

VARIATIE IN VOORTPLANTINGSSTRATEGIËN IN HET OVOVIVIPARE GENUS *LAVIGERIA* (GASTROPODA: THIARIDAE) UIT HET TANGANYIKAMEER, OOST AFRIKA

door

I. Kingma & E. Michel

De grote meren in de oost Afrikaanse Rift Valley (het Victoria-, Tanganyika- en Malawimeer) zijn elk beroemd om hun unieke fauna. Deze drie meren hebben endemische 'soorten zwermen' (species flocks). In het Victoriameer en het Malawimeer lijken deze zwermen zich grotendeels te beperken tot de groep van de cichliden (vissen). In het Tanganyikameer breiden deze zwermen zich echter naast de cichliden uit over een aantal invertebrate taxa (Coulter, 1991).

Een voorbeeld hiervan zijn de Gastropoda: 80% van de in het meer gevonden soorten is endemisch. De familie Thiaridae vertoont de meeste van die variatie. Het ovovivipare genus *Lavigeria* is het meest voorkomende genus en tegelijkertijd het meest variabel (Michel, 1995). De soortendiversiteit wordt geschat op 20 of meer endemische soorten (Michel & Todd, in prep.). De vaak sympatrisch levende soorten vertonen veel morphologische en genetische variatie maar zijn phylogenetisch nauw verwant (Michel, 1995; Michel, in press; Michel & Todd, in prep.).

In juli en augustus 1999 hebben wij in en rond de Kigoma Baai (Tanzania) getracht de voortplantingsstrategieën van zeven *Lavigeria*-soorten te kwantificeren. In dit artikel bespreken we de gevonden verschillen in legsel- en embryogrootte van de soorten. Dit artikel is het eerste in een serie verslagen over onze bevindingen.

Er worden drie vragen besproken:

- 1) Zijn er verschillen in voortplantingsstrategieën tussen de soorten? Deze verschillen kunnen zich op 3 manieren uiten:
 - a) verschillen in legselgrootte
 - b) verschillen in embryogrootte
 - c) variatie in de ontwikkeling van een legsel
- 2) Zijn er verschillen binnen een soort die zijn gerelateerd aan de vindplaats; hebben verschillende populaties van een soort verschillende voortplantingsstrategieën?
- 3) Is er een wisselwerking (trade-off) tussen legselgrootte en de grootte van de embryo, zowel tussen als binnen de soorten?

Materiaal en methode

Vindplaatsen

Hier presenteren we analyses over verschillen in legsel- en embryogrootte tussen zeven vaak sympatrisch levende *Lavigeria*-soorten, verzameld middels snorkelen en duiken, op drie locaties. De meeste *Lavigeria*-soorten hebben de kern van hun verspreiding tussen de 0 en 20 meter. Verzamelplaatsen kozen we uit vanwege hun uiterlijke verschillen en geografische afstand. Dit is gedaan om twee redenen. Ten eerste omdat op uiterlijk verschillende plaatsen, verschillende soorten voorkomen en ten tweede omdat we wilden weten of verschillende omstandigheden populaties van een soort konden beïnvloeden. We verzamelden op de volgende locaties:

- 1) Hilltop Baai is een deel van de baai van Kigoma. Rioolwater en geïrodeerde sedimenten afkomstig uit Kigoma (stad) maken het water hier rijk aan nutriënten, wat resulteert in een dikke bedekking met algen op de rotsen en stenen. De baai is ondiep tot aan de monding waar de Kigoma Bounding Fault begint. Aan de noord- en zuidkant bestaat het substraat uit een mix van stenen en zand. Noord- en zuidkant worden gescheiden door een zandstrand. We verzamelden in het ondiepe deel van de baai van het oppervlak tot 5 meter.

- 2) Vijf kilometer ten zuiden van Kigoma ligt een kleine baai die bekend staat als Jacobsen's Baai. De enige menselijke invloed in dit gebied bestaat uit landbouw. Er zijn 2 kleine zandstrandjes die de kustlijn (hier bestaand uit rotsen) opsplitsen. De soortensamenstelling van de Gastropoda verschilde sterk tussen de gebieden ten noorden en ten zuiden van de stranden (Baraka, 1999). De algenbedekking is hier dun en er hoopt zich weinig sediment op de rotsen op. De zijden van de baai lopen zeer steil af en bestaan uit grote rotsen. Dit zijn de enige plaatsen waar we bij het verzamelen konden duiken. Dit stelde ons in staat te verzamelen van 1 tot 18 m.
- 3) We hadden het geluk op 2 plaatsen in het Gombe Stream National Park te kunnen verzamelen. Dit park, dat ongeveer 50 km ten noorden van Kigoma ligt, is één van de gebieden rond het meer die het minst beïnvloed zijn door menselijk handelen. Hier verzamelden wij in een kleine ondiepe baai aan de noordkant van het park in water van 0 tot 4 m en aan de zuidkant van het park in water van 2 tot 6 m. Het substraat bestond uit stenen en rotsen met een dunne laag algenbegroeiing.

Soorten

Deze studie omvat de volgende zeven soorten afkomstig van de genoemde vindplaatsen. Open nomenclatuur wordt gebruikt voor soorten waarvan de taxonomie momenteel herzien wordt (Michel & Todd, in prep.; letters corresponderen met West et al., submitted).

Lavigeria coronata Bourguignat, 1888

n=60

Tot in de zomer van 1998 een grote populatie van deze soort aan de zuidkant van Jacobsen's Baai werd ontdekt ging men er van uit dat deze soort uitgestorven was. Dit is de grootste *Lavigeria*-soort in het Tanganyikameer (lengte volwassen vrouwtjes: 25.0-35.0 mm) met een in hoge mate versterkte schelp. De eieren zijn groen. In Jacobsen's Baai verzamelden we deze soort van 2-18 m. In Jacobsen's Baai deelt de soort het habitat met *L. grandis* en *L. nassa*.

Lavigeria grandis (Smith, 1881)

n=60

Deze soort komt in het gehele meer voor en vertoont een sterke locale variatie (Michel & Hinkley, in prep.). Rond Kigoma verzamelden wij in Jacobsen's Baai en aan de noordkant van Gombe Stream National Park. Zoals de naam al impliceert is dit een grote soort (lengte volwassen vrouwtjes in Kigoma: 22.8-31.2 mm) hoewel individuen die in Gombe gevangen werden significant kleiner zijn (16.4-25.5 mm) (Michel & Hinkley, in prep.). De eieren zijn groen. In Jacobsen's Baai leefde deze soort sympatrisch met *L. coronata* en *L. nassa* en in Gombe met *L. nassa* en *L. nov. sp.* B. In Jacobsen's Baai verzamelden wij deze soort van 1-10 m en in Gombe van 2-4 m.

Lavigeria nassa (Smith, 1881)

n=78

Ook *L. nassa* komt in het gehele meer voor; wij vonden deze soort op al onze vindplaatsen. Binnen onze selectie is de soort van gemiddelde grootte (lengte volwassen vrouwtjes 11.5-23.4 mm). De eieren zijn groen. In Gombe kunnen de onvolwassen stadia verward worden met volwassen *L. paucicostata*-individueen, maar volwassen *L. nassa* zijn te herkennen aan een donkere band over de schelp (Michel & Todd, in prep.). Deze soort leeft samen met alle andere soorten in deze selectie. De enige plaats waar wij maar een paar individuen van deze soort vonden was in de habitat van *L. coronata* in Jacobsen's Baai. Aan de noordkant van de baai werd de soort algemeen gevonden van 1-15 m. Op de andere vindplaatsen vonden wij hem op alle dieptes waar verzameld werd.

Lavigeria nov. sp. M (Michel & Todd, in prep.)

n=45

Dit is één van de kleinere soorten met een fijn geribbelde schelp (lengte volwassen vrouwtjes 10.2-17.6 mm). De donkerbruine kleur maakt deze soort duidelijk herkenbaar. Ook de jongen zijn een stuk donkerder dan die van andere soorten. De eieren zijn groen. In deze studie werd de soort alleen gevonden in ondiepe delen van de Hilltop Baai van het wateroppervlak tot een diepte van 4 m. De soort leeft daar sympatrisch met *L. nassa* en aan de zuidkant van de baai ook met *L. nov. sp. J*. De dieren komen niet voor op het zand in het midden van de baai.

Lavigeria nov. sp. J (Michel & Todd, in prep.)

n=25

Deze soort (lengte volwassen vrouwtjes 12.5-18.5 mm) is te herkennen aan een ongebruikelijk ribbenpatroon en een conische vorm. De embryo's van deze soort zijn goed te herkennen omdat de dooier lichtgeel is. De soort komt voor in hetzelfde gebied als *L. nov. sp. M*, aan de zuidkant van Hilltop Baai, hoewel deze soort daar geneigd is zich aan steile rotsoppervlakken met een dunne algenbegroeiing te bevestigen. Direct aan het oppervlak kwam deze soort niet voor alleen beneden de drie meter.

Lavigeria paucicostata (Smith, 1881)

n=28

De naam '*paucicostata*' verwijst naar de grove ribben op de schelp van deze soort (lengte volwassen vrouwtjes 11.7-17.7 mm). Eieren zijn lichtgeel. Aan de zuidkant van Gombe Stream National Park is deze soort sympatrisch met *L. nassa*. De soort lijkt op een onvolwassen stadium van genoemde *L. nassa*. Wij verzamelden *L. paucicostata* van 2-6 m.

Lavigeria nov. sp. B (Michel & Todd, in prep.)

n=7

Dit is een bruine soort met smalle ribben op de schelp (lengte volwassen vrouwtjes 13.2-16.3 mm) met groene eieren. De soort leeft sympatrisch met *L. grandis* en *L. nassa* aan de noordkant van Gombe Stream National Park, waar wij de eieren vonden van 0-4 m.

Ontleding

Getracht is de grootste individuen in een populatie te selecteren, aangezien deze studie gericht was op voortplanting van volwassen individuen. Een verdikking van de buitenlip van de schelp duidt in het algemeen op volwassenheid. Veel vrouwtjes zijn echter al volledig reproductief voordat hun buitenlip volledig is verdikt. Daarom hebben we een reeks van de grootste individuen in een populatie verzameld met zowel dunne als dikke lippen, om het begin van seksuele volwassenheid vast te stellen (Kingma & Michel, in prep.). De schelp van ieder individu werd gemeten voor vijf morfometrische variabelen waarna deze voorzichtig werd gebroken zodat het lichaam in zijn geheel verwijderd kon worden.

We konden op basis van uiterlijke kenmerken geen onderscheid maken tussen mannetjes en vrouwtjes, daarom moesten wij beiden openen.

Na opening werd sekse genoteerd en of het individu geparasiteerd werd door trematoden. Dit omdat parasitatie ervoor zorgt dat een vrouwtje geen nakomelingen meer produceert. Van resultaten over sexratio en parasitatie zal verslag worden gedaan in een toekomstig artikel (Kingma & Michel, in prep.).

Het legsel van een *Lavigeria*-vrouwtje bevindt zich in de mantelholte in het daar gelegen oviduct. Als een vrouwtje drachtig bleek te zijn, werd dit orgaan opengesneden en het legsel met een penseel verwijderd om het te tellen en te meten. Tellen gebeurde op een petri-schaaltje met daaronder een 1 mm grit onder een binoculair. Wij onderscheidden vijf ontwikkelingsstadia (Figuur 1) en maten de grootte van elk embryo in ieder stadium.

Analyse

Van legselgrootte en embryogrootte (in elk ontwikkelingsstadium) stelden wij de mediaan en het maximum vast, dit voor iedere soort en iedere populatie. De aldus verkregen data worden hierbij grafisch weergegeven, na analyse in Excel en Statistica.

Voortplanting is sterk gerelateerd aan leeftijd. Jeugdigen planten zich niet voort en het begin van volledige reproductie kan geleidelijk gaan, daarnaast kan veroudering leiden tot een verminderde vruchtbaarheid (Stearns, 1992). Om deze redenen kan dus verwacht worden dat erg jonge en erg oude individuen een kleiner legsel hebben. Vanwege het tropische klimaat was het voor ons niet mogelijk om de leeftijd van een individu te bepalen. Dit maakt het onmogelijk om te achterhalen of een klein legsel veroorzaakt wordt door

jeugdigheid, ouderdom of door natuurlijke variatie in legselgrootte. Als men een dergelijke legselgrootteverdeling gaat uitzetten, wordt dit een niet-normale verdeling, die aan linkerkant naar beneden wordt getrokken door wat nog het beste omschreven kan worden als buitenstaanders in de verdeling. Om deze reden hebben wij ervoor gekozen de mediaan in plaats van het gemiddelde als het centrale punt in onze analyses te gebruiken.

Resultaten

Mediaan en maximum van legselgrootte

Figuur 2 toont de mediaan en het maximum voor de legselgroottes per soort. Als ze vergeleken worden met de anderen, blijkt dat *L. nassa* en *L. coronata* relatief grote legsels hebben. De medianen van *L. nov. sp. J*, *L. paucicostata* en *L. nov. sp. B* liggen relatief dicht bij elkaar. *L. nov. sp. M* heeft het grootste verschil tussen de mediaan en de maximale legselgrootte, het maximum is vier maal groter dan de mediaan. De maxima van de soorten *L. coronata* en *L. nassa* zijn ook significant groter dan de mediaan van de legselgrootte in deze soorten.

Embryonale ontwikkeling

De figuren 3a-g tonen het ontwikkelingspad van iedere soort, de gemiddelde embryogrootte wordt per ontwikkelingsstadium getoond. Het minimum en het maximum voor ieder stadium wordt aangegeven middels foutbalken. Om soorten onderling te kunnen vergelijken zijn de gegevens van 3a-g gecombineerd in figuur 3h. Aan deze grafiek is een zesde categorie toegevoegd: de grootte waarop de jongen uitkomen. Als volwassen slakken enkele dagen in een aquarium werden gehouden, begonnen ze jongen te produceren. Deze jongen hadden altijd het formaat van de grootste embryo's in stadium V.

Embryo's beginnen pas te groeien na het derde ontwikkelingsstadium. Op dat moment beginnen ze ook hun schelp te ontwikkelen. In het algemeen observeerden wij dat de embryo het snelst groeit tussen het vierde en vijfde stadium, en vanaf het vijfde stadium tot het punt waarop het uitkomt. Twee soorten onderscheiden zich van deze algemene observatie: *L. nassa* bereikt zijn maximale grootte al in stadium IV terwijl *L. coronata* na het bereiken van stadium V nog nauwelijks groeit.

Tijdens de groei voegt de embryo meer windingen aan zijn schelp toe. Deze ontwikkeling start in het vierde stadium en gaat door in het vijfde. Het tellen van windingen maakte aanvankelijk deel uit van deze studie maar analyse achteraf toonde dat ze inconsequent waren (Van Osselaer, 1999).

Verschillen in populaties

Wij hadden gegevens over verschillende populaties van drie soorten: van *L. grandis* hadden we gegevens over drie populaties waarvan twee dicht bij elkaar en één ver weg. Van *L. nassa* over drie ver uit elkaar gelegen vindplaatsen en van *L. nov. sp. M* voor twee dichtbij elkaar gelegen plaatsen. Analyse van de embryonale ontwikkeling van de verschillende populaties toonde geen verschillen tussen die populaties. Er zijn daarentegen wel verschillen in legselgrootte (Figuren 4a-c). De legselgroottes van de *L. grandis*-individuen uit Gombe zijn kleiner dan die van de *L. grandis*-individuen uit Jacobsen's Baai. Tussen deze twee vindplaatsen werden er voor *L. nassa* geen verschillen in legselgrootte gevonden. Er is vrijwel geen verschil tussen de mediaan van de legselgroottes van de *L. nov. sp. M*-individuen afkomstig van de noord- en zuidkant van de Hilltop Baai. De maximale legselgrootte verschilde bij deze soort wel sterk, hetgeen kwam door een uitzonderlijk vruchtbaar individu.

Wisselwerking

Om de maximale embryogrootte met de maximale soortgrootte te kunnen vergelijken, zijn deze twee variabelen in een grafiek tegen elkaar uitgezet (Figuur 5a). Als een regressielijn getrokken wordt voor alle zeven soorten, toont dat een inverse relatie tussen de variabelen ($r^2=0.51$, stippellijn). Vervolgens werd een tweede regressielijn getekend waarbij de gegevens van *L. coronata*, *L. grandis* en *L. nov. sp.* B uit de analyse verwijderd werden. Dit werd gedaan omdat de vorm van de schelp van deze soorten afwijkt van die van de andere vier. De regressielijn die dan getrokken kan worden is bijna lineair ($r^2=0.998$). Aan het ene uiterste staat *L. nassa* met een groot maximaal legsel en kleine embryo's, aan de andere kant staan *L. nov. sp. J* en *L. paucicostata*, beide met grote nakomelingen en kleine legsels. *L. grandis* en *L. coronata* werden buiten de analyse gehouden omdat hun formaat het voor hen mogelijk maakt om een groot oviduct te hebben en daardoor hebben ze dus potentieel meer plaats voor een legsel. Een lijn die de maxima van deze soorten verbind loopt echter parallel aan de regressielijn voor de andere soorten. Het lijkt dus of ze dezelfde allometrische relatie vertonen, maar de regressielijn komt iets hoger te liggen in de grafiek. *L. nov. sp. B* heeft de kleinste maximale legselgrootte van alle onderzochte soorten, maar de embryo's zijn gemiddeld in grootte. Dit wordt mogelijk veroorzaakt door een afwijkende vorm van de schelp (zie verder in discussie).

De figuren 5b-h tonen de relatie tussen legselgrootte en maximale embryogrootte (voor ieder legsel apart) voor alle soorten. Binnen een soort lijkt er geen wisselwerking te bestaan tussen de legselgrootte en de grootte van de embryo's. Een opmerkelijk detail is de geringe variatie in maximale embryogrootte in de soorten *L. nassa* en *L. coronata*.

Discussie

Als antwoord op de drie onderzoeksvragen die wij ons in het begin van dit artikel stelden, kunnen we stellen dat er inderdaad verschillen in voortplantingsstrategieën tussen de soorten bestaan die grotendeels niet afhankelijk zijn van de vindplaats, maar die wel duiden op een wisselwerking tussen embryo- en legselgrootte. Specifiek:

- 1) Zowel in de uiteindelijke legsel- en embryogrootte als in het verloop van de embryonale ontwikkeling zijn er verschillen in de voortplantingsstrategieën tussen de verschillende *Lavigeria*-soorten. De zeven soorten kunnen opgesplitst worden in twee groepen. Eén groep bestaat uit *L. nassa* en *L. coronata*, beide hebben relatief grote legsels, maar de maximale grootte van de embryo's is relatief klein. De andere vijf soorten hebben een andere strategie, zij hebben grotere nakomelingen maar kleinere legsels. Om dit te verklaren dient men te kijken naar de energetische investering die ieder vrouwtje maakt. De soorten met grote nakomelingen (*L. grandis*, *L. paucicostata* en *L. nov. sp. J*) investeren meer energie in ieder jong dan de soorten met kleine nakomelingen. Door kleine nakomelingen te produceren kunnen de vrouwtjes van *L. nassa* en *L. coronata* een groter legsel hebben zonder dat ze meer energie investeren. Hoogstwaarschijnlijk is de ontwikkelingstijd van een klein embryo ook korter waardoor de voortplantingssnelheid ook toeneemt.

Als naar de embryonale ontwikkeling wordt gekeken, worden vergelijkbare verschillen gevonden. Ook hier lijken *L. nassa* en *L. coronata* een andere strategie te gebruiken dan de andere soorten. De eieren van deze soorten zijn relatief groot, de embryo's beginnen vroeg te groeien en bereiken hun maximale grootte eerder

in de ontwikkeling dan de embryo's van andere soorten. Deze eigenschappen passen bij de omschrijving van een opportunistische soort. Soorten die gebruik kunnen maken van veel verschillende habitats en snel een nieuwe habitat kunnen koloniseren zijn vaak in staat snel nakomelingen te produceren.

Er is een start gemaakt met onderzoek naar de voorkeuren van op slakken prederende vissen. De bevindingen van dit onderzoek tonen dat de predatiedruk op kleine nakomelingen groter is dan die op grote nakomelingen (Michel et al., 1999). Maar een groot legsel zou kunnen compenseren voor hierdoor veroorzaakt verhoogde sterfte van jongen.

In onze gegevens volgt *L. nassa* de voorspellingen over een opportunistische strategie. De soort werd gevonden op al onze vindplaatsen in sterk verschillende habitats. De enige plaats waar deze soort in verminderde aantallen werd gevonden (wellicht door competitie) is aan de zuidkant van Jacobsen's Baai waar het de habitat met *L. coronata* deelt. *L. coronata* heeft net als *L. nassa* veel kleine nakomelingen, maar kijkend naar de distributie van deze soort kunnen wij het geen generalist noemen. Uitgebreide inspecties van de gastropoden-fauna van het meer hebben nooit geresulteerd in het vinden van levende exemplaren van *L. coronata* (Michel, 1995). Het lijkt een relict te zijn met maar één levende populatie. Toekomstig onderzoek zal moeten uitwijzen waarom *L. nassa* en *L. coronata* niet samen voorkomen en waarom *L. coronata* op deze manier beperkt lijkt te zijn.

De andere soorten lijken ook beperkt te zijn in hun verspreidingsmogelijkheden. *L. grandis* is de enige soort met grote nakomelingen die op verschillende plaatsen gevonden werd. Maar als beter gekeken wordt naar de habitats waarin de soort gevonden werd blijkt dat deze alleen voorkomt op rotsen in relatief schoon water.

- 2) Binnen een soort werden verschillen op populatie-niveau gevonden; populaties van *L. grandis* uit Gombe en Jacobsen's Baai verschillen in morfologie (Michel & Hinkley, in prep.; Hinkley, 1999) en legselgrootte (deze studie). Dit impliceert dat de verspreidingsmogelijkheden van deze soort kleiner zijn dan die van *L. nassa*, waar-tussen populaties van dezelfde vindplaatsen geen verschillen worden gevonden.

Hoewel we gezocht hebben naar verschillen in legsel- en embryogrootte en ontwikkeling tussen gescheiden populaties van *L. nov. sp.* M konden we er geen vinden. We vermoeden dat omdat deze baai vrij klein is (de noord- en zuidpunt liggen vrij dicht bij elkaar) er 'gene-flow' mogelijk is tussen de twee populaties. Of dat de twee uiteinden van de baai uiterlijk te weinig verschillen om selectie voor verschillende voortplantingsstrategieën mogelijk te maken.

- 3) Voor de meeste soorten lijkt er een inverse relatie te bestaan tussen maximale legselgrootte en maximale grootte van de nakomelingen. Het gegeven dat *L. grandis* en *L. coronata* groter zijn lijkt deze relatie niet te beïnvloeden, deze wordt alleen iets naar boven verlegd.

L. nov. sp. B lijkt echter beneden de curve voor de ander *Lavigeria*-soorten te vallen. Wellicht komt dit omdat er zeer weinig van de soort verzameld kon worden (zeven individuen). Er is echter ook een andere verklaring mogelijk die in de toekomst getest zal moeten worden. *L. nov. sp.* B heeft een smalle schelp, waardoor bij dezelfde lengte van de schelp (de variabele die voor deze studie als bepalend voor het formaat gebruikt word) als een individu van een andere soort een vrouwtje van deze soort een kleiner lichaam zal hebben. Hierdoor heeft zij minder energie om in een legsel te investeren en minder ruimte in de mantelholte om een legsel te herbergen.

Dankwoord

Dit onderzoek werd verricht als onderdeel van een onderzoeksstage aan de Universiteit van Amsterdam. Voor het veldonderdeel behorend bij deze stage werden fondsen verstrekt door de Faculteit Biologie van de UvA, de Amsterdamse Universiteit Vereniging en het STUNT fonds, waarvoor onze oprechte dank. Voor hulp bij het onderzoek willen wij graag dr. A. Cohen, algemeen directeur van het Nyanza Project bedanken, omdat hij ons in staat heeft gesteld veldwerk te verrichten onder de onderzoeksvergunning van het Nyanza Project (99 71ER 97 10). De Tanzanian Commission for Science and Technology was zeer behulpzaam bij het verstrekken van deze vergunning. We bedanken ook het Lake Tanganyika Biodiversity Project (LTBP) en het Tanzanian Fisheries Research Institute (TAFIRI), met name dr. D. Chitamwebwa (directeur) omdat zij ons hebben toegestaan gebruik te maken van hun faciliteiten en materiaal. Voor hun hulp bij het verzamelen bedanken wij K. Hinkley, N. Zorich en S. Baraka; en tenslotte drs. D. Cleary voor zijn hulp bij het analyseren van de verzamelde data.

Summary

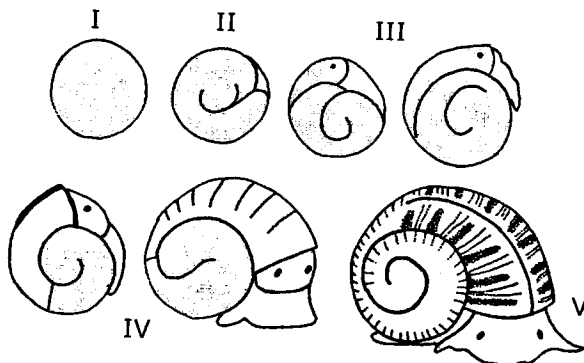
(Life history variation in the gastropod genus *Lavigeria* (Thiaridae) from Lake Tanganyika)

We describe variation in brood and embryo sizes for seven, mostly sympatric, *Lavigeria* (Thiaridae) species from Lake Tanganyika. Our analyses show that there are differences in reproductive strategies between the species. There are species with fast developing broods consisting of a large number of small offspring, and species with large offspring in small broods. Variation in reproductive strategy between populations of the same species was not detected in this study. There seems to be a trade-off between the maximum brood size and maximum embryo size. Most species have a similar allometry for this relationship.

Literatuur

- Baraka, S., 1999. Patchiness in gastropod abundance and diversity at Jakobsenis Beach: A depth survey using SCUBA, Nyanza Project Research Report, <http://www.geo.arizona.edu/nyanza/>
- Brown, D.S., 1994. Freshwater Snails of Africa and their Medical Importance, 2nd edition. Taylor & Francis Ltd., London.
- Coulter, G.W., 1991. Lake Tanganyika and its Life, Oxford Univ. Press, Oxford
- Hinkley, K., 1999. Is variation in Shell morphology of *Lavigeria grandis* an ecophenotypic response to wave energy?, Nyanza Project Research Report, <http://www.geo.arizona.edu/nyanza/>
- Michel, E., 1995. Evolutionary Diversification of Rift Lake Gastropods: Morphology, Anatomy, Genetics, and Biogeography of *Lavigeria* (Mollusca: Thiaridae) in Lake Tanganyika. PhD, Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Arizona, Tucson: 325-370.
- Michel, E. & J.T. Todd (in prep.). A taxonomic revision of the genus *Lavigeria* (Thiaridae, Cerithiadea).
- Michel, E., J.T. Todd, I. Kingma, F. Nduwarugira & N. Zorich, 1999. Is Life History Variation in a Gastropod Species Flock Driven by Cichlid Predation? Brood and Embryo Size Differences in *Lavigeria* from Lake Tanganyika. European Society of Evolutionary Biology, Barcelona, Spain, August 1999.
- Osselaer, C. van, 1999. Counting shell whorls. *Apex*, 14(2): 33-42.
- Stearns, S.C., 1992. The evolution of life histories, Oxford Univ. Press, New York, 199-204.
- Zorich, N., 1999. Snail distribution and abundance south of Kigoma Bay, Lake Tanganyika, East Africa, Nyanza Project Research Report <http://www.geo.arizona.edu/nyanza/>

Adres van de auteurs:
 Zoölogisch Museum Amsterdam
 Afdeling Malacologie
 Postbus 94766
 1090 GT Amsterdam
 E-mail: michel@bio.uva.nl



Figuur 1

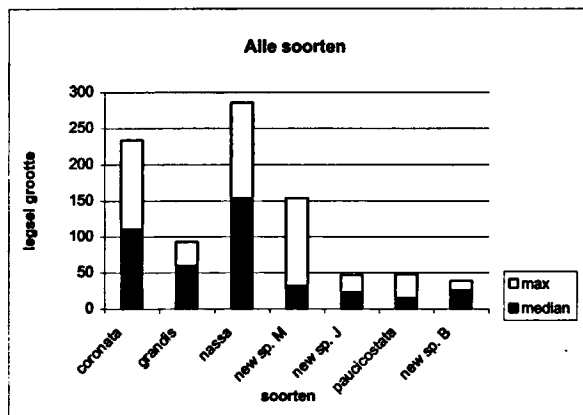
Stadium I - Ei – rond hoopje ongedifferentieerde cellen, het gekleurde deel (dooier) wordt aangegeven als het grijs getinte deel.

Stadium II - Het embryo begint een herkenbare gespiraliseerde vorm te krijgen, de kern van de protoconch is zichtbaar.

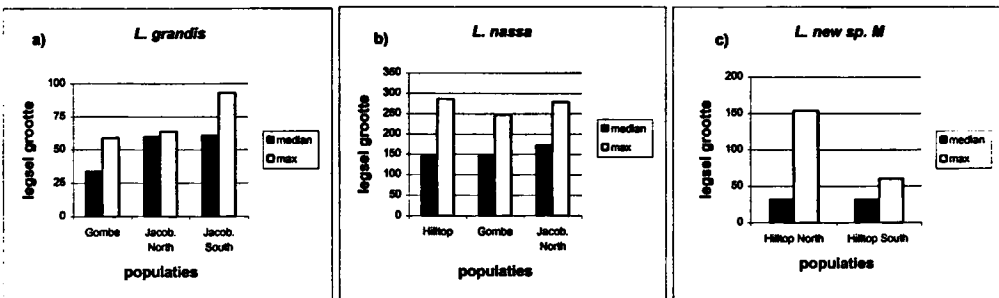
Stadium III - Het embryo ontwikkelt zich tot het punt waarop doorzichtige aanhangsel en ogen zichtbaar zijn.

Stadium IV - De schelp calcificeert rond het bijna volledig gevormde embryo, de dooier is nog steeds zichtbaar in de schelp.

Stadium V - Volledig gevormd jong, er is geen dooier meer zichtbaar. Soms zijn in dit stadium ook de eerste teleconch windingen zichtbaar en begint de schelp versterkingen te vertonen.



Figuur 2 Histogram van de mediaan en het maximum van de legsel grootte per soort.



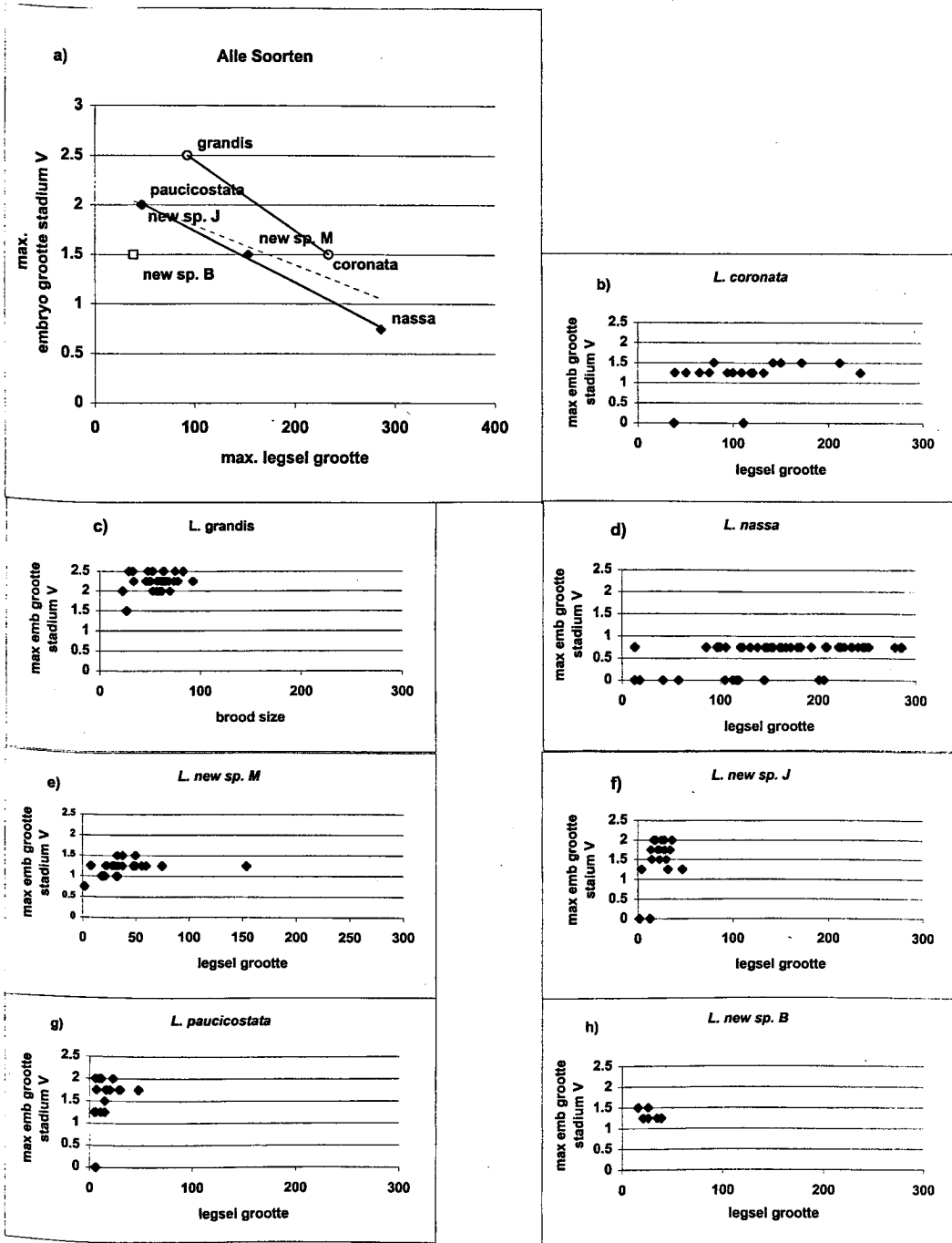
Figuur 4

Histogram van de mediaan en het maximum van de legsel grootte voor a) Voor 3 populaties van *L. grandis*

(Gombe Stream National Park, de noordkant van Jacobsen's Bay en de zuidkant van Jacobsen's Bay, figuren 1-3);

b) voor *L. nassa* (Gombe Stream National Park, Hilltop Bay en de noordkant van Jacobsen's Bay, figuren 1-3);

c) voor *L. new sp. M* (noord en zuidkant van Hilltop Bay, figuren 1-2).

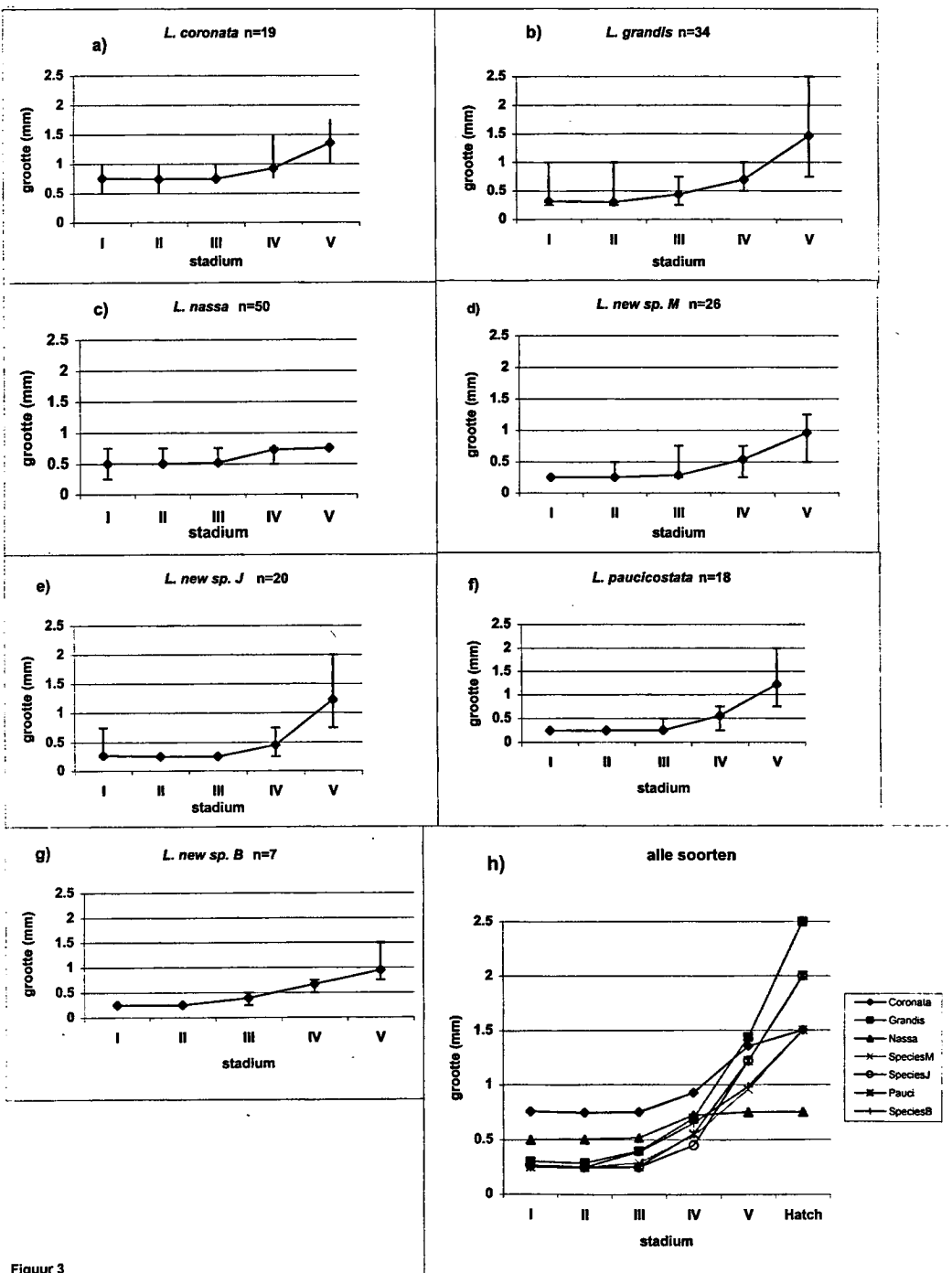


Figuur 5

a) Maximale legsel grootte uitgezet tegen de geboorte grootte van de nakomelingen van alle soorten.

Regressie lijnen zijn getrokken voor alle punten en voor een selectie (besproken in de tekst: *L. paucicostata*, *L. new sp. J*, *L. new sp. M* en *L. nassa*). De lijn tussen *L. grandis* en *L. coronata* gebruikt maar twee punten en is derhalve geen regressie

lijn b-h) maximale embryo grootte in het laatste ontwikkelings stadium uitgezet tegen de legsel grootte van ieder individueel legsel per soort. Als er geen embryos in stadium V werden aangetroffen word dat hier gepresenteerd als een 0.



Figuur 3

Gemiddelde embryo grootte (fout-balken geven minimum en maximum aan) voor elk ontwikkelings stadium per soort (a-g). 3h combineert de gegevens van 3a-g en er werd een extra categorie toegevoegd aan het eind die de grootte bij geboorte weergeeft.