

Bijzondere (proef)dieren , deel 2a: Tweekleppige weekdieren

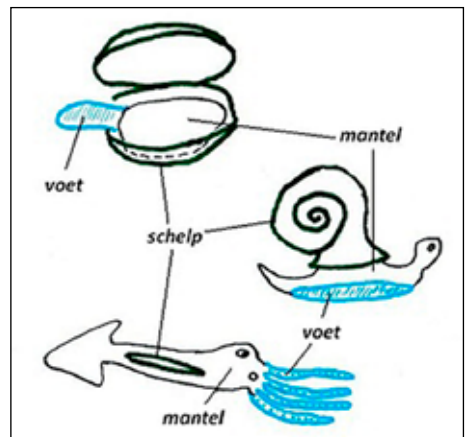
Algemene informatie m.b.t. weekdieren en
biologie van tweekleppigen

Hein van Lith

Afdeling Dierenwelzijn & Proefdierkunde, Departement Dier in Wetenschap en
Maatschappij, Faculteit Diergeneeskunde, Universiteit Utrecht.

Inleiding

Er zijn verschillende onderzoekers die weekdieren, welke tot de ongewervelden behoren, als proefdieren gebruiken. Men noemt ze ook wel schelpdieren, maar heel correct is dat niet, omdat er ook tal van weekdieren zijn die geen (zichtbare) schelp bezitten (Afb. 1). Zo heeft de Amsterdamse Vrije Universiteit jarenlang multidisciplinair neurobiologisch onderzoek met de poelslak (*Lymnaea stagnalis*) gedaan (1) (Afb. 2a) en bij Nobelprijswinnaar prof. dr. E.R. Kandel (Nobelprijs in 2000) staat de Californische zeehaas (*Aplysia californica*) - ook een weekdier - centraal (2) (Afb. 2b). Beide diersoorten, waarvoor zelfs inteeltlijnen bestaan, behoren tot de klasse van de Gastropoda (slakken of buikpotige weekdieren). De klasse van Cephalopoda (koppotige weekdieren,



Afbeelding 1. De verschillende weekdieren hebben drie dingen met elkaar gemeen: een voet, een schelp en een mantel.

bijvoorbeeld de inktvis *Octopus vulgaris*, de gewone achtarm, ook wel kraak of gewone octopus genoemd) levert modellen voor neurofysiologisch onderzoek (3). Paul de Octopus (Afb. 2c) was een bijzonder intelligent exemplaar, want het dier wist zelfs de winnaar van de WK 2010 finale wedstrijd (Nederland – Spanje) juist te voorspellen! Met behulp van zoet- en zoutwater tweekleppigen (*Bivalvia*) – een andere klasse van de weekdieren – wordt o.a. onderzoek naar de kwaliteit van oppervlakte- en zeewater gedaan, bijvoorbeeld met de exoot *Dreissena polymorpha* (de driehoeksmossel, Afb. 2d). Geen van de diersoorten van de stam van de weekdieren vallen thans onder de reikwijdte van de Wet op dierproeven. Echter, het expertpanel van de European Food Safety Authority (EFSA) heeft o.a. geadviseerd de klasse van de Cephalopoda dezelfde bescherming te geven als de gewervelden en dus op te nemen in de herziene EU-Richtlijn 86/609/EEG. Dat is inderdaad gebeurd (zie Directive 2010/63/EU; <http://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=OJ:L:2010:276:0033:0079:en:PDF>) en betekent dat »



2a



2b



2c



2d



2e

Afbeelding 2. Enkele weekdieren die als proefdier fungeren.

(a) Poelstak, *Lymnaea stagnalis*.

(b) Californische zeehaas, *Aplysia californica*.

(c) Gewone octopus ('Paul'), *Octopus vulgaris*.

(d) Driehoeksmossel, *Dreissena polymorpha*.

(e) Blauwe zeemossel, *Mytilus edulus*.

de Cephalopoda ook onder de werkingssfeer van de Wet op dierproeven zullen gaan vallen. Zesentwintig jaar geleden, toen ik nog biologiestudent was, heb ik de blauwe zeemossel (*Mytilus edulus*) – ook wel bekend als de gewone of eetbare mossel (Afb. 2e) – als diermodel voor toxicologische en fysiologische experimenten gebruikt. Tegenwoordig werk ik hoofdzakelijk met muizen, maar ik heb nog steeds een zwak voor de tweekleppige weekdieren. In de herfst struin ik met mijn kinderen ieder jaar weer de net geschoonde sloten af op zoek naar zoetwatermosselen (Afb. 3).

Omdat de tweekleppige schelpdieren mij zo intrigeren gaat aflevering 2 (= de delen 2a en 2b) van de serie 'Bijzondere (proef)dieren' over deze ongewervelde klasse van dieren. In dit deel (2a) zal enige algemene informatie omtrent weekdieren gegeven worden en wordt tevens summier ingegaan op de biologie van de tweekleppigen. In deel 2b wordt het gebruik van tweekleppigen als model organismen en als testdieren in bio-essay's besproken.

Ter informatie, volgens het Nederlands Soortenregister (<http://www.nederlandsesoorten.nl>) komen er in ons land 124 verschillende soorten tweekleppigen voor, waarvan er 78 inheems zijn. Van die 124 komen 29 soorten tweekleppigen in zoetwater voor (<http://www.ecomare.nl/ecomare-encyclopedie/organismen/>



Afbeelding 3. Zoetwatermossel

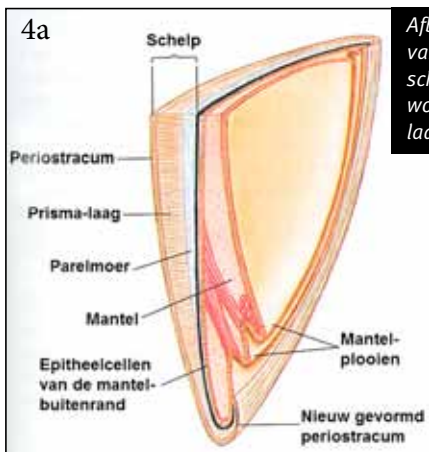
dieren/ongewervelde-dieren/weekdieren/tweekleppigen-algemeen/zoetwatermosselen/). Op de site van de Stichting Anemoon is informatie over tweekleppige weekdiersoorten, welke in de Nederlandse kustwateren kunnen worden aangetroffen, te vinden (<http://www.anemoon.org/anemoon/soortinformatie/tweekleppigen>).

Weekdieren

De Latijnse naam voor de weekdieren is Mollusca (mollusken). Deze naam is afgeleid van het Latijnse 'mollis' dat overeenkomt met het Griekse 'malacos' (μαλακός) en 'zacht of week' betekent. De organismen die met deze naam worden aangeduid hebben namelijk een heel week lichaam, dat verschillend van vorm kan zijn. Het is om hun zachte vlees en betrekkelijk grote afmetingen dat ze, meer dan andere ongewervelde dieren, door de mens worden gegeten (4). Veel mensen verzamelen en bestuderen weekdieren om uiteenlopende redenen. De leer van de weekdieren noemen we malacologie. Sinds 1934 verenigt de Nederlandse Malacologische Vereniging (NMV) amateur- en beroeps malacologen. Meer informatie over deze vereniging is te vinden op <http://www.spirula.nl/>

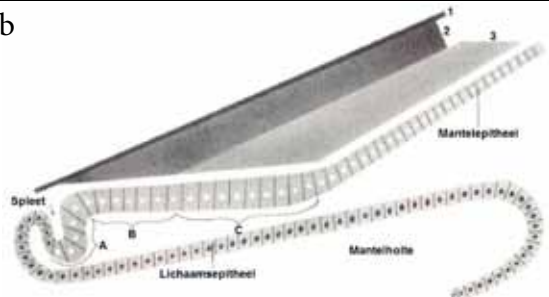
De stam der weekdieren is na de geleedpotigen (Arthropoda) de soortenrijkste stam van het dierenrijk. Hoewel niemand daadwerkelijk alle soorten heeft kunnen tellen, wordt algemeen aangenomen, dat op aarde tenminste 100.000 soorten weekdieren leven die in de meest uiteenlopende milieus voorkomen: van het duister in de diepzetroggen tot de blakerende zonnehitte in de woestijn; van het hete water in warmwaterbronnen tot op een hoogte van 4000 m op de koude hellingen van de Himalaya (5). Het verzamelen van schelpen is al van oudsher populair geweest (sieraad, betalingsmiddel, muziekinstrument, vorm van natuurbeleving, etc.) (4). Het gevolg hiervan is, dat de weekdieren taxonomisch een van de beter bekende diergroepen vormen, naast zoogdieren, vogels en vele groepen der insecten.

Het belangrijkste kenmerk van weekdieren is, dat ze bijna allemaal in het bezit zijn van een schelp (Afb. 1), welke gevormd wordt door een plooi van de lichaamswand, de mantel (Afb. 4a). De schelp bestaat gewoonlijk uit drie (soms vier) verschillende lagen, die elk worden afgescheiden door een bepaalde zone van de mantelrand en van de mantel. De uitbreiding van de schelp gedurende de groei gebeurt steeds in dezelfde volgorde namelijk van buiten naar binnen. Eerst wordt een hoornlaag, het periostracum gevormd. De cellen in de bodem en de binnenwand van de spleet in de mantelrand produceren het hiertoe benodigde conchioline (Afb. 4b, zone A), een eiwit dat aan chitine verwant is, het hoofdbestanddeel van het pantser van insecten en schaaldieren. Daarna wordt de buitenste kristallijne laag gevormd, dat is de zogenaamde prismalaag. Het materiaal hiertoe wordt afgezet door de cellen van de mantelrand (Afb 4b, zone B), gelegen juist binnen deze spleet. Daarna wordt de binnenste kristallijne laag gevormd, dat



Afbeelding 4. Schelp en mantel. (a) Schematische verticale doorsnede van de schelp en mantel van een tweekleppige. (b) Vorming van de schelp. In zone A wordt het periostracum (1) afgescheiden. In zone B wordt de prismalaag (2) afgescheiden. In zone C wordt de porseleinlaag (3) afgescheiden.

4b



is de porseleinlaag of eventueel de parelmoerlaag. Het materiaal wordt geproduceerd door de cellen in een strook van de mantel grenzend aan de mantelrand (Afb. 4b, zone C). Hiermee is de toename van de schelp voor een bepaalde fase voltooid. Een dergelijke uitbreiding gebeurt gewoonlijk eenmaal per etmaal of eenmaal per watergetijde. De vroegere schelptrand blijft als een groeilijn zichtbaar aan de schelp. Het groeiproces wordt sterk beïnvloed door externe oorzaken zoals seizoeninvloeden of de beschikbare hoeveelheid voedsel. In de winter groeit de schelp minder dan in de zomer, daardoor ontstaan er smalle en brede groei banden. Hieraan kun je zien hoe oud de schelp is; schelpen hebben dus net als bomen jaarringen.

Tussen mantel en lichaam vinden we meestal een meer of minder grote ruimte, de mantelholte. Deze holte kan het mogelijk maken dat het dier zich in zijn schelp terugtrekt. De ventrale lichaamswand bestaat uit een gespierd voortbewegingsorgaan, de voet; verder zien we aan het molluskenlichaam meestal een kop en een ingewandszak. In de pharynx (slok darmhoofd) van de meeste weekdieren vinden we een hoornachtige rasp, de radula (rasptong). Hoewel de meeste weekdieren vrijwel alle bovengenoemde eigenschappen met elkaar gemeen hebben, zijn er toch zoveel onderlinge verschillen, dat een onderverdeling van de stam in een aantal aparte klassen gerechtvaardigd is (5).

Biologie van de tweekleppige weekdieren (6)

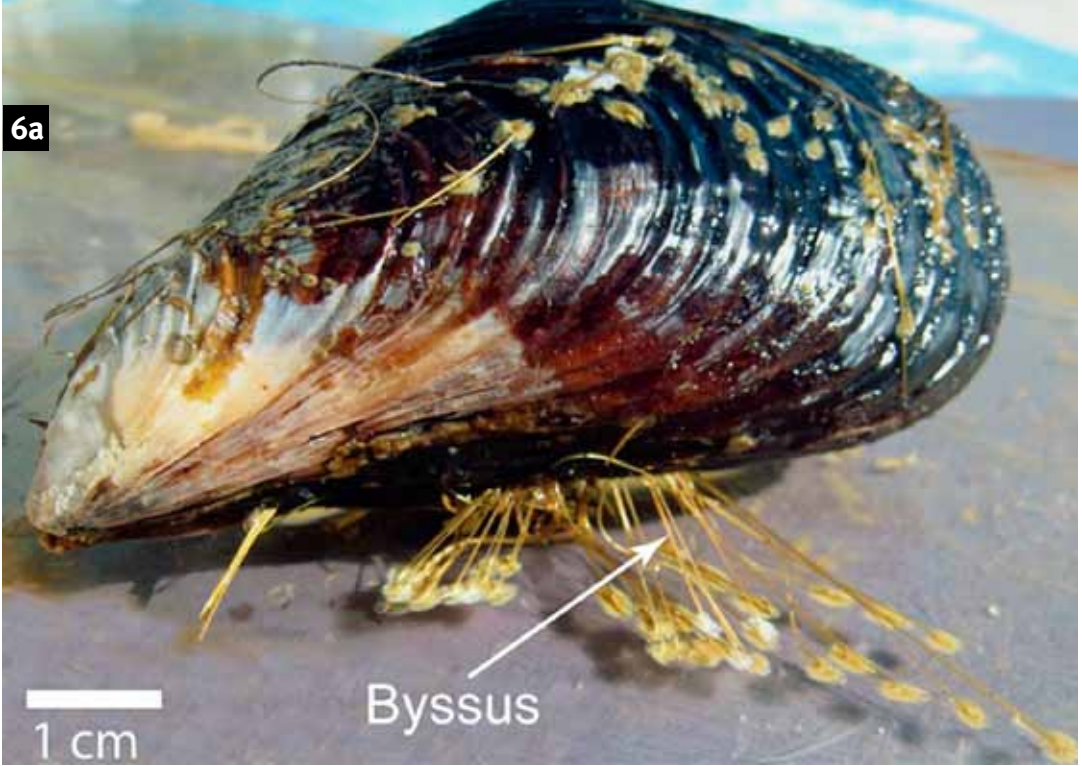
Van de acht klassen die samen de stam van de weekdieren vormen (Afb. 5) komt er in aflevering 2 (= de delen 2a en 2b) van de serie 'Bijzondere (proef)dieren' dus slechts één uitgebreid ter sprake: de tweekleppigen (Bivalvia). Vroeger werd deze klasse ook wel aangeduid als de Lamellibranchia (plaatkieuwigen), de Pelecypoda (bijlvoetigen) of de Acephala (koplozen).

Stam	Weekdieren (Mollusca)
Klasse	Caudofoveata (schildvoetigen)
Klasse	Aplacophora (plaatloze stekelweekdieren)
Klasse	Polyplacophora (keverslakken, weekdieren met verscheidene kalkplaten) - 800 tot 1000 soorten
Klasse	Monoplacophora (mutsdraggers)
Klasse	Bivalvia (tweekleppigen) - ongeveer 15.000 soorten
Klasse	Scaphopoda (tandschelpen of stoottanden) - ongeveer 350 soorten
Klasse	Gastropoda (slakken of buikpotigen) - ongeveer 90.000 bekende soorten
Klasse	Cephalopoda (inktvisen of koppotigen) - ongeveer 750 soorten

Afbeelding 5. Onderverdeling van de weekdieren in acht klassen.

De tweekleppigen zijn uitsluitend aquatisch; zij omvatten zowel mariene als zoetwatervormen. Nochtans kunnen sommigen, bijvoorbeeld de mosselen, voor korte periodes buiten het water overleven door hun kleppen te sluiten (7). Epifauna ('bovenop dieren') is in de biologie de naam voor in het zoute of zoete water levende dieren die geassocieerd zijn met een harde ondergrond. Veel tot de epifauna behorende dieren hebben een vastzittende levenswijze. Sommige tweekleppigen zijn ook 'epifaunal'. Zij maken zich aan substraten in het water vast door middel van zogenaamde 'byssusdraden' (een bundel vezels van een kleverig hoornachtig organisch materiaal, dat wordt afgescheiden door de byssusklier in de voet en uithardt in water; Afb. 6a), of door zich met één van beide kleppen aan de ondergrond vast te metselen (Afb. 6b). Anderen zijn 'infaunal' (tegenover epifauna staat min of meer infauna): zij begraven zich in zand of andere sedimenten; deze vormen hebben typisch een sterk gravende voet, bijvoorbeeld de strandgaper (Afb. 6c). Sommige tweekleppigen, zoals de Jakobsmantel, kunnen min of meer zwemmen (Afb. 6d). Tweekleppigen kunnen in grootte variëren van twee millimeter tot anderhalve meter. De doopvontschelp (*Tridacna gigas*) bijvoorbeeld is het grootste thans levende tweekleppige weekdier (Afb. 7). De lengte van de schelp is meer dan anderhalve meter en het dier kan rond de 250 kilo zwaar worden.

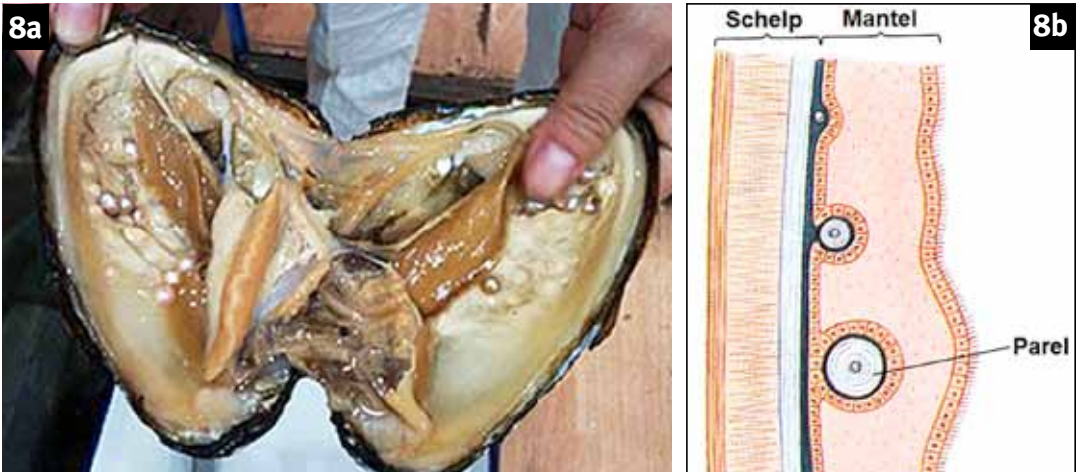
Zoals de naam tweekleppigen al aanduidt, bestaat de schelp van de Bivalvia - die het hele dier omgeeft - uit twee kleppen. De kleppen kunnen identiek zijn (*gelijkkleppig*) of ongelijk (*onge-*



Afbeelding 6. Epifaunal - (a) en (b), infaunal - (c) en vrijlevende - (d) tweekleppigen. (a) Blauwe zeemossel, *Mytilus edulis*. (b) Gewone oester, *Ostrea edulis*. (c) Strandgaper, *Mya arenaria*. (d) Jakobsmantel, *Pecten jacobaeus*.

Afbeelding 7. Doopvontschelp, *Tridacna gigas*.

»

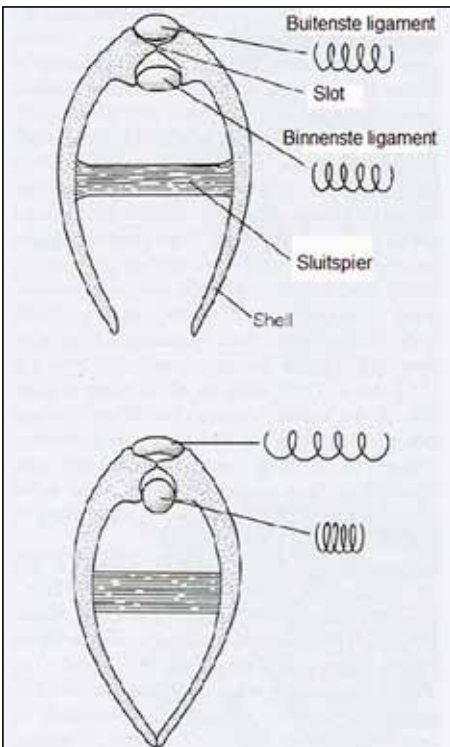


Afbeelding 8. (a) Opengemaakte oester/mossel (*Hyriopsis cumingi*) met pears. (b) Vorming van een parel als gevolg van de aanwezigheid van een zandkorrel of een parasiet.

lijkkleppig). Als de umbo (de bolle top van de klep) zich op de middellijn van de schelp bevindt, worden de kleppen *gelijkzijdig* genoemd. Bevindt de umbo zich voor of achter de middellijn, dan is de schelp *ongelijkzijdig*.

Er is reeds vermeld dat de schelp uit een buitenste hoornlaag bestaat die het daaronder liggende kalkgedeelte tegen slijtage en oplossing beschermt. Onder deze hoornlaag ligt een laag van regelmatige kalkprisma's waaruit de grootste dikte van de schelp bestaat. De binnenste laag, eveneens

van kalk, is het paelmoer, dat overigens niet altijd aanwezig is. Zandkorrels en sommige parasieten kunnen het weefsel zo prikkelen dat er paelmoer om wordt afgezet. Zo ontstaan pears (Afb. 8). De twee kleppen worden bij elkaar gehouden door middel van een scharnier (ook wel slot genoemd) en een hoornachtige elastische band: de slotband of ligament. De bouw van het slot is bij elke soort anders. Gewoonlijk bestaat het slot – in feite een scharnier van kalk - uit een aantal slottanden die in elkaar passen. De slotband houdt de kleppen open, zolang deze niet door de sluitspiers tegen elkaar worden getrokken (Afb9). De Bivalvia zijn weekdieren met een tweezijdige symmetrie; het hart heeft een kamer en twee boezems. Er zijn twee nieren. De mond heeft geen radula. Op de slokdarm volgen de maag, een lang darmstelsel en een einddarm. Het spijsverteringsorgaan van de tweekleppigen is de hepatopancreas of middendarmklier. De functie ervan lijkt in vele opzichten op die van zowel de lever als de alvleesklier bij de gewervelde dieren. Bij de tweekleppigen wordt door de middendarmklier enzymen afgescheiden en in de maag geloosd. De kop van een dier is (anatomisch gezien) het bovenste of voorste gedeelte van het lichaam dat meestal de hersenen, de ogen, oren, neus en mond bevat. De kop zorgt hiermee voor zintuigen als zien, horen, evenwicht, proeven en ruiken. Sommige ongewervelde dieren hebben geen kop, maar veel tweezijdig symmetrische soorten, waaronder veel weekdieren, hebben wel een kop. Dieren van de klasse van de Cephalopoda (koppotige weekdieren) hebben bijvoorbeeld een duidelijke kop met twee goed ontwikkelde ogen, die bij een

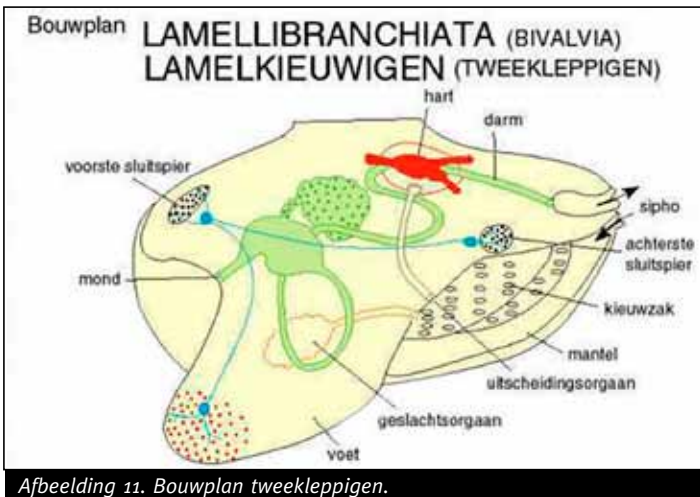


Afbeelding 9. Schematische weergave van het openen en sluiten van de schelpen van een tweekleppige.



Afbeelding 10. 'Ogen' op de mantelrand: lichtgevoelige puntjes op de mantelrand waarmee tweekleppigen kunnen 'zien'.

aantal soorten overeenkomsten vertonen met die van zoogdieren. De tweekleppige weekdieren daarentegen hebben geen kop. De mantelrand – het gedeelte van het lichaam dat het meest met de buitenwereld in contact staat – heeft een aantal functies overgenomen die normaliter in de kop te vinden zijn: ogen aan de rand van de mantel (Afb. 10), alsmede statocysten (evenwichtorganen). Er zijn twee, min of meer lange sifo's (uitlaten) die als in- en uitstromingsopening dienen. De tweekleppigen bezitten de grootste mantelholte van alle weekdieren. In deze mantelholte vinden we veelal grote kieuwen, die niet alleen een ademhalingsfunctie hebben, doch ook een voedingsfunctie. Het water waarin voedseldiertjes en -deeltjes (voornamelijk plankton) zweven, strijkt langs de kieuwen, die dat voedsel uitzeven en naar de mondopening voeren. Ook de zuurstofaanvoer is hierdoor geregeld (Afb. 11).



Afbeelding 11. Bouwplan tweekleppigen.

Het is mogelijk de Bivalvia in onderklassen te verdelen, afgaande op de vorm, de plaatsing en de ontwikkeling van de kieuwen, de bouw van het slot en de sluitspiers. Geologen en paleontologen gebruiken voor de indeling, bij gebrek aan weke delen, de vorm van de schelp en vooral de bouw van het ligament tussen de twee kleppen. Over de onderverdeling van deze klasse van de weekdieren is nogal wat onenigheid geweest. Bieler en Mikkelsen hebben in 2006 een fraai overzicht van de onderverdeling van de Bivalvia gegeven (8).

Samenvattend

Tweekleppigen zijn (schelp)dieren die behoren tot de stam van de weekdieren en zich beschermen tussen twee ongeveer even grote schelpkleppen. Bekende soorten zijn mossel en oester. Tweekleppigen worden door de mens voor verschillende doeleinden gebruikt. Ze dienen bijvoorbeeld als voedsel, maar kunnen ook als proefdier fungeren, waarover meer in deel b van aflevering 2 van de serie 'Bijzondere (proef)dieren'.

»

Spreekwoord

Hij is zo gesloten als een oester = Hij doet zijn mond niet open en kan een geheim bewaren.

Literatuur

1. Feng Z-P, Zhang Z, van Kesteren RE, Straub VA, van Nierop P, Jin K, Nejatbakhsh N, Goldberg JI, Spencer GE, Yeoman MS, Wildering W, Coorssen JR, Croll RP, Buck LT, Syed NI, Smit AB (2009). Transcriptome analysis of the central nervous system of the mollusk *Lymnaea stagnalis*. *BMC Genomics* 10:451 (doi: 10.1186/1471-2164/10/451)
2. Kandel ER (2011). The biology of memory: a forty-year perspective. *The Journal of Neuroscience* 29: 12748-12756 (doi:10.1523/JNEUROSCI.3958-09.2009)
3. Moltschanivskiy NA, Hall K, Lipinski MR, Marian JEAR, Nishiguchi M, Sakai M, Shulman DJ, Sinclair B, Sinn DL, Staudinger M, van Gelderen R, Villanueva R, Warnke K (2007). Ethical and welfare considerations when using cephalopods as experimental animals. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 17: 455-476 (doi: 10.1007/s11160-007-9056-8)
4. Lakshmi SA (2011). Wonder mollusks and their utilities. *International Journal of Pharmaceutical Sciences Review and Research* 6: 30-33
5. Haszprunar G, Wanninger A (2012). Molluscs. *Current Biology* 22: R510-R514 (doi: 10.1016/j.cub.2012.05.039)
6. Gosling E (2003). Bivalve molluscs – Biology, Ecology and Culture. Fishing News Books, a division of Blackwell Publishing, Oxford, UK
7. Zandee DI, Holwerda DA, Kluytmans JH, de Zwaan A (1986). Metabolic adaptations to environmental anoxia in the intertidal bivalve mollusc *Mytilus edulis* L. *Netherlands Journal of Zoology* 36: 322-343
8. Bieler R, Mikkelsen PM (2006). Bivalvia – a look at the branches. *Zoological Journal of the Linnean Society* 148: 223-235

«

eXperts to quality

BIOXPERT

Helpt, adviseert en ondersteunt u bij uw in-vivo onderzoek.

info@BioXpert.nl
www.BioXpert.nl



In house services

- Colony management
- Contract research
- Consultancy
- Cryopreservatie
- Rederivatie
- Chirurgische services
- Biologische producten
- en meer...