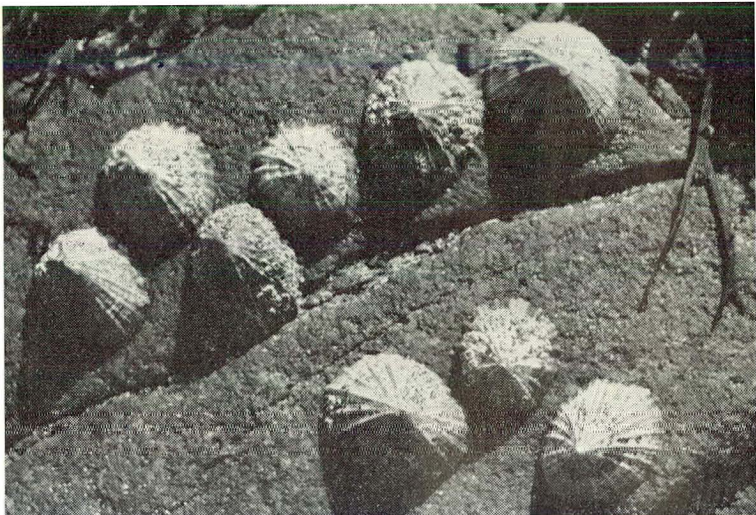


Een groep Schaalhorens — *Patella vulgata* L. — vastgezogen op de rotsen van de Bretonse kust. Ongeveer $2\frac{1}{2} \times$ verkleind.



„HOMING” BIJ PATELLA VULGATA L.

door Dr. INGVAR KRISTENSEN en Drs. S. PALMA

Een excursie-verslag van het Zoologisch Museum en het Dierfysiologisch Laboratorium van de Universiteit van Amsterdam. 1959.

Het was de opzet om door waarnemingen en eenvoudige experimenten in het veld meer inzicht te krijgen in de problemen van het „homen” van *Patella vulgata* L. Tijdens een studenten-werkexcursie naar Wales in 1958 werd geëxperimenteerd aan de ZO zijde van Menai Strait, ongeveer 500 m ten NO van de Suspension Bridge. De getij-zône strekt zich daar uit over 75 meter breedte; het hoogte verschil is er ongeveer 6 meter. De oever is hier terrasvormig, met richels van maximaal een halve meter hoog. Er lagen veel losse stenen van een halve meter doorsnee, waarop zich *Patella*'s bevonden. De terrassen hadden een vrij dichte *Fucus*-begroeiing. Branding stond hier nergens, maar wel waren de getijstromen sterk. Verder viel de slibrijdheid van het water op.

Om de juiste positie van de *Patella*'s op hun substraat te kunnen terug vinden, werden zowel de dieren als hun substraat gemerkt met een zeewater-bestendige verf („Fluorart, Fluorescent Poster Colour van Winsor & Co., Ltd., London). Een voorwaarde bij het opbrengen van de verf is, dat de ondergrond droog moet zijn. Bij afwezigheid van zon leverde dit meestal moeilijkheden op, zodat de verf niet langer „hield” dan één of twee dagen.

De eerste vraag, die opkomt als men de „homing” van *Patella*'s bekijkt, is in hoeverre wel sprake is van een vast „home”. Sommige individuen keren na een wandeling zeer trouw naar hun oude zitplaats terug. Uit de literatuur blijkt, dat homing het sterkst optreedt waar de ondergrond ruw is — bijvoorbeeld bij de aanwezigheid van zeepokken — en waar bovendien een sterke branding staat. Dat neemt niet

weg, dat ook op gladde, beschutte plaatsen homing kan optreden. Prof. G. E. Newell, Londen, vertelde, dat sommige van zijn Patella's ook in zijn aquarium homeden. En in Rhosneigr zagen wij, dat in een nooit droogvallende rock-pool, dichtbij de hoogwaterlijn, de aanwezige Patella's ook homeden, hetgeen kenbaar was aan hun zitplaatsen, die blijkens de afwezigheid van enige begroeiing geregeld bezocht werden; bovendien paste elk dier precies op zijn zitplaats, waaruit wij mogen afleiden, dat elk dier zijn vaste zitplaats had.

Aan de brandingskust van Ambleteuse (N. Frankrijk) stelde Prof. Punt in 1957 bij een aantal van 72 grote exemplaren een plaats-trouw van de ene dag t.o.v. de andere dag van 90 % vast. Drs. P. H. van Bree vond in 1958 aan de kust van Roscoff (bij een veel groter aantal dieren) een dergelijk percentage, maar hij zag bovendien dat plaats-trouw bij jonge dieren (onder 15 mm) veel geringer was: 20 %. We vroegen ons af waaraan dit verschil zou kunnen liggen, en of wellicht de geringere beweeglijkheid van de oudere dieren hun grotere plaats-trouw zou kunnen verklaren.

Berust plaats-trouw op zitten-blijven?

Wij hebben ons dus af te vragen of de plaats-trouw van oude dieren terug te voeren is op hun geringe mobiliteit. Als het gros zich immers over slechts minieme afstanden zou verplaatsen, is hun „plaats-trouw” niets bijzonders. Prof. Punt zag tijdens de periode van zijn waarnemingen slechts 21 % van zijn (volwassen) dieren aan de wandel. Dat lijkt een laag percentage, maar men moet niet vegeten, dat Prof. Punt zijn dieren maar gedurende korte tijd kon waarnemen in verband met de lange tijd van submersie (onderdompeling). Een aanwijzing over de werkelijke mobiliteit van Patella kregen we in Menai Bridge, waar wij een aantal flinke stenen met volwassen Patella's van het proefterrein overbrachten naar de Pier van Menai Bridge. Deze stenen werden met touwen vastgebonden onder tegen het ponton-vlot aan het eind van de pier. Hier was het mogelijk de bewegingen van de dieren continu na te gaan, zonder door opkomend tij gestoord te worden.

De waarnemingen betroffen 14 volwassen dieren, die op deze wijze steeds vlak onder de waterspiegel vertoefden; gedurende ruim twee getijden werden zij vrijwel voortdurend in het oog gehouden. Beide malen bleken alle dieren één à twee uur na het inzetten van de vloed hun zitplaats te verlaten, terwijl zij in de tweede helft van de eb-periode weer tot rust kwamen.

Blijkbaar hadden zij het ritme van de getij-zône bewaard. Zij hadden inmiddels afstanden variërend van 21 tot 64 cm per wandeling afgelegd en keerden voor 79 % naar hun home terug. Dit wijst er op, dat het terugvinden van een hoog percentage volwassen dieren op hun oude zitplaats niet het gevolg van immobiliteit der dieren behoeft te zijn.

Er konden aan deze „opgehangen” dieren nog meer waarnemingen verricht worden, die van belang zijn in verband met de volgende vraag:

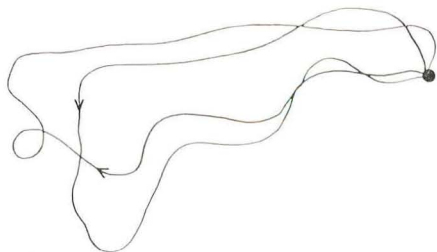
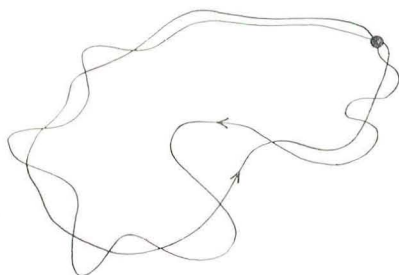
Maakt Patella bij homing gebruik van een vaste route?

Een paar waarnemingen van Pieron (1909) wijzen er op, dat Patella bij zijn homing

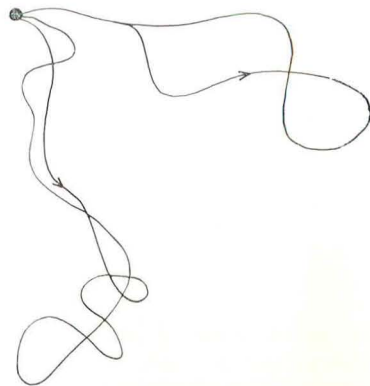
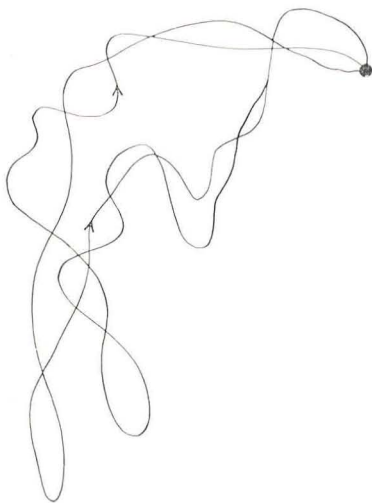
van een v a s t e route gebruik maakt. Onze vlotwaarnemingen tonen aan, dat bij het ene individu de heen- en terugweg identiek zijn, terwijl deze bij andere dieren niet samen vallen (zie navolgende tekeningen van de reisroutes van de dieren). Er waren gedurende de twee getijden vijf verschillende typen van route te zien:



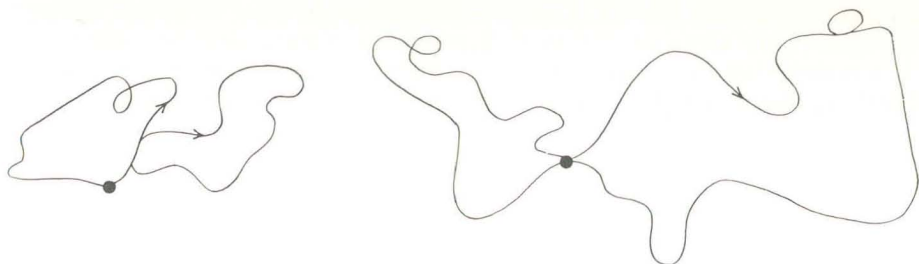
A) 2 exempl.: tot 2 maal toe dezelfde weg heen als terug (vgl. forensen-verkeer)



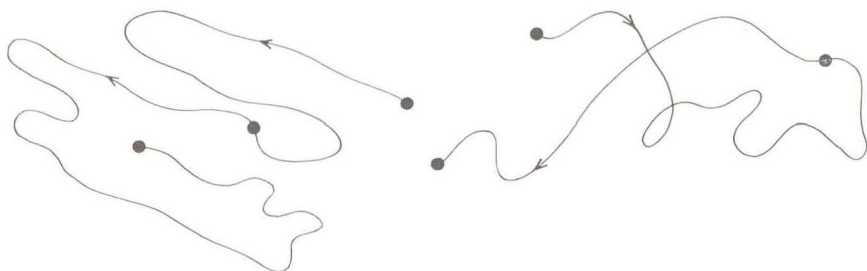
B) 2 exempl.: tot 2 maal toe dezelfde weg heen en een tweede weg terug (bij wijze van een vaste rondrit)



C) 4 exempl.: langs dezelfde weg heen en terug, maar de tweede maal een andere tocht dan de eerste maal (als verschillende tramlijnen)



D) 3 exempl.: elke keer een andere rondtoer



E) 3 exempl.: elke keer verder trekken, dus geen homing.

Bij deze waarnemingen aan het vlot viel het verder op, dat de afstanden die werden afgelegd, vrij groot waren — de eindpunten van hun omzwervingen lagen hemelsbreed gemiddeld op ongeveer 19 cm afstand van het uitgangspunt, met een maximum-afstand van zelfs 30 cm.

Uit het feit, dat een *Patella* bij het voor een tweede keer afleggen van een route niet precies het voetspoor van de eerste keer volgt, kan men opmaken, dat zijn homing waarschijnlijk niet berust op het volgen van één bepaald voetspoor. Uit de gerichtheid van het spoor kan men opmaken, dat van trial and error in elk geval geen sprake is; het dier kan zich dus op de een of andere wijze oriënteren.

Kan *Patella* na geringe verplaatsing zijn oude home terugvinden?

Uit de gegevens van Pieron (1909), Punt (1957) en Van Bree (1958) blijkt, dat de kans van terugkeer van een verplaatste *Patella* sterk afhankelijk is van de afstand waarover de *Patella* verplaatst is. Dit konden wij ook herhaaldelijk constateren. Wanneer een dier van zijn plaats gehaald wordt en, al dan niet gedraaid, op dezelfde plaats terug gezet wordt, is het dier na één of twee getijden altijd weer in de oorspronkelijke stand terug te vinden, maar hoe verder het dier van zijn zitplaats verwijderd wordt neergezet, des te kleiner is de kans op succes van terugkeer.

Ter plaatse opgepakt en weer neergezet	— bijna 100 % blijft zitten
Verplaatst over 5—10 cm	— ± 90 % toont homing
Verplaatst over 20 cm	— ± 50 % toont homing
Verplaatst over meer dan 60 cm	— bijna 0 % toont homing.

Zolang wij geen waarnemingen hebben over de wijze, waarop in deze gevallen de homing plaats vond, blijft de theoretische mogelijkheid bestaan, dat zij hun home door ongericht heen en weer lopen gevonden hebben. Dit lijkt echter niet waarschijnlijk, gezien de percentages van dieren, die hun home teruggevonden hebben.

Is er orientatie op veraf gelegen bakens?

Uit de vorige experimenten krijgt men de indruk, dat Patella zich bij het home niet laat leiden door een bepaald voetspoor, maar dat hij zich orienteert op bakens. Deze bakens zouden zich op het substraat kunnen bevinden, of zouden veraf gelegen bakens kunnen zijn, die hen leiden, zoals de verre omgeving, of de horizon, de invalrichting van het licht, de zonnestand, enz. Om de mogelijkheid van orientatie op veraf gelegen bakens te toetsen, werden door ons de stenen, waarop Patella's zaten, over 90° of 180° gedraaid of gekanteld; gedurende de volgende dagen werd daarna herhaaldelijk gekeken hoeveel dieren op de oude plaats aanwezig waren.

Substraat in horizontaal vlak	90° gedraaid:	van 22 ex. gebleven 20 ex. (91%)
Substraat in horizontaal vlak	180° gedraaid:	van 12 ex. gebleven 12 ex. (100%)
Substraat in vertikaal vlak	90° gedraaid:	van 11 ex. gebleven 10 ex. (91%)
		van 45 ex. gebleven 42 ex. (94%)

Verder werden door ons overeenkomstige proeven gedaan, waarbij echter de dieren bovendien op 5 tot 10 cm afstand van hun zitplaats verplaatst werden. Van de 52 keerden 47 (91 %) naar hun oude zitplaats terug.

Uit deze proeven blijkt, dat de homing-prestatie niet beïnvloed wordt door draaiing van het substraat. Hieruit zou dus volgen, dat de orientatie tijdens homing niet gericht kan zijn op veraf gelegen bakens. Toch deden we een aantal waarnemingen, die er op wijzen, dat veraf gelegen bakens wel degelijk een rol spelen, zij het een secundaire rol. Deze waarnemingen betroffen Patella's, die kennelijk op weg naar hun home waren, maar nog op ongeveer 5 cm afstand van hun (gemerkte) zitplaats verwijderd waren. Terwijl zij nog aan de huiswaartse wandel waren, werden zij met steen en al 180° gedraaid; in totaal konden 21 van dergelijke dieren bekeken worden.

7 ex. bleven eerst stil zitten, maar waren bij het volgend tij toch thuis.

2 ex. liepen in een paar minuten regelrecht naar hun home.

12 ex. (58 %) draaiden zich geheel of gedeeltelijk (180° — 80°) om en liepen in de verkeerde richting; 10 ex. van deze groep liepen slechts een paar minuten verkeerd, draaiden dan bij en liepen weer naar huis, behalve één die verdwaalde. Twee anderen bleven de verkeerde kant uitlopen, zolang als wij ze waarnamen, maar bereikten na resp. één en twee getijen toch ook hun home.

Uit deze waarnemingen mogen wij misschien de conclusie trekken, dat Patella tenminste twee wijzen van orientatie bezit: allereerst de orientatie op de naaste omgeving (in casu de steen), en ten tweede wellicht de orientatie op verder gelegen bakens — maar deze vorm is dan zeker van secundair belang. Nadere waarnemingen zijn zeer gewenst.



Poeltje met Patella depressa Pennant. De rots is geheel begroeid met beige-keurige kalkalgen, uitgezonderd op de plaatsen waar de Patella's hun home hebben. De twee zwarte vlekken onder aan de foto laten de plaatsen zien, waar Patella's tijdelijk hun home hebben verlaten.

Herkent Patella na een dag van afwezigheid zijn home en de omgeving van zijn home nog?

Om te zien in hoeverre Patella een geheugen voor zijn zitplaats en zijn omgeving heeft, werd een aantal dieren van hun substraat verwijderd en elk op een kleine steen in een Paaseizakje (rood-wit-blauw) gezet. Deze zakjes werden ergens in de getijdzone vastgemaakt. Na verloop van een dag werden de Patella's — voor zover niet inmiddels aan strandkrabben ten offer gevallen — op hun eigen substraat teruggeplaatst.

In de eerste serie plaatsten wij 26 dieren op hun oude zitplaats terug, waarvan 19 dieren (72 %) de volgende dag aanwezig bleken te zijn. (Het is mogelijk dat deze hun plaats niet verlaten hadden).

In de tweede serie plaatsten wij 25 dieren, die een dag in het Paas-einetje hadden vertoefd, terug op 5 à 10 cm afstand van hun oude zitplaats; 22 stuks (88%) werden tijdens de volgende getijden op de oude zitplaats teruggevonden.

Uit deze proeven blijkt, dat de voorkeur van Patella voor een bepaalde zitplaats na één dag van afwezigheid niet verloren is gegaan, en dat het dier in die dag van afwezigheid ook niet zijn vermogen die plaats terug te vinden heeft verloren. Wij hebben verder aanwijzingen, dat de dieren, die van een horizontaal vlak afkomstig waren, bij terugplaatsing een betere homing-prestatie leverden dan de dieren op een vertikaal vlak. De oorzaak hiervan menen wij gevonden te hebben bij het doen van een waarneming, dat een dier, dat tegen een vertikaal vlak teruggeplaatst werd,

soms tekenen van afglijden naar omlaag vertoonde. Soms lieten zij hun substraat zelfs los. Voordat het echter zover was bungeelde de schelp iets schuin omlaag zonder dat het dier blijkbaar op dat moment in staat was zijn schelp tegen het substraat gedrukt te houden. Deze vreemde stand werd door Van Bree waargenomen bij de dieren, die hij enige tijd in een aquarium gehouden had en daarna terugplaatste tegen een verticale wand. Hij vergeleek dit gedrag met een op de tenen staan en vroeg zich af of het soms iets te maken zou kunnen hebben met een oriëntatie van het dier. Naar onze overtuiging wordt deze „tenen-stand” van het dier alleen veroorzaakt door zijn fysieke toestand. Dieren, die op een horizontaal vlak teruggezet werden, vertoonden de tenen-stand dan ook nooit, iets wat zij stellig wél gedaan zouden hebben, indien het om een vorm van actieve oriëntatie zou gaan.

Waar zetelt de oriëntatie-zin van *Patella*?

Om na te gaan hoe *Patella* in staat is zijn zitplaats te herkennen, hebben Prof. Punt en Van Bree proeven gedaan met dieren, waarvan de tentakels of de mantelrand verwijderd waren — immers lag het voor de hand daar het eerst de ligplaats van zintuigen te verwachten. Bij andere dieren werd de schelprand voor een derde deel van de omtrek met behulp van een knabbeltang vernield om na te gaan of het passen van de schelprand op het substraat wellicht van betekenis was.

Exstirpatie (wegnemen) van tentakels of verwijdering van mantelrand bleken het dier in het herkennen van zijn home weinig te beïnvloeden, want wanneer de dieren na de operatie 180° gedraaid op hun home werden teruggezet, draaide het merendeel der dieren zich weer om en zat dan dus weer normaal. Van de dieren waarvan de schelprand beschadigd was, keerde zich echter maar een enkeling om in de oorspronkelijke houding.

Om na te gaan, of de afwezigheid van tentakels het vermogen tot home beïnvloedt, werden 18 tentakel-loze *Patella*'s op 5 cm afstand van hun home gezet. Na één dag waren 15 exemplaren (83 %) weer op hun home in de oude positie teruggekeerd. De afwezigheid van tentakels schijnt dus het vermogen tot home en home-herkennen nauwelijks te beïnvloeden.

Een poging om de invloed van een afgeknabbelde schelprand op het vermogen tot homing na te gaan, mislukte, omdat geen der 12 behandelde *Patella*'s het geweld van een *Carcinus*-aanval bleek te hebben kunnen doorstaan.

Uit dit verslag blijkt wel dat het onderzoek naar de homing van *Patella vulgata* L. nog in het begin-stadium van oriënterend-experimenteren verkeert en dat onderwerpen voor meer gedetailleerd onderzoek hier voor het grijpen liggen.

(Foto's Bob Entrop)

Rectificatie. Helaas is in dit artikel aan het begin een storende fout geslopen. De naam van de tweede auteur is namelijk Parma en niet Palma. Wij bieden hem voor deze fout hierbij onze verontschuldiging aan.

Red.