgetild gehouden waarbij de gekleurde spiegel gespreid getoond wordt (figuur 95).

Denk wat morfologische structuren betreft aan het *seksuele dimorfisme*, vooral door sterkere kopbehang, uitsteeksels zoals horens en geweien. En bij de mens is er het 'clean-shaven' gebaar (baardkrabben); alleen de man doet dit!



Figuur 95. Geritualiseerd oversprong-poetsen tijdens de balts bij verschillende eendensoorten (n. Lorenz, 1941).

Functioneel zijn deze aspecten van het gedrag te begrijpen. Ze verhinderen werkelijke conflicten tussen soortgenoten; het zou niet bevorderlijk voor het voortbestaan van de soort zijn indien ze elkaar uitmoordden.

Een ander geanalyseerd aspect van het gedrag is dat veel gedragingen, die als één geheel gekarakteriseerd worden in een bepaalde cyclus, in werkelijkheid uit twee componenten bestaan die tegengesteld zijn aan elkaar. Ze brengen het dier niet in conflict met zichzelf, omdat de componenten afwisselend optreden. Men spreekt van ambivalentie.

Zo bestaat het 'zigzaggen' van de stekelbaars naar het vrouwtje, uit een component naar het wijfje toe (agressie) en een van het wijfje af (seksueel). De waarnemer ziet één gedragspatroon: zigzaggen. De componenten wisselen echter in lengte al naar gelang de motivatie van het dier; bij hogere agressie is de component naar het wijfje toe langer. Er bestaat dus een vloeiende overgang van rechtstreeks naar het wijfje (echte agressie) via een klein aantal afbuigingen naar de volledige zigzag (echte balts).

Waarschijnlijk is de juiste balans in de ambivalentie voor het wijfje het juiste signaal om te reageren, zodat de cyclus van handelingen vervolgd kan worden. Op de hierboven geschetste wijze beschikt het dier over een collectie gedragspatronen die het dier in iedere situatie in staat stellen tot communicatie met zijn soortgenoten. Er is een soortspecifieke gebarentaal.

Tenslotte is een onderdeel van de gedragsleer de studie van de leerprocessen. De term 'aangeboren' gedrag doet denken aan een onveranderlijk patroon dat het dier iets geeft van een automaat. Niets is minder waar (zie opmerking pagina 120). Wanneer vinken grootgebracht worden zonder de aanwezigheid van soortgenoten zingen zij een veel simpeler melodie. Ze moeten om een volledige zang te produceren opgroeien met soortgenoten. Zulke geïsoleerd gehouden vinken kunnen op een gegeven moment hun zang niet meer vervolmaken.

Katten vangen niet altijd muizen. Jonge katten vangen deze pas indien ze oudere katten dit meermalen hebben zien doen.

Zeehonden moeten leren hun prooi te vangen en onder water door te slikken.

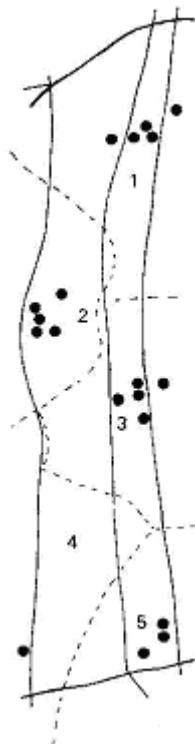
Leerprocessen treden ook op bij de ingewikkelde structuren die een dier gebruikt voor zijn oriëntatie.

P-38 Het territorium en de bepaling van de bevolkingsdichtheid bij vogels

a. De territoriumtheorie

In zijn boek *The Origine of Species* heeft Charles Darwin (1859) zeer veel gegevens verzameld over het vechten bij de dieren. Deze gegevens heeft hij in dit boek aangevoerd om zijn theorie over het ontstaan der soorten (afstamings-theorie) te bewijzen. In het kort komt zijn redenering hierop neer, dat de mannetjes vechten, dreigen en geluiden maken opdat de wijfjes in staat zullen zijn onder de aanwezige mannetjes een keuze te doen. Een wijfje zal — volgens Darwin — de beste vechtersbaas en/of zanger uitkiezen. Hoe beter een mannetje bij de dieren vecht, dreigt of zingt, een des te betere huwelijkskandidaat is het. Het doel is duidelijk: alleen bij de sterkste dieren is het voortbestaan van de soort verzekerd. Darwin beweerde dus, dat er door de mannetjes gevochten en gezongen wordt om de wijfjes. Een voorstelling van zaken, die zoals het volgende aan zal tonen veel te simpel is. H. Howard (1920) was de eerste, die hiertegen bezwaren aanvoerde. De voornaamste hiervan was, dat er zeer veel door mannetjes gevochten en gezongen wordt zonder dat er wijfjes aanwezig zijn. En wil er gevochten worden om 'iets', dan is toch een eerste vereiste, dat dat 'iets' aanwezig is.

Vele mannelijke zangvogels, zoals de karekiet, nachtegaal, fitis en tjiftjaf keren eerder terug uit hun overwinteringsgebied dan de wijfjes. Er wordt druk gezongen en gevochten totdat de wijfjes terug zijn. Deze handelingen moeten dus een andere betekenis hebben. Howard onderzocht zeer veel vogels in de overgang van de winter naar het voorjaar, dat wil zeggen in het begin van de voortplantingsperiode. Wat hij heeft waargenomen komt in het algemeen op het volgende neer: De meeste vogels leven in de winter in troepen. In het voorjaar zien we, dat de mannetjes in de ochtenduren het sociale verband verlaten. Ze gaan ergens zitten zingen. In deze tijd zijn ze onverdraagzaam jegens hun mannelijke soortgenoten. Aanvankelijk is deze tijd nog maar zeer kort en voegen zij zich later op de dag weer bij de troep. Het beste is dit te zien bij troepen vinken en mezen in het voorjaar. Ook bij troepen zilvermeeuwen, kokmeeuwen, sterns en scholeksters op het strand kan men dit waarnemen. Alleen treedt hier geen zang op, maar verblijven zij kort op de toekomstige nestplaats. Naarmate het voorjaar vordert worden de zangperioden steeds langer. Op den duur keren de mannetjes niet meer naar de troep terug, maar blijven in de omgeving van de zangplaats rondzwerven; zij worden tamelijk honkvast. Men kan ze iedere morgen op dezelfde plaats of in de directe omgeving terugvinden, hetgeen vergemakkelijkt wordt doordat zij hun aanwezigheid laten blijken door hun luide zang. Vreemde mannetjes worden door luider zingen en vertoon van hun opvallende kleurpatronen verjaagd. Zang en kleur hebben een dreigfunctie. Echte gevechten zijn zeldzaam; het blijft meestal bij schermutselingen. Het gebied, dat zodoende eigendom van één mannetje wordt noemt Howard een **territorium** (figuur 96).



Figuur 96. Territoria van zanglijsters. Kralingerhout-Rotterdam. Inventarisatie, J. Marquenie, april-mei 1947. Proefvak 3; schaal 1:2500; oppervlak 37 ha. Gemengd loofhout met enkele sparren, hoogte 5-20 meter. Struik en kruidlaag bijzonder dicht tot ijl. Voor de bepaling van deze territoria zie figuur 101.

Een ongeveer analoge geschiedenis speelt zich af bij de Cichliden, een tropische roofvissenfamilie, waartoe de bekende maanvissen behoren. Evenals bij het bekende 3-doornige stekelbaarsje treft men dit ook aan bij mezen, speciaal de koolmees en de geelgors.

De wijfjes verspreiden zich later over het terrein en voegen zich dan bij de mannetjes, zodat ieder territorium door één paartje bezet wordt. In het begin is de ligging van het territorium nog niet vast; de grenzen zijn nog vaag. Maar met het vorderen van het seizoen wordt dit gebied beter afgebakend. Slechts enkele mannetjes slagen er nog in terreinen van aaneengrenzende territoria te ontfutselen of het gebied van een rivaal in beslag te nemen. Het gehele biotoop wordt op die manier in stukken verdeeld onder een maximaal aantal mannetjes. De territoria hebben een zekere minimumgrootte, die niet overschreden wordt.

Sommige onderzoekers twijfelen hieraan op goede gronden. Het zou belangrijk zijn dit te onderzoeken en deze minimumgrootte te bepalen. Welke factoren bepalen deze grootte? (Soort, terrein, begroeiing, voedsel, etc.).

Howard kende nu aan de zang en aan het vechten de volgende betekenis toe: de vogel stelt een zeker gebied rond zijn toekomstig nest veilig als jachtgebied, opdat de voedselvoorziening verzekerd is. N. Tinbergen, de grondlegger van een nieuwe richting in de studie van het gedrag der dieren: de ethologie, stelde het probleem scherper.

Waarvoor vechten de dieren eigenlijk en wat is vechten?

De laatste vraag is makkelijker te beantwoorden dan de eerste. Het effect van een handeling kan door ons geconstateerd worden. Vechten is dan te definiëren als een aantal handelingen, die uitgevoerd worden en waarvan het effect is, dat de deelnemers aan deze handelingen zover mogelijk van elkaar vandaan komen: een van de twee moet het veld ruimen. De dieren worden dus over de ruimte verdeeld. Of dit het doel is, is niet zo gemakkelijk vast te stellen. Wil men dit te weten komen (het antwoord op de eerste vraag) dan is het noodzakelijk soort voor soort goed te bekijken en zo nodig onderling te vergelijken. Het meeste succes behaalt men door een soort onder de loep te nemen en later uit te breiden met de meest verwante soorten.

In de regel zal er om iets gevochten (gezongen) worden. Er is bij de dieren een bepaald 'interessecentrum'. Het gevecht zal zich afspelen in de directe omgeving van het omstreden voorwerp. Het is dus — gezien de voorgaande regels — niet noodzakelijk, dat er gevochten of gezongen wordt in het territorium. Er kunnen gevechten optreden buiten het territorium (Howards' jachtgebied) en zelfs zonder dat. Zo vechten kluten en bergeenden en futen buiten hun territoria. Bij de sneeuwgorst treden er gevechten op tussen de wijfjes, wanneer er een mannetje aanwezig is.

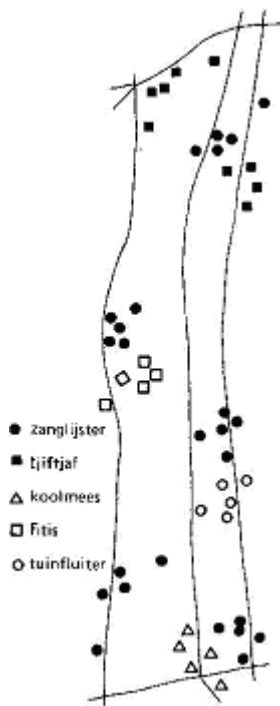
Het gevolg is hier, dat er ook een territorium ontstaat. Het territorium is hier het veilig gemaakte gebied rond het omstreden voorwerp. Bij Howard was het territorium het *doel* van de handelingen, bij Tinbergen is het het *gevolg* van de handelingen; een voornaam of een toekomstig gevolg. Een mooi voorbeeld is in dit verband het territorium van de bittervoorn. Deze vecht om het bezit van een levende zoetwatermossel: de toekomstige plaats voor de eieren. Het gebied rond de mossel wordt vrij gehouden van rivalen. Het merkwaardige is nu, dat het territorium 'wandelt'; daar de mossel zich steeds verplaatst. Hetzelfde verschijnsel doet zich voor bij zoogdieren, die in sociaal verband leven. Herten verdedigen een kudde hinden. Het sneeuwgorstwijfje het rondwandelende mannetje. Wanneer Howards' definitie juist zou zijn, moeten we immers ook gevechten tussen de wijfjes verwachten. Deze zijn slechts in enkele gevallen geconstateerd. Zo zijn de voorwerpen waarom gevochten wordt vele: het mannetje, het wijfje, het voedsel, een nestplaats, een slaapplaats, etc. In het algemeen zullen het in het voorjaar situaties zijn nodig voor de voortplanting. Men kan dus soorten verwachten, die een uitgesproken territorium hebben, maar ook die het zonder dat doen.

Bij de territoriumbezitters zal de waarde van een territorium van soort tot soort verschillen.

Bij de blauwe reiger betekent een territorium de plaats van een nest of de plaats waar een nest gebouwd kan worden. In het algemeen geldt dit voor elke kolonie vogels: sterns, meeuwen, aalscholvers, lepelaars, roeken, mussen, spreeuwen. Voor de torenvalk is het de plaats, waar een oud kraaiennest ligt. En voor de kauw en de mus de plaats van een holte, geschikt om een nest in te bouwen. Bij de sneeuwgorst is het, zoals we reeds zagen, de plaats van het mannetje en bij de bittervoorn die van de mossel. Het onderzoek aan de zilvermeeuw bracht nog een andere betekenis aan het licht. Daar is het niet de nestplaats; deze zijn in overvloed aanwezig. Eveneens is het geen voedselreservoir; het voedsel wordt op zee gezocht. Voor de paarvorming is het ook niet belangrijk, paarvorming geschiedt op de 'soos', buiten de territoria, op een gemeenschappelijk grondgebied. Tinbergen acht het waarschijnlijk, dat door de vestiging van territoria de nesten en daardoor de eieren en jongen van de diverse vogelparen in de kolonie ver uit elkaar komen te liggen. Roofdieren hebben het daardoor moeilijker bij het roven van eieren en jongen, zeker wanneer zij steeds aangevallen worden door alle bewoners van de kolonie. Bij beschermde kolonies liggen de nesten dichter op elkaar dan bij onbeschermde kolonies. Voor de grote karekiet betekent een territorium een terrein met rechtopstaande plantedelen (nodig voor het toekomstig nest).

Een ander voordeel van de territoria is, dat de vorming van de paren rustig verlopen kan. Rivalen dringen immers niet binnen. Bij veel vogels mogen de jongen niet te lang alleen gelaten worden. Vooral in de eerste dagen van hun bestaan. Wanneer de ouders voedsel gaan zoeken zal natuurlijk een behoorlijke voedselvoorraad de tijd, dat de jongen alleen moeten zijn erg bekorten. Reden waarom Howard aan zijn definitie vasthield.

Soms vestigen wijfjes in de winter een territorium, waarvan de betekenis wel die van een voedselvoorraad zal zijn. Zodra het voorjaar aanbreekt geven zij het territorium op. Dit is het geval bij de roodborst en de winterkoning.



Figuur 97. Territoria van diverse zangvogels in hetzelfde gebied als figuur 96 en op hetzelfde tijdstip. Voor het bepalen van deze territoria zie figuur 101.

Om nog meer redenen is er kritiek uitgeoefend op Howard's definitie. Het blijft onbegrijpelijk waarom de territoria zo groot zijn. Meestal is de voedselvoorraad vele malen groter dan de bezitter en zijn gezin op kan. Het is ook moeilijk te verklaren waarom alleen soortgenoten verjaagd worden. Er zijn vele soorten, die hetzelfde eten en elkaar rustig verdragen binnen de territoria. Zelfs kan de ene soort een territorium vestigen in het territorium van de andere soort; in werkelijkheid overlappen de territoria elkaar (figuur 97). Alleen nauw verwante soorten in dezelfde niche verdragen elkaar niet. De vink en de kneu eten hetzelfde; de vink vestigt een territorium, de kneu niet. Onverklaarbaar — met de voedselverklaring — is, dat vele vogels een territorium vestigen in de herfst en de winter, dit weer verlaten om bij hun terugkeer uit hun overwinteringsgebied opnieuw te bezetten. De koolmees en de roodborst zijn hier voorbeelden van.

Waarschijnlijk dienen de herfstterritoria om de nu met jongen vermeerderde bevolking zo snel mogelijk te verspreiden (dispersie). Er treedt dan vijandschap op tegen de eigen jongen.

Lack beweert, dat de voedselvoorraad niet van belang kan zijn, ondanks het feit dat de jongen niet lang alleen gelaten kunnen worden. De tijd is dan bepalend en niet de ruimte.

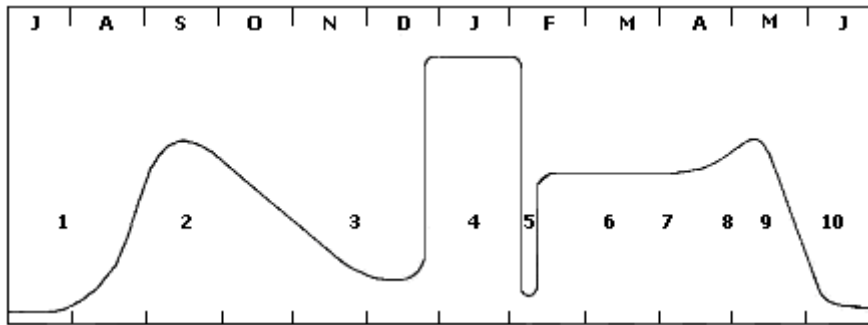
Uit het voorgaande zal het duidelijk geworden zijn, dat we het begrip territorium met de nodige voorzichtigheid dienen te hanteren. Bij verschillende soorten kan het iets verschillends betekenen. Een aansporing te meer om dit eens uit te zoeken. Onze kennis is nog zeer fragmentarisch. Een veilige methode is één vogel, hoogstens twee of drie verwante, intensief te onderzoeken. Een fraai voorbeeld geeft het onderzoek over de koolmees. De koolmees broedt ieder jaar binnen een bepaald gebied (broedtrouw). Men noemt dit het *domicilie*. Er wordt in dit gebied gebroed en geslapen. Domicilies van verschillende koolmezen kunnen elkaar zelfs overlappen! De domicilies worden reeds in december gekozen en zijn constant van afmetingen. Het gebied, waar de koolmees voedsel zoekt noemt men de 'zwerfruimte' (range). De zwerfruimte is niet scherp begrensd en is groter dan het domicilie.

Bij grote koude of voedselgebrek kan de zwerfruimte zich uitbreiden: de vogel komt in de nabijheid van de menselijke woningen als vaste bezoeker van het daar aangeboden voedsel. Een ieder kent dit verschijnsel uit de winter. Het domicilie ligt meestal centraal in de range. Vijandelijkheden treden tussen de bewoners van aan elkaar grenzende of overlappende domicilies en zwerfruimten niet op. Paarvorming treedt in het voorjaar op tussen twee vogels van aaneengrenzende of overlappende domicilies. Dan pas wordt er een territorium gevestigd, dat wil zeggen een bepaald gedeelte van het domicilie wordt verdedigd tegen soortgenoten. De grenzen zijn zeer scherp, ieder jaar liggen ze weer anders; zelfs kunnen ze bij het tweede legsel anders liggen dan bij het eerste.

Hoewel er dus het een en ander vastzit aan het begrip territorium en vooral aan de betekenis daarvan mogen we in het algemeen aannemen dat een vogel in het voorjaar een territorium vestigt. Hoe vestigt een vogel zijn territorium? Door zijn zang! Hoe mooi een vogel ook zingt en hoe aangenaam het ons in de oren klinkt hij doet het niet om de schoonheid en nog minder als teken van geluk of blijdschap. We kunnen dit zelf constateren. Iedere vogel zingt slechts in zijn eigen territorium. Jagen we hem voorzichtig op, dan keert de vogel luider zingend op een gegeven moment terug, 'aan de grens van zijn territorium', om op zijn oude plaats of daar in de buurt verder te zingen. Men krijgt een zingende vogel niet uit zijn territorium. Beter ziet men de functie van de zang, wanneer een rivaal te dichtbij komt. De eigenaar begint dan steeds luider te zingen en de indringer vlucht hierop weg. Men kan dit aantonen door het geluid na te bootsen of via een bandrecorder te reproduceren.

Ook kooi-experimenten toonden aan, dat de zang een agressieve functie heeft.

Gekooide roodborsten reageerden prompt op een zingende nieuweling buiten de kooi. De nieuweling verdween, zodra de kooivogel luid begon te zingen. En dat



Figuur 98. De zangactiviteit van de roodborst gedurende een jaar.
 1 = rui, 2 = herfstterritorium, 3 = vroege winter, 4 = territorium, ongepaard, 5 = paarvorming, 6 = nestbouw, 7 = eieren, 8 = jongen, 9 = dispersie, 10 = rui (n. Lack, 1943).

terwijl ze elkaar niet eens gezien hadden en de kooivogel het gebied rond de kooi nooit zou betreden.

Aan de andere kant heeft de zang een lokkende werking op de wijfjes. Zodra de paren gevormd zijn neemt de zang af, om alleen nog te exploderen wanneer een mannelijke indringer zich vertoont of laat horen (figuur 98). Het nuttig effect is dus zeer groot.

Echte gevechten worden steeds voorkomen.

Nicholson geeft de volgende definitie voor vogelzang: Vogelzang is een aanhoudende, min of meer onderbroken herhaling van één of meer noten, die op herkenbare wijze gerangschikt worden tot een voortdurend soortspecifiek type, welke door het mannetje gebruikt wordt als teken van zijn onafhankelijke heerschappij. Iedere andere zanguiting wordt door Nicholson "een sub-zang genoemd. Bijvoorbeeld de trekroep, alarmroep, imitaties en de wijfjeszang (!).

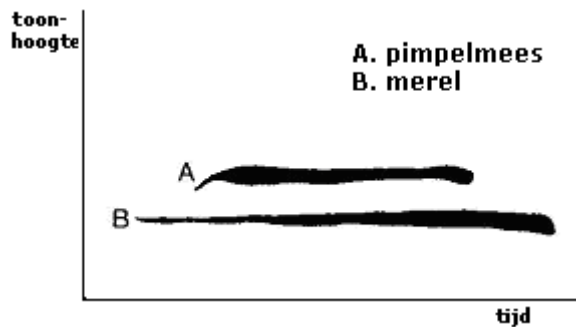
Van de dierengeluiden kunnen zogenaamde sonogrammen gemaakt worden. In figuur 99 is een sonogram van de zang van een vink afgebeeld. Het dient als muziekschrift gelezen te worden van links naar rechts. De hoogte boven de basislijn geeft de toonhoogte aan en de afstand langs de basislijn geeft de tijdsduur aan.

Een dergelijke zang van snel elkaar opvolgende trillers met een groot toonhoogteverschil heeft de functie van lokroep of territoriumzang en kan duidelijk gelokaliseerd worden.

In figuur 99 is ook het sonogram weergegeven van een alarm slaande vink. Een dergelijk geluid, bestaande uit maar enkele op gelijke toonhoogte blijvende kreten, werkt alarmerend op soortgenoten en andere vogelsoorten. Vandaar dat alarmroepen van vele vogelsoorten zoveel op elkaar lijken. Beginnende vogelwaarnemers



Figuur 99. Sonogram van de zang (links) en de alarmroep (rechts) van een vink. Vergelijk met figuur 100.



Figuur 100. Sonogram van de alarmroep van een pimpelmees en de merel. Vergelijk met figuur 99.

veroorzaken veel alarm en vinden de vogels zo moeilijk uit elkaar te houden op de geluiden. Deze geluiden zijn moeilijk te lokaliseren: vele roofvijanden horen ze niet. Tot slot zijn in figuur 100 de sonogrammen van twee niet-verwante vogels weergegeven bij het naderen van een havik. Alle twee klinken ze als een schril 'sie-sie-sie' en zijn bijna niet te onderscheiden van de alarmkreet van de vink. Vergelijk het sonogram en functie van een 'herkenningsfluitje' met dat van het 'geluid' van een ziekenwagen.

Het is niet alleen de zang, waardoor de vogel de aandacht vestigt op het bestaan van zijn territorium. Vele vogels ondersteunen hun gezang met een opvallend gedrag.

De leeuwerik voert tijdens zijn zang een opvallende vlucht uit: al zingend vliegt hij hoger en hoger om in een strakke lijn luid zingend te dalen. Tureluurs, grutto's en Kieviten voeren eveneens bepaalde vluchten uit over en langs de grenzen van hun territorium.

Bekend is het 'geratel' van de nachtzwaluw, waarbij vliegend de witte vleugelspiegels getoond worden. Het 'geblaas' van de snippen ontstaat door de luchtstroom, die de pennen van de staart doet vibreren tijdens de vlucht. De spechten timmeren op een dode meotrillende boomtak.

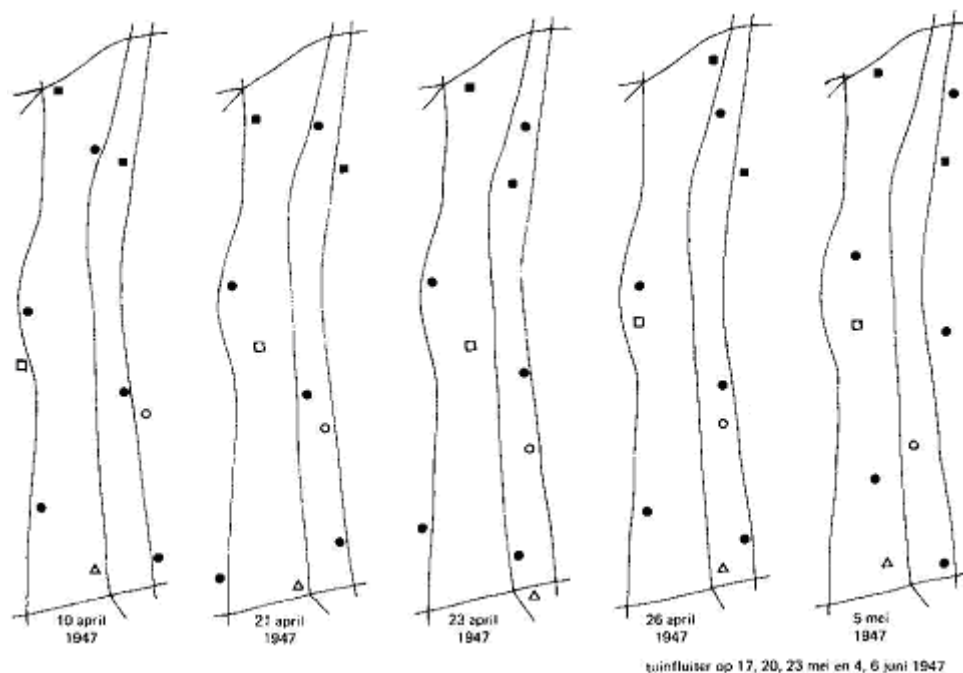
De beide laatste geluiden zou men zang mogen noemen. Ook hier dienen de vogels weer soort voor soort bekeken te worden. De ene soort doet het met geluiden, de andere door bepaalde bewegingen of door zich zo opvallend mogelijk te vertonen.

Het is nu begrijpelijk, dat juist de kleine zeer onopvallende vogels beschikken over een mooie, duidelijke zang. Winterkoninkje, nachtegaal, fitis, tjiftjaf, fluiters, spotvogel en andere zijn bekende zangers. De nachtegaal is beroemd te noemen. Maar ieder die hem voor het eerst ziet kan een gevoel van teleurstelling over zo'n onbeduidende zelfs 'lelijke' vogel nauwelijks onderdrukken. De winterkoning zingt zelfs zo welluidend, dat de leek vermoedt met een vrij grote en zeer fraaie vogel te doen te hebben.

Bij grotere meer opvallende vogels neemt de zang een meer ondergeschikte plaats in en kan zelfs geheel ontbreken. Bekend zijn de klauwieren, blauwe reiger, lepelaar, eenden, zwanen, aalscholvers, hop, ijsvogel en de bijeneter.

b. De territoriumzang als methode ter bepaling van de bevolkingsdichtheid

We hebben nu gezien, dat de meeste mannelijke vogels in het voorjaar de gewoonte hebben een bepaald gebied vrij te houden van rivalen. Bovendien maken zij hun aanwezigheid bekend door zich opvallend te gedragen of luid te zingen. Het vrij gehouden gebied duiden we gemakshalve aan met territorium. Deze gewoonte



Figuur 101. Plattegronden van het proefvak 3 (schaal 1:2500) Kralingerhout-Rotterdam, oppervlak 37 ha. Voor legenda zie figuur 97. Deze plattegronden zijn gebruikt voor territoriumbepalingen op 10 april, 21 april, 23 april, 26 april en 5 mei 1947. Intekenen van deze resultaten op één plattegrond levert figuur 97 op.

kunnen we nu hanteren als een methode ter bepaling van de bevolkingsdichtheid van een bepaald gebied. Deze bepalingen kunnen zeer belangrijk zijn. Niet alleen voor de zuivere wetenschap, doch ook voor de toegepaste. Om de relaties op te sporen tussen bevolking en milieu, bevolking en roofvijanden, bevolking en begroeiing, bevolking en voedsel — al dan niet van een soort — worden deze bepalingen uitgevoerd. Verder zijn ze belangrijk voor de bosbouw, landbouw, natuurbescherming en de laatste jaren ook voor de plantsoenendiensten; bij aanleg van parken, tuinen, etc. en zelfs in wijder verband voor de stedenbouw.

Hoe wordt nu zo'n bepaling uitgevoerd? In de eerste plaats is het onmogelijk een geheel terrein, waarvan men de bevolkingsdichtheid wil weten, te onderzoeken. Wel kan dit door met meer mensen te werken. Maar dan is het nog noodzakelijk het terrein in een aantal proefvakjes te verdelen (figuur 101). Deze proefvakjes behoeven niet aan elkaar te grenzen. Het best te gebruiken zijn proefvakjes, die scherpe grenzen hebben, bijvoorbeeld aan alle zijden ingesloten door wegen, paden of vlak land. Men kan er dan tijdens de waarneming omheen lopen. Voor niet ervaren personen mogen de proefvakjes niet veel groter zijn dan 1 ha. Ervaren personen kunnen 2 à 3 ha nemen. Zelfs kan men de vakjes per fiets bezoeken; ze kunnen dan veel groter zijn. Van de proefvakjes worden nu eerst op schaal verscheidene plattegronden gemaakt. Iedere dag, dat er waargenomen wordt, neemt men een nieuwe plattegrond. De plattegronden moeten zo groot zijn, dat zij buiten makkelijk te hanteren zijn (figuur 101). De zingende vogels worden nu op de plattegrond ingetekend (figuur 101).

Het is duidelijk, dat er het beste gekarteerd kan worden wanneer er geen al te grote verschuivingen meer optreden in de ligging der territoria. Verschuivingen treden nogal eens op wanneer er nog met de nestbouw begonnen moet worden of als de jongen uitgevlogen zijn (bijvoorbeeld bij de koolmees). De beste tijd van het jaar ligt dus in de tussentijdse periode. Deze is niet voor iedere vogel hetzelfde,

ter nadere oriëntering is een tabel op pagina 134 bijgevoegd, welke de beste tijd voor diverse soorten aangeeft. Deze tabel is natuurlijk globaal. Als gevolg van het weer in de winter en in het voorjaar kunnen de tijden verschuiven naar een vroegere of latere datum. De zang is in de vroege ochtenduren het intensiefst. Deze tijd ligt tussen 1 uur vóór zonsopkomst en 1 uur na zonsopkomst; dit is de tijd waarin de vogels wakker worden.

Sommige vogels zingen de gehele dag (vink) en bijna allen zingen voor het slapen gaan. Deze laatste zang is echter veel minder, zodat bepalingen van de ochtendzang de beste resultaten geven. Pas wanneer we een vogel verscheidene malen zingend hebben waargenomen, op dezelfde plaats of in de omgeving daarvan, mogen we spreken van een gevestigd territorium. Het is dus noodzakelijk een telling bijvoorbeeld 5 maal te herhalen (figuur 101). Bovendien ontlopen we het risico de toevallig zwijgende mannetjes over het hoofd te zien.

Uit de tabel kunnen we opmaken, als we de vogels willen karteren, dat het voldoende zal zijn onze proefvakjes 1 maal per week gedurende de maanden maart, april, mei en juni te bezoeken. Ervaren waarnemers kunnen met minder waarnemingen toekomen.

Vergelijken we de kaartjes van de verschillende dagen, dan zien we precies waar de territoria liggen (stel figuur 97 uit figuur 101 samen). Ondanks deze methode blijven er fouten in de waarnemingen zitten. De fouten zijn reeds genoemd: verschuivingen, nieuwe mannetjes, mannetjes die verdwijnen en niet zingende mannetjes.

Niet alleen door regelmatige herhaling van de telling, maar ook door de nesten te zoeken kunnen we de foutenbron zo klein mogelijk maken. Het zoeken van de nesten is nu 'sterk vereenvoudigd', doordat we de gebieden kennen waar ze liggen moeten.

Eveneens kunnen we de voedselaandragende ouders volgen wanneer er jongen zijn. Het zoeken van de nesten betekent nog een extra controle op de tellingen.

De onderzoekers, die zich met vogeltellingen hebben bezig gehouden volgen allen de hier geschetste grote lijnen, zij het, dat de een zich toelegt op het tellen van de nesten, de ander de voorkeur geeft aan het tellen van de zingende mannetjes en de broedparen.

Weten we nu hoeveel zingende mannetjes op ons proefvak voorkomen, dan kunnen we op een simpele manier het aantal vogels te weten komen. We kunnen namelijk ieder zingend mannetje als een paartje tellen. Dit gaat alleen op wanneer de verhouding tussen het aantal mannetjes en wijfjes 1 : 1 is. Meestal zal het aantal wijfjes per soort groter zijn dan het aantal mannetjes en blijven we dus met een vermenigvuldigingsfactor 2 aan de lage kant. We zullen eerst door tellingen elders bijvoorbeeld in de troep de juiste verhouding moeten bepalen. Zo heeft het winterkoninkje meer dan 1 wijfje.

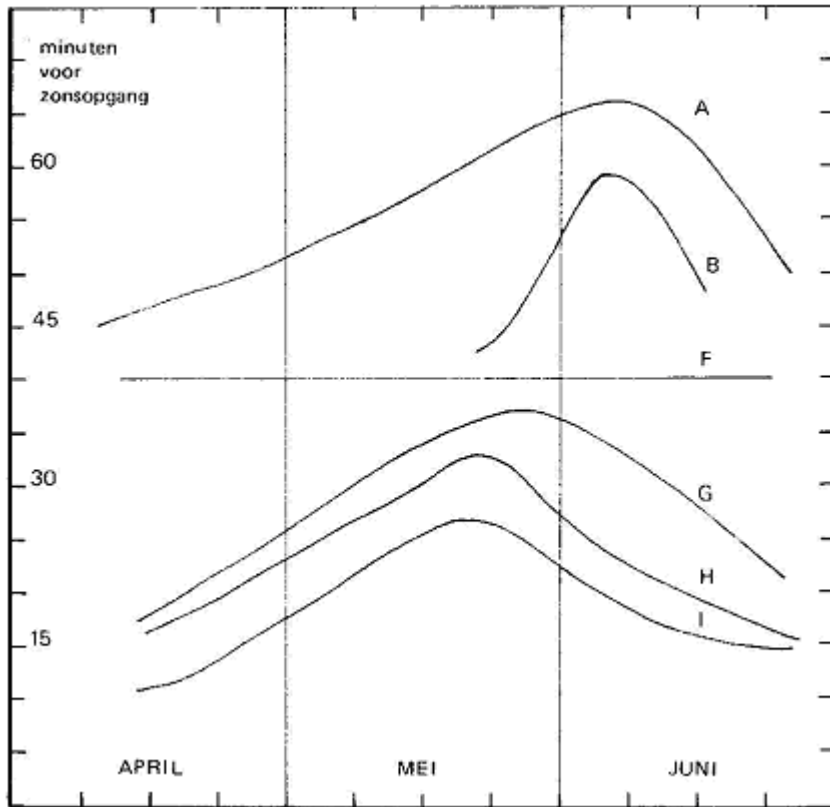
Ook andersom komt voor, waarvan de koekoek waarschijnlijk een voorbeeld is. Het beste is voor ieder mannetje te berekenen hoeveel ha deze in de proefvakjes tot zijn beschikking heeft. Bijvoorbeeld: op 6 ha hebben we 3 mannetjes genoteerd, dat wil zeggen 3 waarnemingen van 2 ha per mannetje. Door nu alle waarnemingen van alle proefvakjes op te tellen en het gemiddelde te bepalen per proefvak verkrijgen we het gemiddelde van het gehele terrein. Weten we nu de totale oppervlakte van het terrein dan is door deling het totale aantal vogels vast te stellen. Een zekere voorzichtigheid met de hantering van deze cijfers is zeker nodig. Dit blijkt het duidelijkst, wanneer het een zeldzame vogel betreft. Als zo'n zeldzame vogel toevallig in één van onze proefvakjes voorkomt, zou de berekening leiden tot meer vogels in het gehele terrein, wat zeker niet het geval is.

Het feit, dat deze vogel slechts in één van onze proefvakjes voorkomt, moet ons tot voorzichtigheid manen. Dit zal het geval zijn bij de wielewaal, grauwe en bonte vliegenvanger, klauwier en bijvoorbeeld zeker bij roofvogels. Van lang niet alle vogels zijn op de bovenbeschreven wijze de territoria te bepalen. Er zijn er reeds genoemd: vooral de grotere, opvallende soorten en de heel zeldzame. Bij kolonievogels is de telling van de nesten natuurlijk altijd mogelijk, maar ook bij de kleinere treffen we er enkele aan. Het zijn vogels, waarbij geen duidelijke zang of territorium

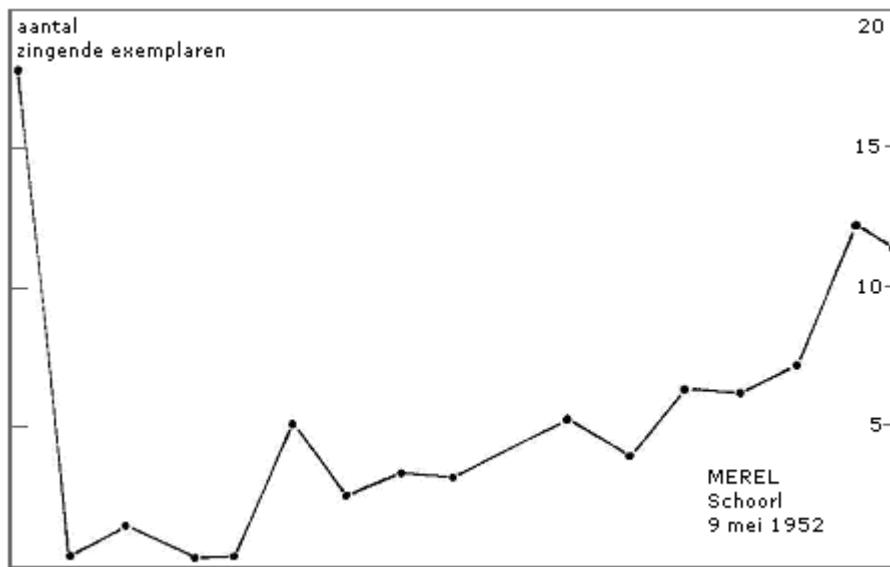
optreedt, vogels zonder territorium of met een heel klein territorium. Kortom: de vogels, die zich niet aan de algemene spelregels houden, of waarvan we te weinig weten. De huismus, ringmus, spreeuw en de vliegenvanger hebben kleine territoria. De staartmees en kuifmees hebben geen duidelijke zang, evenals de vlaamse gaai en zwarte kraai, die binnensmonds wat neuriën. Bij deze vogels is de grootte en de ligging van de territoria te bepalen door kaartjes te maken van hun omzwervingen. De groenling en de kraai zijn vogels, die buiten hun territoria zingen. Bij sommige vogels is daarentegen het territorium zeer groot. Dit geldt voor roofvogels, uilen, zwaluwen, eenden, spechten. Onze kennis van deze soorten is echter zeer fragmentarisch en iedere aanvullende waarneming is van belang.

c. Waarnemingen die van belang zijn om genoteerd te worden bij de vogeltelling

1. Van ieder proefvakje moet genoteerd worden, hoe de begroeiing is. Men dient te noteren, hoe de boomlaag, struiklaag en kruidlaag is, eventueel aangevuld met meest voorkomende soorten. Ook de hoogte en de dichtheid van deze lagen is van belang. Deze notering werpt zijn gewicht in de schaal, wanneer we twee gebieden met elkaar willen vergelijken (notatie bij figuur 97).
2. Men beweert wel, dat een bepaalde vogel aan een bepaalde boom gebonden is. De specht zou bij voorkeur zijn nest in een beukenboom maken. Wat andere vogels betreft weten we daar niets van. Noteer dus, in welke boom de vogel zit. Ook zouden de vogels binnen één boom een bepaalde plaats hebben, waar ze graag voorkomen. Fitissen zitten graag in de bovenste helft van de kroon, roodborsten in de onderste helft, roodstaarten hoog in de kroon, maar aan de buitenkant. Merels en zanglijsters prefereren de laagste plaatsen en zelfs de grond. Ook hiervan weten we zeer weinig.
3. Een zingende vogel heeft naar men zegt, altijd dezelfde zangplaats. Aangetoond is dit nooit. Op welke hoogte zingt de soort bijvoorbeeld graag? Is dit altijd een uitstekende tak of niet? Als de vogels steeds binnen hun territoria verschillende zangplaatsen hebben, is het van belang de grootste en de kleinste afstand tussen de zangplaatsen te weten. Deze cijfers geven een aardige indruk van de uitgestrektheid van het territorium, vooral naast de dichtheidscijfers. Het zou aardig zijn te weten of sterk verwante soorten (fitis en tjiftjaf) een overeenkomstig beeld vertonen in hetzelfde milieu (figuur 97).
4. Op iedere waarnemingsdag dient een notitie gemaakt te worden over het weer (bewolking, windkracht, windsterkte, windrichting, uur van zonsopkomst of zonsondergang, temperatuur en de tijd). Het is zo, dat er verband bestaat tussen deze factoren en de activiteit van de vogel.
5. De territoria van verschillende soorten overlappen elkaar. In welke mate doen zij dit? Is er nooit sprake van enige concurrentie? (figuur 97).
6. Het begin van de vogelzang richt zich naar de zonsopgang. Het is van belang de tijd te noteren. De ene soort begint altijd dezelfde tijd voor zonsopgang, terwijl anderen steeds vroeger beginnen (figuur 102). Bovendien is er een bepaalde volgorde van beginnen: de ene soort ontwaakt vroeger dan de andere.
7. Alle gegevens over gevechten, dreigen tussen individuen van dezelfde soort, zowel als tussen individuen van verschillende soorten zijn zeer welkom. Sommige dieren verdragen elkaar op de ene plaats wel, op de andere niet (zie koolmees). Merels verdragen elkaar in de territoria niet, soms wel op de grond als ze voedsel zoeken. Kieviten voeren aanvalsvluchten uit op alle overvliegende vogels, behalve op tureluurs.
8. De zang is niet altijd even intensief. Hoe verloopt die zang binnen de waarnemingstijd en hoe over de loop der maanden? (figuur 103). Er wordt eveneens beweerd, dat in verschillende biotopen een verschillende zangperiode waar te nemen valt. Gegevens ontbreken.



Figuur 102. Tijdstip, in minuten voor zonsopgang, waarop de zang van diverse zangvogels begint in de periode april, mei en juni. Kralingerhout-Rotterdam. Inventarisatie, J. Marquenie, 1947. A = de zanglijster, B = de tuinfluiter, G = de koolmees, H = de fitis, I = de tjiftjaf.



Tijd: 1 uur voor zonsopkomst tot 1 uur na zonsondergang

Figuur 103. Het aantal zingende merels vanaf 1 uur voor zonsopkomst tot 1 uur na zonsondergang op 9 mei 1952 in het binnenduinrandbos te Schoorl (n. Baan, 1954).

Soort	Maand	Maart				April				Mei				Juni			
	Week	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Grote lijster		X	X	X	X	X	X										
Staart mees						X	X	X	X	X							
Zanglijster						X	X	X	X	X	X						
Merel						X	X	X	X	X	X						
Huismus						X	X	X	X	X	X						
Ringmus						X	X	X	X	X	X						
Geelgors						X	X	X	X	X	X						
Boomleeuwerik						X	X	X	X	X	X						
Boomkruiper						X	X	X	X	X	X	X					
Kneu							X	X	X	X	X						
Glanskop							X	X	X	X	X						
Heggemus							X	X	X	X	X						
Vink							X	X	X	X	X	X					
Zwarte Mees							X	X	X	X	X	X					
Kuifmees							X	X	X	X	X	X					
Koolmees							X	X	X	X	X	X					
Pimpelmees							X	X	X	X	X	X					
Goudhaantje							X	X	X	X	X	X					
Boomklever							X	X	X	X	X	X					
Grote Bonte Specht							X	X	X	X	X	X					
Winterkoning							X	X	X	X	X	X					
Holenduif							X	X	X	X	X	X					
Spreeuw							X	X	X	X	X	X	X				
Matkop							X	X	X	X	X	X	X				
Vlaamse Gaai							X	X	X	X	X	X	X	X	X		
Tjiftjaf								X	X	X	X	X					
Fitis								X	X	X	X	X					
Roodborst								X	X	X	X	X					
Groene Specht								X	X	X	X	X	X				
Kleine Bonte Specht								X	X	X	X	X	X				
Goudvink								X	X	X	X	X	X				
Houtduif								X	X	X	X	X	X				
Zwarte Specht								X	X	X	X	X	X	X			
Groenling									X	X	X	X	X				
Boompieper									X	X	X	X	X				
Gekraagd Roodstaartje									X	X	X	X	X				
Sprinkhaanrietzanger										X	X	X	X	X	X		
Fluiter											X	X	X	X	X		
Zwartkopje											X	X	X	X	X		
Grasmus											X	X	X	X	X		
Braamsluiper											X	X	X	X	X		
Tortelduif											X	X	X	X	X		
Rietzanger											X	X	X	X	X	X	
Nachtegaal											X	X	X	X	X	X	
Zwartgrouwe Vliegenvanger												X	X	X	X	X	
Wielewaal												X	X	X	X	X	X
Koekoek												X	X	X	X	X	X
Grauwe Vliegenvanger												X	X	X	X	X	X
Tuinfluiter												X	X	X	X	X	X
Spotvogel													X	X	X	X	X
Bosrietzanger													X	X	X	X	X

P-39 Chemotaxis

Zie voor het begrip taxis P-34 en P-37.

Benodigdheden:

- capillairen.
- petrischalen.
- vacuümexsiccator.
- kaliumnitraatoplossing 2%.
- zwak aangezuurde natriumbicarbonaatoplossing.
- keukenzoutoplossing 0,5%.
- azijnzuuroplossing 0,05%.
- bacteriën.
- pantoffeldiertjes.
- object- en dekgleden.
- microscoop.

Voorbereidingen:

- trek in een vlam van een glazen buis een aantal capillairen met een lengte van 2 cm en een diameter van ongeveer 1 mm.
- smelt de capillairen aan een einde dicht.
- leg enkele capillairen in een petrischaal die een 2% kaliumnitraatoplossing bevat en breng deze petrischaal onder vacuüm.
De capillairen zullen zich nu geheel met de oplossing vullen.
- bewaar de gevulde capillairen in de oplossing en houd de petrischalen afgesloten.
- vul op dezelfde wijze capillairen met 0,5% keukenzoutoplossing en 0,05% azijnzuuroplossing.
- vul eveneens capillairen met de zwak aangezuurde natriumbicarbonaatoplossing.
Dit gebeurt niet onder vacuüm!
- kweek bacteriën of gebruik het 'oude water' uit een vaas met bloemen.
- kweek pantoffeldiertjes volgens de methode beschreven in P-35.

a. Bacteriën

Uitvoering:

- breng een druppel vloeistof met bacteriën onder een dekglas en bekijk dit preparaat met de microscoop.
- leg een met 2% kaliumnitraatoplossing gevuld capillair met open uiteinde onder de rand van het dekglas in de druppel.
- bekijk het preparaat onder de microscoop en beschrijf het gedrag van de bacteriën.

b. Paramecium

Uitvoering:

- breng een druppel vloeistof met pantoffeldiertjes onder een dekglas en bekijk dit preparaat met de microscoop.
- leg een met zwak aangezuurde natriumbicarbonaatoplossing (= water verzadigd met koolzuur) gevuld capillair met open uiteinde onder de rand van het dekglas.
- bekijk het preparaat onder de microscoop en beschrijf het gedrag van de pantoffeldiertjes.
- herhaal deze waarneming door onder de rand van het dekglas van verse preparaten waarin zich pantoffeldiertjes bevinden capillairen te leggen die respectievelijk gevuld zijn met 0,5% keukenzoutoplossing en 0,05% azijnzuuroplossing.

P-40 Fototaxis

Zie voor het begrip taxis P-34 en P-37.

a. Artemialarven

Benodigdheden:

- Artemialarven. Zie voor het kweken P-50.
- klein aquarium met twee hierover passende hoezen van karton. Eén hoes voorzien van een smalle spleet.
- lamp.

Uitvoering:

- zet de gesloten hoes over het aquarium waarin zich larven van Artemia bevinden.
- haal de hoes na ongeveer 10 minuten weg en beschrijf de verdeling van de larven over het aquarium.
- zet de tweede hoes met lichtspleet over het aquarium en plaats een lamp voor de lichtspleet.
- haal na ongeveer 10 minuten de hoes weg en beschrijf de verdeling van de larven over het aquarium.

b. Volwassen Artemia

Benodigdheden:

- volwassen Artemia's.
- klein aquarium.
- lamp.

Uitvoering:

- plaats het klein aquarium met volwassen Artemia's in een zwak verlicht vertrek.
- belicht het aquarium van boven en beschrijf de wijze van zwemmen van de Artemia's.
- belicht het aquarium van onder en beschrijf de wijze van zwemmen van de Artemia's (ventrale-lichtreactie).

Opmerking: Ongeveer hetzelfde zien we bij vissen in een aquarium. We moeten dan het aquarium van voren belichten: hoe zwemmen de vissen dan?

c. Euglena

Zie P-17a.

d. Daphnia

Zie P-17b.

e. Maden van de vleesvlieg

Benodigdheden:

- twee doosjes van 15 x 15 cm en 4 cm hoog, met een open onderzijde. De binnenzijde dient zwart te zijn. Voorzie één doosje aan voor- en achterzijde van vensters over de gehele hoogte en ter breedte van een derde van de voorzijde. De vensters dienen in het midden te zitten. De vensters voorzien van transparant papier.

- twee beroete glazen platen, iets groter dan de doosjes.
- maden van vleesvliegen.
- lamp.

Uitvoering:

- leg in het midden van de beroete glazen platen op iedere plaat 6 maden.
- zet over de maden op een van de platen het gesloten doosje en over de maden op de andere plaat het doosje met de vensters.
- richt een lamp van 15 à 25 W op een afstand van ongeveer 20 cm op een van de vensters.
- verwijder na ongeveer 1 minuut de doosjes en noteer de plaats van de maden. Denk aan de levenswijze van de made.
- plaats de doosjes weer terug en richt de lamp nu op het andere venster.
- verwijder na ongeveer 1 minuut de doosjes en noteer wederom de plaats van de maden op beide glazen platen.
- kijk door het onbelichte venster en tracht waar te nemen welk gedeelte van de glazen plaat dat door het doosje met de vensters bedekt wordt licht is en welk deel donker. Geef dit in een tekening weer.
- vergelijk de gemaakte tekening met de plaats die de maden hebben ingenomen.

Vragen:

1. Welke invloed heeft het licht op de beweging van de maden?
2. Wat is hier de blanco-proef?
3. Is het mogelijk aan te nemen dat het licht de oorzaak is van de verplaatsing?

P-41 Waarnemingen aan levende dieren

Indien van inheemse dieren gebruik wordt gemaakt is het doen van waarnemingen en de daarbij behorende proeven veelal gebonden aan het seizoen. In de meeste gevallen is dit het voorjaar (voortplantingsgedrag), een tijd van het jaar waaraan ook een aantal andere proeven min of meer gebonden is. Om deze reden volgen hier suggesties voor gedragsexperimenten die ook buiten het seizoen gedaan kunnen worden. Overigens kunnen P-42 tot en met P-48 in elk jaargetijde worden uitgevoerd.

Opmerkingen:

1. Bij proeven met waterdieren in aquaria moet, in verband met oriëntatie en het zich veilig voelen, de bodem van de aquaria donker zijn (grind-, zandbodem). Liefst ook 3 van de 4 opstaande wanden.
2. Indien in het seizoen van inheemse dieren (bijvoorbeeld de stekelbaars) gebruik wordt gemaakt worden de bakken na de proeven opgeruimd en de dieren in de natuur teruggebracht.

Suggesties:

- a. Aquaria met Betta splendens. Houd de mannetjes apart bij een temperatuur van 28-30 °C; pH 7; waterhoogte 10-15 cm. Als experiment kan een mannetje in een cuvet of glazen buis aangeboden worden aan een ander mannetje (geïsoleerde optische prikkel). Ook is het mogelijk een spiegel in de bak te plaatsen. Laat protocoleren I (zie P-47).
Men kan modellen maken van paraffine met dunne plastic vinnen. Schilderen met schellak opgelost in spiritus waaraan verf in poedervorm is toegevoegd.
Snel mengen en verven!
Aquaria met twee paren van Betta splendens in een grotere bak.
Territoria en bouwen van schuimnesten. Interessante balts.

- b. Hetzelfde geldt voor Cichliden. Grotere soorten verwijderen de planten uit hun territoria; kleinere niet. Interessant is de muilbroeder (*Halpochromis spec.*). Twee paren per bak geeft territoriumverdediging per paar en aflossing te zien. Temperatuur 25 °C. Eieren worden afgezet op grote stenen of op de ruiten. Verversen van water over de eieren door waaieren. Jongen volgen de ouden in scholen (modelproeven?).
- c. Een mogelijkheid is misschien om per twee leerlingen een klein bakje met één paartje Guppies (*Lebistes reticulatus*) te gebruiken. Balts. (Zie P-46).
- d. Barbussoorten. Temperatuur 22° C. Begroeide bak met open zwemruimte. Interessante balts.
- e. Met al deze soorten zijn ook voedselproeven te doen. Hiervoor kunnen ook inheemse soorten (baars en snoek) dienst doen.
- f. Kleinere aquaria met waterwantsen (*Notonecta* onder andere) voor het doen van voedselproeven. *Drosophila*'s op het wateroppervlak deponeren.

Laat leerlingen:

- ethogrammen maken over gedragsonderdeel.
- schetsen maken van bepaalde bewegingen.
- reactie-ketens construeren.
- problemen opstellen, vooral ten aanzien van signaalprikkel.
- experimenten ontwerpen, vooral ten aanzien van signaalprikkel.

P-42 Gedrag van pissebedden

Pissebedden, ook wel bekend onder de namen keldermot, keldervarken, platte zeug of steenmot, zijn gemakkelijk te verkrijgen proefdieren, waarmee met eenvoudige hulpmiddelen een aantal experimenten uit te voeren zijn. Pissebedden behoren tot de kreeftachtigen (orde: isopoda). Ze leven van planten en van plantaardig afval. Men kan ze vangen door op een vochtige plaats in een tuin, waar wat afval is blijven liggen, een half met vochtig hooi gevulde bloempot neer te zetten, of door onder stenen en takken te kijken die op vochtige plaatsen aan de pissebedden gedurende de dag een schuilplaats bieden.

Nadat ze gevangen zijn moeten ze in vochtige omgeving gehouden worden, omdat ze anders vlug dood gaan. Indien men ze gedurende langere tijd wil bewaren, kan men ze in een bloempot, een glazen bak of iets dergelijks onderbrengen. Deze wordt dan half gevuld met vochtige potgrond en afgedekt met een ruit, waaronder voor de luchtverversing een klein kiertje open moet blijven. Ze kunnen met stukjes aardappel of ander zacht plantaardig voedsel gevoerd worden. De pissebedden hebben een kop met twee kleine en twee grote antennen en twee ongesteelde ogen. Daarachter volgt het borststuk dat uit zeven segmenten met ieder een paar poten bestaat. Daarachter zit het abdomen of achterlijf dat uit zes kleinere segmenten bestaat. Bij volwassen vrouwtjes dragen de borststuksegmenten 2 tot 5 ieder een paar uitsteeksels die een broedruimte vormen waarin de eieren en de pas uitgekomen jongen meegedragen worden.

Aan de achterlijfsegmenten zitten aanhangsels die behulpzaam zijn bij de ademhaling. Deze aanhangsels drogen bijzonder snel uit en worden dan onbruikbaar.

Men ziet pissebedden daarom meestal met hun achterlijf tegen 'n vochtige ondergrond rusten. Men kan voor de volgende proeven een aantal eenvoudige keuzekamers maken van petrischalen.

Benodigheden:

- per opdracht maximaal 3 petrischalen. Gebruik vrij grote petrischalen, liefst met een diameter van 20 cm of groter.

- filtreerpapier om de bodems van de schalen te bedekken.
- zwart papier.
- houten blokje (zie figuur 108).
- stroken stevig plastic met een breedte gelijk aan de halve hoogte van de schaal en een lengte gelijk aan de omtrek van de schaal vermeerderd met de diameter van de schaal.
- fijn gaas met een oppervlak gelijk aan dat van de schaalbodem (zie figuur 109).
- lijm.
- twee kleine bakjes die lager zijn dan de halve hoogte van een schaal (zie figuur 109).
- verzadigde oplossingen van natriumcarbonaat en kaliumcarbonaat in water.
- pissebedden.

Vorbereiding:

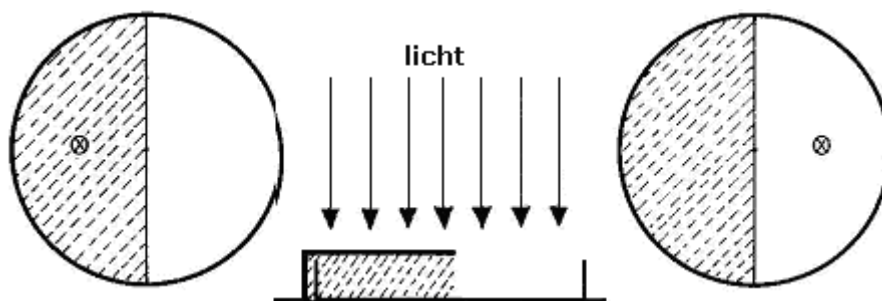
- maak voor opdracht j een keuzekamer (figuur 109).
- breng aan de binnenzijde van de opstaande rand van een schaalbodem de strook plastic aan en lijm daaraan een strook plastic vast, die de schaal in twee helften verdeeld.
- voorzie het fijne gaas aan de rand van een verstevigingsring (vast lijmen) om het geheel stijf te houden.
- leg dit gaas in de schaal op de ringvormige strook plastic.
- zet in iedere helft van de schaal onder het gaas een bakje met de verzadigde oplossingen. Waar de natriumcarbonaatoplossing zich bevindt zal na ongeveer een half uur een relatieve luchtvochtigheid heersen van 80% en waar de aliumcarbonaatoplossing zich bevindt zal in ongeveer dezelfde tijd een relatieve luchtvochtigheid van 40% zijn.

Opmerkingen:

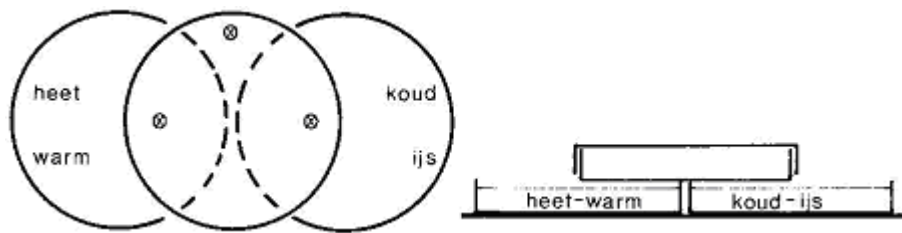
1. In plaats van petrischalen zijn ook doorzichtige plastic koelkastdozen te gebruiken of dozen te vervaardigen door plaatjes glas of perspex aan elkaar te lijmen.
2. Men kan de opdrachten a tot en met j over de leerlingen verdelen of de leerlingen verdelen in 10 groepjes en ieder groepje iedere opdracht 1x (of meer malen) laten uitvoeren. Men kan dan later de gegevens verzamelen en uitwerken.

Uitvoering:

- a.
- leg in een petrischaal vochtig filtreerpapier. Maak het filtreerpapier niette nat. (N.B. droog filtreerpapier hindert de bewegingen van pissebedden minder dan een drabbige, natte ondergrond.)
 - bedek de schaal voor de helft met zwart papier, dat geen licht doorlaat (figuur 104).



Figuur 104. Proefopstelling voor het onderzoek naar de lichtpreferentie bij pissebedden.



Figuur 105. Proefopstelling voor het onderzoek naar de temperatuurpreferentie bij pissebedden.

- zet een pissebed in het donkere gedeelte van de schaal (gemarkt ⊗).
- neem gedurende 5 minuten waar of het dier zich verplaatst en waarheen. Protocolleer.
- herhaal dit experiment 5 maal.
- b.
- zet nu een pissebed in het lichte gedeelte van de schaal (gemarkt ⊗).
- neem ook nu weer telkens gedurende 5 minuten waar of het dier zich verplaatst en waarheen. Protocolleer.
- herhaal ook dit experiment 5 maal.
- c.
- zet drie petrischalen op elkaar zoals in figuur 105. In de bovenste schaal vochtig filterpapier; in de onderste schalen respectievelijk heet of warm water en koud water of smeltend ijs.
- zet een pissebed in de bovenste schaal op een van de plaatsen gemerkt ⊗
- neem gedurende 5 minuten waar of het dier zich verplaatst en waarheen. Protocolleer.
- herhaal dit experiment 5 maal.
- d.
- het experiment wordt nu nogmaals 5 x uitgevoerd, maar dan uitgaande van een ander punt (gemarkt ⊗) in de bovenste schaal en daarna nogmaals 5 x uitgaande van het derde punt (gemarkt ⊗) in de bovenste schaal.
- e.
- voorzie een petrischaal voor de ene helft van vochtig filterpapier en voor de andere helft van droog filterpapier (figuur 106)



figuur 106. Proefopstelling voor het onderzoek naar de vochtpreferentie bij pissebedden.

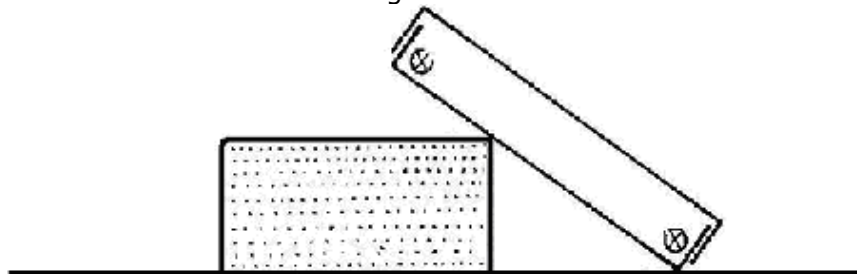
- zet een pissebed in het vochtige gedeelte van de schaal (gemarkt ⊗)
- neem gedurende 5 minuten waar of het dier zich verplaatst en waarheen. Protocolleer.
- herhaal dit experiment 5 maal.
- f.
- zet nu een pissebed in het droge gedeelte van de schaal (gemarkt ⊗).
- neem ook nu weer telkens gedurende 5 minuten waar of het dier zich verplaatst en waarheen. Protocolleer.
- herhaal ook dit experiment 5 maal.



Figuur 107. Proefopstelling voor het onderzoek naar de beweeglijkheid van pissebedden in droog en vochtig milieu.

g.

- voorzie een petrischaal van vochtig filtreerpapier en een andere van droog filtreerpapier (figuur 107).
- zet in iedere petrischaal een pissebed op de plaats gemerkt met \textcircled{H} .
- neem gedurende 1 minuut de bewegingen van de pissebedden waar en schets de afgelegde wegen.
- herhaal deze waarnemingen 10 maal.



Figuur 108. Proefopstelling voor het onderzoek naar de vochtpreferentie en de invloed van de zwaartekracht bij pissebedden.

h.

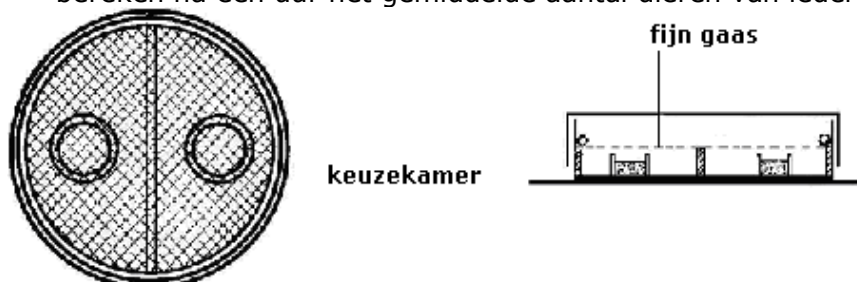
- plaats een petrischaal voorzien van vochtig filtreerpapier in een schuine stand zoals aangegeven in figuur 108.
- zet een pissebed boven in de schaal op de plaats gemerkt \textcircled{H} .
- Neem gedurende 1 minuut waar of het dier zich verplaatst en waarheen. Protocolleer.
- herhaal deze waarnemingen 5 maal.

i.

- zet vervolgens een pissebed onder in de schaal op de plaats gemerkt \textcircled{H} .
- neem gedurende 1 minuut waar of het dier zich verplaatst en waarheen. Protocolleer.
- herhaal ook deze waarnemingen 5 maal.

j.

- laat in de keuzekamer (figuur 109) op het gaas een zo groot mogelijk aantal pissebedden los.
- tel elke 5 minuten hoeveel dieren zich in iedere helft bevinden.
- bereken na een uur het gemiddelde aantal dieren van iedere helft van de schaal.



Figuur 109. Proefopstelling voor het onderzoek naar de luchtvochtigheidspreferentie bij pissebedden.

Vragen:

1. Hebben de pissebedden een voorkeur voor een donkere of lichte plaats?
2. Hebben de pissebedden een voorkeur voor een warme of koude plaats?
3. Hebben de pissebedden een voorkeur voor een vochtige of droge plaats?
4. Bewegen pissebedden zich evenveel in vochtige als in droge omstandigheden?
5. Lopen pissebedden bij voorkeur naar boven of naar beneden?
6. Moeten dezelfde experimenten als onder a tot en met f niet gedaan worden, terwijl nu de andere helft van de schaal respectievelijk donker, warm of vochtig is? Waarvoor?
7. Zijn de conclusies getrokken uit de experimenten a tot en met f in het licht van het antwoord op vraag 6 dan wel juist?

P-43 Gedrag van huiskrekels

Zie voor gegevens over de biologie van huiskrekels P-50

Huiskrekels zijn geschikt voor waarnemingen over agressie, territoriumverdediging en seksueel gedrag. Het is aan te bevelen de proefdieren individueel te merken; dit kan men het beste doen door op de rugzijde van het borststuk een verfstip te zetten. Hiervoor gebruikt men schellakverf. Schellak oplossen in ethanol, verfpoeder toevoegen en snel roerend mengen. De verfstip snel aanbrengen met behulp van een lucifer of tandenstoker. De verf droogt zeer snel (ethanol). De dieren poetsen zich voortdurend schoon: daarom geen andere verfsoorten gebruiken.

Benodigheden:

- bakken met een inhoud van 20-30 liter, eventueel de lange bak uit P-16.
- turfmolm.
- zand.
- glasplaten ter afdekking van de bakken.
- grote erlenmeyers.
- straalkachel.
- pillendoosjes, luciferdoosjes of aan een kant gesloten bamboebuisjes.
- bandopnameapparaat.
- krekels.

Vorbereiding:

De waarnemingen staan of vallen met het isoleren van de juiste dieren uit de kweek. Eén week voordat de proef wordt uitgevoerd moeten de dieren worden geïsoleerd.

- observeer de kweek en vang de zingende mannetjes.
- doe deze mannetjes ieder in een erlenmeyer waarvan de bodem van vochtige turfmolm is voorzien.
- zet de erlenmeyers onder de straalkachel ter handhaving van een temperatuur tussen 24 en 30 °C.
- observeer gedurende de isolatieperiode dagelijks welke mannetjes blijven zingen.
- handhaaf de vochtigheid in de erlenmeyers.
- maak 24 uur voordat met de uitvoering van b en c wordt begonnen de observatiebak klaar zoals daar is omschreven. Strooi turfmolm op de bodem.
- zet 24 uur van tevoren de 'beste' mannetjes in het gevraagde aantal in de observatiebakken.
- zorg tijdens de isolatieperiode, evenals tijdens de waarnemingen, voor voldoende rust rond de erlenmeyers.

a. Agressie

Uitvoering:

- plaats 3-5 gemerkte mannetjes (aantal afhankelijk van de grootte van de bak) in de observatiebak.
- begin direct met waarnemen en protocolleren.
Houd steeds één dier in de gaten, dat vergemakkelijkt de observatie.
- protocolleer nauwkeurig wat er gebeurt: hoe naderen ze elkaar, met welke snelheid, hoe raken ze elkaar aan, met welke lichaamsdelen, maken ze geluid, verandert de aard van het geluid en bij welke handeling/afstand verandert het geluid, is de reactie van het dier afhankelijk van de richting waaruit het benaderd wordt, boekt het dier 'winst' of 'verlies' tijdens de ontmoetingen?
- maak een classificatie van de verschillende wijzen van benaderen en de reactie daarop.
- tracht te achterhalen of er een hiërarchie tussen de dieren ontstaat.

Vragen en opdrachten:

1. De bij het uitvoeren van de opdracht gevonden classificatie moet een overzicht zijn van gedragspatronen, of zijn dit 'gedragspatronen' van de waarnemer?
2. Is er sprake van dominantie van een dier?
3. Hoe is te bepalen welke zintuigen een rol spelen bij dit type gedrag?
4. Bedenk, uitgaande van de waarnemingen, een hypothese over mogelijke signaalprikkelers en bedenk een experiment waarin de hypothese getoetst kan worden.

b. Territoriumzang

Voorbereiding:

- plaats in de observatiebak in een van de hoeken als schuilplaats een op zijn kant liggend open pillendoosje, open luciferdoosje of een aan een kant gesloten bamboebuisje. Indien de bak groot genoeg is kunnen er meer van dergelijke schuilplaatsen aangebracht worden (steeds in de tegenovergestelde hoeken).
- breng 24 uur voordat met de uitvoering wordt begonnen in de observatiebak één mannelijke krekkel.

Uitvoering:

- breng een tweede mannelijke krekkel in de observatiebak op zo'n groot mogelijke afstand van de eerste krekkel.
- protocolleer nauwkeurig het gedrag van beide krekels.

Vragen:

5. Is er sprake van territoriumverdediging bij het langst aanwezige mannetje en welke geluiden maakt hij?
6. Waar ligt ergens de territoriumgrens in de observatiebak?
7. Neemt het nieuw aangekomen mannetje een deel (schuilplaats) van de bak in beslag en verdedigt hij dit?
8. Hoe lang duurt het voor dat een territoriumgrens gevormd is?

Voorbereiding:

- plaats in twee tegenover elkaar gelegen hoeken schuilplaatsen en breng 24 uur voordat met de uitvoering wordt begonnen twee mannetjes in de observatiebak.

Uitvoering:

- breng in de observatiebak een derde mannelijke krekel.
- protocolleer het gedrag van de dieren.

Vragen:

9. Waar lag de oorspronkelijke grens tussen de territoria?
10. Verandert de grens nu na het inbrengen van het derde mannetje?
11. Welk dier is het meest succesvol bij de verdediging?
12. Hoe lang duurt het voordat de territoria zich gevormd hebben?
13. Welke geluiden worden gemaakt bij dit gedrag?

c. Seksueel gedrag**Vorbereiding:**

- maak 24 uur voordat met de uitvoering wordt begonnen een observatiebak gereed met één schuilplaats en één mannetje.
- houdt een of meer, liefst virginale wijfjes 7-10 dagen tevoren geïsoleerd.

Uitvoering:

- breng een wijfje in de bak waarin het mannetje zich bevindt op een zo groot mogelijke afstand van dit mannetje. (De proef kan ook worden uitgevoerd door een vrouwtje in een bak te brengen waarin twee of meer mannetjes huizen.)
- protocolleer nauwkeurig de gedragingen van het mannetje en het vrouwtje.

Na de balts brengt het mannetje, na op het vrouwtje geklommen te zijn, een spermatofoor naar de genitalia van het vrouwtje. Deze zijn gemakkelijk te herkennen als een kleine uitstulping aan het eind van het middelste uitsteeksel aan het achterlijf.

Vragen:

14. Hoe weet het mannetje dat het met een vrouwtje te maken heeft en niet met een concurrerend mannetje?
15. Welke geluiden worden gemaakt tijdens een complete ontmoeting?
16. Welk gedrag treedt er op na de copulatie?
17. Indien er meer dan een mannetje in de bak aanwezig was, welk mannetje copuleerde met het vrouwtje en welke invloed had de introductie van het vrouwtje op de hiërarchie?
18. Hoeveel malen wordt er gecopuleerd?

d. Betekenis van de zang**Uitvoering:**

- neem bij de proeven a tot en met e de geluiden met een bandopnameapparaat op.
- speel de band af voor een mannetje dat een territorium bezit en protocolleer zijn gedrag.
- speel de opname van de mannetjeszang af voor een vrouwtje en protocolleer haar gedrag.

Vragen:

19. Hoe reageert een territorium bezittend mannetje op de zang?
20. Hoe reageert een vrouwtje op de territoriumzang of op de baltszang van een mannetje?
21. Kloppen de gedragingen van deze dieren met de waarnemingen uit de vorige opdrachten?

P-44 De bedelreactie van een pas uitgekomen kuiken van de zilvermeeuw

a. Kort ethogram

Een dier ontvangt uit zijn omgeving een enorm aantal prikkels (stimuli/stimulus). Slechts enkele stimuli zullen processen ontketenen die leiden tot een bepaald gedrag. Dikwijls is dit gedrag aangeboren, zodat een prikkel onveranderlijk hetzelfde gedragspatroon ontketent. Men spreekt dan van een **signaalprikkel** (sleutelprikkel/ auslöser/releasing stimulus) (zie P-37). Onderzoekingen aan signaalprikkel leiden in het algemeen naar een scherpe analyse van de eigenschappen van de signaalprikkel die ontketenend werken.

Hier wordt dit duidelijk gemaakt aan de hand van onderzoekingen verricht door N. Tinbergen en A. Perdeck bij het voeren van kuikens van zilvermeeuwen door hun ouders (Behaviour 3, 1951).

Het voeren van de kuikens door de ouders bestaat uit een keten van reacties. Zodra een pasgeboren kuiken een van de ouders ziet (als ze bijvoorbeeld opstaan tijdens het warm houden van de jongen) begint deze te pikken naar de snaveltop van de ouder. De ouder reageert daarop door voedsel uit te braken en daarvan kleine stukjes met behulp van de snavel aan het kuiken te presenteren. Het kuiken verdubbelt zijn pogingen en krijgt op deze manier zijn voedsel: hij pikt het voedsel uit de snavel en slikt het in.

De kop van de zilvermeeuw is wit met een barnsteengeel oog; de snavel is lang, aan het uiteinde roefvogelachtig gebogen, geel gekleurd en de ondersnavel heeft aan het uiteinde een rode vlek. De ouder die vanaf zee of strand terugkomt bij het nest lokt het jong door een langgerekte roep (Mew-call).

b. Methode van onderzoek

Bij het onderzoek werden zeer jonge kuikens gebruikt. (Zilvermeeuwkuikens worden de eerste uren na het uitkomen uit het ei niet gevoed. Tot aan de eerste voeding worden ze door de ouders warm gehouden). Iedere morgen werden de kuikens die bijna of juist droog waren uit het nest genomen en gedurende 3-6 uur voor de proeven gebruikt, waarna ze weer in het nest werden teruggezet. Op deze wijze dacht men er in geslaagd te zijn voor het grootste gedeelte onervaren kuikens gebruikt te hebben.

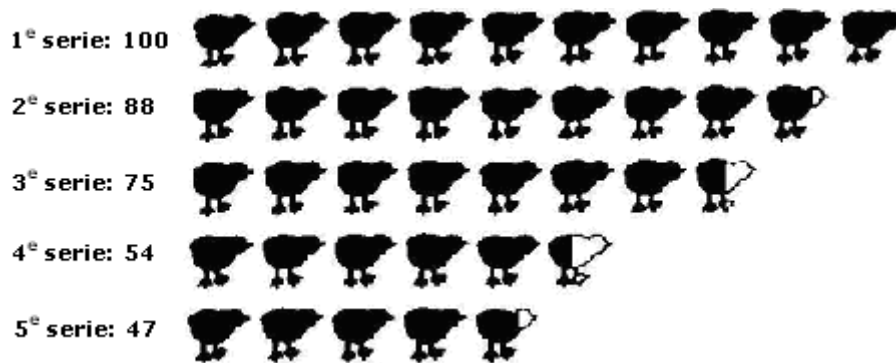
Vraag:

1. Waarvoor was het belangrijk onervaren kuikens te gebruiken bij de proeven?

Om er achter te komen welke eigenschappen van de ouders de pikreactie ontketenden bood men de kuikens modellen aan, welke of één eigenschap accentueerde of één eigenschap niet hadden. Wanneer de prikkelwaarde van 2 of meer modellen vergeleken moest worden bood men deze in successie aan. Iedere proef bestond uit een imitatie van de Mew-call (driemaal) en aanbieding van het model vlak voor het kuiken gedurende 30 seconden, waarbij het model zachtjes bewogen werd. Het aantal pikreacties werd genoteerd, alsmede de plaats waarop de pikreactie gericht werd.

Wanneer drie verschillende modellen, bijvoorbeeld A, B en C, ter vergelijking achter elkaar aangeboden worden moet men er voor zorgen de proef zo te maken dat vermeden wordt dat er minder reacties optreden op de modellen die na het eerste aangeboden worden. Deze vermindering van reacties zal zich door de gehele serie voortzetten.

Om deze dalende tendens in de pikreacties te elimineren werden de modellen op de volgende wijze aangeboden: kuiken 1 model A; kuiken 2 model B; kuiken 3 model C; kuiken 4 model A; etc., totdat alle beschikbare kuikens



Figuur 110. De bedelreactie bij de zilvermeeuw. De vermindering van de reactie gedurende 5 testseries. Gemiddelde van 357 tests met 2420 pikreacties. Deze vermindering komt mogelijk tot stand door 'negatief conditioneren': het afleren van het gebruikte model, of het ontbreken van het einde van het gehele gedragspatroon (de consummatory act). Hier ontbreekt namelijk het voedsel in de snavel en daardoor het doorslikken daarvan door het kuiken. Eén zwart kuiken is 10% van de reacties (n. Tinbergen en Perdeck, 1951).

aan de beurt waren geweest. Dan wordt kuiken 1 getest met model B, kuiken 2 met model C, kuiken 3 met model A, kuiken 4 met model B, etc. Tenslotte krijgt kuiken 1 model C, etc. Het afnemen van de pikreactie is te zien in figuur 110. Figuur 110 is samengesteld aan de hand van alle series, waarbij de modellen snel achter elkaar werden aangeboden. De rust aan de kuikens gegund was niet meer dan de tijd die nodig was om de andere kuikens te testen. Het aantal reacties vertoond door alle kuikens in de eerste test werd gesommeerd als 'eerste aanbidding', die van de tweede test als 'tweede aanbidding', etc. De figuur is samengesteld door alle pikreacties in 'eerste aanbiddingen' op te tellen en op 100 te stellen. De totalen van de 'tweede aanbidding', 'derde aanbidding', etc. werden berekend als percentages.

Vraag:

2. Kunt u oorzaken aangeven voor het terugvallen van de pikreacties gedurende de gehele testserie?

In situaties, waarin men de directe invloed van een bepaalde eigenschap wilde weten, gebruikte men de keuzeproef. Twee modellen of een model met twee onderdelen in competitie werden op dezelfde tijd gepresenteerd en het aantal pikreacties geteld. In deze experimenten was het niet noodzakelijk de proef 30 seconden te laten duren. Men deed de proef zo lang mogelijk bij een kuiken totdat de reacties sterk terugvielen.

Vraag:

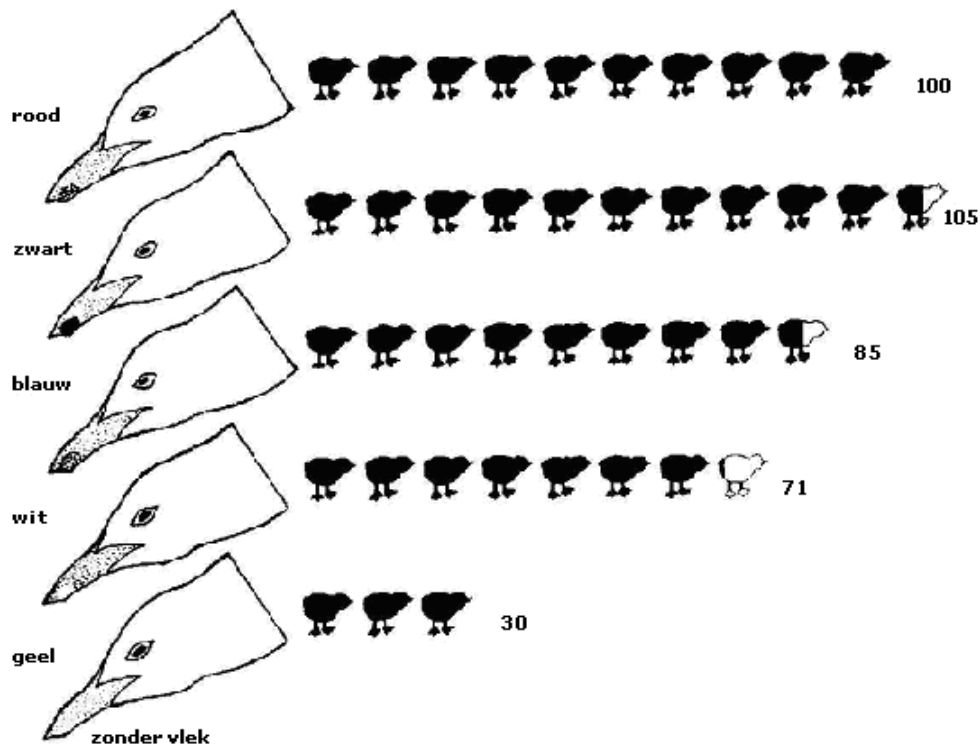
3. Waarom was het in deze tests niet nodig 30 seconden experimenteertijd aan te houden?

c. Onderzoek

Voor het menselijk oog is de rode vlek op de ondersnavel een duidelijk opvallende eigenschap. Zou dit de signaalprikkel voor de pikreacties zijn? Om op deze vraag een antwoord te vinden maakte men 5 kartonnen modellen van de kop van een zilvermeeuw en schilderde deze. Vier van de vijf modellen kregen verschillend gekleurde vlekken op de punt van de ondersnavel. Alle snavels waren geel. Het vijfde model werd geheel van een gele snavel voorzien: gele snavel met een gele vlek. De resultaten zijn in figuur 111 weergegeven.

Vragen:

4. Waarom wordt een normale snavel gebruikt als standaardmodel?
5. Tot op welke hoogte steunen de resultaten de hypothese of zijn ze in tegenspraak met de hypothese die in dit experiment wordt getoetst?



Figuur 111. De bedelreactie bij de zilvermeeuw. Resultaat van het onderzoek naar de betekenis van de kleur van de snavelvlek als sleutelprikkel. Uitgedrukt als percentage van de reacties op de rode snavelvlek als standaardmodel. Totaal 938 pikreacties. Eén zwart kuiken is 10% van de reacties, (n. Tinbergen en Perdeck, 1951).

De onderzoekers realiseerden zich na afloop dat zij de 'rode' snavel meer hadden aangeboden dan de andere kleuren. Er treedt dan 'negatief leren' op (figuur 110).

Vragen:

6. Hoe kan dit de resultaten hebben beïnvloed?
7. Op welke gronden zijn de onderzoekers gerechtigd een nieuw experiment op te zetten?

In het volgende experiment gebruikten zij twee modellen; een met een rode en een met een zwarte vlek. Deze werden de kuikens een gelijk aantal malen aangeboden (zie figuur 112).

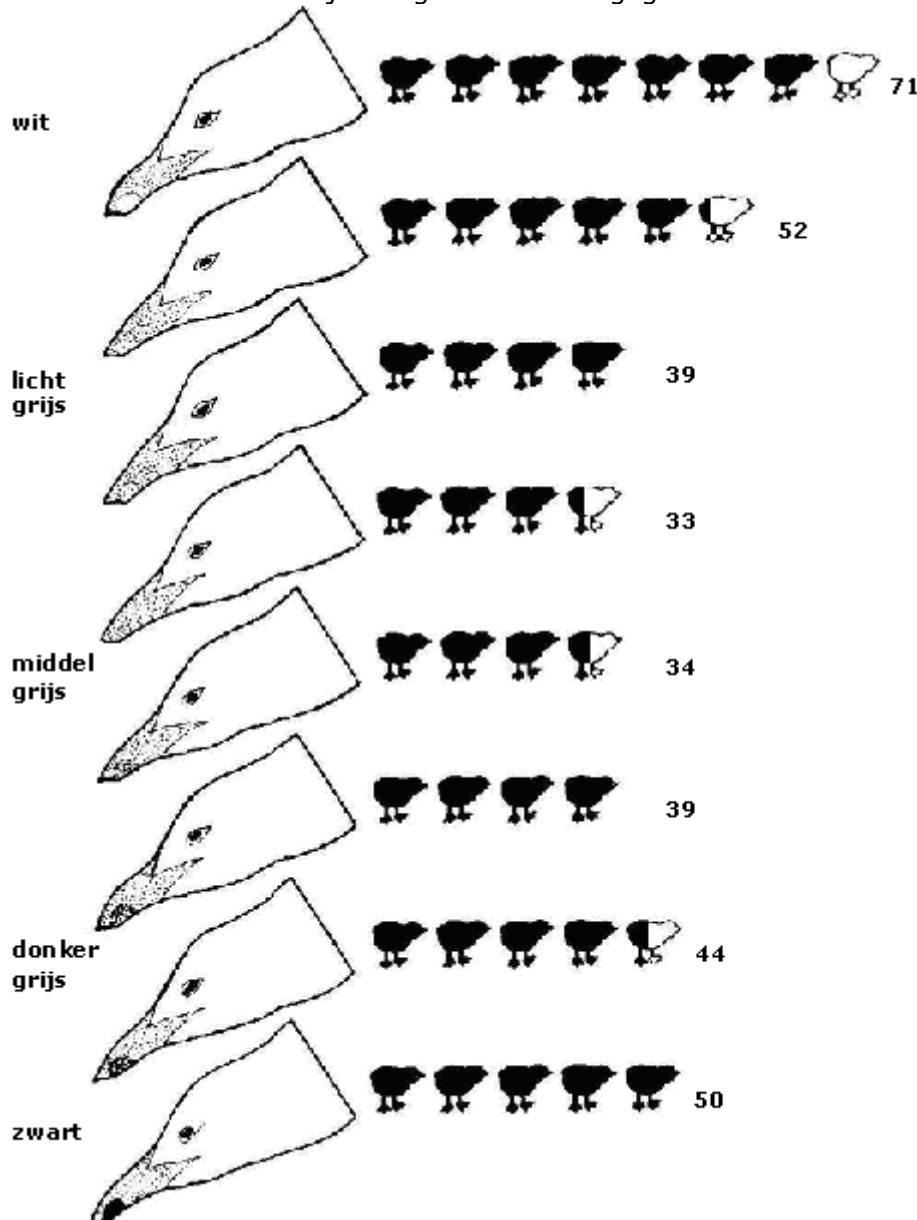


Figuur 112. De bedelreactie bij de zilvermeeuw. Resultaat van het onderzoek naar de betekenis van de rode en zwarte snavelvlek als sleutelprikkel. Uitgedrukt als percentage van de reacties op de rode snavelvlek. Totaal 1276 pikreacties. Eén zwart kuiken is 10% van de reacties (n. Tinbergen en Perdeck, 1951).

Opdracht en vraag:

8. Vergelijk de resultaten uit figuur 112 met die uit figuur 111. Correcties op grond van deze resultaten aangebracht in figuur 111 leverden nu: rood 100; zwart 86; blauw 71; wit 59 en geel 25.
9. Is het juist uit deze gegevens te concluderen dat de rode vlek signaalprikkel is die de pikreactie ontketent?

Voor het volgende experiment werden modellen gemaakt waarvan de snavels grijs waren. Op deze snavels werden vlekken geschilderd in verschillende grijs tinten van zwart tot wit. De resultaten zijn in figuur 113 weergegeven.



Figuur 113. De bedelreactie bij de zilvermeeuw. Resultaat van het onderzoek naar de betekenis van het contrast tussen snavelvlek en snavel als sleutel prikkel. De snavel is grijs en de vlekken bestaan uit een vaststaande grijsserie van wit tot zwart. Het contrast tussen de grijze snavel en de witte vlek is groter dan tussen de grijze snavel en de zwarte vlek! Totaal 1453 pikreacties. Eén zwart kuiken is 10% van de reacties (n. Tinbergen en Perdeck, 1951).

Vragen en opdracht:

10. Wat was de hypothese waarop dit experiment gebaseerd was?

11. Vergelijk de resultaten met de vorige.

12. Ats men bovendien weet dat, indien de 'rode vlek op voorhoofd' getest wordt tegen 'snavelpunt zonder vlek', dit 75-70 pikreacties oplevert, wat zijn dan nu de eigenschappen van de signaalprikkel die de pikreactie ontketent?

Tinbergen en Perdeck vonden nu ook dat de gele kleur van de snavel, vergeleken met anders gekleurde snavel, geen invloed had. Wel kreeg een geheel rode snavel tweemaal zoveel reacties als de anderen!

Vraag:

13. Kan men nu in het antwoord op de vorige vraag een onderscheid maken in de belangrijkheid van de eigenschappen?

Op dezelfde wijze werden alle eigenschappen onderzocht zoals vorm van de kop, kleur van de kop, plaats van de vlek op de kop en snavel, etc. Toen lengte, breedte en vorm van de snavel werden getest was een van de meest frappante resultaten, dat de grootste reactie werd opgewekt door een lange, dunne snavel. Er traden meer reacties op dan bij een normale snavel.

Vraag:

14. Welke verklaring kan er gegeven worden voor dit onverwachte resultaat?

Bedenk hierbij dat bij pogingen om een onderdeel van het gedrag van een dier te analyseren het soms verstandig is het probleem van het standpunt van het dier te bezien!

De onderzoekers concludeerden dat de signaalprikkel voor de pikreactie bestond uit:

- a. beweging
- b. bepaalde vorm van de snavel
- c. snavel laag houden
- d. snavel dichtbij houden
- e. snavel met de punt naar beneden gericht zijn
- f. rode vlek bij de snavelpunt, gekarakteriseerd door kleur en contrast
- g. snavel voorzien van een klein uitsteeksel (voedsel!)

Opdracht:

15. Probeer een modelproef te ontwerpen om één van deze signaalprikkel aan te tonen.

Het is niet gemakkelijk te beslissen welke van de gevonden karakteristieken van de zilvermeeuwouder nu signaalprikkel zijn, in de betekenis van een door de evolutie ontwikkelde aanpassing in een communicatieve functie. Voor zover we het kunnen bezien maken alleen de roep (Mew-call) en de rode vlek als zodanig hier aanspraak op, omdat hun waarde als signaalprikkel de enige of minstens de voornaamste functie is. Voor wat de andere componenten betreft is de houding van de kop verantwoordelijk voor het laag houden, dichtbij en naar beneden gericht zijn van de snavel. Deze karakteristieken hebben meer te maken met de presentatie van het voedsel, dan met het opwekken van de reactie van de kuikens.

P-45 De balts van de kleine watersalamander

De kleine watersalamander is op school gemakkelijk in kleine aquaria te houden*). De bedoeling is methodisch te kunnen beschikken over seizoensaquaria. Het behoeft geen betoog, dat de salamanders, na observatie in de klas, terug gezet worden in hun oorspronkelijk milieu (zie P-40).

Houdt de mannetjes gescheiden van de nog niet bevruchte wijfjes. Vang zo vroeg mogelijk in het voorjaar (februari) dan is de kans op onbevruchte wijfjes zo groot mogelijk. Voeren met fijngehakte regenworm, tubifex, daphnia en bloedwormen (Chironomus).

Plaats bij het mannetje een vrouwtje. Na de balts het bevruchte wijfje weghalen en een nieuw wijfje geven. Een mannetje is in staat om ongeveer 5 vrouwtjes te bevruchten. Het mannetje en vrouwtje hebben duidelijk seksueel dimorfisme.

We zien bij de balts evenals bij het voedselzoeken een verhoging van de frequentie van de bewegingen van de keelbodem: de salamander ruikt. Onmiddellijk heeft het mannetje het vrouwtje in de gaten en observeert van grote afstand het vrouwtje: de keelbodemfrequentie neemt toe. Het mannetje *fixeert* langdurig het vrouwtje.

Dan *nadert* hij het vrouwtje, telkens onderbroken door stilstaan en fixeren. Dit naderen houdt telkens op als het vrouwtje *niet beweegt*. Tenslotte is het mannetje dichtbij het wijfje en *besnuffelt* haar (keelbodemfrequentie). Bevruchte vrouwtjes worden niet verder benaderd. Bij onbevruchte wijfjes springt het mannetje voor het wijfje en landt voor haar (*de sprong*), vouwt zijn staart dubbel langs zijn lichaam en begint te *waaiëren*: een golvende beweging van de staart; de cloaca staat wijd open. Een waterstroom wordt zo gericht op de kop van het wijfje. Het wijfje begint te *naderen* tegen de geurstream in. Het mannetje draait zich op één poot, zet de staart langzaam golvend loodrecht op het lichaam, komt enigszins omhoog en helt over het vrouwtje heen: *pronken*.

Door plotseling de staart dicht te slaan schuift het wijfje achteruit. Dit *slaan* volgt direct op de uiterste stand van het pronken: pronken gaat over in slaan. Het mannetje begint weer met waaiëren. Deze gedragspatronen vinden afwisselend plaats met een steeds toenemende intensiteit.

Het wijfje laat zich niet meer door het staartslaan 'terugduwen' en blijft *naderen*. Daarop draait het mannetje zich om en loopt met de buik over de grond, de staart langzaam golvend, voor het wijfje uit: *leiden*. Het wijfje *volgt*. Dan *stopt* het mannetje, het wijfje loopt tegen de staartpunt aan: *toucheren*. Door dit toucheren wordt de staart typisch ingetrokken en zo gehouden. Het wijfje loopt weer door en nogmaals tegen de staart. Hierop tilt het mannetje de staart ingetrokken op en *deponeert* een spermatofoor (deponeren). Het mannetje *loopt* direct weer *door* over ongeveer een salamanderlengte. Het wijfje *volgt*. Het mannetje gaat nu stilstaan dwars op de oorspronkelijke richting, de staart langs het lichaam gevouwen. Het wijfje loopt nu tegen de samengevouwen staart aan (*remmen*). Door de staart zachtjes heen en weer te bewegen schommelt het wijfje met haar cloaca over de spermatofoor, die zij *opneemt*.

*) De inheemse salamandersoorten zijn sinds 1973 (Kon. Besluit 18 oktober 1973, Staatsblad 488) beschermd (Natuurbeschermingswet artikel 22). Het is verboden deze dieren in bezit te hebben. Men kan uitheemse soorten gebruiken; deze vertonen een bijna gelijke balts.

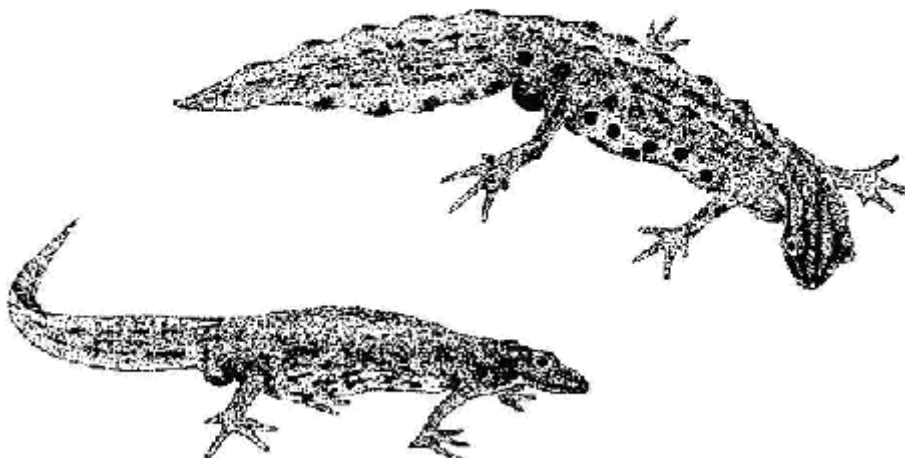
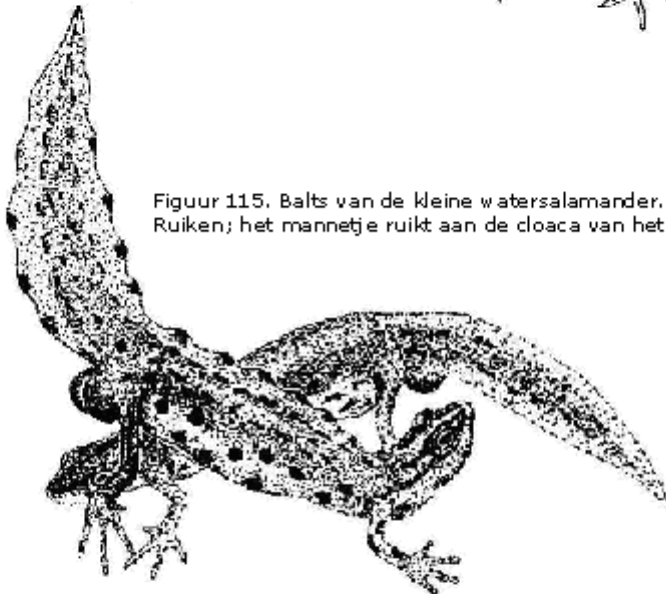
Opdracht en vragen:

1. Maak met behulp van het bovenstaande ethogram een reactieketen van de balts van de kleine watersalamander op de volgende wijze:
Maak twee kolommen: links voor het mannetje en rechts voor het wijfje.
Zet er de handelingen in en geef door pijlen aan welke handeling als signaal dient voor de reactie van de ander (en omgekeerd).
2. Wat is/zijn voor iedere handeling de waarschijnlijke signaalprikkel(s)?
3. Welke signaalprikkel is het gemakkelijkst te bewijzen? Hoe?

Figuur 114. Balts van de kleine watersalamander. Fixeren en naderen; het mannetje toont zijn onderzijde aan het vrouwtje.

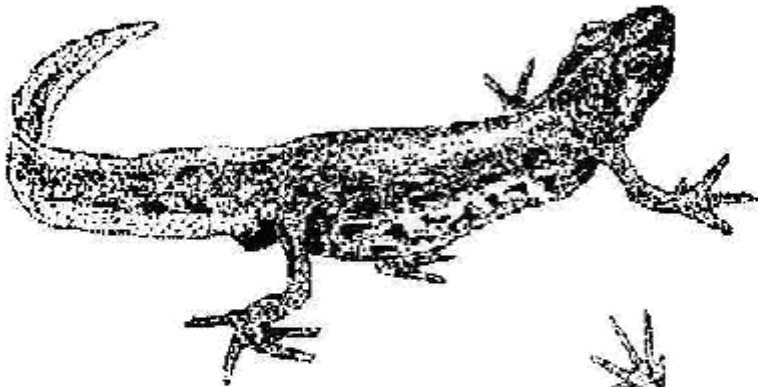
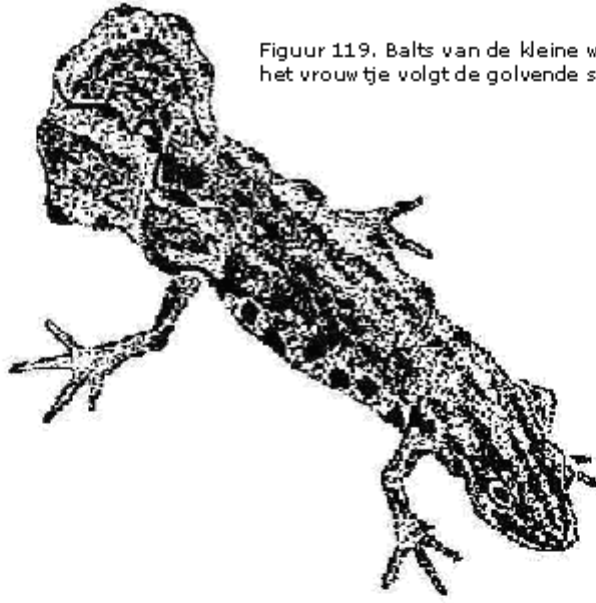


Figuur 115. Balts van de kleine watersalamander. Ruiken; het mannetje ruikt aan de cloaca van het vrouwtje.



Figuur 116. Balts van de kleine watersalamander. De sprong; het mannetje landt voor het vrouwtje.

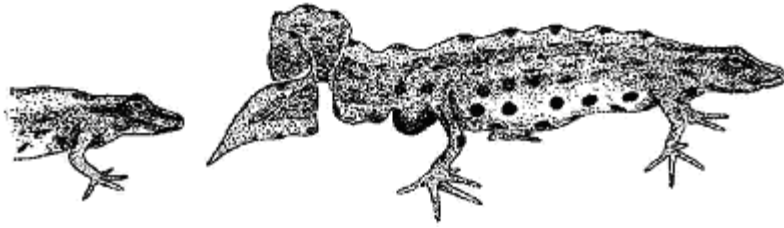
Figuur 119. Balts van de kleine watersalamander. Het leiden; het vrouwtje volgt de golvende staart van het mannetje.



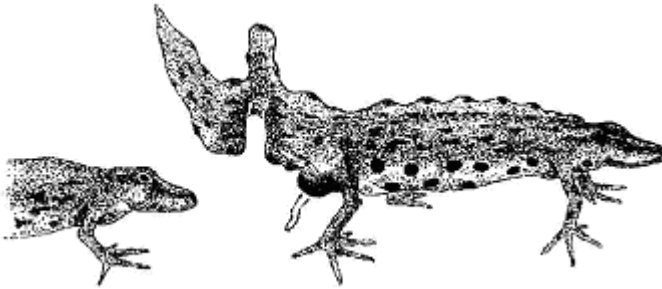
Figuur 117. Balts van de kleine watersalamander. Het waaieren; de geurstroom wordt op de neus van het vrouwtje gericht.



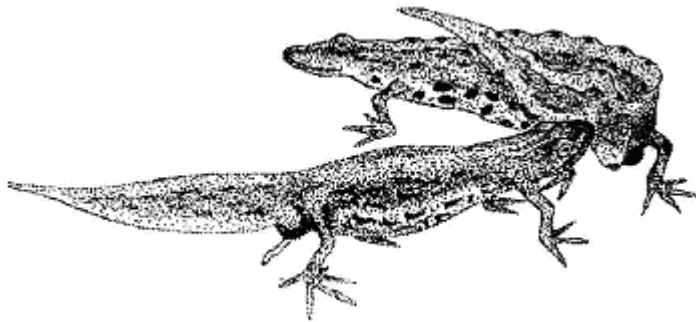
Figuur 118. Balts van de kleine watersalamander. Het dwarsstaan of pronken; het volgende moment volgt de staartslag.



Figuur 120. Balts van de kleine watersalamander.
Het toucheren; direct na de eerste maal kromt het mannetje de staart.



Figuur 121. Balts van de kleine watersalamander. Het deponeren; direct na de tweede maal tilt het mannetje de gekromde staart op en de spermatofoor komt tevoorschijn.



Figuur 122. Balts van de kleine watersalamander.
Het remmen; het dwarsstaande mannetje duwt het vrouwtje heen en weer met de gebogen staart.
Het vrouwtje heeft zojuist de spermatofoor opgenomen.

P-46 De balts van guppies

Guppies (*Lebistes reticulatus*) zijn zeer gemakkelijk —zelfs in onverwarmde aquaria — te houden en planten zicht voortdurend voort (eierlevendbarend). Het is een tropische vis behorend tot de tandkarpers en afkomstig van Trinidad en de noord-oostkust van Zuid-Amerika. Tegenwoordig is het verspreidingsgebied groter: in vele gebieden is dit visje geïmporteerd ter bestrijding van malariamugpopulaties.

Ethogram

De balts. Als het mannetje voor het eerst bij het vrouwtje in de bak gebracht is begint het wild rond te zwemmen: de mediane vinnen half opgezet. Na enkele minuten begint het mannetje aandacht te schenken aan het vrouwtje en tracht haar te benaderen (**n**) en te volgen (**v**). Verliest hij haar uit het oog dan treedt een zoeken (**z**) op.

Het volgen neemt toe in intensiteit en hoe dicht bij het vrouwtje des te meer worden de mediane vinnen dichtgevouwen (figuur 123). Bij de hoogste intensiteit liggen de rugvin en anaalvin geheel tegen het lichaam gevouwen terwijl de staartvin zo gevouwen is dat deze aan de basis breder is dan aan het uiteinde: intensief volgen (**iv**).

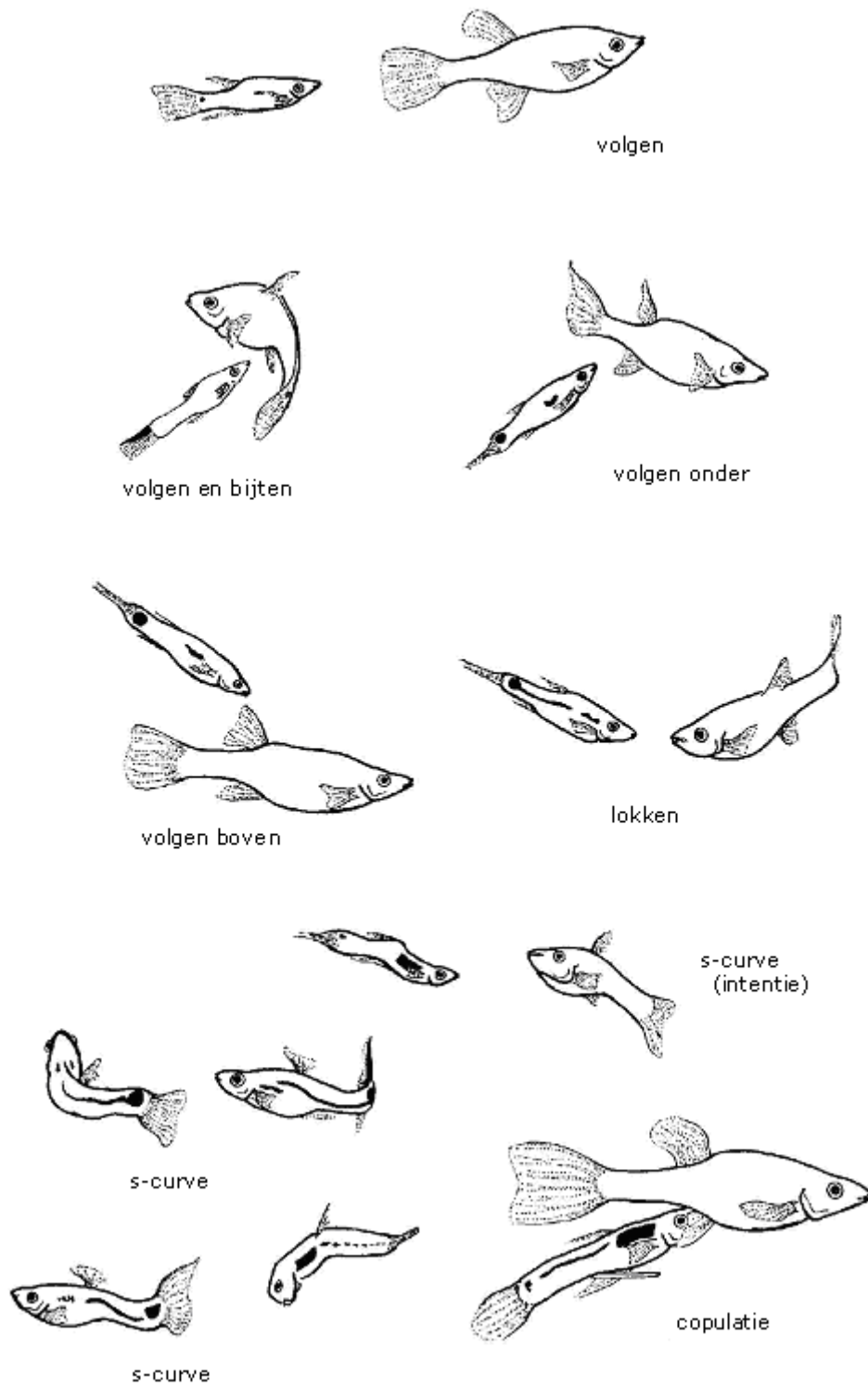
Het mannetje kan naast, boven, achter of onder haar zwemmen tijdens het volgen (**ivn, ivb, iva, ivo**). Spoedig probeert het mannetje vis-à-vis met het vrouwtje te komen, hetgeen alleen kan wanneer het vrouwtje vrijwel op haar plaats blijft. In dit gedragspatroon treden alle mogelijke variaties op: hoeken tussen de lengte-assen van beide partners van 0° tot 90° en meer. Is de vis-à-vis houding min of meer bereikt dan zwemt het mannetje over een korte afstand voor en achteruit: het lijkt erop of het mannetje met een elastiekje met het vrouwtje verbonden is en op deze wijze het vrouwtje tracht te lokken (**l**). Hier breekt de balts meestal af.

Gaat de balts door dan draait het mannetje om, na enige tijd lokken. Op hetzelfde moment buigt het mannetje zijn lichaam in een s-curve (**s**). Dit buigen wordt vertoond in verschillende intensiteiten. De laagste intensiteit is een zwakke s-curve met gevouwen mediane vinnen. Bij stijgende intensiteit worden de vinnen gespreid en de s-curve sterker. Vanuit deze situatie springt het mannetje plotseling weg, soms over een afstand van meer dan 10 cm (**sp**). Gedurende de sprong worden de vinnen langzaam gespreid. De sprong kan onderbroken worden door een s-curve-houding. Na de laatste sprong worden de vinnen maximaal gespreid en staat het mannetje met zijn lengte-as loodrecht op die van het vrouwtje: tonen (**t**). Als het vrouwtje stopt zwemt het mannetje vanuit de s-curve-houding of vanuit het tonen plotseling rond het vrouwtje en valt van achteren aan (**a**). Tijdens deze aanval wordt het gonopodium door zijwaarts uit te zwaaien en naar voren te brengen in contact gebracht met de genitaalzone van het vrouwtje: copulatie (**c**). Het contact duurt zeer kort (0,8 seconde). Bij de copulatie brengt het mannetje zijn sperma niet behulp van een gonopodium in het wijfje. Een gonopodium is een gedeeltelijk gewijzigde anaalvin (3e,4e en 5e vinstraal). Het sperma blijft levend in de plooien van het ovarium van het wijfje. Een bevruchting is voldoende voor ongeveer 8 opeenvolgende legsels.

Hierna volgt nog een postcopulatie-gedrag: het mannetje zwemt vlak naast het vrouwtje met korte schokkende sprongen (**pc**).

Benodigheden:

- kleine aquaria, plastic bakken, weckflessen van groot formaat of zogenaamde 'zuurtjesflessen' (één bak per 2 leerlingen).
- zand.
- waterplanten, bijvoorbeeld waterpest.
- voorraadbak met onbevuchte vrouwelijke guppies.



Figuur 123. De balts van guppie (*Lebistes reticulatus* L.) (n. Baerends, 1955).

- voorraadbak met mannelijke guppies; de mannetjes moeten geheel gekleurd zijn zonder zilvergrijze plekken.
- modellen van vrouwelijke guppies van verschillende grootte (of één grootte met verschillende kleuren) te vervaardigen van plasticine of uit paraffine te snijden. Aan ijzerdraad bevestigen. Zie ook P-41.

Vorbereiding:

- richt de bakken voor de leerlingen in als gewone aquaria: bodem van zand voorzien en beplanten met enkele stengels waterpest.
- betrek voor de voorraadbak met vrouwelijke guppies het liefst vrouwelijke exemplaren rechtstreeks van bevruchte vrouwtjes. Een bevruchting kan namelijk voor verschillende worpen dienen. Om zeker te zijn met onbevruchte vrouwtjes te doen te hebben gaat men als volgt te werk:
- zet een bevrucht vrouwtje — te herkennen aan dikke buik en 'drachtigheidsvlek' (een donker doorschijnende driehoekige vlek in de buik bij de aarsopening) — in een aquarium.
- verwijder het vrouwtje na de geboorte van de jongen.
- laat de jongen opgroeien door goed te voeren.
Houd de kweektemperatuur bij voorkeur rond 25 °C.
- scheid de mannetjes van de vrouwtjes zodra het verschil tussen de twee geslachten is waar te nemen en verzamel de vrouwtjes in de voorraadbak.

Uitvoering:

- a.
- breng een mannetje in een bak waarin een vrouwtje huist.
 - neem het baltsen gedurende enige tijd waar en protocolleer: de waarnemer dicteert en de schrijver gebruikt de symbolen die tussen haakjes zijn vermeld achter de gedragspatronen. Het protocol vertoont dan bijvoorbeeld het volgende beeld:
Datum; tijd; 1 man en 1 vrouw.
z-n-v-v-v-v-iva-iva-iva-ivb-ivb-z-z-n-ivb-ivb-l-l-l-z-v-v-ivo-ivb-ivo-l-l-s-s-s-sp-sp-sp-l-ls-s-ssp-sp-s-sp-sp-t-a-c-cp-z-etc.
 - tracht een complete balts en copulatie te protocolleren.

Vragen:

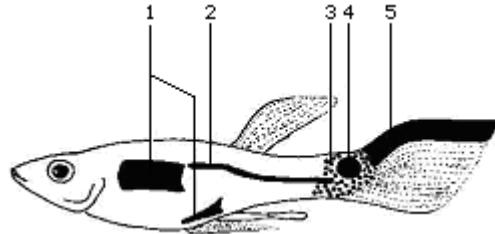
1. Welke handelingen treden op in een complete balts en in welke volgorde en hoeveel malen?
2. Hoeveel baltsen eindigen in een copulatie en hoeveel worden onderbroken en bij welk gedragspatroon?
3. Waardoor wordt een balts afgebroken?
4. Is de volgorde der handelingen gefixeerd of variabel?
5. Verandert de kleur van het mannetje tijdens de balts (s-curve)?

b.

- gebruik een bak bezet met 50-10 mannetjes, welke gedurende 7-10 dagen geïsoleerd zijn van vrouwtjes.
- bied een model van een vrouwtje aan gedurende 5 minuten en protocolleer.
- geef de mannetjes 1 minuut rust.
- bied het volgende model uit de serie modellen van vrouwtjes aan en protocolleer.
- werk zo alle modellen af uit de serie grootte (kleur), telkens met 1 minuut rustpauze tussen twee aanbiedingen.

Vragen en opdrachten:

6. Kunt u uit de protocollen halen wat de invloed grootte (kleur) van het vrouwtje is als signaalprikkel voor de balts van het mannetje?
7. Bedenk zelf een hypothese ten aanzien van de opwekking van één van de gedragspatronen uit de balts en bedenk een experiment dat deze hypothese toetst.
8. Zouden bij deze opdracht leerprocessen een rol spelen?



Figuur 124. Zwarte tekening die zich tijdens de balts bij de mannelijke guppy kan ontwikkelen. Behalve mannetjes met de aangegeven tekening komen er voor waarbij het gehele lichaam overdekt is met een donkere tot zwarte kleur. (n. Baerends, 1955).

c.

- breng een mannetje in een bak waarin een vrouwtje huist.
- neem het baltsen gedurende enige tijd waar en protocolleer.
- houd nu alleen het mannetje in de gaten en protocolleerde kleurveranderingen die optreden tijdens de balts of tijdens één gedragspatroon bijvoorbeeld de s-curve. Gebruik hiervoor de cijfers uit figuur 124.

Vraag en opdracht:

8. Zou de kleur een signaalprikkel zijn voor het vrouwtje of alleen samenhangen met de interne situatie van het mannetje?
9. Bedenk modelproeven die dit kunnen toetsen.

P-47 Gewenning aan prikkels bij *Betta splendens*

Indien een dier langdurig een prikkel gepresenteerd wordt treedt gewenning op: de bereidheid tot reageren neemt af. Gewenning is een van de oorzaken van het afnemen in intensiteit van een gedragspatroon (zie P-44, figuur 110). Vermoeidheid kan een andere oorzaak zijn. Ook dan is het effect van een prikkel steeds geringer. In dit laatste geval is er vrij snel een herstel; bij gewenning duurt het langer of er treedt in het geheel geen herstel meer op. Bij modelproeven zal men steeds met deze factoren rekening dienen te houden òf door de proefdieren voldoende rust te geven òf door steeds verse proefdieren te nemen.

Om gewenning te demonstreren is het nodig een gedragspatroon te gebruiken dat op zijn minst door twee verschillende prikkels opgewekt kan worden. We kunnen dan het dier laten wennen aan de éne prikkel, waardoor de gestimuleerde activiteit afneemt, om direct daarna de andere prikkel aan te bieden. We zien de reactie weer optreden met een intensiteit gelijk aan die bij de eerste prikkel aan het begin van de aanbieding.

Agressief gedrag kan bij mannetjes van *Betta splendens* ontketend worden door verschillende visuele prikkels als bijvoorbeeld kleur.

Betta splendens Regan behoort tot de familie der labyrintvissen (Anabantidae). De kieuwen zijn voor de ademhaling vaak ontoereikend en zijn uitgerust met een hulporgaan: het labyrint. De functie is tweemaal; het hulporgaan functioneert als de condities voor de ademhaling ongunstig worden (slikbewoners) en het maakt het voor sommige vissen mogelijk op het land te leven (klimbaars). Het labyrint is een benige uitstulping van de kieuwholte, bekleed met een zeer bloedrijk dekweefsel dat dient voor de luchtademhaling.

De zuurstof wordt opgenomen door luchthappen. Wanneer de vissen dit niet kunnen vult het labyrint zich met water en zullen ze stikken. Ze kunnen leven in zeer zuurstofarm water. Om deze redenen worden Betta's in aquaria gehouden met een lage waterstand en is het verstandig de aquaria af te dekken met een glasplaat: ze zijn gevoelig voor koude ademhalingslucht.

De kweek is gemakkelijk. Ze bouwen schuimnesten van luchtbelletjes omsloten door een mondholtesecreet. De balts is bijzonder boeiend.

Andere bekende vertegenwoordigers van deze familie zijn de Paradijsvis, de Gurami's en de Colisa's of dwerggurami's.

Betta splendens is het best te houden in dichtbeplante bakken met een turfachtige bodem; liefst ook veel drijvende waterplanten. Alle soorten voedsel worden geaccepteerd. In de handel is meestal verkrijgbaar de kweekvorm variëteit cambodja. Deze heeft een kortere levensduur dan de stamvorm. Ze zijn het mooist op een leeftijd van 4-12 maanden en dan ook het meest vechtlustig. Houd ze paarsgewijs of de mannetjes van elkaar gescheiden. Men kan de mannetjes groot brengen met een niet te sterke voeding in kleine bakjes.

Algemene aanwijzing:

Werk in groepen van twee leerlingen. Een bedient de stopwatch om de duur van de handelingen en de proef te meten; de ander observeert het gedrag en deelt de handelingen luid mede aan de tijdwaarnemer/schrijver. Bij gebrek aan voldoende Betta's/aquaria kan de uitvoering bijvoorbeeld aan twee groepjes van 2 leerlingen toebedeeld worden, die later verslag aan de gehele groep uitbrengen. Wél is het verstandig alle leerlingen de gedragspatronen te laten zien en, protocolleren, die bij de hierna onder a opgenomen 'spiegelproef' optreden.

De moeilijkheid om verschillende gedragspatronen tegelijk te kunnen waarnemen (daarvoor is intensieve training nodig) en te protocolleren kan ondervangen worden door in iedere proef op één handeling te letten. (Als voorbeeld zijn in de tabel getallen ingevuld; de x geeft aan dat inde proef niet op deze handeling is gelet.)

Benodigheden:

- aquaria met mannelijke Betta's. Per experiment dienen minstens twee kleine aquaria met volwassen mannetjes van Betta gebruikt te worden (zie P-41).
- Temperatuur 28-30 °C.
- twee cuvetten met ieder een verschillend gekleurd mannetje van Betta, bijvoorbeeld rood en blauw. Temperatuur 23-25 °C.
- cuvetten met vrouwtjes van Betta of modellen hiervan.
- modellen of tekeningen van mannetjes van Betta.
- spiegel.
- stopwatch.

Vorbereiding:

- houdt de aquaria zoveel mogelijk op gelijke temperatuur, vóór de uitvoering op 23-25 °C en tijdens de uitvoering op 28-30 °C.
Alle dieren dienen gedurende ongeveer 10 dagen voorafgaand aan de uitvoering visueel van elkaar geïsoleerd te zijn.

- maak verschillend gekleurde tekeningen van mannetjes van Betta of modellen van plasticine of te schilderen paraffine. Voorzie de modellen van plastic vinnen. Maak series met verschillende kleuren, grootte of vorm (zie P-44).

Uitvoering:

a.

- hang aan een korte zijde van het aquarium een spiegel in de bak. Niet te lang (30 seconden) anders treedt nu al gewenning op.
- noteer de optredende gedragspatronen van de vis tegenover zijn spiegelbeeld: kleurverandering, lichaamshouding, frequentie van naar de oppervlakte zwemmen en luchthappen, houding van de kieuwdeksels, vinnenspreiding, aantal malen naderen, bijten, etc.
- selecteer hieruit de gedragspatronen die geschikt zijn om metingen te doen. Metingen kunnen verricht worden door de tijdsduur van een houding, bijvoorbeeld optillen van de kieuwdeksels, te meten.
- maak een tabel van de te verwerken gegevens bijvoorbeeld als volgt:

Datum:			tijd optillen van kieuwdeksel	tijd spreiden van vinnen	aantal malen naderen	aantal malen bijten	aantal malen lucht-happen
tijd	proef	duur					
	1	15	20	X	6	3	1
	2	15	X	15	5	2	0
	3	15	17	X	5	1	1

b.

- plaats een cuvet met een mannelijke vis tegen de korte zijde van het aquarium.
- noteer gedurende 15 minuten de gekozen gedragspatronen in aantal en tijdsduur, totdat men constateert dat gewenning optreedt (wanneer?).
N.B. Het kan zijn dat de proefduur langer moet zijn dan de aangegeven 15 minuten.
- verwerk de gegevens in een tabel (zie voorbeeld).
- laat de vis in het aquarium 15 minuten rusten door het cuvet weg te halen.
- plaats wederom het cuvet op dezelfde plaats tegen het aquarium.
- noteer wederom dezelfde gedragspatronen in aantal en tijdsduur totdat weer gewenning optreedt. Verwerk de gegevens in de tabel.
- plaats nu direct hierna een andere cuvet met een anders gekleurde vis op dezelfde plaats tegen het aquarium.
- noteer wederom dezelfde gegevens als bij de vorige waarnemingen totdat gewenning optreedt.
- verwerk de gegevens in een tabel.

c.

- herhaal experiment b maar gebruik nu de gekleurde tekeningen of modellen.

d.

- herhaal experiment b bij verschillende temperaturen van het water in de aquaria.

e.

- herhaal experiment b maar nu met cuvetten met vrouwelijke Betta's.

f.

- haal met een pipet water uit de 'mannetjesbak' en breng dit water bij de proefvis in het aquarium.

Vragen:

1. Zijn de resultaten voldoende evident voor het verschijnsel van gewenning?
2. Welk van de bestudeerde gedragspatronen is het beste om gewenning te meten?
3. Welke andere processen kunnen het verminderen van reactie hebben beïnvloed?
4. Hoe lang is de herstelperiode na de gewenning?
5. Welke functie zal gewenning hebben in het normale gedragspatroon van het dier?
6. Is de kleur een belangrijke prikkel? Welke kleur?
7. Reageren mannetjes op een chemische prikkel?
8. Reageren mannetjes op vrouwtjes anders dan op mannetjes?

P-48 Scholenvorming bij vissen

Vissen die in scholen zwemmen vertonen een sterke sociale organisatie. Alle individuen in een school zijn van dezelfde soort en dikwijls van dezelfde grootte. Merkwaardig is dat ze gelijk zijn wat de rangorde betreft; er is geen leider. Bovendien vertonen ze allen tegelijk hetzelfde gedrag; ze zijn met hetzelfde bezig. Men vindt deze sociale organisatie — al of niet met een leider — ook bij andere dieren (vogels, zoogdieren).

De school wordt in deze zin gedefinieerd als een groep dieren die bij elkaar blijft en positief reageren op elkaar, zonder dat een gemeenschappelijke uitwendige prikkel de dieren bij elkaar brengt. Het samenblijven wordt veroorzaakt door signalen die de individuen elkaar bieden. Dieren die een groep vormen, doordat bijvoorbeeld voedsel ze bij elkaar brengt en houdt zolang er voedsel is, noemt men geen schooldieren.

Proefdieren: Gebruik langzaam zwemmende soorten. De volgende 'veelvoorkomende' tropische vissen zijn geschikt:

- Brachydanio rerio — Zebravis (18-21 °C, snelle zwemmer, moeilijk);
- Rasbora heteromorpha — Kegelvlekbarbeel (22-26 °C, langzame zwemmer);
- Rasbora trilineata — Schaarvisje (22-25 °C, langzame zwemmer);
- Tanichthys albonubes — Chinese danio (18 °C, snelle zwemmer, moeilijk);
- Hyphessobrycon ornatus — Roze tetra (22-26 °C);
- Hyphessobrycon callistes — Minor (22-26 °C, langzame zwemmer);
- Hyphessobrycon pulchripinnus — Citroentetra (22-24 °C, langzame zwemmer);
- Barbus tetrazona — Sumatraan (20-24° C);
- Barbus pentazona — Vijfstreepbarbeel (20-25 °C);
- Barbus nigrofasciatus — Purperkopbarbeel (20-22 °C);
- Pristella riddlei - Pristella (20-24 °C);

onze driedoornige en tiendoornige stekelbaars zijn ook geschikt.

Benodigheden:

- gezelschapsaquarium met enkele scholen van verschillende soorten vis.
- een lang aquarium (80/100 x 30 x 30 cm, eventueel langer), waarvan de bodem is bedekt met zand.
- twee soorten vis: 8 of meer individuen per soort.
- bekerglazen of cuvetten.
- stopwatch.

Algemene aanwijzing:

Zorg voor een rustige opstelling; het verplaatsen van de cuvetten dient zeer rustig te geschieden. Het water in de proefbak en in de cuvetten dient van dezelfde temperatuur te zijn.

Indien men over meer dan twee verschillende soorten vis beschikt kan men door eerst experiment **b** te doen, uitzoeken welke soort de sterkste schoolneiging heeft en deze dan voor alle experimenten gebruiken.

Bij gebrek aan voldoende aantallen vissen van een soort is het mogelijk een school vissen van één soort te tekenen en te kleuren. Deze tekening op de voorgeschreven plaats aanbieden tegen de achterruit en licht heen en weer bewegen of stil houden.

De invloed van de beweging is dan te analyseren.

De totale proefduur is ongeveer een uur. Het is dus mogelijk deze experimenten door groepjes leerlingen (gedragwaarnemer, tijdwaarnemer en schrijver) te laten uitvoeren, die per groep één onderdeel doen. De gegevens aan het eind verzamelen en gemeenschappelijk bespreken.

De docent kan door middel van de Chi-square test de verkregen resultaten vergelijken met een normale distributie, dat wil zeggen het verblijven van de vissen gedurende gelijke tijden in iedere afdeling van de proefbak. Hier doet zich de mogelijkheid voor om te laten zien dat experimenten statistisch geanalyseerd dienen te worden.

In ieder geval kan dit in de discussie betrokken worden.

a. Observatie van scholen

Uitvoering:

- bekijk in een gezelschapsaquarium eerst een schoolje vissen.
- houdt steeds één dier in de groep in de gaten.
- beschrijf het schoolgedrag van het dier gedurende langere tijd (15 minuten).

Vragen:

1. Zwemmen vissen uitsluitend in scholen bestaande uit één soort?
2. Is dit ook duidelijk te zien indien er twee nauw verwante soorten aanwezig zijn?
3. Is er enig agressief gedrag van de individuen onderling?
4. Is er een waarschijnlijke correlatie tussen de dichtheid van de school en de 'habitat' in het aquarium (bij een volledig ingericht aquarium)?
5. Welk effect hebben prikkels 'van buiten af' op de school, zoals bijvoorbeeld tikken tegen de ruit of inbrengen van voedsel?

b. Gedrag van een enkele vis ten opzichte van een school soortgenoten

Uitvoering:

- teken op de voorruit (en eventueel achterruit) van het lange aquarium twee verticale lijnen, zodat het aquarium in drie gelijke delen verdeeld is.
- zet gelijke aantallen van twee soorten vissen in cuvetten: één soort per cuvet (het aantal hangt af van de grootte van de voorhanden zijnde vissen).
- plaats een cuvet met vissen in het linker en een in het rechter gedeelte van het aquarium.
- laat zeer voorzichtig één vis van een van de twee soorten (de testvis) in het middelste deel van het aquarium los.
- noteer gedurende perioden van telkens 7 minuten het volgende:
 1. tijd in minuten dat de testvis verblijft in de drie afdelingen van het aquarium.
 2. het aantal malen dat de testvis van de ene afdeling in de andere afdeling van het aquarium gaat.
- verwerk de gegevens in de tabel A achter proef 1.
- verwijder de testvis en verwissel de posities van de cuvetten.

- zet de testvis weer in de middelste afdeling en herhaal de waarnemingen gedurende dezelfde perioden.
- verwerk de gegevens in de tabel A achter proef 2.
- bereken het gemiddelde van beide experimenten.
- verwijder de testvis en neem nu een vis van de andere soort als testvis.
- zet deze testvis weer in de middelste afdeling en herhaal de waarnemingen gedurende dezelfde perioden.
- verwerk de gegevens in de tabel A achter proef 3.
- verwijder de testvis en verwissel de posities van de cuvetten.
- zet de testvis weer in de middelste afdeling en herhaal de waarnemingen gedurende dezelfde perioden.
- verwerk de gegevens in de tabel A achter proef 4.
- bereken het gemiddelde van beide experimenten.

c. Het effect van een groep vissen op één vis

Uitvoering:

- plaats in de rechter en linker afdeling van het aquarium een cuvet: in de een twee vissen en in de ander bijvoorbeeld zes vissen van dezelfde soort.
- laat weer zeer voorzichtig een testvis los in de middelste afdeling.
- noteer gedurende perioden van telkens 7 minuten het volgende:
 1. tijd in minuten dat de testvis verblijft in de afdeling van het aquarium waar de twee vissen en in de afdeling waar de zes vissen zitten.
 2. het aantal malen dat de testvis gaat van de ene afdeling in de andere afdeling van het aquarium.
- verwerk de gegevens in de tabel B achter proef 5.
- verwijder de testvis en verwissel de positie van de cuvetten.
- zet de testvis weer in de middelste afdeling en herhaal de waarnemingen gedurende dezelfde perioden.
- verwerk de gegevens in de tabel B achter proef 6.
- bereken het gemiddelde van beide experimenten.
- verwijder de testvis en voorzie de cuvetten nu van een gelijk aantal vissen van dezelfde soort, bijvoorbeeld zes stuks.
- plaats de cuvetten in de linker en rechter afdeling van het aquarium.
- zet de testvis weer in de middelste afdeling en herhaal de waarnemingen gedurende dezelfde perioden.
- verwerk de gegevens in de tabel B achter proef 7.
- verwijder de testvis en verwissel de positie van de cuvetten.
- zet de testvis weer in de middelste afdeling en herhaal de waarnemingen gedurende dezelfde perioden.
- verwerk de gegevens in de tabel B achter proef 8.
- bereken het gemiddelde van beide experimenten.

Vragen:

6. Gaat de testvis meer naar de school van soortgenoten dan naar een school van andere soorten?
7. Kan men een duidelijk verschil verwachten in het gedrag van een testvis, indien men voor de vreemde soort een nauwverwante of totaal verschillende soort gebruikt?
8. Gaat de testvis meer naar de school met groter aantal individuen dan naar een school met een kleiner aantal?
9. Hoe zou de proef kunnen verlopen indien men van dezelfde soort twee groepen gebruikt van verschillende grootte (in afmetingen), maar gelijk in aantal?
10. Welke andere gedragingen vertoonde de testvis tegenover de scholen?
11. Hoe reageerden de 'ingesloten' vissen tegen de testvis?

- 12.**Zou deze proef herhaald kunnen worden met groepen van verschillend geslacht in de flessen?
- 13.**Zouden er in de loop van het jaar nog verschillende uitkomsten verwacht kunnen worden in deze proeven?
- 14.**Waarvoor verwisselt men in iedere opdracht de cuvetten met vissen steeds van plaats?

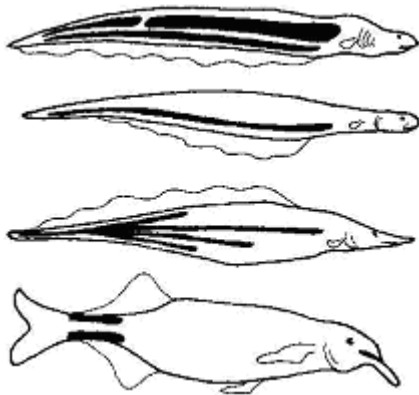
A	Tijd doorgebracht in afdelingen			aantal veranderingen van afdeling
	dezelfde soort	midden	andere soort	
proef 1				
proef 2				
gemiddelde				
proef 3				
proef 4				
gemiddelde				

B	Minuten doorgebracht in afdelingen met		aantal veranderingen van afdeling
	2 vissen	6 vissen	
proef 5			
proef 6			
gemiddelde			
	6 vissen	6 vissen	
proef 7			
proef 8			
gemiddelde			

P-49 Gedrag in een elektrisch veld

Vissen die elektriciteit produceren en daartoe met gespecialiseerde organen voor het opwekken van stroomstoten en de daarbij behorende receptoren zijn uitgerust, komen in diverse delen van de wereld voor, met name in Afrika en Noord-Amerika. Bekend zijn de sidderaal, de siddermeerval en de sidderrog. Zij wekken respectievelijk spanningen op van 600, 300 en 200 Volt.

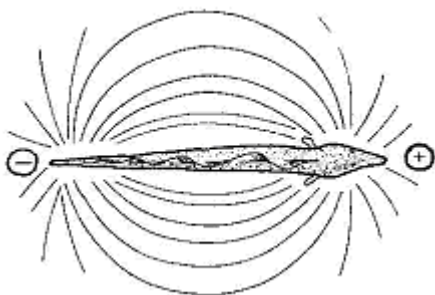
De elektrische organen zijn in haast alle gevallen gemodificeerde spiervezels. Het contractiele deel is omgevormd tot een platte schijf, die geïnnerveerd wordt door een spinale zenuw en normaal een actiepotentiaal heeft van 100 mV. Vele platte schijven zijn zuilvormig gestapeld en daardoor kan de spanning oplopen tot vele honderden volts.



Figuur 125. Elektrische organen. De ligging van de tot elektrische organen omgevormde spiergroepen (zwart) bij verschillende vissoorten. Van boven naar beneden: sidderaal (*Electrophorus electricus*) en de tot de olifantsvissen behorende *Gymnarchus electricus*, *Gymnardus niloticus* en de olifantsvis (*Gnathonemus petersii*).

De receptoren doen sterk denken aan de zijlijnorganen van vissen. Het zijn kleine putjes in de huid — vooral op de kop — die gevuld zijn meteen zeer goed geleidende gelei. Deze gelei bundelt de veldlijnen van het elektrische veld als een lens. Onder in de gelei liggen elektrische zintuigcellen. Ze zijn buitengewoon gevoelig voor elektrische spanningsverschillen of verstoringen in een elektrisch veld (tot 3×10^{-8} Volt). De functies van deze systemen zijn kort geleden aangetoond. Ze dienen voor oriëntatie, opsporen van prooidieren en waarschijnlijk spelen zij een rol bij de balts van de diverse soorten.

De communicatie komt tot stand doordat de dieren, die aanvankelijk impulsen met een bepaalde frequentie uitzenden, elkaar storen. Na een korte rustpauze schakelen ze dan over op een sneller salvotempo. De vreemde stroomstoten kunnen dan van de eigen stroomstoten worden onderscheiden (figuur 126).

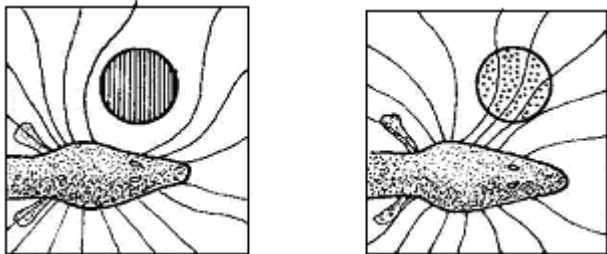


Figuur 126. Elektrische organen. Het elektrische veld van *Gymnarchus spec.* De kopzijde is positief. De vis reageert op veranderingen in de verdeling van de elektrische spanningen.

De proefdieren, waarbij dit gedrag getoond kan worden, behoren tot de familie van de Mormyridae, een verwant van de haring, en wel *Gnathonemus petersii* Günther: de tapir- of olifantsvis. De onderlip is verlengd tot een lange beweeglijke slurf, vandaar de naam. Het elektrische orgaan is gepaard en ligt tussen de rug- en staartvin (figuur 125).

De rustfrequentie bedraagt 7-12 Hz en kan oplopen tot 150 Hz. De pulsduur bedraagt 4 msec. en heeft een amplitude van 4 V.

Men kan ze gemakkelijk in een aquarium houden, echter niet met andere vissen tezamen; deze worden op de duur door de stroomstoten zo verontrust dat ze doodgaan. De bak moet dicht beplant zijn, van diverse hopen voorzien zijn en een donkere — liefst met turf — bedekte bodem hebben. Ze houden van schemering en eten kleine dieren die met behulp van de stroomstoten en de beweeglijke slurf opgespoord worden (tubifex). De watertemperatuur dient 22-27 °C te zijn. Hun voortbeweging is merkwaardig stijf. De voortbeweging komt hoofdzakelijk door de golvende bewegingen van hun vinnen tot stand. Hierdoor worden de hersenen bij de interpretatie van de ontvangen veldsterkten niet overbelast, wat wel het geval zou zijn indien zij zich als alle andere vissen zouden voortbewegen. Het grootste gedeelte van de hersenen houdt zich voortdurend bezig met het verwerken van elektrische zintuigprikkelers. De betreffende hersencentra zijn duidelijk sterk ontwikkeld, zoals bij de mens de grote hersenen. Deze vissen hebben net als dolfijnen een uitgesproken speelgedrag.



Figuur 127. Elektrische organen. De vis reageert op de verschillende manieren waarop de veldlijnen van het elektrische veld bij zijn kop bijeenkomen en door de zintuigen ontvangen worden. Links: de verstoring van het veld indien het object (cirkel) een slechte geleider is en rechts, wanneer het een goede geleider is.

Benodigdheden:

- aquarium met een of meer olifantsvissen.
- een geleider: een U-vormig gebogen stuk koperdraad dat van een geïsoleerd handvat wordt voorzien. De poten van de U 3 cm van elkaar.
- een niet-geleider: een U-vormig gebogen glazen staaf van dezelfde vorm en grootte als de geleider.
- staafmagneet.
- ebonieten staaf.
- klein balletje zilverpapier.

Uitvoering:

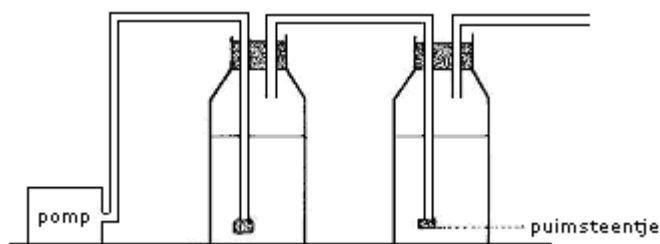
- a.
 - observeer een of meer olifantsvissen in een aquarium.
 - beschrijf het gedrag.
- b.
 - houd de koperen geleider in de buurt van een olifantsvis (figuur 127).
 - beschrijf het gedrag en vergelijk met het gedrag bij a.
- c.
 - houd de niet-geleider in de buurt van de olifantsvis (figuur 127).
 - beschrijf het gedrag en vergelijk met het gedrag bij b.

- d.
- houd een staafmagneet in de buurt van de olifantsvis buiten het aquarium.
 - beschrijf het gedrag en vergelijk met het gedrag bij a.
- e.
- wrijf een ebonieten staaf zeer krachtig.
 - houd de geladen ebonieten staaf in de buurt van de olifantsvis buiten het aquarium.
 - beschrijf het gedrag en vergelijk met het gedrag bij a.
- f.
- gooi een klein balletje zilverpapier in het aquarium vlak bij een olifantsvis.
 - beschrijf het gedrag.

P-50 Het kweken van *Artemia salina* (pekelkreeftje), *Carausius morosus* (wandelande tak) en *Gryllus domesticus* (huiskrekkel)

A. Het pekelkreeftje (*Artemia salina*)

Het pekelkreeftje komt in Europa weinig voor in zoute wateren, maar wel over de gehele wereld in grote zoutmeren. Merkwaardig is dat *Artemia* niet in zee voorkomt. Hier en daar treden ze in zulke grote hoeveelheden op dat ze als voedingsmiddel van belang zijn. Ze worden tot 15 mm lang, hebben een kort kopstuk en een romp bestaande uit 15 segmenten. De kleur is bleekroze tot rood. De intensiteit van de kleur hangt samen met de zoutconcentratie. Hoe hoger de zoutconcentratie des te feller rood. Ook de lichaams grootte en lichaamsvorm hangen samen met de zoutconcentratie. De voortplanting (ten dele parthenogenese) levert eieren die zeer lang houdbaar zijn. Ze zijn ongeveer 1,5 mm groot, hebben een harde schaal en zwellen niet. Eieren en ingevroren *Artemia*'s vormen een ideaal visvoer; uitgekomen eieren leveren naupliuslarven geschikt voor jonge vissen. Eieren ontwikkelen zich goed in een sterke keukenzoutoplossing: 10 gram jodiumvrij keukenzout op 250 cc leidingwater. Temperatuur 24-25 °C. De eieren komen na 24-48 uur uit. Men heeft dan naupliuslarven. Men kan ze kweken door ondiepe schalen voor de helft te vullen met zoutoplossing en daarin een mespuntje eieren te brengen. Nadeel van deze wijze van kweken is dat de larven zich door het ontbreken van waterbeweging maar ten dele kunnen bevrijden van de eischaal. Bij overbezetting dreigt een groot deel om te komen door zuurstofgebrek. De kweek lukt beter indien men gebruik maakt van flessen die in serie aangesloten worden op een luchtpomp. De doorluchting moet zo sterk zijn dat de eieren goed door elkaar heen wervelen. Bovendien heeft men op deze wijze minder last van verdampend water.



Figuur 128. Opstelling voor het kweken van pekelkreeftjes.

De toevoerbuï moet zo lang zijn dat deze net boven de bodem hangt. In een fles van 1 liter 500-750 cc zout water brengen; hierin een afgestreken theelepel eieren. Men kan meer kweken inzetten door meer flessen in serie te zetten. Denk er aan dat in de laatste fles de eieren goed door elkaar gewerveld worden. De dieren (larven) zijn uit de fles te halen op de volgende manier. Men koppelt een fles los en laat deze enige tijd (5 minuten) enigszins schuin staan. De dieren zakken naar de bodem; eischalen blijven drijven (Na 48 uur bij 19-20 °C of 36 uur bij 24 °C). Door de pomp nu aan te sluiten op de afvoerslang blaast men de dieren door de oorspronkelijke aanvoerslang naar buiten en vangt men deze op op een fijnmazige zeef. Larven kunnen nu gebracht worden in platte schalen of kleine aquaria (maar dan doorluchten) met een zoutoplossing (maximaal 6 cm hoog). Zet deze schalen in het licht en houdt de temperatuur liefst boven de 20 °C. Af en toe omroeren om te vermijden dat er op de bodem zoutafzetting plaats vindt. Verdampend water vervangen. In de handel is een Artemia incubator en separator (Hobby) verkrijgbaar.

Men kan ook met succes verder kweken door de larven over te brengen in een 4 liter bak, waarin dezelfde oplossing als voor het kweken. Of men maakt 4 liter kunstmatig zeewater (zeewaterzouten in de handel verkrijgbaar: Hobby-Mikrozelf, bevat tevens fytoplankton). Deze kweekbak moet zeer langzaam doorlucht worden.

Na ongeveer drie weken heeft men volwassen Artemia's, welke zich voortplanten (bij 19-20 °C). Een kweek is maandenlang houdbaar.

Als voedsel voor de larven dienen zweefalgen die in iedere vijver te vinden zijn.

Bij gebrek aan zweefalgen kan men ze voederen met stoffijn kunstvoer. Men maakt gebruik van in een mortier fijngewreven visvoer (bijvoorbeeld merk Biovit). Breng 5 gram van dit poeder in 250 ml zout water, roer goed en laat een uur zachtjes koken. Breng na afkoeling enkele milliliters van deze visvoersuspensie in de kweekbak.

Het water wordt troebel; de larven voeden zich met dit voer en maken het water weer helder. Er kan dan opnieuw gevoederd worden. Uitstekende resultaten verkrijgt men met het in de handel zijnde preparaat Hobby-Mikro-zell Aufzuchtfutter, dat de algen *Dunaliella viridis* en *Dunaliella salina* bevat. Suspensie maken en toevoegen.

Van Artemia zijn zowel de larven als de volwassen dieren voor proeven te gebruiken. De sterke licht-behoefte bij de kweek wijst op het bestaan van een positieve fototaxis. De dieren blijven in zoet water 6—8 uur in leven.

B. De wandelende tak (*Carausius morosus*)

Hoewel dit uit India afkomstig insect niet altijd in alle dierenzaken is te krijgen, is het ter bestudering van de ontwikkeling bij insecten een zeer geschikt object.

a. eieren

De eieren kan men rechtstreeks in de permanente kweekbak (zie b) brengen. De eieren uit de eigen kweek kan men het best iedere 1-2 maanden van de bodem verwijderen en apart uit laten komen in bijvoorbeeld een plastic bakje of inmaakglas. De eieren worden hierin met tussenruimten over de bodem uitgespreid, iedere 2 dagen met wat water besproeid en bij 20-25 °C geplaatst. Voor de ventilatie is het voldoende de bovenzijde van de 'kraamruimte' met fijn gaas af te dekken (kleinste maaswijdte 1,5 mm; door grotere openingen ontsnappen de jongste larvale stadia). Men kan een aantal of alle larven na enige tijd overbrengen in de kweekbak en aldus grootte en samenstelling van de populatie regelen (zie d). Zo gauw er larven zijn, deze voedsel geven (zie c en d).

b. kweekbak

Maximale inhoud naar keuze, minimale inhoud ca. 10 liter. Doorzichtige wanden, één wand of het dak voorzien van gaas (let op maaswijdte!). De bodem hoeft niet bedekt te worden. Goede toegankelijkheid van de bak is gewenst. Iedere 2 dagen de inhoud met wat water besproeien. Temperatuur 20-25 °C. Bak niet te donker plaatsen.

c. voedsel

Verse bebladerde twijgen van klimop, Tradescantia, linde, roos, rode beuk of boerenkool. Andere planten zelf uitproberen. Plaatsing van de twijgen in een erlenmeyer met water verlengt de versheid. Bovenzijde erlenmeyer afdekken, zodat er geen dieren in kunnen vallen. Afgevreten of verwelkte bladeren met spoed vervangen. De dieren nooit langer dan één nacht zonder voedsel laten (zie d).

d. kannibalisme

Zo gauw voedselgebrek optreedt — en in een dichtbevolkte populatie is dat vrijwel onvermijdelijk — worden vervellende dieren door soortgenoten aangevreten. De jongste stadia zijn hierbij het meest agressief.

C. De huiskrekkel (Gryllus domesticus)

Hoewel ze onschadelijk zijn, is het feit dat ontsnapte krekels zich in het schoolgebouw weten te handhaven aanleiding er op te wijzen dat eventuele invoering van de huiskrekkel geheel op eigen verantwoording geschiedt. Men dient zelf te beoordelen of men dit dier in plaats van of naast de wandelende tak wenst te gebruiken en in zodanige omstandigheden verkeert dat invoering geen problemen zal opleveren. Wij willen echter onderstaande gegevens niet achterhouden, omdat de huiskrekkel zeer gemakkelijk gekweekt kan worden en voor het onderwijs zeer bruikbaar kan zijn.

De krekels vormen met de sabelsprinkhanen een onderorde van de grote orde Sprinkhanen (Saltatoria). Bij de sabelsprinkhanen en krekels hebben de ♀♀ een duidelijke legboor en beide seksen hebben vrij lange antennen. Er bestaan tussen de sabelsprinkhanen (Locustidae) en de krekels (Gryllidae) grote verschillen in uiterlijk. Toch zijn ze principieel weinig verschillend. De krekels omvatten een groep van ongeveer 1200 soorten.

In Nederland is de groene sabelsprinkhaan algemeen bekend; van de krekels vinden we de veld- en boskrekkel buiten. Krekels, waarvan het mannetje in de ingang van zijn hol zit te zingen. De huiskrekkel (*Gryllus domesticus*, *Achetes domesticus* L.) verlangt zeer veel warmte, vandaar dat we deze dieren veel vinden in bakkerijen. De mannetjes zijn voorzien van speciale organen om geluid te maken. In de basis van de rechter voorvleugel bevindt zich een hard vliesje, waarlangs een lijst met scherpe en harde tanden staat. Ze wrijven een ader van de andere vleugel langs deze getande lijst, waardoor geluid ontstaat. Het harde vlies (vleugelmembraan) versterkt de trillingen. Het gehoororgaan ligt in het basale deel van de schenen van de voorpoten. Het zijn rijen zintuigcellen met bijbehorende zenuwen die in holtes liggen, welke met de buitenwereld in verbinding staan door een nauwe spleet. Het voorborststuk is beweeglijk; de voorvleugels zijn smal en leerachtig, terwijl de achtervleugels breed en sterk gaderd zijn. De achterpoten zijn springpoten met sterk ontwikkelde dijen. Aan de punt van het achterlijf vinden we een paar gelede aanhangsels of cerci.

De gedaanteverwisseling is onvolkomen, dat wil zeggen dat de larve via een serie vervellingen (ongeveer 10) het volwassen stadium (imago) bereikt. Larven en imago's hebben dezelfde leefwijze. Eieren worden afgezet in het substraat. Ze komen na 14 dagen uit. Na 8 weken zijn de dieren volwassen en geslachtsrijp.

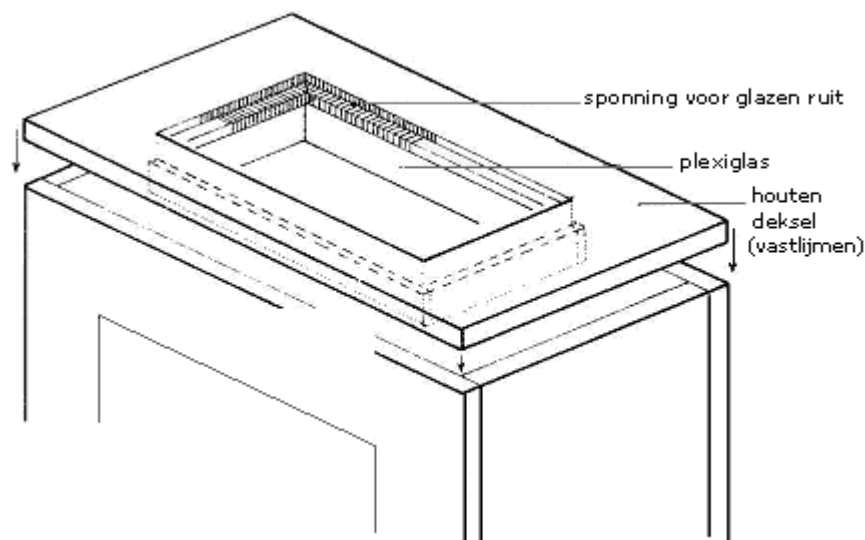
Huiskrekels zijn zeer gemakkelijk te kweken, zo gemakkelijk dat een kweek verschillende jaren in stand blijft zonder dat dit teveel werk vereist. In een kweek zijn krekels voorhanden van allerlei grootte en ze vormen daardoor een uitstekend voedsel voor alle terrariumdieren, vissen (vooral kleine exemplaren) en vogels. Behalve als voedsel voor andere dieren zijn krekels op school te gebruiken om de onvolkomen gedaante-
verwisseling te laten zien en voor gedragsstudies: ze zijn onderling nogal agressief en vertonen — begeleid door zang — territoriumverdediging en balts.

Ontsnapte krekels richten geen schade aan, noch in het terrarium, waar ze juist oud voedsel en uitwerpselen opvreten, noch in huis of in de school. Meestal zoeken ze na ontsnapping de buizen van de verwarming op. Men kan ze — als men dat wil — terugvangen met behulp van glazen potten, waarin een stukje brood of fruit als aas gedaan is. Men zet de potten schuin tegen de muur opdat de krekels er wel via de muur in kunnen maar er niet uit kunnen: ze kunnen niet tegen een glazen wand omhoog kruipen.

Huiskrekels kunnen gekweekt worden in aquaria of in een zelfgemaakte behuizing van hout, gelijmd glas of perspex ter grootte van 60x40x40 cm. De kweekbak dient hermetisch gesloten te zijn: jonge krekels zijn zeer klein en kunnen door de kleinste openingen ontsnappen. Ventilatiegaten moeten voorzien zijn van zeer fijnmazig gaas (gaas dat gebruikt wordt voor benzinefilters bij auto's). Beter is het de ventilatiegaten onbereikbaar te maken voor krekels door glas te gebruiken en dat zodanig aan te brengen dat de krekels eerst dit glas moeten oversteken om de ventilatiegaten te kunnen bereiken; er is dan geen gaas nodig. Bij gebruik van een aquarium is het voldoende een glazen dekruit te gebruiken die van ventilatieopeningen is voorzien.

Een houten behuizing wordt gemaakt van multiplex 15 mm, goed glad en droog. De wanden worden met koudlijm gelijmd en eventueel geschroefd. De voorzijde is eventueel te voorzien van een ruit. Men maakt een gat, bijvoorbeeld ter grootte van 40x25 cm, voorzien van een sponning waarin een glazen ruit past, die met een lijst vastgezet wordt. Lijsten lijmen en spijkeren.

In de deksel komt een opening van ongeveer 40x20 cm, voorzien van een sponning waarin een glazen ruit precies past. Ruit voorzien van een greep. In deze ruit kunnen ventilatiegaten geboord worden, die niet van gaas voorzien behoeven te worden als men de volgende constructie aanbrengt: Binnenwaarts van de opening waar de glazen ruit in past maakt men van plexiglas opstaande randen die verhinderen dat de dieren bij deze opening kunnen komen.



Figuur 129. Constructie van de bovenkant van een kweekkast voor huiskrekels.

Het is ook mogelijk een gedeelte van het vaste deksel scharnierend te maken. De moeilijkheid is echter het draaiend gedeelte goed te laten sluiten, tenzij men de gehele bovenrand aan de binnenzijde van stroken glas voorziet. Buitenzijde van de kist vernissen; de binnenzijde behandelen met epoxyharsverf (wit) of strijkbare plastic. Een op deze wijze gebouwde kist is praktisch onbepaald houdbaar. Voor verwarming gebruikt men twee 60 Watt lampen die men aan de zijwanden monteert en in serie schakelt: men hoeft dan niet om de haverklap lampen te vernieuwen; lampen op halve spanning brandend hebben een lange levensduur. Men kan op deze wijze gemakkelijk een temperatuur handhaven van 30 °C. Bij gebruik van aquaria dient men de bak aan de buitenzijde te bekleden met tempex. Dit is vooral van belang op scholen, waar in de vakantie de verwarming uitgeschakeld wordt.

Als substraat gebruikt men een laag turfmoalm (en stukken turf) van enkele centimeters dik. Eventueel de turf mengen met zand. De ruimte dient vochtig gehouden te worden. Krekels drinken condensdruppels.

Krekels eten alles: sla, wortels, fruit, zemelen en droog brood. Men dient echter op te passen dat er geen te grote vochtigheid heerst als men dit gevarieerd voedsel aanbiedt in verband met het optreden van schimmels. Zeer goede resultaten heeft men als men voedert met gemalen rattepijp (geperste voederkorrels voor ratten, muizen, hamsters en konijnen, 16 mm, merk Muracon, bij de dierenhandel verkrijgbaar). De gemalen rattepijp mengen met gistocal (1:1). Dit voedsel aanbieden in petrischaal. (Andere dieren eten dit voedsel ook: schildpadden indien dit poeder aangelengd is met water). Zeer goede resultaten worden ook verkregen bij voeding met Tetramin.

Om de dieren te vangen leggen we bamboebuisjes, eenzijdig gesloten in de kweekkist. De dieren kruipen in de buisjes. Men hoeft ze slechts leeg te schudden bijvoorbeeld in een 2 liter inmaakpot, waarna men gemakkelijk de dieren kan sorteren op grootte. Om tere dieren niet te beschadigen kan men pincetten maken van blad(veren)staal van een breedte van 2 mm en een dikte van 0,2 mm. Twee stukken van 10-12 cm aan elkaar solderen.

In plaats van bamboebuizen kan men ook melkflesjes in de kweekkist leggen. Melkflessen direct rechtop zetten; de krekels kunnen er dan niet meer uit.

P-51 Begrippenlijst

A

aangeboren	via erfelijke patronen (genen) vastgelegd; het gedrag is onder andere het resultaat van de overgeërfde eigenschappen van het centrale zenuwstelsel.
accommodatie	instelling van de lens van het oog op ver of dichtbij zien, zodat de beelden scherp op het netvlies komen.
acetylcholine	chemische stof, die aan de uiteinden van bepaalde neurieten vrijkomt. Speelt een belangrijke rol bij de overdracht van impulsen tussen sommige zenuwcellen en tussen zenuwcellen en dwarsgestreepte spieren.
actiepotentiaal	potentiaalverandering in het actieve deel van een zenuwcel of spiervezel, die in de zenuwcel of spiervezel wordt voortgeleid.
actine	een van de contractiele eiwitten in de spiervezels.
adaptatie	<ol style="list-style-type: none">van zintuigen: verandering van de prikkelbaarheid van een zintuigcel als gevolg van een gedurende enige tijd toegediende prikkel. Er is daarna een sterkere prikkel nodig om eenzelfde respons te veroorzaken. De adaptatie van verschillende zintuigcellen is verschillend. Adaptatie door pijnprikkel treedt nauwelijks op, terwijl adaptatie door bijvoorbeeld geurprikkel snel tot stand komt.van organismen: het verschijnsel dat — door natuurlijke selectie — die dieren uit een populatie overblijven, die het beste aan de eisen die het milieu stelt aangepast zijn. De veranderingen die bijvoorbeeld de walvis tijdens de evolutie heeft ondergaan zijn een adaptatie aan het waterleven.van het menselijk oog: het verschijnsel dat het normale oog pas na ongeveer 30 minuten donker, zijn laagste prikkel drempel voor de staafjes bereikt heeft (adaptatie is hier dus het omgekeerde van a). Het gedurende enige tijd niet toedienen van een prikkel maakt dat een zeer zwakke prikkel al voldoende is om een respons te veroorzaken.d. van bacteriën: het verschijnsel dat bacteriën pas bepaalde enzymen maken als het substraat voor die enzymen in de omgeving van de betreffende bacteriën aanwezig is (in deze betekenis niet in Biothema 5 gebruikt).
adequate prikkel	die prikkel waarvoor een zintuigcel speciaal gevoelig is. Als zintuigcellen al gevoelig zijn voor meer prikkels, dan ligt de drempelwaarde voor de adequate prikkel aanzienlijk lager dan voor een inadequate prikkel (respectievelijk licht en druk voor het oog, bijvoorbeeld).
afferent	aanvoerend. Afferente zenuwvezels vervoeren impulsen van een receptor naar het centrale zenuwstelsel.
alles-of-niets-wet	afhankelijk van de sterkte van de prikkel treedt er bij een zenuw wel of geen impuls op (prikkel drempel). Volgt er wel een impuls dan is deze altijd even groot, onafhankelijk van de sterkte van de prikkel.

allochtoon (gedrag; prikkel)	een niet tot de geactiveerde drang behorend onderdeel van het gedrag (bijvoorbeeld oversprongbeweging).
ambivalentie	het afwisselend geactiveerd zijn van twee verschillende drangen, zoals bijvoorbeeld vlucht en agressie. Het als één gedragspatroon optreden van ambivalentie kan fungeren als signaal.
animaal	functies, die schijnbaar uitsluitend bij dieren voorkomen.
antagonistisch	elkaar in effect tegenwerkend.
antropomorf	een wijze van benaderen waarbij het object vermenschlijkt wordt.
astigmatisme	beeldvervorming door het oog door ongelijkmatige kromming van het hoornvlies.
Auslöser	prikkel die bij het dier een bepaalde (aangeboren) handeling tot gevolg heeft. Zie ook: releaser, signaal, sleutelprikkel, stimulus.
autochtoon (gedrag; prikkel)	een tot de geactiveerde drang behorend onderdeel van het gedrag (bijvoorbeeld vluchtdrang gaat over in vlucht).
autonome zenuwstelsel	deel van het zenuwstelsel dat de functies regelt, die onafhankelijk van wilsinvloeden geschieden,
axon	lange uitloper van een zenuwcel; één bundel axonen vormt een zenuw.
B	
balts	de gedragingen van mannetje en vrouwtje die voorafgaan aan en leiden tot de paring. Ook: liefdesspel.
C	
cerebrospinaal	betrekking hebbend op hersenen en ruggenmerg.
conflict	toestand waarin het dier verkeert ten gevolge van activiteiten van twee drangen die aan elkaar tegengestelde motoriek tot gevolg hebben.
consummatory act	laatste handeling van een geheel gedragspatroon (bijvoorbeeld paring na de balts), waardoor een daling plaats vindt van de motivatie en het gedrag tot een einde komt. Het dier komt door deze handeling in een totaal andere situatie; het effect van deze handeling is een verandering in uitwendige en inwendige omstandigheden. (Bijvoorbeeld een gevulde maag stopt het voedselzoeken.)
cortex	schors (bijvoorbeeld hersenschors).
D	
dendriet	uitloper van een zenuwcel, waarlangs als gevolg van de werking van de synapsen de impuls naar het cellichaam toe geleid wordt. Bij motorische voorhoorn cellen de korte, meestal rijk vertakte uitloper van de zenuwcel.
depolarisatie	toestand, waarbij de membraanpotentiaal minder negatief wordt.
dierpsychologie	studie van gedrag van dieren, die georiënteerd is op de menselijke psychologie. Gaat veelal uit van de gedachte dat bij mens en dier dezelfde subjectieve verschijnselen optreden, zoals het ervaren van een eigen innerlijk.

dimorfisme	voorkomen van twee verschillende (morfologische/ anatomische) structuren binnen een soort. Vaak kleurverschillen. Verschillen tussen mannetjes en vrouwtjes: seksueel dimorfisme. Verschillen tussen zomer- en winterkleed: seizoendimorfisme.
discriminatiedrempel	onderscheidingsdrempel: het percentage waarmee een prikkel moet toenemen voordat hij als afwijkend van de oorspronkelijke prikkel wordt waargenomen. Voor het gehoor dus het verschil in geluidsterkte dat kan worden waargenomen, niet het verschil in toonhoogte omdat dit door gebruik van verschillende zintuigcellen gebeurt. Voor het oog het onderscheiden van verschil in lichtsterkte, niet van kleur.
displacement reaction drang	zie: oversprongbeweging.
dreigen	toestand van het dier, waarin een bepaald deel van het gedrag gemakkelijker dan anders wordt opgeroepen (een beschrijvende term, geen causale!). Toestand bestaat ten gunste van een eigen activiteit van het zenuwstelsel en inwendige factoren zoals hormonen. Zie ook: stemming, motivatie.
drempelwaarde	geritualiseerde oversprong-/intentiebeweging die in de loop van de evolutie signaalfunctie heeft gekregen voor een tegenstander. Effect van deze handeling is het vergroten van de afstand tussen twee dieren.
	de laagste prikkelintensiteit die nog net door een waarneembare reactie wordt beantwoord. Bij zintuigen betekent een lage drempelwaarde een grote gevoeligheid van dat zintuig. Drempelwaarde is een variabele eigenschap van het zintuig.
E.	
effector	een spier of klier, die na ontvangst van een impuls van de bijbehorende efferente zenuw, een toestandsverandering in zijn omgeving teweeg brengt.
efferent	wegvoerend; efferente zenuwvezels voeren impulsen van het centrale zenuwstelsel naar de periferie.
eindboompje	uitlopers van axon in spier
elektro-encefalogram	de krommen, die men verkrijgt bij het registreren van de elektrische verschijnselen in de verschillende delen van de hersenen.
Erbkoördination	soortspecifiek gedrag; specifiek omdat dit genetisch vastligt. Meestal een star gedeelte van het gedrag. Zie: aangeboren.
ethogram	een zo nauwkeurig mogelijke kwalitatieve beschrijving van het gedrag van een dier. Zo mogelijk worden de gegevens ook kwantitatief vastgelegd.
ethologie	gedragsleer. Onderzoekingen waarbij het natuurlijke gedrag centraal staat en de gedragingen kwantitatief op natuurwetenschappelijke wijze worden geanalyseerd dat wil zeggen objectieve beschrijvingen leiden tot probleemstelling en hypothese, die experimenteel getoetst worden. De biologische betekenis van het gedrag in het natuurlijk milieu vormt de brug naar de ecologie.

F.

feed-back terugkoppeling.
 formalisatie zie: ritualisatie.

G.

ganglion opeenhoping van cellichamen van zenuwcellen buiten het centrale zenuwstelsel.
 gedrag het gehele complex van bewegingen dat tot stand komt onder invloed van integratie van in-/uitwendige prikkels, zenuwcentra, zenuwimpulsen en spiercontracties. Het complex is zinvol voor het voortbestaan van de soort,
 gemengde zenuw zenuw, die zowel afferente als efferente vezels bevat,
 glia-cel element van het niet-neuronale weefsel in het centrale zenuwstelsel; onderdeel van het steunweefsel van het centrale zenuwstelsel. Heeft ook een stofwisselingsfunctie.

H.

homeostase het in stand houden van een constant intern-milieu, via regelkringen met terugkoppeling.
 homologiseren a. het vergelijken van organen op grond van een fundamentele gelijkenis in structuur, bouw en plaats ten opzichte van andere organen, welke speciaal gedurende de embryonale ontwikkeling bestaat en afgezien van de functie van deze organen bij volwassen stadia, waar deze zeer verschillend kunnen zijn (tand-kies; voorpoot mol-vleugel vogel; kroonblad-blad; meeldraad-blad). De gelijkenis zou wijzen naar een gemeenschappelijke voorouder in de evolutie. Homologie van organen houdt verwantschap in van de betreffende soorten en is een concept (begrip) uit de vergelijkende anatomie.
 b. het vergelijken van signaalbewegingen (zie signaal) van zeer nauwverwante soorten. De divergentie van de bewegingen wijst naar een oorspronkelijk grondpatroon (bouwplan van gedragspatronen). Door de vergelijking kunnen signaal-bewegingen met duidelijk herkenbare bewegingen in verband gebracht worden. Een op zichzelf onherkenbare dreigbeweging van een bepaalde eend kan homoloog zijn met de dreigbeweging van andere eendensoorten, maar wordt pas als zodanig herkend door te vergelijken.
 Deze dreigbewegingen zijn weer homoloog met het veren poetsen dat bij alle eendensoorten optreedt.
 hormoonspiegel hoeveelheid hormoon (hormonen) die op een bepaald moment in de bloedsomloop van een dier voorkomt en die bepaald wordt door de activiteiten van en de interactie met andere hormonen.
 Bij bepaalde hormonen wordt de hormoonspiegel mede bepaald door uitwendige prikkels, zoals temperatuur- en daglengteverandering.
 Bij hormonen die het gedrag beïnvloeden treedt bij hoge hormoonspiegel sterke motivatie van de drang op en drempelwaardeverlaging voor bepaalde uitwendige prikkels; bij lage hormoonspiegel treedt het tegengestelde op.

I.

impuls	signaal dat langs de zenuwcellen en hun uitlopers wordt voortgeleid.
inhibitie	remming.
instinct	erfelijk bepaald centraal nerveus mechanisme dat bij activatie door in-/uitwendige prikkels een gecoördineerd bewegingspatroon veroorzaakt dat 'biologisch zinvol' is.
instincthandeling	in onbruik rakende term voor een handeling die optreedt ten gevolge van sleutelprikkels (Erbkoördination met taxis).
intentiebeweging	beweging die optreedt onder invloed van langzaam toenemende uit- en inwendige prikkels. Het is meestal een onduidelijk, vaag begin van de eigenlijke beweging.
intramuraal	dat deel van het autonome zenuwstelsel, waarvan de neuronen zich in de organen zelf bevinden.
irrelevante beweging	een beweging die optreedt als het dier door omstandigheden geblokkeerd wordt een in hem geactiveerde drang af te reageren met het daarbij behorende bewegingspatroon. Een irrelevante beweging behoort tot een andere drang, en is meestal een 'brokstuk' van een handeling.

K.

ketenreacties	handelingen die in een bepaalde volgorde moeten optreden. Iedere handeling brengt het dier in de juiste prikkelsituatie voor de volgende handeling. Kan bij één dier optreden bijvoorbeeld het jagen op en vangen van een prooi; kan bij twee dieren optreden, bijvoorbeeld balts. (Eindigt in consummatory act).
---------------	---

L.

Leerlaufreaktion	handeling die optreedt zonder de aanwezigheid van uitwendige deblokkerende prikkels. Waarschijnlijk zijn de inwendige prikkels zo sterk (motivatie) dat de reactie 'vanzelf' optreedt. Ook: vacuum-activity.
liefdesspel	zie: balts.

M.

modulator	centraal regelsysteem.
motivatie	zie: drang
motorisch	bewegend, of beweging voortbrengend (zie ook efferent).
myeline	stof in myelineschede van axon.

N.

neuriet	uitloper van een zenuwcel, waarlangs als gevolg van de werking van de synapsen de impuls van het cellichaam af geleid wordt. Bij motorische voorhoorn cellen de lange uitloper van de zenuwcel.
neuron	zenuwcel met al zijn uitlopers.
neurotransmitter	chemische stof, verantwoordelijk voor het overbrengen van de impuls van de ene zenuwcel op de andere.

O.

onderscheidingsdrempel	zie: discriminatiedrempel.
oversprongbeweging	zie: irrelevante beweging.
orthosympatisch	dat gedeelte van het centrale zenuwstelsel dat de dissimilatieve processen bevordert en daarvoor noodzakelijke organen stimuleert.

P.

parasympatisch	antagonist van orthosympatisch deel van het centrale zenuwstelsel.
perceptie	opnemen van prikkels.
prikkel	toestandsverandering van het milieu.

R.

receptor	orgaan, gespecialiseerd in het ontvangen van informatie uit het inwendig en/of uitwendig milieu.
reflex	reactie op een prikkel, voordat of zonder dat deze bewust wordt.
reflexboog	impulsweg die via de kortste weg van receptor naar effector loopt (bijvoorbeeld via ruggenmerg).
refractaire periode	korte periode, beginnend met het — als gevolg van een prikkel boven de drempelwaarde — ontstaan van een actiepotentiaal, waarin de zenuwcel ter plaatse in het geheel niet (absoluut refractair) of verminderd (relatief refractair) gevoelig is voor nieuwe prikkels boven de drempelwaarde.
releaser	Zie Auslöser. Meestal meer gebruikt in de betekenis van een deblokkerende prikkel.
respons	reactie op stimulus.
ritualisatie	Het 'brokstuk' van gedrag dat als oversprongbeweging of intentiebeweging optreedt, waaraan in de loop van de evolutie andere componenten zijn toegevoegd die niet tot dit patroon behoren (bijvoorbeeld agressie), zodat een nieuwe functie aan het geheel toegekend wordt als signaal (zie signaal). Ook: formalisatie.

S.

schakelcel	zenuwcel, die verbindingen tot stand brengt tussen afferente vezel(s) (binnenkomende impulsen) en efferente vezel(s) (uitgaande impulsen).
sensibel	a. met de zintuigen waarneembaar; b. zenuw, die impulsen geleid naar het centrale zenuwstelsel.
signaal	Auslöser, releaser, stimulus. Meestal gebruikt als een prikkel die dient als 'mededeling' aan soortgenoten. In dit geval een gedragspatroon met ondersteuning van 'morfologische structuren.
sleutelprikkel	een prikkel die een bepaald gedrag als effect heeft. Zie ook: Auslöser, releaser, signaal, stimulus
stemming	zie: drang, motivatie.
stimulus	algemene term voor prikkel, kan betekenen: Auslöser, releaser, signaal. Meervoud: stimuli.
summatie	a. het verschijnsel dat twee of meer prikkels, die ieder afzonderlijk geen effect hebben, samengevoegd wel een effect veroorzaken.

	b. het verschijnsel dat een prikkel een complex is van een aantal onderdelen ieder met een eigen prikkelwaarde. Het centrale zenuwstelsel 'telt' de diverse prikkel waarden van de onderdelen 'op'. De reële waarde van een prikkelonderdeel is daardoor moeilijk te bepalen (bijvoorbeeld kleur kan werkzaam zijn door kleur, maar ook door contrast).
sympatisch	zie orthosympatisch.
synaps	plaats waar twee zenuwcellen of een zenuwvezel en een spiervezel met elkaar in functioneel contact treden en overdracht van impulsen plaats vindt.
T.	
taxis	beweging van een vrijlevend organisme als reactie op een prikkel. Beweging is naar de prikkelbron toe (positief) of van de prikkelbron af (negatief). Worden benoemd naar de aard van de prikkel bijvoorbeeld chemo-, foto-, geotaxis, etc.
V.	
vacuum-activity	zie: Leerlaufreaktion.
vegetief	zie autonome zenuwstelsel.
Z.	
zenuw	bundel axonen.

Literatuurlijst

<i>Auteur</i>	<i>Titel</i>
Bergeyk, W.	Het geluid en ons oor
Bouman, L.	Compendium fysiologie
Broadhurst, P.	Het gedrag der dieren
Burkhardt, e.a.	Signals in the animal world
Burton, M.	Onze zoogdieren
Carty, J.	De stuurmanskunst der dieren
Carty, J.	The behaviour of Arthropods
Carty, J.	The study of behaviour
Chauchard, P.	Hersenen en bewustzijn
Dethier, V.	Animal behaviour
Dröscher, V.	Wat dieren doen en waarom
Eibl-Eibesfeldt, I.	Liefde en haat bij mens en dier
Eibl-Eibesfeldt, I.	Ethology
Evans, S.	The behaviour of birds, mammals and fish
Eisner, Th.	Animal behaviour
Fast, J.	De taal van het lichaam
Frisch, K. von	Het leven van de honingbij
Gray, J.	Hoe dieren vliegen, lopen ...
Griffin, D.	Van echo tot radar
Gregory, R.	Visuele waarneming
Harrison Matthews, L.	De zintuigen van de dieren
Hart, M.'t	Ratten
Hayes, C.	Ons apekind
Hochberg, J.	Psychologie van de waarneming
Howard, L.	Vogels als huisgenoten
Lawick, J. van-Goodall	Mijn leven met de chimpansees
Lorenz, K.	Over agressie
Lorenz, K.	Viervoeters, vogels en vissen
Lorenz, K.	Mens en hond
Lorenz, K.	De acht doodzonden van de beschaafde wereld
Manning, A.	An introduction to animal behaviour
Milne, L. en M.	De zintuigen van mens en dier
Montagu, A.	De tastzin
Morris, D.	De naakte aap
Morris, D.	De mensentuin
Morris, D.	Intiem gedrag
Mueller, C.	Het zien
Mueller, C.	Psychologie van de zintuigen
Nixon, G.	Het leven der bijen
Oordt, G. van	Vogeltrek
Pachard, V.	Het menselijke in het dier
Portielje, P.	Dieren zien en leren kennen
Portmann, A.	Het sociale leven der dieren
Raignier, A.	Het leven der mieren
Schade, J.	De functie van het zenuwstelsel

Silly, J.	Mens en dolfijn
Sire, M.	Sociologie der dieren
Slijper, E.	De vliegkunst in het dierenrijk
Slijper, E.	Reuzen en dwergen in het dierenrijk
Stevens, S.	Geluiden gehoor
Symposium	
Biologische Raad	Ethologie, de biologie van het gedrag
Teitelbaum, P.	Fysiologische psychologie
Tinbergen, L.	Vogels onderweg
Tinbergen, L.	Vogels in hun domein
Tinbergen, N.	Vogelleven
Tinbergen, N.	Spieden, speuren in de vrije natuur
Tinbergen, N.	De dieren en hun gedrag
Tinbergen, N.	Sociaal gedrag bij dieren
Tinbergen, N.	Inleiding tot de diersociologie
Tinbergen, N.	An objectivistic study of the innate behaviour of animals
Tinbergen, N.	The study of instinct
Tinbergen, N.	Social behaviour in animals
Tinbergen, N.	The herring gull's world
Tinbergen, N.	Het dier in zijn wereld
	I. Veldonderzoek
	II. Laboratoriumexperimenten en algemene artikelen
Uexküll, J. von	Zwerftochten door de werelden van dieren en mensen
Vernon, M.	De psychologie van het zien
Vernon, M.	De menselijke motivatie
Wells, M.	De lagere diersoorten
Wickler, W.	Biologie van de tien geboden
Wickler, W.	De aard van het beestje
Wickler, W.	Waarom doe je dat?
Wickler, W.	Mimicry, valse berichtgeving in de natuur
Wooldridge, D.	Het zenuwstelsel
Wright, R.	De reuk

Register

A

aangezichtszenuw, 50
 α -cellen, 71, 72, 78
accommodatie, 19, 171
acetylcholine, 48, 77, 171
ACTH, 77
actiepotentiaal, 44, **46**, 171
adaptatie, 8, 89, 171
adequate prikkel, 171
adrenaline, 71, 78
agressie, 143
alvlesklier, 71, 78
ambivalentie, 123, 172
androgene hormonen, 78
Artemia, 136
Artemia, kweken van, 166, **166**
associatiecentra, 67
astigmatisme, 14, 18, **18**, 172
Auslöser, 119, 172
axon, 48, 172

B

balts, 150, 154, 172
 β -cellen, 71, 72, 78
bedelreactie, 145, **146**, **147**, 148
Betta, 137, 157
bijkomstige zenuw, 50
bijnieren, 78
bij schildklier, 77
bijziendheid, 13
blinde vlek, 15, 17
bot, samenstelling van, 82
botmodellen, 81
brandpunt, 10, **10**
bruinvis, 86

C

cerebellum, **64**, **66**, 67
Cheetah, 105
chemoreceptoren, 33
chemoreceptoren bij de mens, 34
chemoreceptoren bij de regenworm, 34
chemoreceptoren bij Drosophila, 34
chemotaxis, 135
chiasma opticum, 67
Chrysanth, 42
Cichlide, 122, 138
coördinatie, 78, 88
corticoïden, 77, 78

D

Daphnia, 36, 37, 136
dendriet, 46, 48, **75**, 172
depolarisatie, 44, **46**, 172
diencephalon, 51, 64, **64**
dimorfisme, 122, 173
dioptrie, 11
draf, **104**
180

drempeldiscriminatie-, 8
drempel onderscheidings-, 8
drempelwaarde, 7, 20, 44, 173
drielingzenuw, 50

E

eend, **110**, **122**
eindknopje, 46
elektrische organen, 163, **164**, **165**
epifyse, **55**, **56**, **61**, **62**, **66**, **67**
Erbkoördination, 120, 173
ethogram, 118, 145, 173
ethologie, 118, 173
Euglena, 36, 136
evenwichtszin, 31

F

facetoog, 24, **24**, **25**, **25**
follikel, 74
fonoreceptoren, 35
fotoperiodiciteit, 41, 42, 43
fotoreceptoren, 36
fotosynthese, 41
fototaxis, 136
FSH, 72, 74, 77
FSHR, 75

G

galop, **104**, 105, **106**
gedragsleer, 117, 174
gehoororgaan, 26
gehoorzenuw, 50
gele vlek, 39
gewricht, 91, **92**
gezichtsbedrog, 21, **22**
gezichtshoek, 14
gezichtsveld, 40, **40**
gezichtszenuw, 50, **58**
glaslichaam, 17
glucagon, 71, **72**, 72, 78
Guppie, 138, 154
Guppie, balts van, 154, **155**, **157**

H

halfcirkelvormige kanalen, 31
harde oogvlies, 17
hefboom, 91, **92**
hersenen, anatomie van, 49, **55**, **56**, **60**, **61**, **62**
hersenen, grote, 49, 64, **64**, 67
hersenen, kleine, 49, **53**, **55**, **56**, **61**, 64, **64**, 65
hersenen, midden-, **55**, 66
hersensam, 49
hersenventrikels, 51, **56**, **60**, **63**
hersenvlies, 53
hersenzenuwen, 49, 50, 51, 54, **55**, 57, **66**
homeostase, 68, **68**, **69**, 174
hondshaai, 57
hoornvlies, 17
hormonen, 70

hormonen, gonadotrope, 71, **74**, 77
hormonen, hypofyse-, 77
huiskrekel, 35, 142
huiskrekel, kweken van, 168, **169**
hyperpolarisatie, 46, **48**
hypofyse, **55**, **56**, **62**, 64, **64**, 67, **67**, 72,
73, 74, 75, 77
hypofyse, hormonen van, 77
hypothalamus, **64**, 72, **75**

I

impuls, 44, 175
impulsgeleiding, 44
inhibitie, 46, **48**, 175
instincthandeling, 119, 175
insuline, 71, **72**, 78
integratie, 88
intentiebeweging, 120, 175
iodopsinen, 41
iris, 17

K

Kabeljauw, **66**
Kalanchoë, 42
kat, **87**
katrolspierzenuw, 50, **58**
kegeltjes, 41
kikker, **66**, **85**
kleuren, zien van, 19
kluut, 121
konijn, 51
kristalkegel, 24, **24**
kruidje-roer-me-niet, 43
kruipen, 101

L

Langerhans, eilandjes van, 71
ledematen, bouw van, 84, **85**, **86**, **87**, **106**
lenskapsel, 17
lenzen, eigenschappen van, 10, **10**, 11
lenzen, beeldvorming door, 11, **11**
lenzen, vergroting door, 12
LH, 74, 77
Limulus, 24
lopen, 102, **104**
LTH, 77

M

macromaat, 38
mechanoreceptoren, 32
meerkoet, **86**
Merkwelt, 91
mesencephalon, 51, 64, **64**
metencephalon, 51, 64, **64**
micromaat, 38
milieu interieur, 88
mol, **87**
molukken kreeft, 24
mossel, 112
motorische eindplaat, 48

motorisch neuron, **47**, 175
MSH, 77
myelencephalon, 51, 64, **64**
myelineschede, 46, 175

N

nabeeld, 17
nabijheidspunt, 17
nastie, 94
netvlies, 14, 17, 41
neuriet, 46, 48, **75**, 175
neuro-endocriene reflex, 76
neuro-hypofyse, 73, 77
neuro-secretie, 75
neuro-transmitters, 46, 175
nor-adrenaline, 77, 78
nystagmus, 31

O

ostrogeen, **74**, 77, 78
oestrogene hormonen, 78
ommatidium, 24, **24**
oog, 12
oogafwijkingen, 13
oog, beeldvorming door, 14, 17
oogspieren, 16, **58**
oogspierzenuw, 50, 58, **59**
oogzenuw, 17
oogkamer, voorste, 17
ogen, plaatsing van, 39, **40**
ondertongzenuw, 50
optische illusie, 21
opsine, 41
oriëntatie, 113
ovarium, **74**
oversprongbeweging, 120, 121, **121**, 176
ovulatie, **74**
oxytocine, 77

P

paard, **87**, **104**
paling, 38, **38**
paraflocculus, 53, **53**, **54**, **55**
Paramecium, 111, 135
Paramecium, kweken van, 111
parathormoon, 77
pigment, lichtgevoelig, 41
pigmentcellen, 24, **24**
pincet, galvanisch, 33, **34**
pissebedden, 138, **139**, **140**, 141
polarisatie, 115, **115**
pons, **64**
præhypofyse, 77
prikkel, 7, 176
prikkel, adequate, 7, 171
prikkel, subliminale, 7
prikkelgeleiding, 43
progesteron, 77
Pulfrich, slingereffect van, 23, **23**

pupil, 17
 Ranvier, insnoeringen van, 46
 reflex, neuro-endocriene, 76, 176
 reflexboog, **47**, 48, 176
 refractaire periode, 44, 176
 regelkring, 68
 releaser, 119, 176
 releasing factors, 75
 repolarisatie, 44, **46**
 retina, 15
 reukgroef, 38, **38**
 reukkolf, **60**, **61**, 65, 66
 reuklob, 52, **55**, **56**, **65**, **66**, **67**
 reuklijmvlies, 38, **38**
 reukzenuw, 50, **53**
 reukzintuig, 38
 rhabdoom, 24, **24**
 rhodopsine, 41
 ritualisatie, 121, 176
 roodborst, 119, **122**
 ruggenmerg, 49, **54**, **60**, **61**, **62**
 ruggenmergszenuwen, 49
 rustpotentiaal, 44, **46**
S
 salamander, 101, 150
 salamander, balts van, 150, **151**, **152**, **153**
 schakelneuron, 46, **47**, 176
 schildklier, 73, 77
 schildpad, **86**
 scholekster, **121**
 scholenvorming, **160**
 schorsgebieden, 65
 selectie, 89
 sensibel neuron, 44, 46, **47**
 seksueel dimorfisme, 122
 seksueel gedrag, 144
 signaalprikkel, 119, 176
 slagpen, **110**
 slagvlucht, 109
 sleutelprikkel, 119, 176
 snoek, 38, **38**
 spierfibril, **47**, 48
 spierfilamenten, 48
 spierpreparaat, 80
 spiervezel, 48
 Spinale ganglia, 46
 staafjes, 41
 stereoscopisch zien, 21
 stimulus, 119, 176
 stoorlicht, 42
 straalvormig lichaam, 17
 stroomlijn, 100
 sympaticus, 49, 77, 78, 176, 177
 synaps, 46, **75**, 177
 synaps; neuro-musculaire, **47**, 48

T
 tapetum lucidum, 14, 17
 taxis, 94, 120, 135, 136, 177
 teengang, 102
 telencephalon, 51, 64, **64**
 territoriumgedrag, **120**, **122**, **123**, **124**, **126**, 143
 thermoreceptoren, 37
 thyroxine, 71, **73**, 77
 tongkeelzenuw, 50
 trilhaarbeweging, 111
 tropie, 94
 TSH, **73**, 77
U
 Umwelt, 91
V
 vaatvlies, 17
 Varol, brug van, **55**, 64, **64**
 vasopressine, 77
 Vater-Pacini, lichaampjes van, 44
 verlengde merg, **54**, **55**, **60**, **62**, **65**
 verziendheid, 13
 visuele perceptie, 41
 vitamine-A-aldehyde, 41
 vleesvlieg, 136
 vlek, blinde, 15, 17
 vlek, gele, 39
 vleugelprofiel, **108**, **109**
 vliegen, 107, **107**, 109
 voorhoorncel, 48
 voortbeweging, 94, 95, 96
W
 wandelende tak, 37
 wandelende tak, kweken van, 167
Z
 zang, 127, **128**, **129**, **133**, 144
 zeehond, **86**
 zenuw, 48, 174, 177
 zenuwstelsel, indeling van, 49
 zenuwstelsel, animale, 49, 88, 172
 zenuwstelsel, autonome, 49, 172
 zenuwstelsel, centrale, 49
 zenuwstelsel, cerebrospinale, 49, 172
 zenuwstelsel, intramurale, 49, 175
 zenuwstelsel, parasympatische, 49, 176
 zenuwstelsel, perifere, 49
 zenuwstelsel, sympatische, 49, 77, 176
 zenuwstelsel, vegetatieve, 49, 177
 zilvermeeuw, 145, **146**, **147**
 zintuigen, eigenschappen van, 7
 Z-membraan, 48
 zoolgang, 102
 zwemblaas, 99
 zwemmen, 97, **98**
 zwerfende zenuw, 50
 zweven, 109