

VOORTPLANTING EN ONTWIKKELING VAN DE LARVEN BIJ MARIENE PROSOBRANCHIA

Uittreksel van een lezing gehouden op 27 juni 1959

voor de Nederlandse Malacologische Vereniging door

Prof. Dr. Gunnar Thorson (Elsenhør).

Bij de meeste soorten Prosobranchia worden de eieren afgezet in eiermassa's of eierkapsels vastgehecht aan een substraat. Hier vindt het begin van de larvale ontwikkeling plaats, totdat de larven gereed zijn hun pelagische leven aan te vangen, maar in veel gevallen wordt de gehele larvale ontwikkeling doorlopen in de eiermassa, die door de jonge dieren niet wordt verlaten voor zij er uit kunnen kruipen als kleine kopieën van hun ouders. Daarom moet men, om de ontwikkeling en de voortplantingswijze van Prosobranchia te bestuderen, in de eerste plaats hun eierkapsels en wat daarin gebeurt leren kennen.

De eerste betrouwbare determinaties, beschrijvingen en afbeeldingen van eierkapsels en voortplanting van mariene Prosobranchia werden meer dan 200 jaren geleden gegeven door Ellis (1756), Adanson (1757) en Baster (1762). Daarna verliepen 63 jaren eer, in 1825, de volgende eiermassa beschreven werd, maar nog 100 jaren na de eerste beschrijving door Ellis waren slechts 16 soorten legsels beschreven. Tot 1900 waren ongeveer 50 soorten bekend en pas in 1930 waren de eerste 100 soorten gedetermineerd en afgebeeld.

Toen begon een explosieve ontwikkeling van het onderzoek van eiermassa's van Prosobranchia, zodat iedere periode van tien jaar daarna evenveel aan onze kennis heeft toegevoegd als de voorafgaande 170 jaren samen. Thans, in 1959, kennen wij tot in bijzonderheden het legsel of de voortplantingswijze van ongeveer 610 soorten Prosobranchia, waarbij alle belangrijke systematische groepen vertegenwoordigd zijn. Ongeveer 190 van deze legsels zijn weliswaar beschreven en getekend, maar nog niet gepubliceerd; de spreker heeft ze nog in portefeuille.

Daar, zoals uiteengezet, onze kennis op dit gebied in de laatste 30 jaren met meer dan 500 % is toegenomen, lijkt het ogenblik gekomen een overzicht te geven van het inzicht, dat wij aan deze kennis te danken hebben. De waarnemingen, waar wij nu over beschikken, geven een zeer gevarieerd beeld: van eieren, die afzonderlijk in zee worden losgelaten bij de primitiefste soorten, via slijmige of gelatineuse klompen of spiralen in de minder primitieve groepen, tot ingewikkelde massa's van tevoren gevormde, dikwijls esthetisch zeer aantrekkelijke, kapsels in de meest gespecialiseerde families. Van de eenvoudige ontwikkeling van de eieren in iedere kapsel tot een pelagische larve, via allerlei soorten van voeding door "voedsel-eieren" en zelfs kannibalisme, tot zeer gespecialiseerde vormen van broed-bescherming, om nog maar niet te spreken van de levendbarende vormen, zoals soorten van Cymbium, die geheel ontwikkelde jongen met een schelp van 3 tot 6 cm lengte ter wereld brengen. Van soorten, die in het geheel niet paren, via schijnparing, tot paring in ketens (Crepidula); van gescheiden geslachten tot parthenogenesis en protandrische geslachtsverandering.

De slijmige of gelatineuse eiermassa's zijn dikwijls moeilijk te determineren, vooral omdat dergelijke legsels ook bekend zijn van Opisthobranchia en mariene Pulmonata. Het gemakkelijkst zijn de legsels te herkennen van Strombus, Tonna en Natica, hoewel legsels van laatstgenoemde groep veel verscheidenheid vertonen.

De eierkapsels afgezet door de meer gespecialiseerde dieren verlaten de oviduct van het moederdier als zachte ronde kapsels om hun definitieve vorm en hardheid te verkrijgen in de voetklier. Het gehele proces lijkt zeer veel op dat van een glazen bol, die zacht en gloeiend uit de oven wordt gehaald om in de vorm tot een fles te worden. Daar de verschillende delen, die een volledige eierkapsel vormen, worden toegevoegd terwijl het ei van het ovarium door de oviduct naar de voetklier gaat, vertelt iedere kapsel ons belangrijke feiten over de anatomie van het dier, dat haar heeft afge-

zet. Aangezien met de anatomie weinig rekening is gehouden, in het bijzonder bij Prosobranchia, waar de meeste malacologen hun systeem hebben gebaseerd op de schelpen alleen, kunnen zulke eierkapsels zeer nuttig zijn voor het oplossen van systematische problemen, zoals inderdaad is gebleken.

Verscheidene groepen, die tot dusver beschouwd zijn als "goede systematische eenheden", bleken wat de eierkapsels betreft zeer heterogeen te zijn. Voorbeelden: Het genus "Murex" bevat minstens drie geheel verschillende typen van eierkapsels, die maar heel weinig schijnen samen te hangen met de vormen der schelpen. Op dezelfde wijze heeft het genus "Fusus" drie totaal verschillende vormen van eierkapsels, zo verschillend dat de drie groepen waarschijnlijk niet eens nauw verwant zijn. Het geslacht "Conus" vertoont tenminste drie uiteenlopende typen van eierkapsels, hoewel deze als het ware onder eenzelfde noemer zijn te brengen en dergelijke voorbeelden kunnen ook gegeven worden voor genera als Columbella, Marginella, Trophon en Thais, die geen van alle homogene goed gefundeerde eenheden zijn.

Maar het tegengestelde kan ook het geval zijn. Zo is het genus Cypraea in de laatste tijd door enkele systematici onderverdeeld in verscheidene subgenera, hoewel anderen dit standpunt bestreden hebben. Een onderzoek naar de eierkapsels en voortplantingsgewoonten van Cypraea wijst echter uit, dat deze groep opmerkelijk homogeen is, de eiermassa's lijken van soort tot soort zo op elkaar, dat zij heel moeilijk te onderscheiden zijn.

Voortplantingsgewoonten zoals broed-bescherming kunnen nuttige systematische aanwijzingen geven. Zo is de manier waarop de soorten Liomesus dalei (Noordelijke Atlantische Oceaan) en Siphonalia fusoides (Japan) hun eierkapsels bevestigen op de buitenzijde van de schelp van het moederdier zo frappant gelijk, dat het verantwoord lijkt hun systematische positie te herzien.

In hoog-noordelijke kustwateren en in de diepzee kunnen alle embryonen van Prosobranchia zich voeden met eiwit of voedingseieren, zodat de jongen ter wereld komen als niet-pelagische bodembewoners. In koud-gematigde kustwateren vormen soorten met kleine eieren en een pelagisch larve-leven $\frac{2}{3}$ van het totale aantal daar levende Prosobranchia. In tropische kustwateren hebben 85 % van het aantal soorten pelagisch levende larven.

De duur van het normale pelagische leven is tot dusver bekend voor de larven van 17 soorten en is gemiddeld drie weken (1 tot 60 dagen). Genera als Cymatium, Bursa, Charonia, Argobuccinum, Cassis, Tonna, Cypraea en enkele andere, die voornamelijk tot warme zeeën beperkt zijn, hebben larven, die waarschijnlijk een half jaar pelagisch leven en tot reuzenafmetingen groeien (schelp tot 5mm lang). Tijdens deze periode kunnen zij door zeestromingen over enorme afstanden worden verplaatst, wat een verklaring geeft van het circumtropische voorkomen van verscheidene soorten van deze genera.

Niet-pelagische ontwikkeling komt voor bij eenvormig grote, eiwitrijke eieren. Dan zijn alle uitkomende jongen vrijwel gelijk van grootte, vorm en inhoud. In verscheidene groepen, bijvoorbeeld Buccinidae, Muricidae en Fasciolaridae ontwikkelen zich slechts weinig eieren in iedere kapsel tot embryonen, de overige, de zgn. voedingseieren, dienen als voedsel voor deze embryonen. Bij sommige soorten worden slechts enkele voedingseieren per embryo opgenomen, terwijl bij andere, bijvoorbeeld Volutopsis, tot 50.000 voedingseieren beschikbaar kunnen zijn voor het onderhoud van één embryo. Daar in de meeste gevallen vele voedingseieren vrij rondrijven in een eikapsel tezamen met een wisselend aantal embryonen, wedijveren deze embryonen onderling om zich van zoveel mogelijk voedingseieren te verzekeren. Dit heeft grote verscheidenheid in grootte van de uitkomende jongen tengevolge, al naar gelang het aantal opgenomen voedingseieren. Aangezien de schelpen van deze juist geboren jongen de top-omgangen, de apex, van de volwassen schelpen vormen, is het mogelijk uit een serie recente of fossiele schelpen van één soort af te lezen of de embryonen gevoed zijn met voedingseieren of niet. Wanneer deze top-omgangen belangrijk in grootte en volume variëren, hebben wij zonder twijfel met een soort met voedingseieren te doen. Als de top-omgangen wat plomp, maar gelijk van grootte zijn, heeft de soort onderling even grote, eiwitrijke eieren, die leiden tot een ontwikkeling zonder pelagisch larve-stadium. Als de top-omgangen klein en sierlijk gewonden zijn, dikwijls met een fijne structuur, heeft de soort een ontwikkeling uit kleine eieren met een lang pelagisch larvaal leven, enz. Door deze methode te volgen kunnen wij de wijze van voortplanting uit de schelpen aflezen, dan het percentage soorten met pelagisch versus dat met een niet-pelagisch leven berekenen voor recente en fossiele Prosobranchienfauna's. Deze verhoudingen zullen ons weer belangrijke gegevens verschaffen over de primaire productie in de betreffende zeeën.