



NEDERLANDS TIJDSCHRIFT VOOR VELDBIOLOGIE
OPGERICHT DOOR E. HEIMANS, J. JASPERS jr EN JAC. P. THIJSSÉ

HOE KRIJGT HET WIJFJE VAN DE BITTERVOORN (RHODEUS AMARUS) HAAR LEGBUIS IN DE MOSSSEL?

INGVAR KRISTENSEN.

In 1938 hebben 5 Leidenaren (Tinbergen c.s.) in dit tijdschrift een boeiend artikel geschreven over „de Bittervoorns en hun mossels”. In het voorjaar krijgt het bittervoornmanneltje de mooiste blauwpaarse kleur, met oranjegloed op de buik. Hij gaat dan grote belangstelling voor zoetwatermosselen (*Anodonta* en *Unio*) vertonen en gaat tenslotte tegenover één mossel zijn speciale attentie tonen. Alle andere dieren worden weggejaagd, althans *overdag*, want zoals ik onlangs waarnam, verliest het mannetje 's nachts alle belangstelling voor „zijn” mossel, ja, hij verliest zelfs grotendeels zijn mooie kleuren. Maar over-

dag verdedigt hij met felheid een bepaald gebied rondom zijn mossel, zijn „territorium”.

Voorts zien wij de bittervoornman telkens boven de beide ademopeningen van de mossel staan trillen. Er wordt wel aangenomen dat hij hierbij een waterstroom naar de mossel toe opwekt, maar dat heb ik nooit waargenomen, evenmin als Tinbergen c.s. dit gezien hebben. Daarentegen vertellen zij in hun spannende beschrijving, dat de bittervoornman telkens tegen de mantelrand van de mossel hapt, en wel zó dikwijls, dat de mossel zich hier tenslotte niets meer van aantrekt en zijn schalen

niet meer dichtknijpt, óók niet, als later het wijfje haar legbuis door de ademopening naar binnen brengt. Hoe logisch dit „voorbereiden op de grote gebeurtenis van het eileggen” ook klinkt, *nodig* is die voorbereiding blijkbaar niet, want mijn bittervoornmannen zag ik zelden of nooit tegen de mantelrand bijten, en desondanks lukte later het eileggen volkomen normaal. Wél zag ik, dat de mannetjes dikwijls staan te trillen, of sidderen, voor de *instroom*-opening, op dezelfde wijze als vlak vóór het eiafzetten. Nà het eiafzetten siddert de man plotseling veel heviger en geeft tijdens dit trillen homvocht af. Zou de bittervoornman dan ook bij het trillen vóór het eiafzetten sperma afgeven? Of een andere stof, die de mossel prikkelt zijn ademhalingsbuizen wijder te openen? Maar dit zijn speculaties.

In al zijn felheid jaagt hij elke indringer van zijn territorium weg — óók bittervoornwijfjes. Voorts kon ik zien, dat de man nog meer siddert voor zijn mossel en nog feller andere dieren wegjaagt, indien zich in de bak een leg-rijp wijfje bevindt, ook al toont de man aanvankelijk geen ander gedrag t.o.v. *dit* wijfje dan tegenover andere Bittervoorns. Maar op een gegeven ogenblik laat dit wijfje met haar lange legbuis zich niet weggagen en houdt zich rustig. Dit ogenschijnlijk volkomen passieve gedrag van het wijfje brengt een volkomen ommekeer teweeg in het aanvalsgedrag van de man: eerst vermindert de aanval en na verloop van enkele minuten, maar soms ook reeds na enkele seconden, zien we hem met uitgespreide vinnen vóór het wijfje sidderen. Hierop zwemt het wijfje meteen naar het mannetje toe, waarop het mannetje naar de mossel zwemt, onmiddellijk gevolgd door het wijfje. De man staat nu sidderend boven de beide ademopeningen van de mossel en het wijfje

stelt zich bijna roerloos, enigszins voorover gebogen boven de mossel, met de kop naar de uitstroom-opening gericht. Ondertussen siddert de man onafgebroken in haar buurt. Onderbreekt hij zijn sidderen ontijdig, dan is het vrouwtje geneigd er reeds van door te gaan vóór ze haar eieren afgezet heeft.

Plotseling schiet het wijfje nu bliksemsnel op de uitstroom-opening af, en voor wij goed en wel in de gaten hebben wat er gebeurt, zien wij de mossel zich dichtknijpen en het bittervoornwijfje al weer wegzwemmen. Als het wijfje haar eieren heeft afgezet, stelt de man zich dadelijk voor de instroom-opening en gaat weer sidderen, ditmaal kennelijk om zijn homvocht af te geven, dat nu met de ademhalingsstroom naar binnen gezogen wordt, zodat het sperma de eitjes die tussen de mosselkieuwen hangen, kan bevruchten.

Maar wat ons bij dit proces van eiafzetten het meeste interesseert, is hoe het wijfje er in slaagt haar dunne, slappe legbuis van wel $2\frac{1}{2}$ tot 3 cm lang door de *uitademings*-opening van de mossel naar binnen te mikken — dus nog wel tegen de waterstroom in. Deze vraag werd grotendeels opgelost door Duyvené de Wit (1940). De legbuis is namelijk bij het naar binnen brengen in de mossel niet slap, maar stijf. De eieren zijn zo groot, dat zij niet eens in de legbuis passen, maar hier helemaal ovaal in geperst worden. Dan worden zij in de legbuis omlaag gestuwd door vloeistof, waarschijnlijk urine. Gelijktijdig met het afzetten der eieren zou de urineblaas worden leeggeknepen. Het ei werkt dus als prop in de slappe legbuis, en de vloeistof doet het daarachter gelegen deel van de buis verstijven. Naar mate het ei nu door de vloeistofdruk verder omlaag gestuwd wordt, wordt een steeds groter deel van de legbuis stijf, tot de legbuis tenslotte ge-

heel strak staat en diep in de mossel steekt. Maar hoe heeft nu, vóór het zover is, het eerste contact van de legbuis met de mosselopening plaats? Volgens Duyvené de Wit maakt het wijfje met haar legbuis eerst snelle, lassoachtige slingerbewegingen in de richting van de uitstroom-opening van de mossel — iets waarvan ik niets heb kunnen zien. Daarentegen meen ik het volgende te hebben waargenomen.

of praktisch geheel gesloten is, de Bittervoorn na dit „fixeren” wegzweemt, ook al „siddert” het mannetje op zijn hevigst als prikkel voor het wijfje tot ei-afzetting. Dat het wijfje zich (bv. met de zijlijn) zou richten naar de waterstroom, die de opening verlaat, lijkt onwaarschijnlijk, omdat de Bittervoorn zich beslist *niet* in de waterstroom plaatst. Dit neemt niet weg, dat deze stroom toch mechanische of chemische

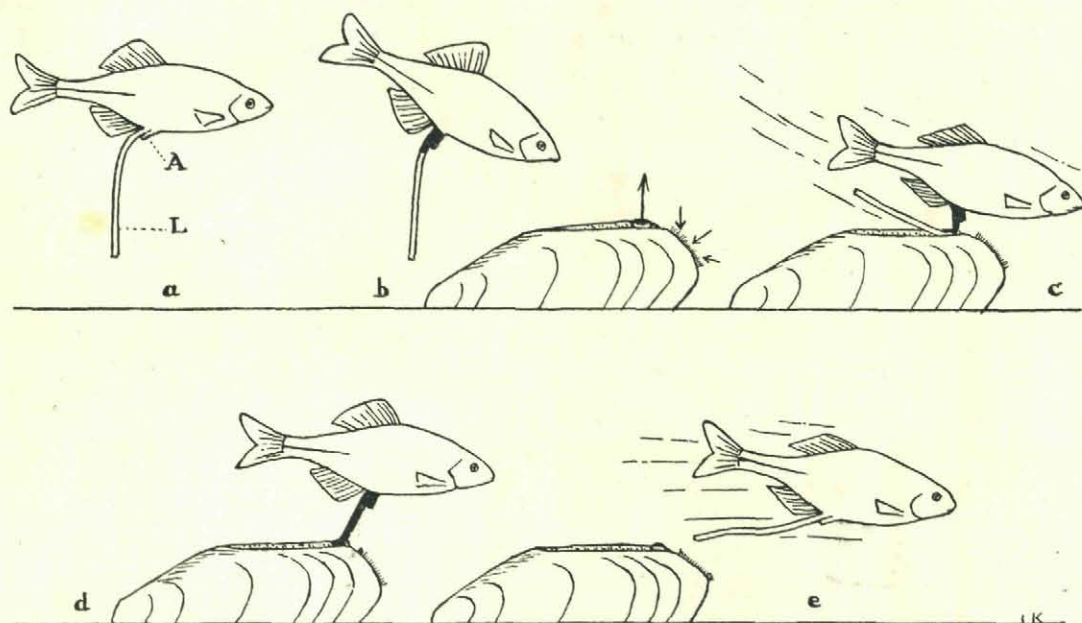


Fig. 1. *Ei-afzetting van het Bittervoortje in een Zwanemossel. Het stijve deel van legbuis (L) en aarspapil (A) is zwart getekend. De buikvinnen zijn weggelaten.*

Een wijfje plaatst zich eerst min of meer in de mediaan van de mossel, met haar kop schuin omlaag naar de uitstroom-opening gericht. Zoals aan de stand der ogen te zien is, kijkt zij gespannen naar de mossel. Wat hierbij opgenomen wordt, is niet met zekerheid te zeggen. Het kan zijn, dat de juiste plaats van de uitstroom-opening wordt vastgesteld. In elk geval wordt waarschijnlijk de graad van opening van de mosselkleppen gecontroleerd; men kan nl. constateren, dat als de mossel geheel

prikkels kan geven, die mede voor de ei-afzetting noodzakelijk zijn.

Terwijl de bittervoornvrouw de mossel „fixeert”, gaat de aarspapil, die vlak vóór de lange legbuis gelegen is en eveneens iets langer dan anders is, loodrecht omlaag staan. Tevens staat nu het allerbovenste (proximale) deel van de legbuis strak omlaag, de rest der buis hangt slap (fig. 1 b). Na verloop van meestal een enkele seconde schiet het wijfje vlak over de uitstroom-opening van de mossel heen,

zodat de aarspapel met het strakke gedeelte van de legbuis daar juist tegenaan komt, terwijl het slappe deel van de legbuis achterna fladdert (fig. 1 c). Heeft de legbuis hierbij de opening gemist, dan moet de Bittervoorn de poging van voren af aan herhalen. Ligt daarentegen het strakke legbuis-gedeelte tegen de uitstroom-opening, dan komt het eerste ei, dat door de vloeistof snel omlaag wordt geperst en dat het slappe, uiterste deel van de legbuis successievelijk in de uitstroom-opening

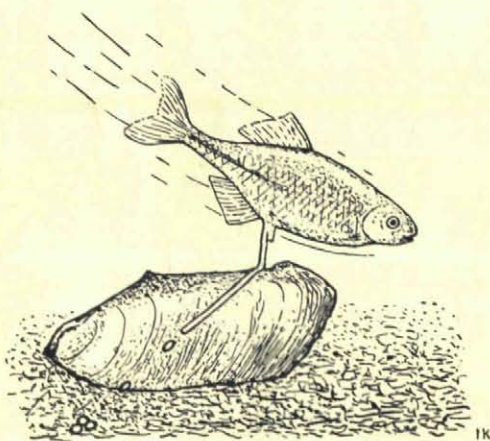


Fig. 2. Mislukte ei-afzetting.

stuwt, totdat tenslotte ook het uiterste puntje van de legbuis naar binnen is. Tegelijkertijd verwijderd het wijfje zich iets van de mossel, zodat weer een groter deel van de nog stijve legbuis zichtbaar wordt (fig. 1 d). Nu verlaat het ei de legbuis en valt met waarschijnlijk grote vaart tussen de kieuwen van de mossel. Dit ei wordt direct door nog enkele gevolgd (3 tot 5 stuks achtereenvolgens). Dan zwemt de Bittervoorn verder, waarbij de nu weer slappe, dunne legbuis uit de mossel glipt (fig. 1 e).

Dit hele gebeuren speelt zich uiterst snel

af — soms binnen de seconde. Dikwijls reageert de mossel in het geheel niet, maar zelfs al slaat hij zijn schaalkleppen dicht tijdens het eierleggen van de Bittervoorn, dan hindert dat nog niet voor de legbuis, omdat de harde klepranden van de mossel hier niet precies tegen elkaar sluiten, maar door een soepele zoom zijn omgeven.

Het verloop van de ei-afzetting werd het duidelijkste gedemonstreerd bij een *mislukte* afzetting, die ik eens waarnam. De mossel had zijn schalen steeds op een kier staan. Reeds eenmaal waren 4 eieren naast de mossel terechtgekomen, maar na een pauze van omstreeks een uur lukte de volgende ei-afzetting wél. Na weer een uur had een derde poging plaats (fig. 2). De Bittervoorn plaatste het stijve deel der legbuis tegen de uitstroom-opening, maar daarop trok de mossel zich zo ver dicht, dat het dikke ei de legbuis niet naar binnen kon persen. Het ei volgde toen de bocht in de legbuis, en evenzo de 4 volgende eieren, die dus allen naast de mossel terecht kwamen. Toen nu de stijfheid der legbuis verdwenen was, kwam de buis natuurlijk meteen vrij van de mosselrand. Eén der dingen, die mij bij het ei-afzetten nog niet geheel duidelijk geworden is, is de rol die de aars-papil speelt. Deze papil, die vóór de geslachtsopening ligt, ziet men nauwelijks bij de mannetjes en bij de wijfjes zonder legbuis, maar bij rijpe wijfjes is ze soms wel enkele millimeters lang. Ik heb, zoals gezegd, de indruk, dat als de Bittervoorn vlak vóór het ei-afzetten de mossel „fixeert”, deze aarspapel in plaats van schuin achterwaarts, meer omlaag gestoken wordt. Het kleine gedeelte van de legbuis, dat tegen de aarspapel aanzit, wordt dan méé omlaag getrokken. Ik geloof dan ook dat de aarspapel van groot belang is bij het eerste contact zoeken met de ademopening van de mossel, maar op

dit punt zijn nauwkeuriger waarnemingen noodzakelijk.

Wat de vloeistofdruk betreft, die de eieren naar buiten drijft: waar moet nieuwe vloeistof vandaan komen als de Bittervoorn een tweede maal wil afzetten? De urineblaas zal toch eerst weer gevuld moeten worden, vooropgesteld dat het inderdaad urine is, die de eieren omlaag perst. Ofschoon in mijn herinnering hetzelfde wijfje soms spoedig opnieuw afzette, kon ik in mijn aantekeningen toch geen enkel geval vinden dat binnen 3 kwartier opnieuw eieren werden afgezet, en dat is een tijd die „redelijk” lijkt om een urineblaas opnieuw te vullen.

Tenslotte is er nog een merkwaardige bijzonderheid in het gedrag van andere Bittervoornstijdens het ei-afzetten van een soortgenoot. Zodra eieren zijn afgezet en bevrucht, zijn er andere mannetjes, die ondanks hevig verzet van de man, op de mossel afschieten, haastje repje hom uitstorten voor de instroom-opening van de mossel en dan, hun onmacht tegenover de wettige vader wel bewust, onmiddellijk het hazenpad kiezen. Dikwijls zijn deze man-

netjes nog maar matig van kleur, maar blijkbaar prikkelt de waarneming van het eieren-afzetten bovenmatig tot bevruchten. Hierbij is het van geen belang, of er eieren in de mossel zitten, want ook als de eieren per ongeluk naast de mossel terecht komen, stort een mannetje toch zijn homvocht bij de mossel-opening uit — zowel de wettige als de onwettige echtgenoot.

Maar het zijn niet alleen de mannetjes, die geprikkeld worden. Bij herhaling zag ik dat wijfjes met slechts zeer onvolledig uitgegroeide legbuis, na het ei-afzetten door een rijp wijfje ook op de mossel afkwamen en de fixeer-houding t.o.v. de uitstroom-opening aannamen. De aanwezige man begon dan onmiddellijk te sidderen. Een enkele maal dook het wijfje zelfs naar de opening, ja, soms meermalen achtereen. Dit gedrag was beslist niet uitgelokt door de man, want *nooit* zag ik een man een niet-rijp wijfje naar zijn mossel leiden. Of het in eerste instantie de prikkel van de reeds uitgestorte hom is, die de wijfjes tot dit gedrag leidt, dan wel het zien van de paring, heb ik niet kunnen constateren.

LITTERATUUR.

Duyvené de Wit, J. J. c.s., 1940. — Wie verhält sich die Legeröhre von *Rhodeus amarus* während der Oviposition? Biol. Z. bl. 60, p. 209-211.

Tinbergen, N. c.s., 1938. — De bittervoorns en hun mossels. De Levende Natuur 43. p. 129-136.

EXPERIMENTEEL SUCCESSIE-ONDERZOEK IN NATUURRESERVATEN, IN HET BIJZONDER IN HET KORENBURGERVEEN BIJ WINTERSWIJK

V. WESTHOFF en J. VAN DIJK Jr

Onder successie verstaan wij de niet omkeerbare, opeenvolgende veranderingen, die zich in de vegetatie voltrekken. Hieronder vallen niet de verschuivingen in

dominantie of zelfs in bovengrondse floristische samenstelling, die men in de loop van een jaar kan constateren, en die men aan de wisseling der seizoenen moet toe-