EEN MERKWAARDIG VERSCHIJNSEL

door

A. Verduin

Wie braaf Basteria leest, kent het verschijnsel van dimorphisme der schelptoppen, zoals dat blijkt op te treden bij diverse mariene gastropoden. Vooral bij een aantal rissoiden lijkt dit verschijnsel sterk ontwikkeld. Momenteel is daarover het volgende bekend:

1. - Tal van soorten bleken bij nader inzien te bestaan uit twee discrete, vrijwel identieke vormen die vaak slechts onderscheiden kunnen worden aan de afmetingen van de topwindingen. Zeer identiek zijn bijvoorbeeld Rissoa membranacea + R. labiosa in de Noordzee en omgeving; R. paradoxa + R. labiosa in Tunesië; R. auriformis + R. monodonta; R. marginata + R. pulchella Ph.; Alvania cimex + ongepubliceerde partner. Soms ook aan andere schelpenkenmerken herkenbaar zijn bijvoorbeeld R. munda + R. radiata en R. lia + R. guerinii. Altijd aan andere schelpenkenmerken herkenbaar zijn bijvoorbeeld R. variabilis + R. ventricosa.
2. - De verspreidingsgebieden van twee partners vallen vaak niet volledig samen. Heel bijzonder ligt dat bij R. labiosa, een fijntoppige vorm die algemeen voorkomt van de Lofoten tot Israel, met de groftoppige partner R. membranacea die niet bekend is bezuiden Bretagne, Frankrijk, en een tweede groftoppige partner, R.paradoxa, welke beperkt lijkt tot Tunesië. Opvallend is ook dat, behoudens R. membranacea, geen enkele andere groftoppige vorm van Rissoa bekend is van buiten de Middellandse Zee.
3. - Een aantal nauw verwante soorten blijkt geen groftoppige partner te bezitten; R.parva; R. albella; R. dolium; R. inconspicua; R. lilacina/violacea; R. margiminea.
4. - Zoals een fijntoppige vorm, bv. R. labiosa, wel eens twee groftoppige partners lijkt te kunnen hebben, zijn er ook gevallen, bv. R. variabilis, waar een groftoppige vorm twee fijntoppige partners lijkt te hebben, i.e. R. ventricosa en R. splendida.
5. - De partners van een paar worden vaak tesamen aangetroffen. De verschillen in biotoop lijken derhalve klein te zijn.
6. - In de Roskildefjord in Denemarken, waar R. membranacea en R. labiosa beide voorkomen, werd vastgesteld dat de fijntoppige vorm kleine eieren legde, waaruit larven kwamen die een zwemmend stadium doorbrachten alvorens het kruipend stadium te beginnen. De eieren en larven van R. membranacea waren groter, en de larven kenden geen zwemmend stadium. Bovendien bevatten de bijbehorende eierkapsels zogenaamde 'nurse-embryos', dwz. embryo's die op een gegeven moment degenereerden. Ze dienden als voedsel voor de larven uit andere eieren. De fijntoppige vorm heeft zoiets niet of nauwelijks, maar produceert per kapsel wel veel meer larven.
7. - Er zijn indicaties dat dimorphisme van de toppen niet beperkt is tot de rissoiden, doch ook in geheel andere groepen kan voorkomen.

Het is verleidelijk te proberen aan het bovenstaande enkele hypothetische conclusies op te hangen. Wat vooral opvalt is de uitgesproken paarvorming bij deze vorm van dimorphisme. Die kan moeilijk aan min of meer toevallige effecten zoals convergentie worden toegeschreven. Veeleer lijkt het er op dat veel soorten in aanleg het vermogen hebben zowel een fijn- als een groftoppige vorm te produceren. Als dit juist is, is het ook waarschijnlijk dat elke topvorm gecorreleerd is met het van de Roskildefjord beschreven bijbehorende larvestadium. Ongetwijfeld hebben beide larvenstadia elk hun specifieke voor- en nadelen. De productie van veel, zwemmende larven stelt een soort in staat gemakkelijk nieuwe gebieden te koloniseren en zodoende z'n territoir snel uit te breiden. Dit is belangrijk voor jonge soorten, of bij snel wisselende omgeving. De grotere, niet zwemmende larven kunnen dat niet, doch slaan wèl als het ware een relatief gevaarlijk ontwikkelingsstadium over. Zelfs is het denkbaar dat ze in staat zijn fijntoppige 'concurrentie' te consumeren, zo ze die tegenkomen. Waar de waterbeweging sterk is en/of het voedsel sterk verspreid voorkomt dan wel veel van plaats verandert, zal de fijntoppige vorm in het voordeel zijn. Op plaatsen met weinig waterbeweging en/of uitgestrekte, stabiele voedselterreinen is de groftoppige vermoedelijk in het voordeel. Misschien ligt hier de verklaring voor het feit dat a) groftoppige Rissoa's in de Middellandse Zee met zijn geringe getijdenbewegingen zoveel beter vertegenwoordigd zijn, en dat b) groftoppige exemplaren zo sterk domineren rond de Golf van Gabès in Tunesië. Het betreffende gebied is bekend om zijn geringe diepte en het voorkomen van een dichte begroeiing van lange wieren. Trouwens, ook in de naburige voormalige Lagune van Tunis hebben groftoppige exemplaren sterk gedomineerd.

Tot zover lijkt het allemaal aardig te kloppen. Daarom rijst nu de vraag welk mechanisme bepaalt of er fijn- dan wel groftoppige exemplaren geproduceerd worden binnen een soort. Het lijkt niet waarschijnlijk dat elke soort als regel beide vormen door elkaar kan produceren, hetzij als eenvoudige variëteiten, dan wel gestuurd door uitwendige omstandigheden als bv. temperatuur of zoutgehalte. Immers, in dat geval zouden er toch ook wel eens groftoppige exemplaren van de onder 3. genoemde soorten gevonden moeten zijn. Nu, die heb ik nimmer gevonden, hoewel ik zo onderhand heel wat exemplaren op dit punt onderzocht heb. Denkbaar is ook dat niet elke soort de aanleg heeft om twee verschillende topvormen te produceren. Maar ook dan blijft het moeilijk te begrijpen waarom een soort die dat blijkbaar wèl kan, i.e. R. labiosa, alleen in Tunesië, en blijkbaar nergens anders in de Middellandse Zee, een groftoppige partner heeft. Daarom lijkt het waarschijnlijk dat de overgang van fijntoppig op groftoppig, of omgekeerd, het gevolg is van een mutatie die weliswaar niet vaak optreedt, doch vermoedelijk toch wel een paar maal in het bestaan van een soort. Soms zal zo'n mutant door 'pech' op den duur misschien weer verloren gaan, in andere gevallen zal hij zich gedurende lange tijd kunnen handhaven, en onder bijzonder gunstige omstandigheden zal hij zelfs wel eens in staat zijn de oorspronkelijke vorm lokaal geheel te verdrijven. Dit laatste zou in principe tot spatiale (=ruimtelijke) isolatie kunnen leiden, en zodoende op den duur tot reproductieve isolatie, dwz. tot soortvorming.

Dit brengt ons op het volgende onderwerp. Er zijn inderdaad nogal wat aanwijzingen dat beide partners van een paar de neiging hebben zich reproductief van elkaar te isoleren. Het lijkt onwaarschijnlijk dat deze reproductieve isolatie al meteen bij het ontstaan van de nieuwe partner plaats vindt. Spontane reproductieve isolatie is nu eenmaal iets dat, naar biologen geloven, slechts uiterst zelden optreedt, àls het al optreedt. Hoe reproductieve isolatie langs de 'normale' weg, dat is via langdurige spatiale isolatie, zou kunnen plaats vinden, is hierboven al aangegeven. Toch zijn hiermee niet alle problemen opgelost. Ten eerste is de kans groot dat de spatiale isolatie niet langs de lijn fijntoppig-groftoppig

loopt, maar bv. dwars door de groftoppige groep. In dat geval mag men verwachten dat de soortgrens ook dwars door de groftoppige groep zal blijken te lopen. Tot nu toe is echter uit niets gebleken dat zulks in werkelijkheid ook het geval is. Voorts is het opvallend dat er aanwijzingen zijn voor het bestaan van reproductieve isolatie tussen partners die overigens nog sprekend op elkaar gelijken. Dat is vreemd, want waarom zouden partners gedurende de lange tijd van spatiale isolatie die gewoonlijk nodig is voor het ontstaan van reproductieve isolatie, voor het overige zo op elkaar blijven gelijken? De enige mogelijkheid lijkt dat de reproductieve isolatie snel tot stand kwam, bijvoorbeeld doordat er tijdens de spatiale isolatie een sterke selectiedruk was op verschuiving van de voortplantingsperiode van één der vormen. Zo'n druk zou kunnen worden uitgeoefend door predatoren, parasieten, voedselconcurrentie en dergelijke. Vooral als een vorm locaal massaal voorkomt zouden laatstgenoemde twee factoren wel eens een belangrijke rol kunnen spelen. Uit de beschikbare gegevens over R. membranacea+labiosa uit de Roskildefjord blijkt echter niets van zo'n verschuiving. Zo blijft het verschijnsel voorlopig nog even raadselachtig als interessant.