

Groei en reproductie bij een populatie van Cardium edule L. op
het wad te Den Helder, gedurende herfst en winter 1967/'68.

door

P.J. Drent

Intern verslag

over

werkzaamheden verricht als doctorale studie
in het tijdvak september 1967 - februari 1968

aan

het MIOZ te Den Helder

voor

Prof. Dr. G.P. Baerends

Zoölogische Laboratorium

Rijks Universiteit

Groningen.

onder supervisie van

Ingvar Kristensen

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN:

nummer 1968-3

Groei en reproductie bij een populatie van Cardium edule L. op
het Wad te Den Helder, gedurende herfst en winter 1967/'68.

door

P.J. Drent

(intern verslag)

Inhoud

I.	Abstract en Samenvatting	p. 1
II.	Introductie	p. 3
III.	Methodiek	p. 6
	A. Vraagstelling	p. 6
	B. Materiaal	p. 6
	C. Methode	p. 7
	D. Monsterring en Techniek	p. 9
	E. Verwerking van de gegevens	p. 12
IV.	Resultaten en Conclusies	p. 13
	A. Verandering in lengte en gewicht van de schelp .p.	13
	a. Lengte -veranderingen	p. 13
	b. Gewichtsveranderingen	p. 14
	B. Verandering in drooggewicht der weke delen	p. 15
	C. Absolute en relatieve veranderingen in het drooggewicht van de verschillende weke delen ...p.	15
	a. Gewichtsveranderingen van voet en mantelp.	15
	b. Gewichtsveranderingen van de darmintractusp.	17
	c. Gewichtsveranderingen van het gonade-houdend weefsel	p. 17
	D. Relatieve veranderingen der verschillende grootte-klassen	p. 18
	E. Milieuvloed op de veranderingen in herfst en winter	p. 22

F. Reproductie	p.25
a. Inleiding	p.25
b. Histologische techniek	p.26
c. Gonade karakteristieken	p.27
d. Ontwikkeling primordiale gonade	p.27
e. Ontwikkeling ovaria	p.28
f. Ontwikkeling testes	p.28
g. Ontwikkeling gonaden gedurende Herfst en winter ..	p.29
V. Literatuur	p.33

I. Abstract

Growth and reproduction in a population of Cardium edule L. on a flat near Den Helder during Autumn and Winter of 1967/68.

- 1) Dry weight as chosen as a parameter for "growth".
- 2) No change in length or weight of the shells was found.
- 3) The weight of the soft tissues (gonads excl.) decreased.
- 4) The weight of decrease show a correlation with the temperature.
- 5) The rate of decrease was larger in big specimens than in small ones. Mortality was also highest among large specimens. This may explain - partly at least - the "catching-up" phenomenon in cockles.
- 6) The weight of gonad tissues decreased until December although the formation of gonad products had already started at that time. In January the gonad tissues showed an increase in weight. As the total weight of the soft tissues was still decreasing and as the intestines were almost empty it is likely that the increase of gonad tissue was made possible by the reserves in the other soft tissues: the mantle and the foot.

Samenvatting

Van één jaarklasse van Cardium edule op de Wad bij de Nieuwe Haven te Den Helder is gedurende de herfst en de winter een onderzoek gedaan naar de groei en reproductie (1967/'68).

De groei werd gemeten in m.g. drooggewicht.

Gedurende herfst en winter treden geen veranderingen op in gewicht en lengte van de schelp, terwijl de weke delen en de verschillende anatomische onderdelen daarvan, uitgezonderd het gonadehoudend weefsel,

regelmatig in drooggewicht afnemen. Deze afname is sterk gecorreleerd met de temperatuur, hetgeen een laboratorium-proef bevestigt. Deze achteruitgang in gewicht vindt stellig zijn oorzaak in een ongunstige balans tussen voedselopname en metabolisme. De lege darmtractus gedurende de winter, het verloop van het drooggewicht van de darmtractus en het vergelijk van de afname in gewicht tussen Wad- en hongerserie, maken het zeer waarschijnlijk dat de voedselopname geheel stil ligt. Hierdoor moet het dier voor zijn metabolisme een beroep doen op reserve-stoffen, hetgeen resulteert in gewichtafname. Een lichte daling van de gemiddelde schelp lengte bij gelijk blijven van spreiding en top van de frequentie curve, is te wijten aan een selectief verdwijnen van dieren met grote lengte.

De $\frac{1}{2}$ afname van de drooggewichten van dieren met verschillende schelp lengte is relatief het grootst voor dieren met grote lengte d.w.z. volume. De slechtere conditie van de grote dieren schijnt gepaard te gaan met een grotere sterfte. De slechtere lichaamsconditie aan het eind van de winter van de grote dieren zou ook wel eens een oorzaak kunnen zijn voor het Catching-up fenomeen.

De eerste afname in drooggewicht van de weke delen vindt voornamelijk plaats in de voet. Dit indiceert dat de snelst te mobiliseren reservestoffen zich in de voetweefsels bevinden. Later in de winter nemen verder alle anatomische weke delen, uitgezonderd het gonadehoudend weefsel, $\frac{1}{3}$ gelijk af.

Het gonadehoudend weefsel neemt aanvankelijk tot december in drooggewicht af, omdat het verlies in drooggewicht door het metabolisme groter is dan de zeer geringe winst in drooggewicht als gevolg van gonadevorming. Na december stijgt het gewicht, van het gonadehoudend

weefsel door de versnelde groei van de gonaden s.s. door vorming van veel follikels en geslachtsproducten.

In februari zijn er echter nog weinig rijpe geslachtsproducten aanwezig.

Deze gonadevorming gaat in de herfst en winter ten koste van elders in het lichaam van het dier opgeslagen reserve-stoffen, want het totale gewicht der weke delen neemt in deze periode steeds geleidelijk af.

II. Introductie

Veel onderzoek over groei en voortplanting aan Cardium edule L. is in de loop der tijden verricht. Dit onderzoek richtte zich voornamelijk op tijd van afzetting van geslachtsproducten, broedval en groei van kalk- en weke delen. Dus vooral onderzoek gedurende het voorjaar en de zomermaanden. Men nam hierbij aan dat er in het vroege voorjaar (na maart) een stormachtige ontwikkeling plaats vindt zowel in groei van kalk- en weke delen als in de vorming van geslachtsproducten, die dan in het water worden afgezet. De vegetatieve groei en eventueel reproductieve groei voor een tweede broedval zet gedurende de zomer door. Hierna vindt gedurende de tijd van augustus tot maart/februari een totale stilstand plaats van elke groei, zowel vegetatief als reproductief. (o.a. Kristensen 1957).

Hancock (1960) kwam wat betreft de vegetatieve groei tot dezelfde conclusie. Gedurende de wintermaanden vond hij een afname van het drooggewicht der weke delen in tegenstelling tot het drooggewicht van de schelpen dat constant bleef. Dit gewichtsverlies wijdt hij aan de nadelige balans tussen voedselopname en metabolisme. Het tekort aan

voedsel wordt dan aangevuld uit de reserves, gedurende de zomer aangelegd. Dit blijkt uit de afname van het drooggewicht. In het voorjaar werd vervolgens zowel in kalk- als vleesgewicht een toename geconstateerd, blijkbaar als gevolg van groei.

Aangezien HANCOCK al in februari rijpe geslachtsproducten vond, veronderstelt hij, in tegenstelling tot o.a. KRISTENSEN, dat er gedurende de rustperiode in de winter inwendige veranderingen optreden, die gonadevorming en rijping van geslachtsproducten mogelijk maken. De benodigde bouwstoffen en energie zijn dan afkomstig van reserve-stoffen elders in het lichaam opgeslagen. Ook dit komt tot uiting in het verlies aan drooggewicht der weke delen.

LAMMENS (1967) en SALVATORELLI (1967) toonden bij resp. Macoma balthica en Venus gallina aan, dat gedurende de tijd dat er geen lengte-groei van de schelp plaats vindt d.w.z. in de winter, er een geleidelijke opbouw van gonade materiaal en rijping van geslachtsproducten plaats vindt, mits de watertemperatuur niet te laag wordt. De geslachtsproducten worden in het voorjaar afgezet, waarna een explosie van uitwendige groei volgt. Bij Macoma balthica begint de gonadevorming in september en worden de geslachtsproducten afgezet in maart/april. Bij Venus gallina zijn deze tijden resp. oktober en juli/augustus. Andere tweekleppigen zoals Tivela stultorum (COE 1947); Crassostrea virginica (LOOSANOFF en DAVIS 1952) en Ostrea edules (LOOSANOFF 1962) daarentegen beginnen pas met gonade ontwikkeling in het voorjaar met het stijgen van de watertemperatuur.

Vele onderzoekers beschrijven een connectief weefsel rond de gonaden, dat geheel of gedeeltelijk verdwijnt naar mate de gonade rijpheid vordert o.a. bij Ostrea lurida (COE 1932); Venus mercenaria

(LOOSANOFF 1937); Mytilus edulis (LURET 1959); Ostrea edulis (LOOSANOFF 1962) en Macoma balthica (LAMMENS 1967). Dit weefsel herstelt zich na afzetting van de geslachtsproducten. Hierbij is door sommige onderzoekers een accumulatie aangetoond van vetten en glycogenen. Ze komen daarom tot de veronderstelling, dat dit weefsel dienst doet als voedingsweefsel, waardoor het voortplantingsorgaan zich gedurende de wintermaanden binnen het dier geheel of gedeeltelijk autonoom ontwikkelt.

Voor Cardium edule is voor zover ik in de litteratuur kon vinden, niet meer bekend dan de Hypothesen van KRISTENSEN en HANCOCK over het begin van de gonade vorming. De afzetting van geslachtsproducten vindt plaats in maart/april (ORTON 1926) en vervolgens soms nog een tweede keer in mei/juni (HANCOCK 1963).

Op grond van deze gegevens leek het zinvol om gedurende de winter een gedetailleerder onderzoek dan voorheen was gebeurd te verrichten aan Cardium edule in de hoop een aantal lacunes in de kennis van dit dier te vullen.

De auteur is veel dank verschuldigd aan dr. I. KRISTENSEN voor de suggestie van dit onderzoek en voor de waardevolle kritiek gedurende het onderzoek en het verwerken van de gegevens, aan dr. J.J. Beukema en de heer C. Swennen voor het verstrekken van waardevolle gegevens, aan de heren A.D.G. Druil, G.W.H. Kisselink, P. Poer en F. Esmeijer voor hun actieve medewerking en aan dr. C. Groot en het personeel van het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee te Den Helder voor de geboden gastvrijheid en getoonde interesse.

III. Methodiek

A. Vraagstelling

Om tot een gedetailleerder vraagstelling te komen dan de algemene vraag: "Hoe verlopen groei en reproductie van Cardium edule gedurende de herfst- en wintermaanden op het Wad bij Den Helder", heb ik een aantal directe vragen geformuleerd, aan de hand waarvan het onderzoek is uitgevoerd.

1. Treden er veranderingen op in lengte en drooggewicht van de schelpen?
2. Treden er veranderingen op in het drooggewicht van de weke delen?
3. Treden er absolute resp. relatieve veranderingen op in de drooggewichten van de morfologisch te onderscheiden weke delen?
4. Zijn de gemeten veranderingen voor de verschillende grootte klassen gelijk en wat zijn de eventuele gevolgen daarvan?
5. Bestaat er een correlatie tussen de gemeten veranderingen en milieufactoren?
6. Wanneer begint de reproductieactiviteit en hoe verloopt deze?

Door combinatie van de gevonden verschijnselen kunnen wij dan komen tot een algemeen overzicht van de veranderingen in de herfst- en wintermaanden bij Cardium edule op het Wad bij Den Helder.

B. Materiaal

Dit onderzoek is gedaan aan een populatie van Cardium edule, die zicht bevond op het Wad gelegen ten noord-oosten van de Nieuwe Haven te Den Helder ter hoogte van de vangdam. Deze populatie bleek na onderzoek van de winterringen (jaarringen) (KRISTENSEN, HANCOCK) voor het overgrote deel uit kokkels van het broedvaljaar 1964 te bestaan.

Ongeveer 99% van de populatie bestond hieruit. Voor het onderzoek heb ik mij daarom beperkt tot deze jaarklasse.

C. Methode

Om de veranderingen in de gewichten van de verschillende anatomische delen te kunnen bepalen is het nodig deze verschillende delen afzonderlijk te kunnen wegen. Hiervoor moet deze scheiding van delen goed reproduceerbaar zijn. Alvorens hierop in te gaan verwijs ik eerst naar figuur 1, die een globaal beeld geeft van de anatomische bouw van Cardium edule. Wanneer wij deze bekijken, dan ligt het voor de hand om allereerst een scheiding te maken tussen kalkdelen (schelp) en weke delen. Dit is een zeer goed uitvoerbare scheiding, die niet al te veel fouten in zich bergt. Wij kunnen nu van de schelp de lengte in mm. en het gewicht in mgr. bepalen en zo vraag 1. behandelen. Uit de wegingen van de weke delen kunnen wij vraag 2. beantwoorden. Echter om vraag 3 en 6 ook te kunnen beantwoorden, worden de voor vraag 2 benodigde gewichtresultaten verkregen door summatie van de gewichten van de verschillende morphologische te onderscheiden weke delen welk gewogen zijn.

Bij de keuze van deze delen (voor vraag 3 en 6) speelde de volgende overweging een belangrijke rol.

Bij Mytilus edulis ligt naast de gonaden reserve weefsel. Deze liggen beide in de mantel. Bij Cardium edule ligt het gonade weefsel in de voet (JOHNSTON); over reserve weefsel is mij uit de literatuur niets bekend. Dit is of afwezig of zal in de mantel dan wel voet moeten liggen. Daarom leek het nuttig en zinvol een scheiding tussen mantel en voet te maken. Om een zo scherp mogelijke benadering van h...

verloop van het gonade gewicht te krijgen, is het belangrijk deze zo zuiver mogelijk uit te prepareren zonder veel ander weefsel. Dank zij de ligging in de voetholte (fig. 1.) is dit weefsel goed vrij te prepareren samen met de darmtractus. Hierna is deze darmtractus en het gonadehoudend weefsel onder het binoculair weer redelijk te scheiden. De darmtractus bestaat dan uit darm, spiraaldarm, kristalsteel en einddarm. Het gonadehoudend weefsel uit bindweefsel, gonade en enkele zenuwen, zoals uit het histologische beeld bleek.

Later bleek hoe noodzakelijk deze scheiding tussen darmtractus en gonadeweefsel is, omdat het beeld anders door de grote schommelingen in het gewicht van de darmtractus vanwege z'n wisselende inhoud heel anders zou zijn geweest.

Wel dient vermeld te worden dat er altijd een kleine fout bij het prepareren plaats vindt, doordat altijd iets van het gonadehoudend weefsel aan darmtractus en spierweefsel blijft zitten. Naarmate de gonade zich sterker ontwikkelt wordt deze fout relatief geringer, n. l. van plm. 10 à 15% naar 5 à 10%. Dit zou dus eigenlijk gevoegd moeten worden bij het gonadehoudend weefsel dat dus altijd lager in gewicht werd genoteerd dan het in feite was. Samenvattend kunnen we zeggen dat we aparte metingen hebben van de volgende delen.

Schelp;

Mantel met kieuwen en sluitspiere;

Voet exclusief darmtractus en gonadehoudend weefsel;

Darmtractus;

Gonadehoudend weefsel.

Door summatie van de verschillende uitkomsten zijn de totaal-gewichten te bepalen. Verder geeft dit de mogelijkheid om de absolute

zowel relatieve veranderingen van de verschillende delen ten opzichte van elkaar te bepalen.

Door deze gegevens in de tijd te bekijken kunnen wij de veranderingen in de loop van de herfst en de winter vervolgen en correleren met milieu-veranderingen.

Om kwalitatief de ontwikkeling van de gonaden en rijping van de geslachtsproducten te kunnen vervolgen, werden histologische preparaten van de gonaden gemaakt.

Om te kijken in hoeverre de voedselopname een rol speelt bij deze processen heb ik naast de monsterserie van het Wad een monsterserie bekeken welke in het laboratorium werd gehouden in een waterbassin waarbij het water gefilterd werd door een filter van actieve kool, zodat het voedselarm zoniet voedselloos werd.

D. Monsterring en Techniek

Maandelijks werd op een bepaald gedeelte van het Wad een honderdtal kokkels verzameld. Deze werden vervolgens 3 tot 4 dagen in het aquarium op het laboratorium in een net gehangen opdat ze hun darminhoud, welke voor een groot gedeelte uit zand bestaat, zouden kwijt raken. De duur van 3 tot 4 dagen is gekozen op grond van ongepubliceerd werk van dr. BEUKEMA die vond, dat het asgewicht van de weke delen na meer dan 3 dagen niet meer veranderde. De dieren werden vervolgens in plm. 7 à 8 liter 6% formaline gedood en gefixeerd en hierin een maand bewaard, waarna de verschillende anatomische gedeelten konden worden uitgeprepareerd. Deze fixatie vond plaats omdat het in het begin om praktische redenen onmogelijk was de monsters direct te verwerken. Om vergelijking in de tijd mogelijk te maken is deze techniek gehandhaafd.

Een voordeel van deze fixatiemethode was bovendien dat door de harding van de weefsels in de formaline het uitprepareren in de verschillende anatomische delen gemakkelijker verliep dan bij vers of gekookt materiaal.

Om een indruk te krijgen van gewichtsveranderingen in de formaline t.o.v. versgewicht en om een vergelijking met ander onderzoek mogelijk te maken, heb ik van één monster n.l. december 1967, een volledige bepaling aan zowel vers als formalinemateriaal gedaan. De resultaten vinden we in tabel 1.

Hieruit zien we een geringe toename van het drooggewicht van de schelp d.m.v. de formaline, maar deze toename blijkt binnen de monster-variatie te liggen. Eigenlijk zou men een afname verwachten als gevolg van het kalkoplossend vermogen van handelsformaline. Wij moeten aannemen dat er kalk opgelost zal zijn, naar dat dit te geringe is ten opzichte van de relatief grote onderlinge variatie van het schelpgewicht (max. deviatie 7-8%) om tot uiting te komen.

De weke delen vertonen daarentegen na een verblijf van een maand in 6% formaline een sterke daling van het drooggewicht die groter is dan de normale monster-variatie. Opvallend is hierbij dat de procentuele afname van de verschillende weke delen niet gelijk is. Deze is voor de voet aanmerkelijk hoger dan voor de mantel. Dit zou wijzen op een specifieke werking van formaline ten opzichte van verschillende organen en de daarin voorkomende chemische verbindingen. Verder valt het op, dat de afname van de voet in de periode van de dierop volgt na twee maanden gem. 7% is tegenover 23% in de eerste maand. Dit wijst op het naderen van een punt waarbij geen gewichtsverandering meer optreedt. Aangezien ik telkens na precies één maand tot verwerking overging, is de fout tussen de monsters in het gewichtsverlies niet erg groot zijn.

Tabel I

lengte-klasse	schelp	weke delen	mantel	voet	voet na 3 maanden
35 m.m.	+ 1,4 %	- 23,7 %	- 17,7%	-27,8 %	- 43,1 %
36 m.m.	+ 2,3 %	- 17,0 %	- 11,1%	-20,6 %	- 28,8 %
37 m.m.	- 2,6 %	- 19,1 %	- 17,9%	-20,0 %	- 20,3 %
38 m.m.	+ 2,5 %	- 21,4 %	- 16,9%	-24,9 %	- 28,0 %
39 m.m.	+ 3,8 %	- 14,6 %	- 15,9%	-20,7 %	- 27,5 %
Gem.	+ 1,5 %	- 19,2 %	- 13,9%	-22,8 %	- 29,5 %

Tabel I percentage verlies (-) of winst (+) in drooggewicht van Cardium edule na verblijf van een maand in 6% formaline berekende per 10 exemplaren per lengteklasse. De voet werd tevens gewogen na een verblijf van 3 maanden in de formaline 6%.

Daarentegen kunnen wij onze gegevens niet zonder meer vergelijken met ander onderzoek. Voor het uitprepareren werden telkens 75 exemplaren per monster gebruikt. Deze werden gemeten, opgrond waarvan een indeling in lengte-klassen werd gemaakt. Het aantal van 75 exemplaren heb ik gekozen in overleg met dr. KRISTENSEN, die mededeelde, dat volgens zijn ervaring voor dit werk 75 exemplaren per monster voldoende moesten zijn, omdat uit ander onderzoek is gebleken dat er binnen een kokkelpopulatie een vrij grote homogeniteit bestaat, hetgeen de spreiding van de uitkomsten vermindert. Achteraf gezien zou het gunstiger zijn geweest een groter aantal te kiezen, maar anderzijds is door het tijdrovende werk van het scheiden der delen een vergroting van het aantal niet wenselijk, wanneer 1 onderzoeker het werk doet, omdat er dan te veel spreiding in de tijd van 1 monster ontstaat.

Na het uitprepareren werden alle delen in een stoof bij 60° geplaatst, waarin ze plm. 60 uur bleven. De keuze tot deze manier van drogen heb ik gedaan op grond van werk van Lovegrove. Deze onderzoeker heeft de verschillende droogmethoden beproefd om tot een zo betrouwbaar mogelijk drooggewichtsbepaling te komen. Hieruit kwam dat de droogvriesmethode de meest betrouwbare is. Deze techniek was op het laboratorium niet mogelijk, zodat de keuze overbleef tussen het drogen in een stoof of in een exsiccator. Lovegrove vond dat het drogen in een exsiccator het nadeel heeft van een lange tijdsduur met de mogelijkheid tot allerlei complicatie's. Het drogen in een stoof gaat daarentegen veel sneller met toenemende temperatuur. Het nadeel hierbij is dat bij hoge temperatuur ook lichte oliën verdampen, wat een ongewenst verlies betekent. Proefondervindelijk bleek dat het drogen in een stoof bij 60° en lager, dezelfde uitkomsten gaf als bij drogen in een goede exsiccator.

Drogen in een stoof bij een hogere temperatuur gaf een lagere uitkomst.

De duur van het drogen heb ik gekozen op grond van ongepubliceerd werk van dr. BOUKEMA over Cardium edule. Deze vond, dat de afname per tijdseenheid naderde tot nul na plm. 40-50 uur bij kokkels van een grootte zoals in mijn populatie. Om praktische redenen heb ik er 60 uur van gemaakt, hetgeen volgens de gegevens van dr. BOUKEMA geen ongewenste gevolgen kon hebben.

Na de 60 uur drogen plaatste ik de gedroogde delen in een exsiccator om af te koelen tot kamertemperatuur, waarna ze op een balans tot op 0,1 m.gr. nauwkeurig werden gemeten.

E. Verwerking van de gegevens

De gegevens die wij krijgen zijn eenmalige gegevens van individuen uit de populatie. Om tot een vergelijking in de tijd te komen, is het nodig een bruikbaar gemiddelde van de populatie te krijgen, welke berust op een gestandaliseerde monstername.

Op grond van verschillen in de lengtespreiding tussen de monsters van opeenvolgende maanden, bleek het niet mogelijk met de gebruikte monstername de monster-gemiddelden met elkaar te vergelijken. De invloed van extreme grootte en/of gewicht is dan te groot. Het bleek dat binnen elk monster de spreidingsrange gelijk was maar de aantallen in de extreme m.m. klassen sterk wisselden (fig. 2). Om deze reden worden de gemiddelden van die lengteklassen vergeleken, die een voldoende aantal exemplaren gedurende de meetperiode bevatten.

Door de gemiddelden van elke m.m. klasse in het monster grafisch uit te zetten en onderling te verbinden, krijgen we een lijnstuk waar de ligging t.o.v. de nulassen een basis geven tot vergelijking van de

verschillende monsters.

IV. Resultaten en Conclusies

A. Verandering in lengte en gewicht van de schelp

a. Lengte -veranderingen

Om lengtegroei te kunnen aantonen heb ik gebruik gemaakt van een frequentieverdeling van de lengteklassen van 1 mm. Door deze curves in de tijd te vergelijken, zal een eventuele verandering duidelijk worden door een verschuiving van de top, spreidingsrange en gemiddelde lengte. De verkregen curves zijn weergegeven in figuur 2.

Er heeft gedurende de meetperiode nauwelijks een verschuiving van de top en de spreidingsrange plaats gehad. Dit wetigt de conclusie dat er geen lengtegroei heeft plaats gevonden. Dit is geheel in overeenstemming met gegevens van ORTON, KRISTENSEN en HANCOCK. De gemiddelde lengte van de populatie vertoont echter een lichte achteruitgang. Dit vindt echter niet zijn oorzaak in een verschuiving van de top noch in de spreidingsrange, maar in een vernauwing van de curves en wel vooral aan de kant van de grote lengtematen. Het beste valt dit te illustreren aan de lengteklassen van 39 en 40 mm., die in de tijd in aantal afnemen van resp. 10 via 10, 8, 7 naar 6 en van 8 via 10, 3, 4 naar 3 exemplaren per 75 dieren. Dit wijst op een mortaliteit die het sterkst is bij dieren van extrema grootte en wel vooral bij grote dieren. Een zelfde selectieve mortaliteit tegen grote exemplaren werd door LAMMENS bij Macoma balthica waargenomen, waarbij de grootte van de selectieve mortaliteit toeneemt met de duur van de invloed van mortaliteitsfactoren.

h. Gewichtsveranderingen

Het ontbreken van lengtegroei houdt niet in, dat er gedurende herfst en winter geen groei plaats vindt. Deze groei hoeft n.l. niet in de lengte tot uiting te komen, maar bijv. in de dikte van de schelpwand. ORTON en HANCOCK beschrijven voor de 1e jaars kokkels gedurende herfst en winter een versteviging van de schelp. Voor ouderejaarsdieren beschrijven deze auteurs dit niet. Om dit te testen heb ik aan de verschillende lengte-klassen met een redelijk aantal dieren het drooggewicht van de schelp bepaald. (fig. 3).

Wij zien dat de lijnstukken, die de gemiddelden van de verschillende mm. klassen verbinden, elkaar veelvuldig snijden. Van een verschuiving in de tijd is niets merkbaar. Dit wordt nog eens onderstreept door de gemiddelden over alle mm. klassen tesamen. Wij zien hier een daling met vervolgens een stijging. Zowel de stijging als de daling liggen echter binnen de variatie.

Uit dit alles kunnen we concluderen, dat er geen groei optreedt, hoogstens een lichte achteruitgang, die dan te wijten kan zijn, evenals bij de lengtecurves, aan een selectieve mortaliteit tegen grote dieren, d.w.z. veelal dieren met een hoog schelpgewicht.

De stijging zou dan een begin van groei kunnen zijn. Er is echter geen enkele aanwijzing ten gunste hiervan, aangezien alle andere morphologische delen nog in gewicht afnemen, zoals we later zullen zien. Een andere mogelijkheid zou zijn, dat er ook een selectieve mortaliteit tegen de kleine lengtematen resp. gewichtsklassen zou zijn opgetreden. Deze zou dan via de vorstperiode, welke in januari plaats vond, hebben moeten werken. Opvallend was n.l. de grote sterfte onder de kokkels na deze vorstperiode. Of deze sterfte inderdaad selectief

gericht was, is echter niet bekend.

B. Verandering in drooggewicht der weke delen

In het vorige hoofdstuk is aangetoond, dat er gedurende herfst en winter geen schelpgroei optreedt. Bij het uitprepareren van de weke delen viel al op, dat met de tijd het weefsel steeds dunner en doorzichtiger werd.

Bekijken we nu de uitkomsten van de drooggewichtsbepalingen van de weke delen, dan zien we, dat deze voor alle lengte-klassen in de tijd voortdurende afnemen (fig. 4). De afnamemoeten we verklaren uit de ongunstige verhouding tussen voedselopname en metabolisme. De voedselopname is zeer gering of afwezig, hetgeen we later zullen zien bij de drooggewichten van de darmtractus. Maar ik wil hier reeds vermelden, dat deze darmtractus gedurende de winter leeg was en er opgeblazen uitzag. Voor de instandhouding van het metabolisme moeten de dieren nu een beroep doen op opgeslagen reserve stoffen, hetgeen tot uiting komt in gewichtsverlies (fig. 4 en tabel 2). Dit is geheel in overeenstemming met waarnemingen van HANCOCK (1963) en BEUKEMA (mondelinge mededeling).

C. Absolute en relatieve veranderingen in het drooggewicht van de verschillende weke delen

a. Gewichtsveranderingen van voet en mantel

Om meer te weten te komen over de juiste plaats en verloop van de veranderingen in het drooggewicht zijn van de verschillende anatomisch weke delen drooggewichten bepaald. Hieruit bleek, dat zowel het mantel- als het voetgedeelte voor alle mm. klassen in de tijd in gewicht afnamen (fig. 4 en fig. 5).

De afname van de mantel is gedurende de meettijd gem. 21,5 % van het gewicht van begin oktober, voor de voet is dit gem. 43,2 %. We zien, dat de relatieve afname van het drooggewicht van de voet veel groter is dan de mantel. Verder blijkt, dat de procentuele afname voor de voet anders verloopt, dan voor de mantel. (fig. 6B). De procentuele afname van de mantel verloopt in de tijd regelmatig waarbij de afname iets toeneemt (fig. 7 b). Daarentegen verloopt de afname van de voet in omgekeerde richting (fig. 7 b). Het gevolg is, dat de afname per maand aan het eind van de meetperiode voor beide weefselgroepen gelijk is. Dit wordt nogmaals geïllustreerd door het verloop in de tijd van het quotient drooggewicht voet/drooggewicht mantel (fig. 6). We zien, dat het quotient na een aanvankelijke sterke verandering steeds minder verandert. De gewichten van mantel en voet zijn dan bijna gelijk. Dit geeft aanleiding om te veronderstellen, aangezien de eerste afname vooral in de voet plaats vindt (fig. 7 b), dat zich daar de snel te mobiliseren reservestoffen bevinden. Deze liggen waarschijnlijk vooral in het spierweefsel, aangezien histologische geen specifiek reserveweefsel buiten wat weefsel rond de gonaden is gevonden. Deze reservestoffen raken echter op, zodat een beroep gedaan moet worden op minder toegankelijke stoffen, die waarschijnlijk in alle weefselcellen voorkomen. Hierdoor gaan beide weefselgroepen procentueel ongeveer gelijk afnemen in gewicht.

Wanneer we de figuren van de gem. waarden voor de drooggewichten voor alle lengte-klassen in de tijd van resp. totale weke delen, mantel en voet bekijken, dan zien we dat het verloop van de afname van de totale weke delen voornamelijk wordt bepaald door de afname van de voet. (fig. 4 c, 5 c). Eenzelfde informatie krijgen we uit fig. 7 b, waarin

de $\%$ -afname per maand en uit fig. 9 waarin de relatie schelp/gewicht resp. totale weke delen, mantel- en voetgewicht is uitgezet.

b. Gewichtsveranderingen van de darmtractus

Bekijken we de gegevens van de gewichtsbepalingen van de darmtractus, dan zien we dat die in de tijd eenzelfde beeld geven als bij de andere weefselgroepen n.l. een voortdurende afname (fig. 8 a). De sterke afname in het begin moeten we vooral wijten aan het feit dat de darm bij het begin van het onderzoek ondanks de tijd tot kwijtraking van maag- en darminhoud, nog duidelijk gevuld was met organisch en waarschijnlijk ook nog wat anorganisch materiaal. Deze gevuldheid van de darm nam sterk af in de verdere tijd van het onderzoek. De darm was n.l. in de andere monsters leeg en had een blezig aanzien. Dat dit te wijten is aan een niet meer opnemen van voedsel is zeer waarschijnlijk, omdat in het voorjaar de darm weer een gevulde indruk maakte (mondelinge med. Velthuyzen). De verdere afname van de darm na november moeten we stellig wijten aan een zelfde soort afname als die bij de andere weefsels zoals voet en mantel. Histologische preparaten ondersteunen deze visie. In het begin waren alle darmdoorsneden gevuld, maar naarmate de tijd verstreek, werden ze leger, terwijl de dikte van de darm- en slijmwand afnam.

c. Gewichtsveranderingen van het gonadehoudend weefsel.

De resultaten van het gonadehoudend weefsel vermeld ik hier zover er veel meer op in te gaan, omdat dit nog uitgebreid in het hoofdstuk over voortplanting zal worden gedaan. Het verloop van het drooggewicht van het gonadehoudend weefsel neemt gedurende de eerste twee maanden

af gelijk alle andere anatomische delen. Hierna, d.w.z. na december, vindt er een plotselinge stijging plaats van het drooggewicht (fig. 8 b), welke in de loop van de volgende maanden steeds sneller toeneemt (meded. Velthuyzen). Dit is te wijten aan een sterke aanzet van de vorming van gonadehoudend materiaal. Hieruit kunnen we concluderen dat de gonadevorming in elk geval in december begint.

D. Relatieve veranderingen der verschillende grootte-klassen

Bij de lengte- en gewichtsbepaling van de schelp vonden we aanwijzingen voor een selectieve mortaliteit ten nadele van de extreme grote maten, zowel binnen de lengte- range van de populatie als binnen de lengteklassen. Op grond hiervan is onderzocht of er in de resultaten van de gewichtsbepalingen der weke delen van de verschillende lengte- klassen verschillen optreden die het verschijnsel van selectieve mortaliteit ondersteunen. Bekijken we de relatie schelpgewicht/weke delengewicht (fig. 9) nauwkeurig, dan zien we, dat er in oktober een duidelijke dalende lijn is, die geleidelijk overgaat via een horizontale lijn in een duidelijk stijgende lijn in februari.

Dat wil zeggen, dat in oktober het gewicht der weke delen met de lengte van de schelp relatief sneller toenam dan het schelpgewicht, terwijl in februari het omgekeerde het geval was. In hoofdstuk I is aangetoond, dat het schelpgewicht per lengte-klasse niet of nauwelijks in de tijd veranderde, zodat bovengenoemd verschijnsel geheel te wijten is aan de afname per lengteklasse van het drooggewicht der weke delen.

Bij een constant schelpgewicht is dit resultaat alleen mogelijk wanneer de afname van het drooggewicht der weke delen in de tijd bij toenemende lengte relatief groter is. In alle andere gevallen binnen

de door het onderzoek gegeven grootte normen zouden we een sterker dalende lijn hebben gekregen dan die van oktober.

Of we nu bij de berekeningen uitgaan van het bijbehorende schelpgewicht, zoals in figuur 9, of van het schelpgewicht in oktober, of van het schelpgewicht berekend per lengteklasse over de totale proeftijd t.o.v. het gewicht der weke delen, het resultaat is van dezelfde orde, hetgeen duidelijk maakt, dat we niet met een schelp-effect te maken hebben. Wanneer we nu kijken of alle anatomische onderdelen aansprakelijk zijn voor dit verschijnsel, dan zien we dat het verschijnsel nog duidelijker wordt als we de relatie schelpgewicht/voetgewicht (fig. 9 b) bekijken. Daarentegen is het verschijnsel nauwelijks herkenbaar bij de relatie schelpgewicht/mantelgewicht (fig. 9 c). Dit wordt ondersteund wanneer we kijken naar de % afname in de vier maanden (tabel 2) voor de verschillende lengteklassen. Terwijl bij de weke delen totaal en zeer duidelijk bij de voet de % afname van het drooggewicht met toenemende lengte stijgt, is de % afname bij de mantel voor alle lengtes bijna gelijk.

schelplengte	35 mm.	36 mm.	37 mm.	38 mm.	39 mm.	gem.
weke delen	32,2 %	29,2 %	34,3 %	39,3 %	37,3 %	34,5 %
mantel	22,2 %	22,0 %	22,7 %	23,2 %	17,3 %	21,2 %
voet	39,8 %	34,1 %	42,6 %	50,5 %	49,2 %	43,2 %

Tabel II. % afname in vier maanden ten opzichte van drooggewicht 10-67 Wed, Nieuwe Haven, Den Helder.

We moeten het hele verschijnsel daarom toeschrijven aan de voet. Dit blijkt nogmaals als we de relatie voet/mantelgewicht bekijken (fig. 6). Hier gaan we van een stijgende lijn over in een zwak dalende, d.w.z. dat in oktober de voet relatief sneller met de lengte in gewicht

toeneemt dan de mantel, terwijl in februari het omgekeerde het geval is. Uit tabel 2 lezen we, dat de mantel procentueel voor alle lengte-
klassen gelijk afneemt, terwijl de voet relatief sterker afneemt met
toenemende schelplengte. Binnen de gegevens getallen-ruimte van de
proef is een overgang van een stijgende lijn in een dalende alleen
mogelijk wanneer dit inderdaad juist is. In alle andere combinaties van
mantel- en voetgewichtafname zouden we een stijgende lijn behouden.

Op grond van deze gegevens kunnen we nu twee hypothesen stellen.

- A. De grotere dieren hebben in de herfst een grotere hoeveelheid
reserve voedsel opgeslagen in de voet die ze in de loop der tijd kwijt
raken.
- B. De grotere dieren hebben relatief evenveel of minder reserve
voedsel opgeslagen en zij er aan het eind van de winter minder goed aan
toe, dan de kleinere dieren.

We zullen beide hypothesen aan een analyse onderwerpen. Wanneer
A juist is, dan zouden we geen afname in aantal bij de grote lengte-
klassen verwachten t.o.v. de kleinere lengteklassen, maar eerder een
relatieve toename vanwege de grotere hoeveelheid reserve-stoffen. We
nemen echter een relatieve grotere afname in aantal dieren waar bij de
grotere lengte-klassen. De weinige gegevens die we hebben spreken dus
tegen deze hypothese.

Bij B verwachten we, dat de vorm van de frequentie-curve gelijk
blijft of verschuift ten nadele van de grote lengtematen, doordat een
groter metabolisme-verbruik een groter sterfte-risico inhoudt dan voor
de kleinere lengte-maten. Uit tabel 2 blijkt dat het verbruik uitgedrukt
in $\frac{1}{\text{kg}}$ lichaamsgewicht-verlies relatief groter wordt met toenemende
schelplengte.

Uitgaande van de hypothese dat alle dieren van de verschillende lengteklassen relatief gelijke hoeveelheden reservestoffen hebben opgeslagen, dan heeft dit tot gevolg dat de dieren van de grote lengteklassen in de tijd in het nadeel zijn ten opzichte van die van de kleine lengteklassen. Een gevolg hiervan kan een verhoogde sterfte-risico zijn bij de grotere lengteklassen. De grotere dieren zullen bij losspoelen door branding, storm etc. door hun slechtere lichaamsconditie zich minder snel weer ingraven, waardoor de kans op wegspoeling of praedatie toeneemt (KRISTENSEN 1957). Ook zullen ze sneller vatbaar zijn voor ziekten of parasieten (HANCOCK 1963), terwijl bij slechte weersomstandigheden zoals vorst, eerder ongerichte bewegingen optreden met blootwoeling als gevolg, welke dan weer een groter sterfte-risico tot gevolg heeft (KRISTENSEN 1957, HANCOCK 1963). Hiermee zou dan de gevonden afname van dieren met grotere lengte d.w.z. volume, welke in hoofdstuk I 2 werd beschreven, verklaard zijn.

De slechtere lichamelijke conditie van de grote dieren hoeft niet altijd tot uiting te komen in sterfte. Een ander gevolg van deze relatief slechtere conditie zou het door ORTON, KRISTENSEN en HANCOCK beschreven Catching up fenomeen van Cardium edule kunnen zijn. Dit fenomeen wil zeggen dat dieren, die het ene jaar relatief sterker groeien, het volgende jaar relatief minder groeien. Het gevolg is dat de spreiding van de jaarklasse binnen bepaalde grenzen blijft. Wanneer we nu bedenken dat de dieren die het ene jaar relatief sterk gegroeid zijn tot de grotere exemplaren van de populatie zijn gaan behoren, hetgeen zeker voor het eerste jaar geldt, waarbij het Catching up fenomeen het sterkst tot uiting komt, kunnen we op grond van het hierboven vermelde verschijnsel verwachten, dat deze dieren in het volgende voorjaar in een

minder goede conditie zijn dan de kleinere dieren. Hierdoor zijn deze in het voordeel en zullen mogelijk eerder beginnen te groeien en/of sneller groeien.

Het lijkt mij daarom nuttig eens meer hiernaar te kijken en een geschiktere jaarklasse voor dit onderzoek te nemen dan de door mij gebruikte, zodat de relatie gewichtsafname in de winter /catching up fenomeen in meer detail kan worden onderzocht dan met mij gegevens mogelijk is.

E. Milieuinvloed op de veranderingen in herfst en winter

Om de invloed van de voedselopname op de verandering in lichaamsgewicht na te gaan werd naast de monsterserie van het Wad een monsterserie bekeken, die in het aquarium van het laboratorium werd gehouden, waarbij het doorstromende water eerst door een filter van actieve kool werd geleid om hiermee het organische materiaal uit het water te halen, zodat de kokkels geen toevoer van voedsel kregen. Een bijzonderheid was hierbij dat de temperatuur van het aquariumwater hoger was dan het Wadwater (fig. 7 a), zodat ook een temperatuursinvloed meespeelde. Het bleek nu echter zoals al in hoofdstuk III vermeld, dat de voedselopname op het Wad zeer gering of afwezig was. Het beste valt dit naast de lege darmtractus te illustreren aan het gewicht van de lege darmtractus (fig. 8 a). Deze nam na een eerste snelle afname in oktober veroorzaakt door het verdwijnen van de darminhoud, welke resteerde na defaecatie, slechts gering verder af. Uit histologisch vergelijkingsmateriaal moet deze latere afname toegeschreven worden aan het gewichtsverlies, veroorzaakt door het nadelige metabolisme-evenwicht, omdat de darmen verder altijd leeg waren terwijl de dikte van slijmlaag,

darmwand en de doorsnede van de kristalsteel afnam. Het gevolg hiervan is, dat met deze proef geen voedselinvloed maar een zuivere temperatuursinvloed werd gemeten.

De resultaten van deze "hongerserie" staan steeds in de tweede kolom naast de overeenkomstige grafieken van het "Wadmonster", terwijl het verloop van de gemiddelde waarden in de tijd in de derde kolom met een onderbroken lijn zijn weergegeven. Bij de hongerserie treden dezelfde verschijnselen op als al genoemd bij de "Wadserie" in de vorige hoofdstukken. De selectieve mortaliteit tegen de grote lengtematen ontbreekt, hetgeen niet zo vreemd is aangezien selectieve wegspoeling en praedatie in het laboratorium zijn uitgeschakeld en alleen sterfte ten gevolge van uitputting, ziekte en parasitisme een rol spelen. Later verschuiven de gemiddelden en verandert de vorm van de frequentiecurve wel ten nadele van de grote lengtematen (fig. 2).

De sterfte in het honger-serie nam in de tijd regelmatig toe van plm. 0,2 % per week in november tot plm. 1,5 % per week in februari. In begin maart trad een radicale sterfte in, waarbij in één dag de helft van de nog resterende 80 dieren stierven (med. Velthuyzen). De dieren bezaten nog maar ruim 40 % van hun oorspronkelijk drooggewicht in oktober, maar of dit de directe reden van de sterfte was, is niet duidelijk geworden omdat tezelfder tijd moeilijkheden ontstonden met watertoevoer en filters. Helaas zijn geen gegevens bekend over de gestorven dieren, zodat een controle over selectieve mortaliteit ontbreekt.

De gewichtsafnam van schelp, weke delen en de anatomische onderdelen daarvan, zoals mantel, voet en darmtractus vertonen hetzelfde beeld als bij het "Wadmonster", waarbij de weke delen en haar

verschillende anatomische delen veel sterker in de tijd afnamen dan bij het "Wadmonster" (tabel 3).

	"Wadserie"	"Hongerserie"
Weke delen	37,4 %	51,8 %
Voet	43,2 %	59,1 %
Mantel	21,3 %	48,7 %

Tabel III % afname na vier maanden t.o.v. 10-67

De enige uitzondering hierop vormt het verloop van het drooggewicht van het gonadehoudend weefsel. Na een aanvankelijk kleinere achteruitgang dan bij het "Wadmonster", blijft deze achteruitgaan en wel steeds sneller, dit in tegenstelling tot het "Wadmonster" dat na december opeens in gewicht gaat toenemen. Het gonade-houdend weefsel bij het "Hongermonster" blijft dus de tendens volgen van de andere weefselgroepen.

Het verloop van de afname van weefselgewicht in de tijd is in beide proefserie's sterk gecorreleerd met de temperatuur van het overstromende water. Hoe hoger de temperatuur in de voorgaande maand gemiddeld was, des te groter is de procentuele gewichtsafname (fig. 7 a + b). Dit geldt zowel voor de weke delen in totaal als voor haar onderdelen voet en mantel. De grotere afname bij het "Hongermonster" is geheel terug te voeren tot de temperatuursinvloed. Zo is de gem. temperatuur in de tweede periode van het "Wadmonster" ongeveer gelijk aan die van de derde periode van de "Hongerserie" (fig. 7 a). De corresponderende % afname zijn in deze perioden gelijk voor "Wad"- en "Honger" serie (fig. 7 b, 1e kolom). Dit is tevens een ondersteuning voor het feit, dat ook het "Wadmonster" een "Hongermonster" was.

Deze sterke correlatie tussen temperatuur en gewichtsafname vindt zijn oorzaak in het feit, dat bij koudbloedige dieren de omringende milieu-temperatuur d.w.z. hiër de watertemperatuur, de hoogte van het metabolisme-niveau bepaalt. Met stijgende temperatuur stijgt het metabolisme -niveau. Dit hogere niveau vraagt meer energie. Bij het ontbreken van voedselopname zal deze energie worden gehaald uit in het dier opgeslagen reserve-stoffen. Dit meten we dan in een drooggewichts-afname.

De gevolgtrekkingen die we hieruit kunnen maken zijn, dat de dieren van het Vad hongerdieren zijn en dat het gewichtsverlies lager zal zijn in een strenge winter met lagere zeewater-temperaturen, dan in a zachte winter. Dit zal in het voorjaar een voordeel voor de populatie kunnen zijn.

F. Reproductie

a. Inleiding

In hoofdstuk III hebben we al het afwijkende verloop in de tijd van het drooggewicht van het gonadehoudend weefsel ten opzichte van de andere weefsels gezien (fig. 3 b). Deze drooggewichten slaan op een groep dieren die uit beide sexen bestaan. Dit is gedaan omdat zeker de eerste maanden zonder histologisch onderzoek geen onderscheid tussen de beide sexen te maken was. Uit het histologische werk bleek dat de sexen steeds in 1 : 1 verhouding voorkwamen. Hermaphroditisme is bovendien niet waargenomen wat een bevestiging is van de opvatting van JOHNSTONE (1899) en vele auteurs na hem, dat Cardium edule gonochoristisch is. De drooggewichten slaan op het gonadehoudend weefsel d.w.z. op de gonaden sensu stricto en het omringende bindweefsel,

aangezien deze componenten macroscopisch niet goed te scheiden waren. We zien in alle lengte-klassen tot midden december een afname van het drooggewicht. Na december neemt echter het drooggewicht weer toe, hetgeen doorzet in de loop van het voorjaar (med. Velthuyzen). Voor de gewichtsafname in het najaar zijn een tweetal verklaringen denkbaar. Ten eerste: Er treedt geen ontwikkeling van de gonaden s.s. open de afname is dan een gevolg van de onvoordelige balans tussen voedselopname en metabolisme welke alle weefsel in gewicht doet afnemen. Ten tweede: Er treedt wel ontwikkeling op van de gonaden s.s., maar de gewichtstoename hiervan is geringer dan de afname van het gewicht van het omgevende bindweefsel. De toename na december is dan respectievelijk te verklaren uit het aanvangen dan wel toenemen van de ontwikkeling en groei van de gonade s.s. Om de juiste verklaring te vinden is histologisch onderzoek verricht.

b. Histologische techniek

Van elk monster werden tien exemplaren van de lengte-klasse 57-68 m.m. in formaline 6 % gefixeerd en vervolgens ingesloten in parafinewas via de reeks alcohol 80 %, 90 %, 96 % en 100 % (resp. 24; 3; 3 of 2 uur) - methylbenzoaat (1 uur) - methylbenzooatecelloidine (36 uur) en benzol (30 minuten).

Hierna werden transversale sectie's van 7 μ op het microtoom gesneden. Van sectie's op vaste afstand werden volgens de methode van GOMORI (1950) paraldehyd-fuchsiene kleuringen gemaakt.

c. Gonade karakteristieken

Cardium is een gonochorist. De twee sexen waren vrijwel gelijk (19 mannelijk l. en 21 vrouwelijk) in de populatie vertegenwoordigd. De gonaden bestaan uit talrijke follikels die gegroepeerd zijn in drie hoofdlobben, alle gelegen in de voet (fig. 1). Deze lobben monden via kanalen in één centraal kanaal uit, dat op een papil aan de dorsale kant van de voet uitkomt in de ruimte tussen de kieuwen. Na het afzetten van de geslachts producten worden de lobben gereduceerd, zodat alleen de afvoerkkanalen en wat follikels met bindweefsel overblijven. Naarmate hierna de ontwikkeling van de gonade vordert nemen de follikels in aantal en grootte toe, zodat de gehele voetholte met gonade opgevuld wordt.

d. Ontwikkeling primordiale gonade

De primaire fase van de ontwikkeling van de gonaden bestaat uit groepen cellen van twee verschillende types n.l. de primaire moeder- of germcel, met rond ovale kern en weinig plasma, en bindweefselcel met ovale platte kern. Hetzelfde vinden we bij Mytilis edulis (LUBET 1959) en Macoma balthica (LAMMENS 1967). Uit deze twee elementen ontstaan kleine follikels met aan de periferie een soort epitheel van germcellen en centraal connectief weefsel met excentrische kernen en grote vacuolen.

Naarmate de rijping van de geslachts producten vordert, neemt ook de grootte van de follikels toe en ontstaan centraal door verdwijning van connectief-cellen, ook wel follikel-cellen genoemd, lumina. Deze lumina worden dan opgevuld met rijpe voortplantingsproducten. Na de eerste delingen van de primaire moeder- of germcel is histologisch b.

verschil tussen de beide sexen te zien.

e. Ontwikkeling ovaria

Vanuit de aan de periferie gelegen germcellen ontstaan via oögenesis oogonia die aanvankelijk klein zijn en over grote breedte tegen de basaalmembraam van de follikel liggen. Het plasma is licht met een ronde donkere kern met duidelijke nucleolus. De oogonia groeien van de wand af in de richting van het centrum, waar onderwijl lumina worden gevormd. Ze ontwikkelen zich tot oöcyten met een donker plasma. Zowel de kern als het celvolume van deze oöcyten nemen gedurende de rijping toe. De basis met de follikel-wand wordt steeds smaller. De oöcyt krijgt een regelmatige peervormige vorm. Na de ovulatie komt het ei los in het lumen te liggen. Onderwijl is er een duidelijke donkere paars-gekleurde vitelline membraam gevormd. Tegen de tijd dat er veel oöcyten en eieren gevormd zijn, zijn de bindweefsel-cellen of follikel-cellen geheel verdwenen. (f 1910) COE en TURNER (1938) en LAMMENS (1967) beschrijven deze follikel-cellen ook bij respectievelijk Mys arenaria en Macoma balthica en schrijven dit weefsel een voedingsfunctie toe. De ontwikkeling van nieuwe oogonia etc. uit germcellen gaat onderwijl gestaag door, zodat alle ontwikkelingsstadia binnen één follikel aanwezig zijn. Wel zal door de gestage ontwikkeling de absolute en relatieve hoeveelheden van ieder stadium in de tijd veranderen. Dit kan dan als indicatie voor de ontwikkeling-sfase van de gonade gebruikt worden.

f. Ontwikkeling testes

De primaire moedercel ontwikkelt zich tot spermatogonia met relatief grote kernen. Geleidelijk ontwikkelen deze spermatogonia zich

de spermatocyten. Hierbij verplaatsen ze zich langzaam naar het centrum, naar de ontstane lumina. Deze lumina worden geheel opgevuld. De spermatogonia liggen in groepen met de toppen bij elkaar naar de wand gericht. De spermatocyten vormen spermen met kleine donkere kernen en weinig plasma. (f 1911) In latere rijpingsstadia is het lumen homogeen opgevuld met deze spermen. In dit stadium vormen de spermen hun dunne flagellen.

g. Ontwikkeling gonaden gedurende herfst en winter

Om de vraag te beantwoorden wanneer de gonade-groei begint en hoe deze verloopt, moeten we nu kijken naar het aantal follikels per doorsnede en de rijpingsfase binnen deze follikels.

In oktober bedraagt het aantal follikels enkele tientallen per doorsnede halverwege de voet.

Tot december verandert hieraan weinig, hoewel een lichte tendens vermeerdering aanwezig is, die echter moeilijk aantoonbaar is als gevolg van de individuele variatie en de geringe grootte van het genomen monster. Na december is een duidelijke vermeerdering aantoonbaar. Het aantal follikels ligt dan in de grootte order van één tot twee honderd per doorsnede halverwege de voet. Deze vermeerdering zet zich in de volgende maanden in versneld tempo voort (med. Volthuyzen).

Bekijken we de rijpingstoestand van de follikels (tabel IV) dan ondersteunt dit het bovenstaande. Na een langzaam begin vanaf oktober komt de vorming en rijping van de geslachtsproducten pas goed op gang na december. Dit vinden we dan ook terug in de stijging van het draagvermogen van het gonadehoudend weefsel.

10-67 11-67 12-67 1-68 2-68

+	++	+			A follikel met germ- en follikelcellen (fig. 1).
±	+	+	+	±	B idem met weinig oo- of spermatogonia.
			++	++	C idem met oo- of spermatogonia en weinig oo- of spermatocyten.
			+	++	D idem met veel oo- of spermatogonia en met oo- of spermatocyten en weinig vrije oo- of spermatocyten; duidelijk lumen (fig. 3).
				+	E idem met veel oo- of spermatocyten en weinig geovuleerde spermatocyten.
					F idem met veel geovuleerde oo- of spermatocyten.

Tabel IV. De rijpingsfase van de gonaden. (zie ook fig. 10 en 11).

± : weinig aanwezig. + : aanwezig. ++ : veel aanwezig.

De aanwas in de maanden oktober, november en december is zeer gering en veel kleiner dan het verlies veroorzaakt door het metabolisme voor de instandhouding van de lichaamsprocessen en de aanmaak van geslachtsproducten. In deze tijd is misschien nog sprake van autonome ontwikkeling van het gonadehoudend weefsel. Na december, wanneer er een gewichtsstijging van het gonadehoudend weefsel optreedt door de ontwikkeling van de gonaden s.s. dan moeten de bouwstoffen voor de gonaden van elders uit het lichaam komen. Aangezien de voedselopname nihil is, moet dit komen van reserve stoffen elders in de voet opgeslagen. Cardium edule doet in dit opzicht denken aan Ostrea edulis (DANIEL, 1921; SCOTT, 1931), Mytilus edulis (CHIFFENFIELD, 1953) en Macoma balthica (LAMMERS, 1967), die eveneens hun gonaden opbouwen uit reserve-stoffen in de voorafgaande z.g.n. recovery-periode opgeslagen.

Voor Ostrea edulis is aangetoond, dat het glycogeen-gehalte het grootst is voor het begin van de aanmaak van voorplantingsproducten en het laagst vlak na de afzetting hiervan. Het gewichtsverloop van Cardium edule en de hiernoe gepaard gaande uiterlijke verandering van dikke vettige dieren in het begin in vliezige doorzichtige dieren aan het eind van februari wijzen, in gelijke richting.

Doordat alleen dieren van 37 en 38 m.m. schelpenlengte histologisch zijn bekeken, kunnen we niets zeggen van verschillen in gonade-vorming tussen kleine en grote dieren.

Wel kunnen we zeggen dat de drooggewichten van het gonadehoudend weefsel toenemen met de lengte, zodat ook de gonade-vorming meer reserve voedsel vereist bij grotere dieren; of dit relatief meer is, is voor zover de gegevens strekken, niet te zeggen. Aangezien de procentuele grotere gewichtsafname voor grote dieren juist in de laatste maanden het duidelijk was, doet vermoeden dat de vorming van geslachtsproducten hierbij een belangrijke rol speelt.

Ook de hongermonsters zijn histologisch bekeken. Hier is in december een lichte toename van de follikels te constateren en een iets verdere rijpingsfase aanwezig, dan bij de kokkels van het Wad.

Dit gaat gepaard met een lichtere gewichtsafname van het gonadehoudend weefsel (fig. 8 b). HANCOCK en LAMMENS beschrijven dat in een gunstige winter een vervroeging van de gonadevorming en van de afzetting van de geslachtsproducten tot gevolg heeft. Hierbij schrijven ze vooral een belangrijke rol toe aan de watertemperatuur. In dit licht gezien moet deze snellere aanzet van gonadevorming toegeschreven worden aan de hogere temperatuur van het aquariumwater (fig. 7 a). Deze geringere achteruitgang in gonadegewicht is des te opvallender

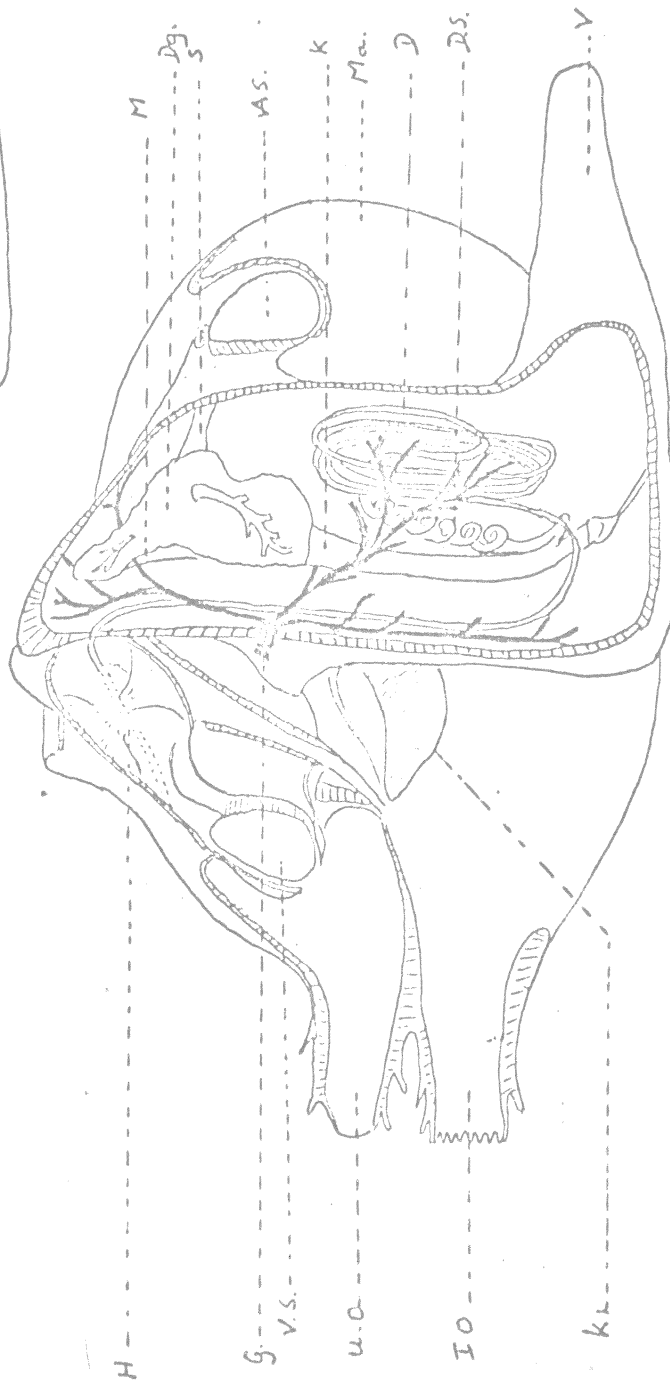
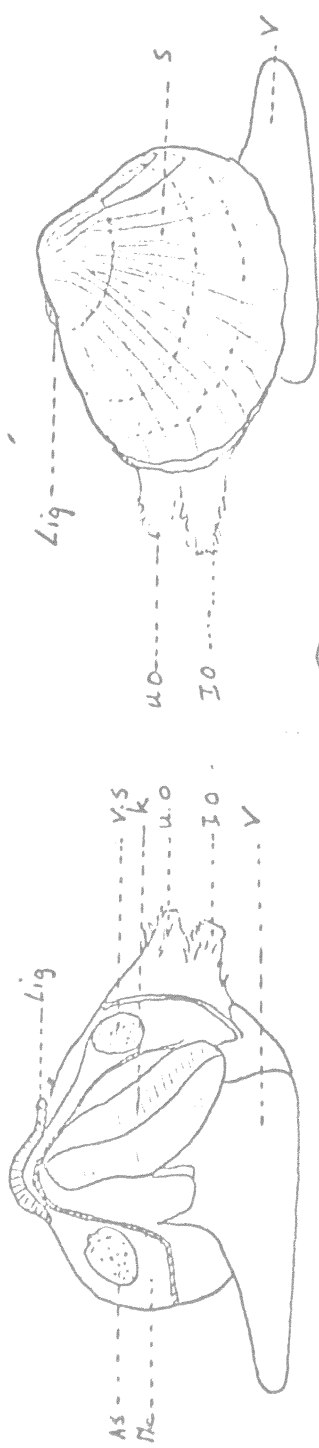
omdat alle andere weefsels bij de hongerdiereu sterker in gewicht zijn afgenomen dan bij dieren van het Wed. Na december, wanneer bij het Wed-monster de sterke stijging in gewicht, en het follikelaantal optreedt en de rijpingsfase verschuift, daalt het gonadegewicht en het follikelaantal bij de hongerdiereu steeds sneller (fig. 8 b). Het histologische beeld toont dit duidelijk aan. Behalve de afname van het follikelaantal neemt de doorsnede af maar bovenal zijn de verschillende rijpingsproducten door resorptie grotendeels verdwenen. Dit moeten we waarschijnlijk wijten aan de zeer ongunstige verhouding voedselopname/metabolisme bij de watertemperatuur in het aquarium.

V. Literatuur

- ANSELL, A.D. (1961). Reproduction, growth and mortality of *Venus striatula* in Kames Bay, Millport. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 41:191-215.
- CHIPPERFIELD, P.N.J. (1953). Observation on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* L. in British waters. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 32:449-476.
- COE, W.R. (1932). Development of the gonads and the sequence of the sexual phases in the California oysters (*Ostrea lurida*). Bull. Scripps Instn. Oceanogr. Tech. 3:119-144.
- COE, W.R. (1947). Nutrition, growth and sexuality of the Pismoclam (*Tivelo stultorum*). J. exp. Zool. 104 : 1-24.
- COE, W.R. & FOX D.L. (1944). Biology of the California sea-mussel (*Mytilus Californianus*) III Environmental conditions and rate of growth. Biol. Bull. Woods' Hole 87.
- COLE, H.A. (1955). A preliminary study of growth-rate in cockles (*Cardium edule* L.) in relation to commercial exploitation. Int. Council Expl. Sea Annu-meeting (1955).
- DANIEL, R.J. (1921). Seasonal changes in the chemical composition of the mussel (*Mytilus edulis*) Rep. Lancs. Sea-Fish Labs. (1920) 74-84.
- EISMA, D. (1965). Shell-characterics of *Cardium edule* L. as indicators of Salinity. Neth. Journ. of Sea Research vol. 24 : 493-540.
- FAIRBRIDGE, W.S. (1952). A population study of the Tasmanian "commercial" scallop *Notovola meridionalis* Aust. J. Mar. Freshw. Res. 4 : 1-40.
- GHORRI, G. (1950). Aldehydefuchsin. A new stain for elastic tissue. Amer. J. Clin. Path. 20 : 665-666.
- HANCOCK, D.A. (1960). Seasonal changes in the condition of edible cockles *Cardium edule* L. Int. Council for Expl. of the Sea C.M. (1960) N. 160.

- HANCOCK, D.A. (1961). Predation of cockles (Cardium edule L.) by Oystercatchers. Int. Council for Expl. of the Sea C.M. (1961) N. 104.
- HANCOCK, D.A. (1965). Graphical estimators of growth parameters. Int. Council for Expl. of the Sea. C.M. (1965) N. 3.
- JOHNSTONE, J. (1899). Cardium. Memoires Liverpool Mar. Biol. Comm. 2.
- KENNEDY, A.V. & BATTLE H.I. (1964). Cyclic changes in the gonad of the American oysters Crassostrea virginica (G). Can. J. Zool. 42 : 305-312.
- KREGER, D. (1940). On the ecology of Cardium edule L. Arch. Neerl. Zool. 4 : 157-200.
- KRISTENSEN, I. (1957). Differences in the density and growth in a Cockle Population in the Dutch Wadden Sea.
- LAMMENS, J.J. (1967). Growth and reproduction in a tidal flat population of Macoma balthica L. Meth. J. Sea Research vol. 3 No. 3.
- LOOSANOFF, V.L. (1937). Development of the primary gonad and sexual phases in Venus mercenaria L. Biol. Bull. Woods' Hole 72 : 389-405.
- LOOSANOFF, V.L. (1962). Gametogenesis and spawning of the European oyster Ostrea edulis L. in waters of Maine. Biol. Bull. Woods' Hole 122 : 86-94.
- LOOSANOFF, V.L. & DAVIS H.C. (1952). Temperature requirements for maturation of gonads of northern oysters. Biol. Bull. Woods' Hole 103 : 80-96.
- LOVEGROVE, T. (1962). The determination of the dry weight of plankton and the effect of various factors on the value obtained. Some contemporary studies in marine science. Editor H. Barnes.
- LUBET, P. (1959). Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilides et les Pectinides. Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit. 23 : 387-548.

- ORTON, J.H. (1926). On the rate of growth of Cardium edule L. part I
Experimental observations. Journ. Mar. Biol. Ass. 14 :
239-279.
- ORTON, J.H. (1936). Rate of growth of Cardium edule L. Nature 137 :
705-706.
- SALVATORELLI, G. (1967). Osservazione sul ciclo riproduzione annuo di
Venus gallina Annali dell'Universita di Ferrara. Sezione 13.
Anatomia comperata. vol. 11. no. 2.
- SPARCK, R. (1936). On the relation between metabolisme and temperature
in some marine Lamellibranchs and its zoogeographical
significance. Biol. Medd. K.B.H. (5) : 1-27.
- STOTT, F.C. (1931). The spawning of Echinus esculentus and some changes
in gonad composition Journ. Exp. Biol. 8 : 133-150.
- VERWEY, J. (1952). On the ecology of distribution of cockle and mussel
in the Dutch Wadden Sea, their rôle in sedimentation and the
source of their food-supply Arch. Néerl. de Zool. 10 :
171-239.

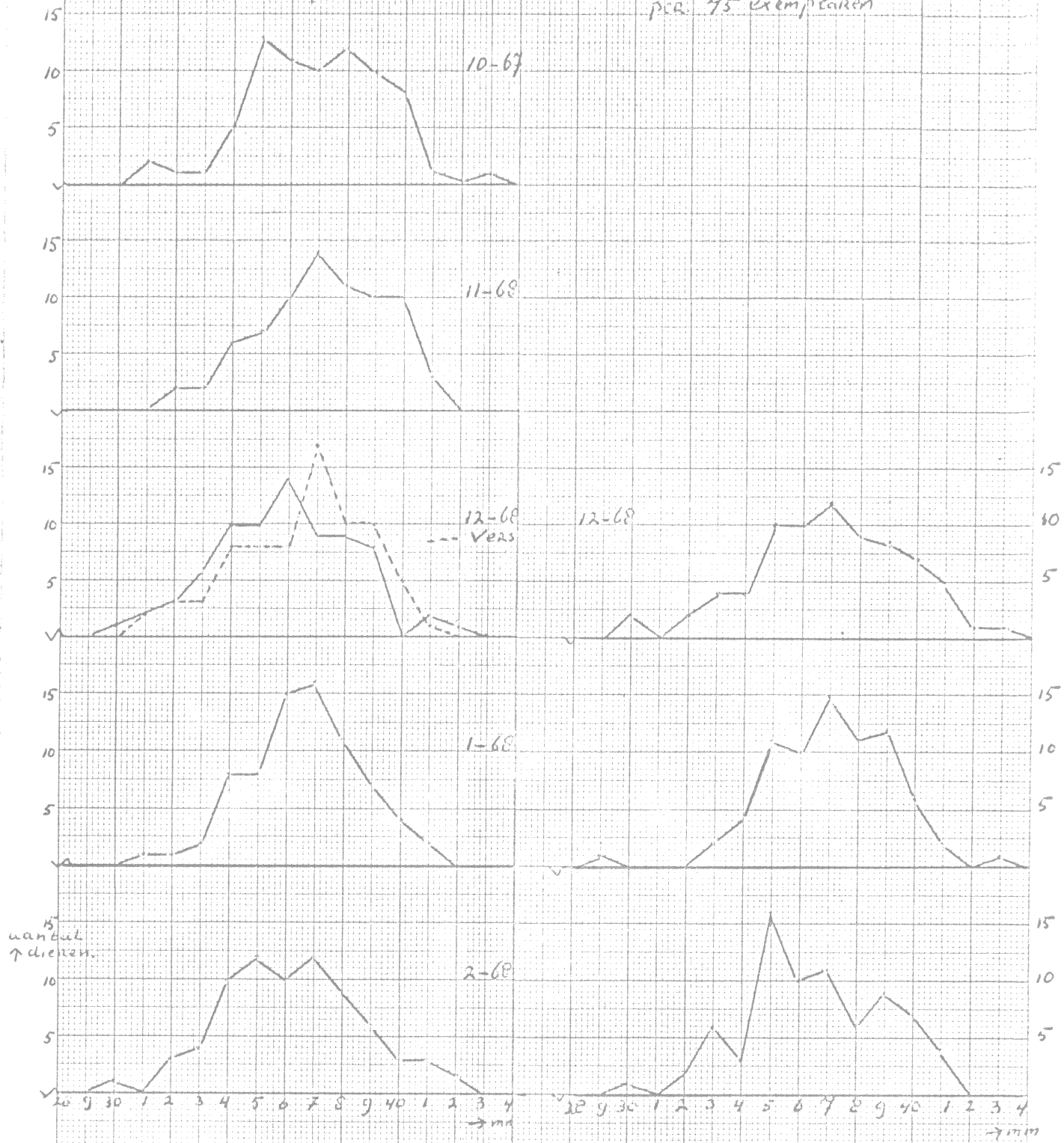


H.S. achterste sluitspier.
V.S. voorste sluitspier.
D. darm.
Dg. spiraal darm
K. kristalsteel + darm
M. Maag
S. slokdarm.
Dg. Digestive gland.

H. hart
U.O. uitstroom opening
I.O. instroom opening
K. kieuw
M.a. Mantel
G. gonade
V. voet
S. schelp
Lig. ligatuur.

Fig. 1 CARDIUM EDULE

Lengte frequentie verdeling per 75 exemplaren



Wad. Nieuwe Haven

Honger serie

mm

38
37
36
35

10-67 11-67 11-67 1-68 2-68

→ monster
data's

gem. lengte per 75 exemplaren

Wad. Nieuwe Haven

Honger serie

Fig. 2

gemiddelde waarden
per maand over 12
klassen 35 $\frac{1}{m}$ 39 mm

Monster 10-67
11-67
12-67
1-68
2-68

12-67
1-68
2-68

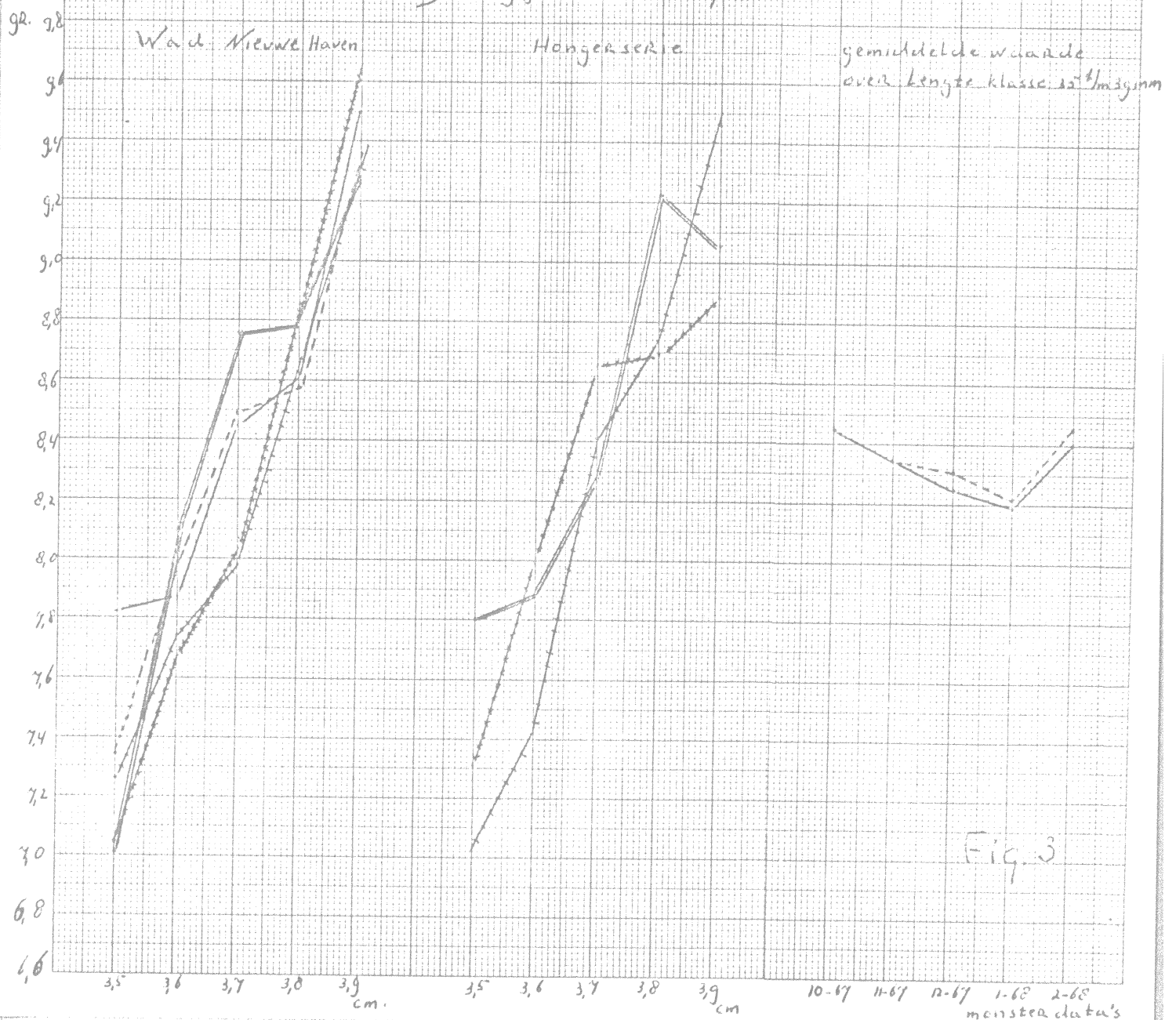
Wach
Kleine Haven
Hongerserie

Dröog gewicht schelp.

Wad Nieuwe Haven

Hungerserie

gemiddelde waarde
over lengte klasse $22 \frac{1}{2}$ m/gmm



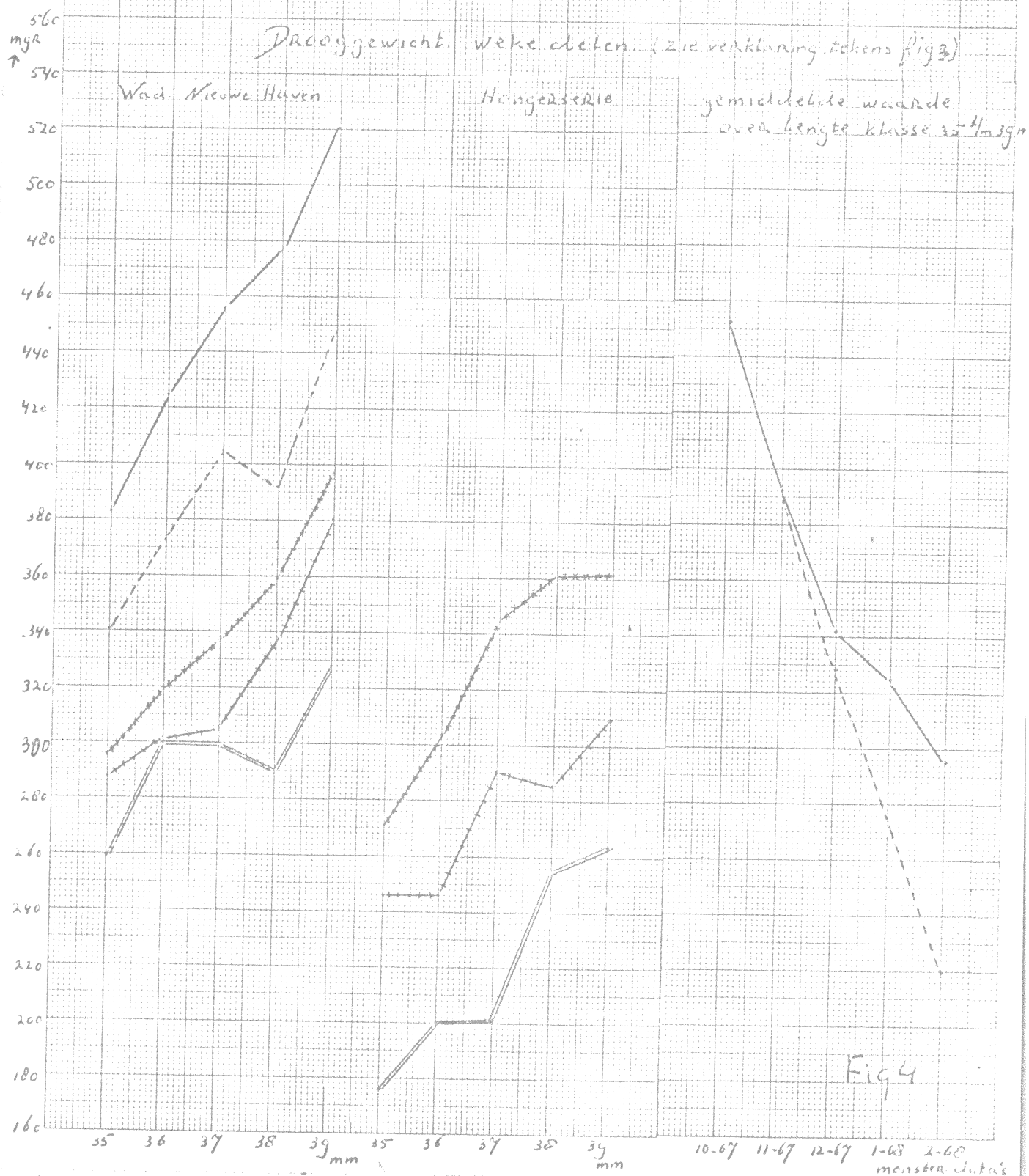


Fig 5^a Drooggewicht Voet-ingenwanden (zie verklaring tekens p. 43)

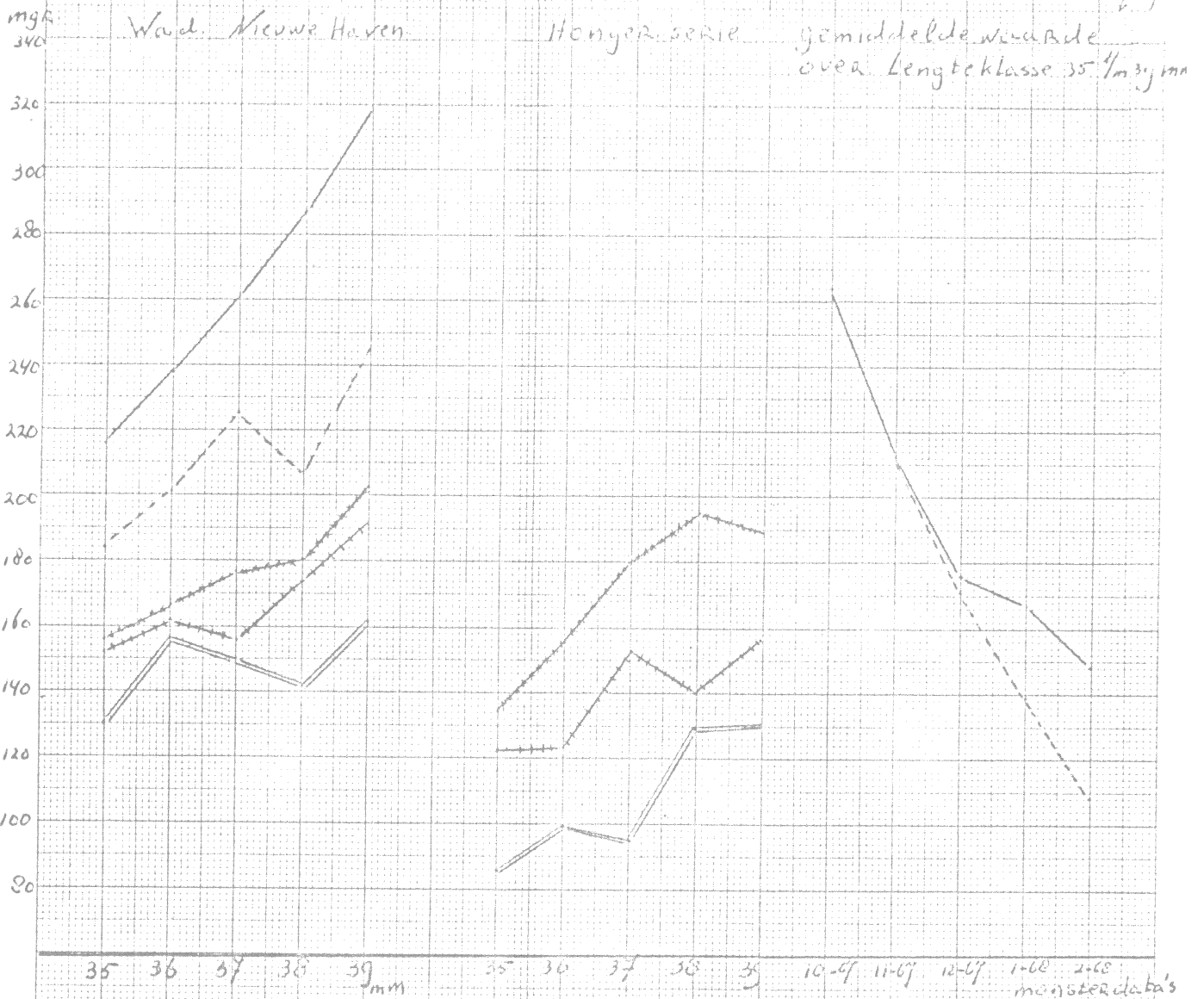
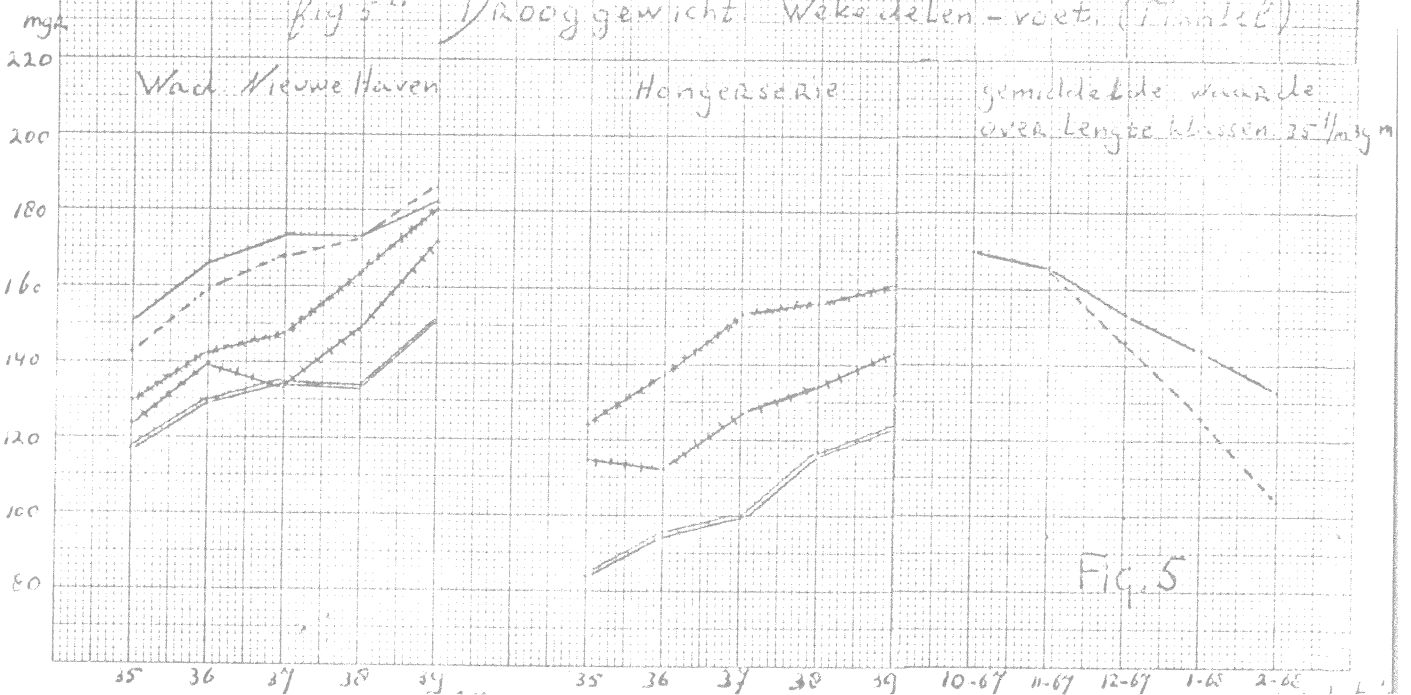


Fig 5^b Drooggewicht Weke delen - voet. (Tintlel)



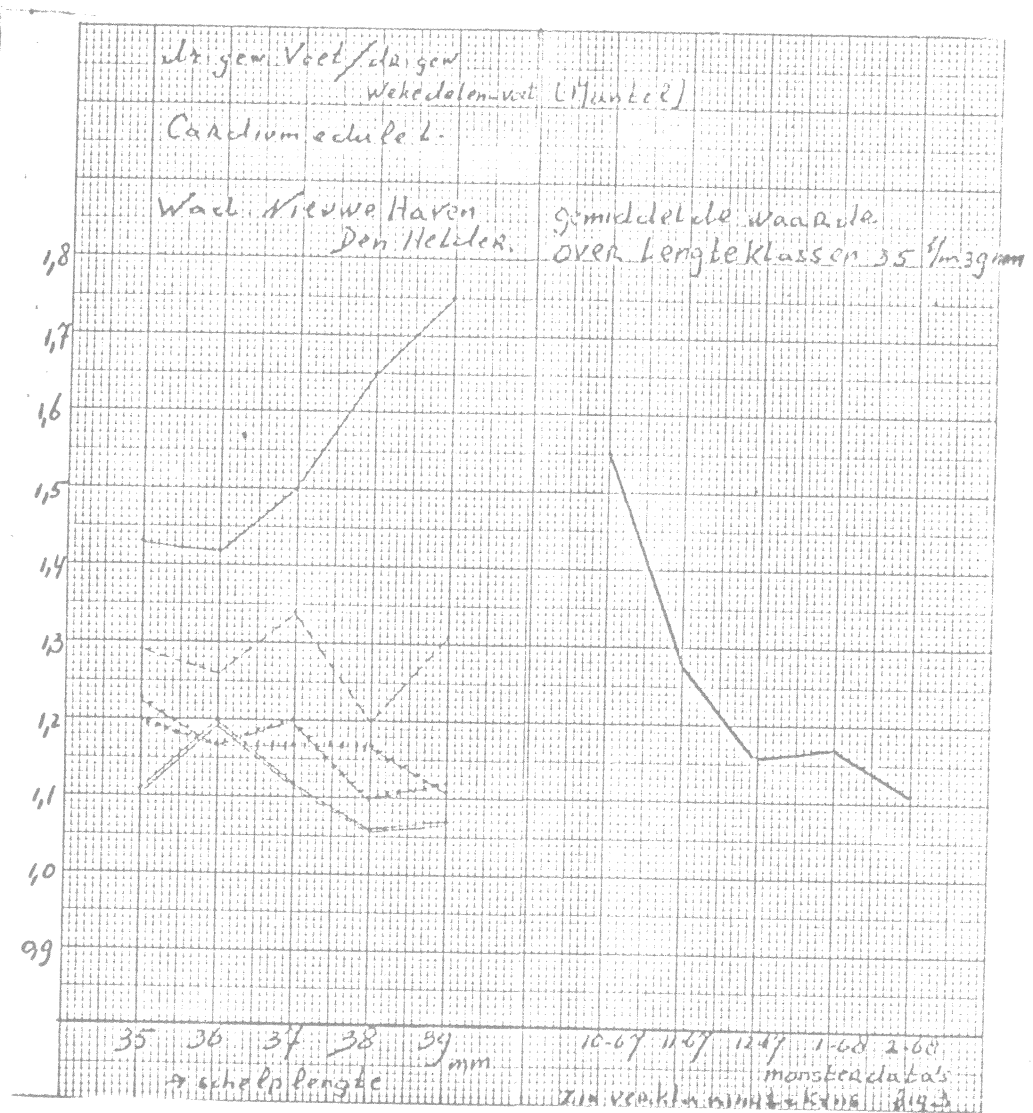


Fig. 6

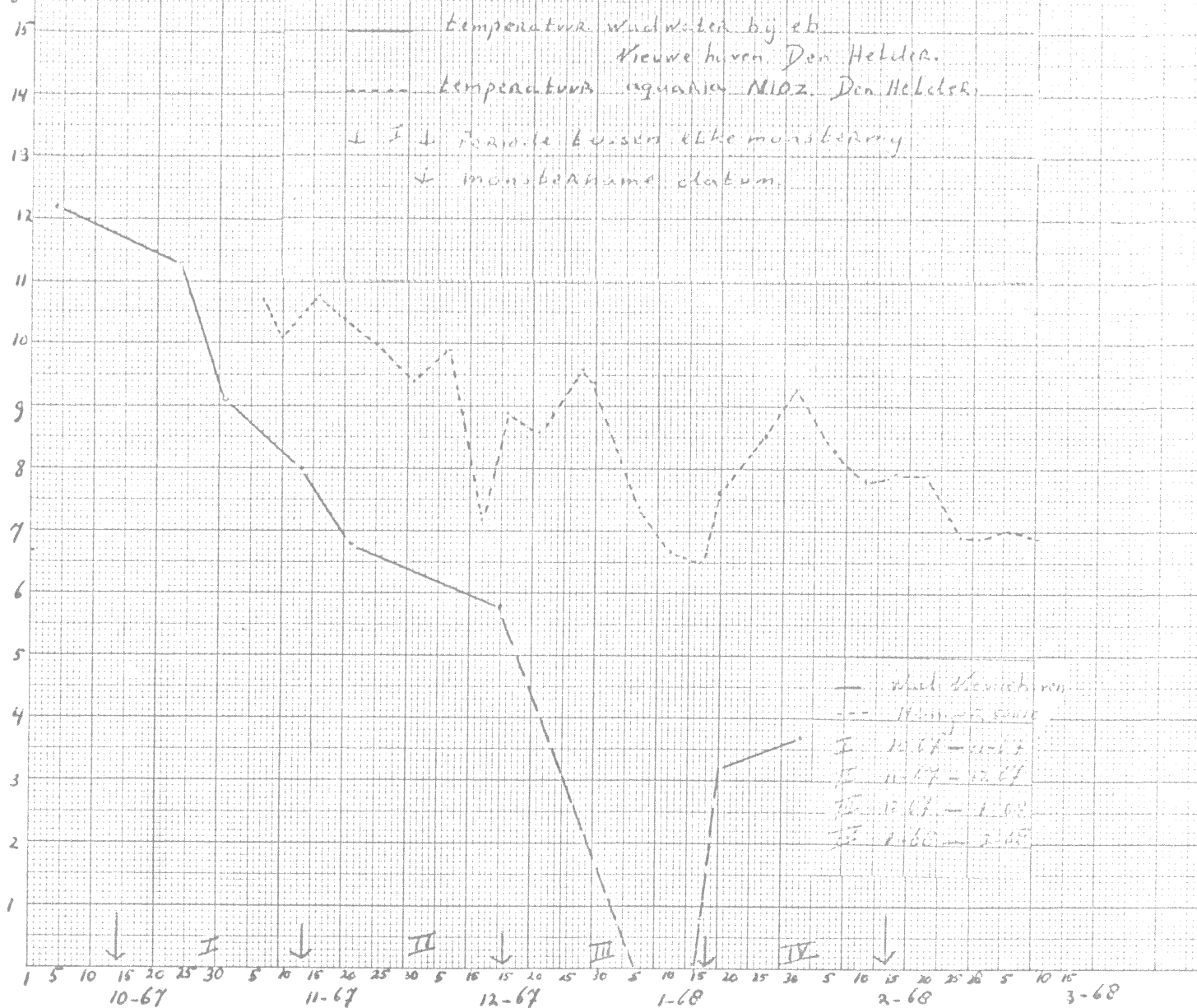


Fig 7B Gewichtsafname per maand, in % van gewicht in 67

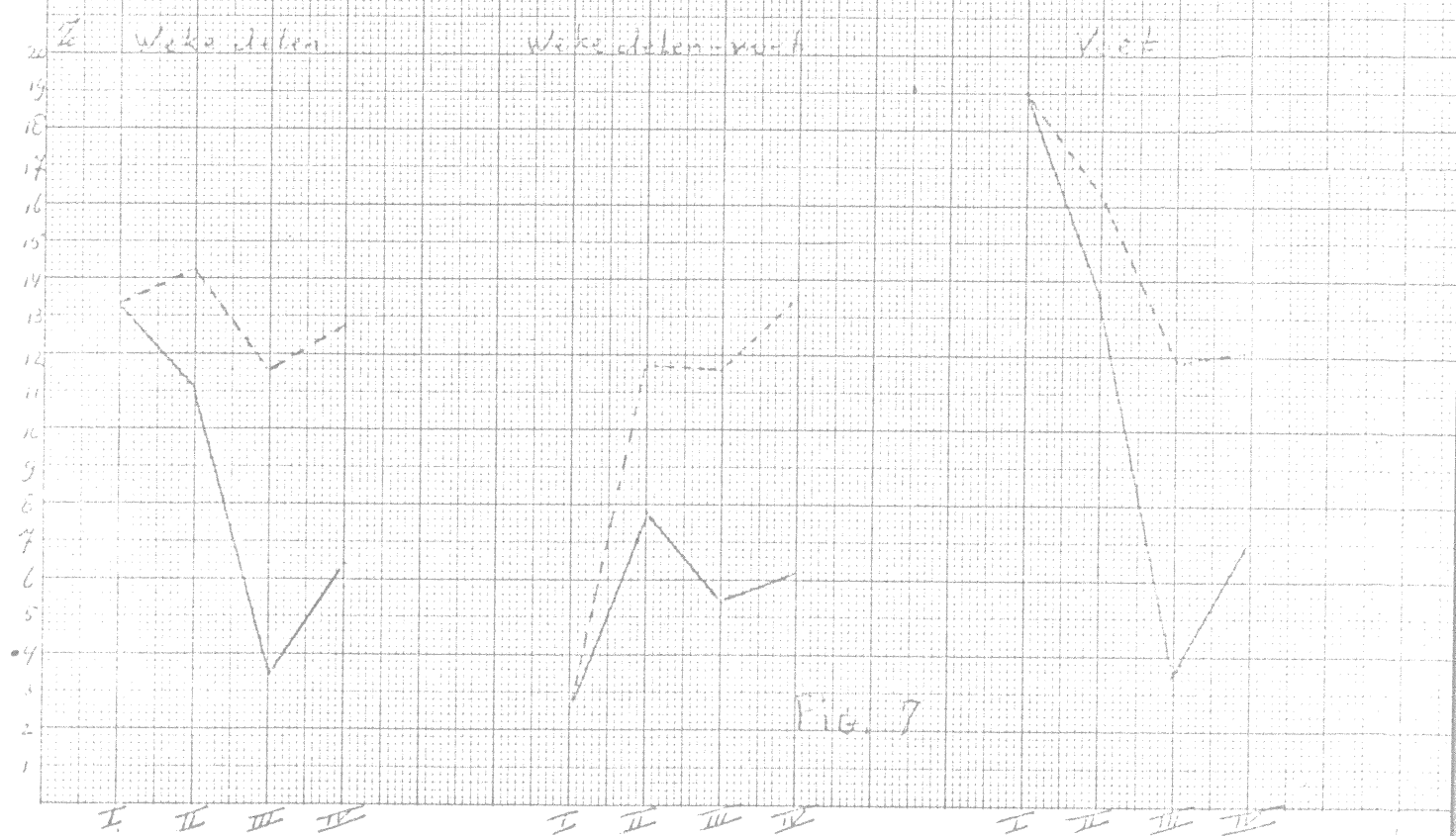


Fig. 7

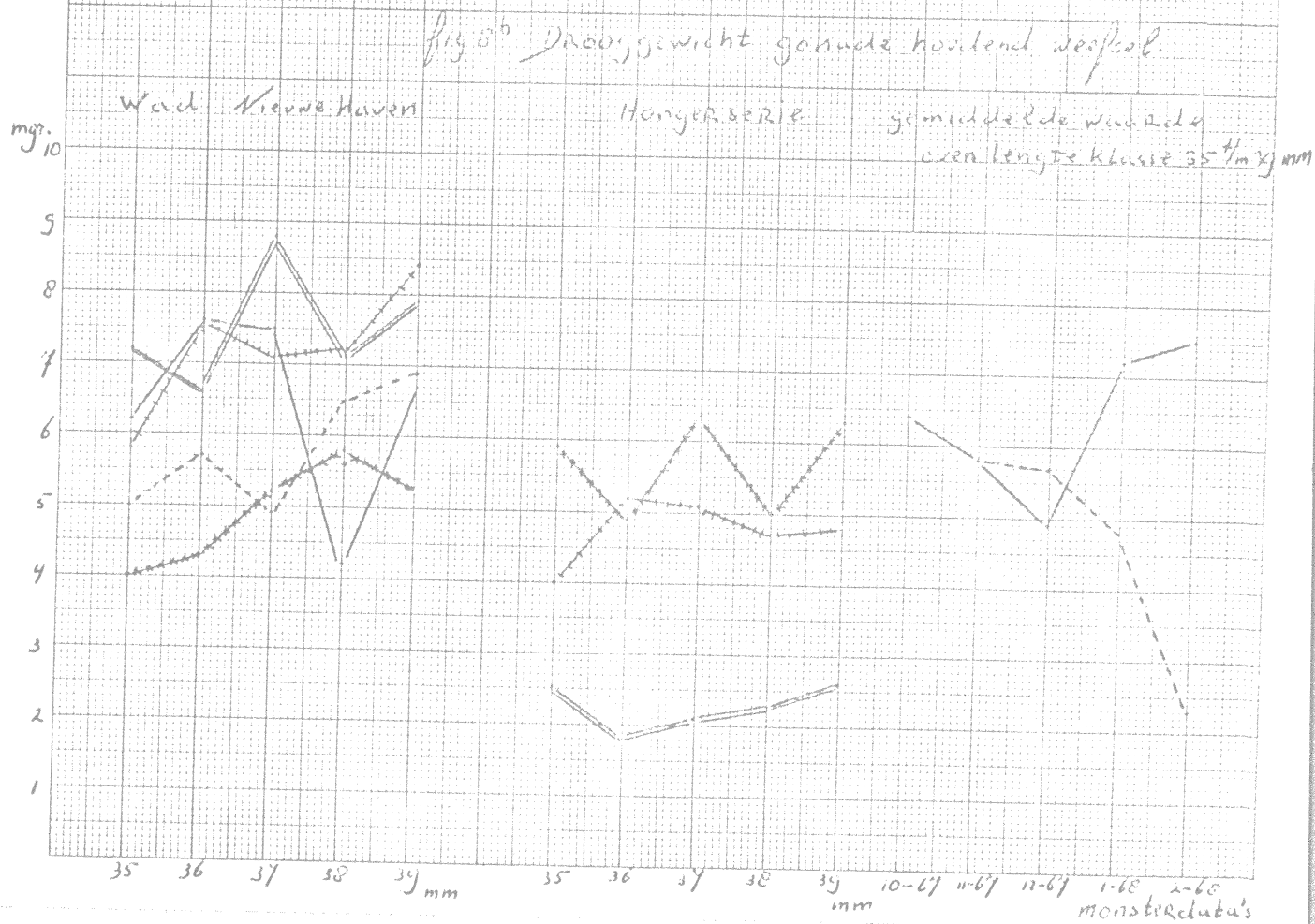
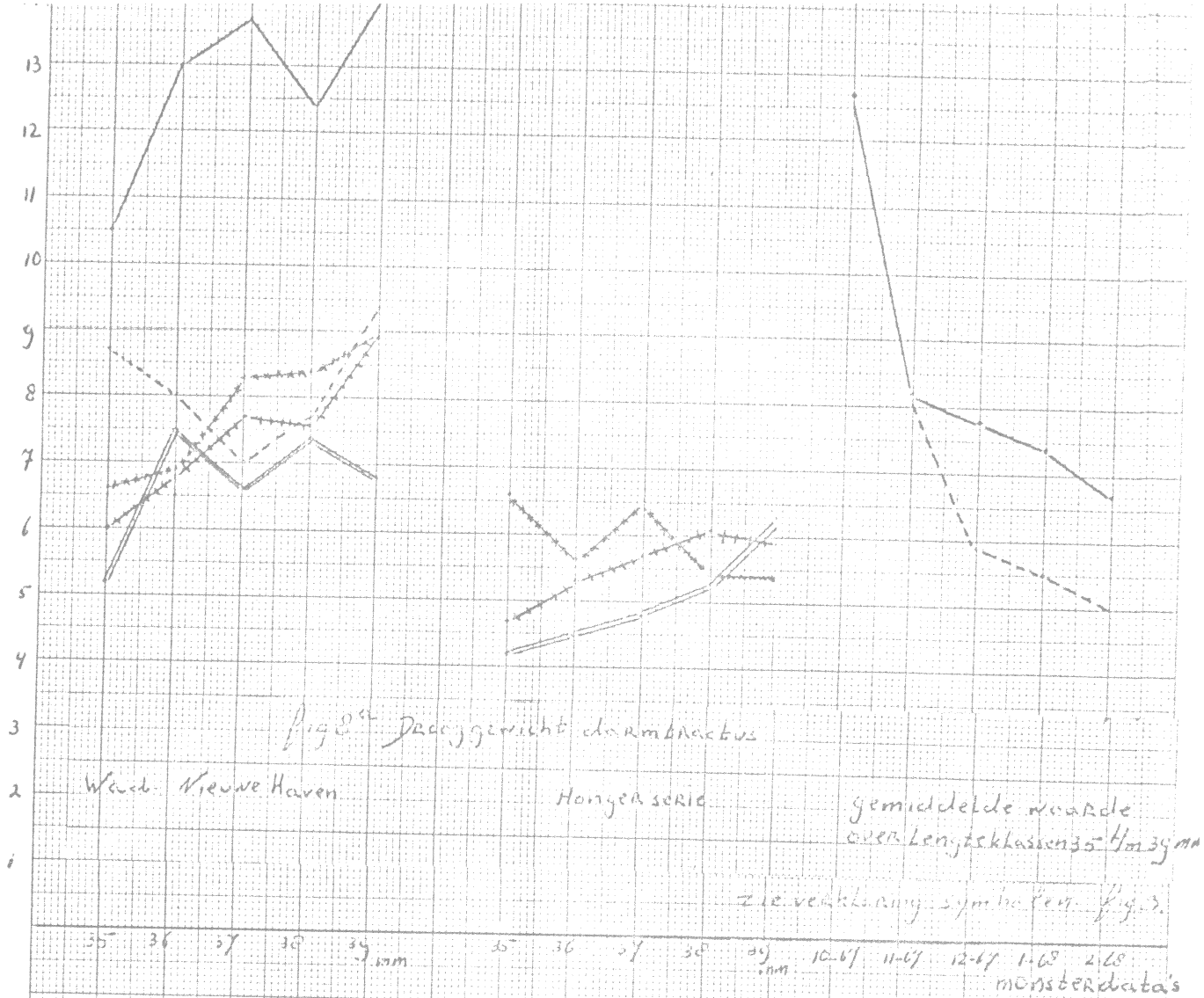


fig 9a

als gew. weke delen / als gew. weke delen

fig 9b

als gew. schelp / als gew. voet

fig 9c

als gew. schelp / als gew. weke delen voet

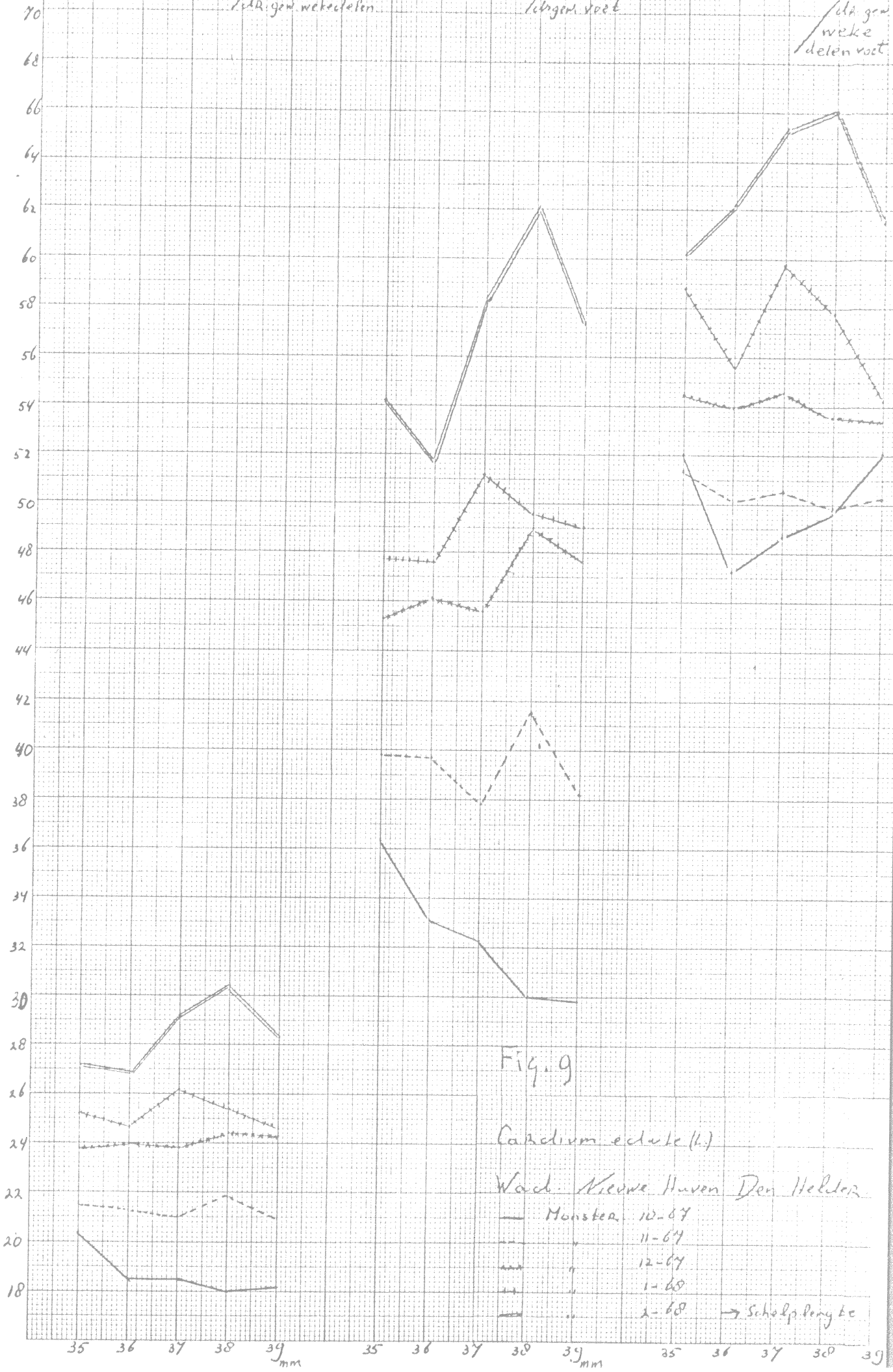


Fig. 9

Caridium edule (L.)

Wach. Kieuwe Haven Den Helder.

- Monster 10-67
- - - " 11-67
- ... " 12-67
- ... " 1-68
- ... " 2-68 → Schelp lengte

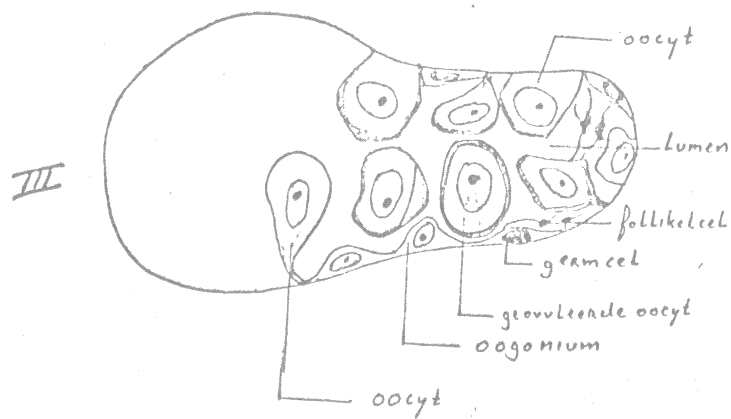
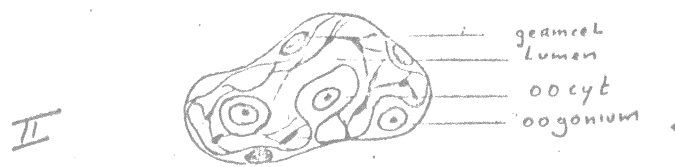
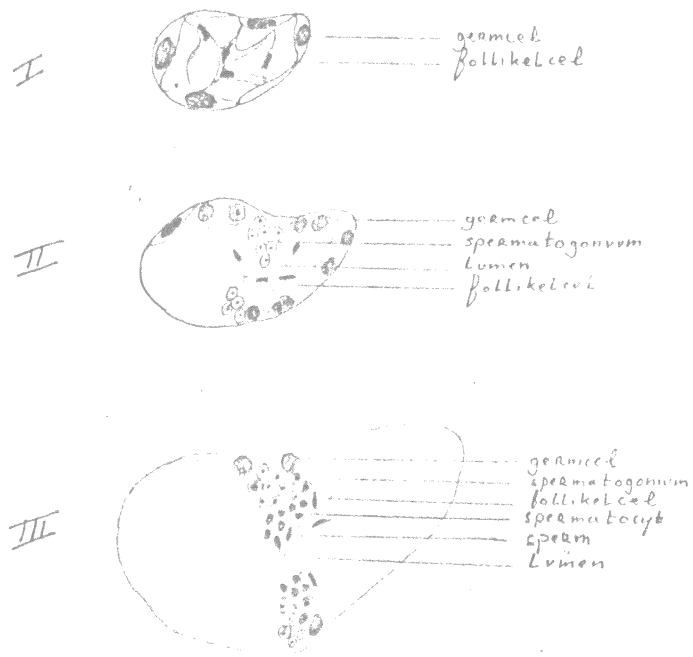


fig 10
De ontwikkeling van de ovaria
v. *Caecium ecluda* L.
van sept. t/m febr.



B'g II

De ontwikkeling van de testis
v. Cardium echute l.
van sept 1/m febr.