



Sveriges lantbruksuniversitet
Fakulteten för veterinärmedicin och husdjursvetenskap

Embryonal näringsförsörjning hos sandtigerhaj och kortfenad makohaj

Lotta Wahldén



Självständigt arbete i veterinärmedicin, 15 hp

Veterinärprogrammet, examensarbete för kandidatexamen Nr. 2010: 21

Institutionen för biomedicin och veterinär folkhälsovetenskap

Uppsala 2010



Sveriges lantbruksuniversitet
Fakulteten för veterinärmedicin och husdjursvetenskap

Embryonal näringsförsörjning hos sandtigerhaj och kortfenad makohaj

Embryonic nutrient supply during gestation in the sand tiger shark and shortfin mako

Lotta Wahldén

Handledare:

Elisabeth Persson, SLU, Institutionen för anatomi, fysiologi och biokemi

Examinator:

Désirée S. Jansson, SLU, Institutionen för biomedicin och veterinär folkhälsovetenskap

Omfattning: 15 hp

Kurstitel: Självständigt arbete i veterinärmedicin

Kurskod: VM0068

Program: Veterinärprogrammet

Nivå: Grund, G2E

Utgivningsort: SLU Uppsala

Utgivningsår: 2010

Omslagsbild: Lena Holm, sandtigerhaj

Serienamn, delnr: Veterinärprogrammet, examensarbete för kandidatexamen Nr. 2010: 21
Institutionen för biomedicin och veterinär folkhälsovetenskap, SLU

On-line publicering: <http://epsilon.slu.se>

Nyckelord: haj, sandtigerhaj, kortfenad makohaj, reproduktion, embryonal utveckling, näringsförsörjning, ovipara, vivipara, adelphophagi

Key words: shark, sand tiger shark, shortfin mako, reproduction, nutrient supply, oviparous, viviparous, adelphophagy

INNEHÅLLSFÖRTECKNING

Sammanfattning	1
Summary	1
Inledning.....	3
Material och metoder	3
Litteraturoversikt.....	4
Reproduktionssystem	4
Oviparitet.....	4
Viviparitet.....	4
Reproduktionsorganens anatomi hos hondjur	4
Tändernas betydelse för vivipara embryos näringsförsörjning	5
Sandtigerhaj, <i>Carcharius taurus</i>	6
Embryonal näringsförsörjning.....	6
Kortfenad makohaj, <i>Isurus oxyrinchus</i>	8
Embryonal näringsförsörjning.....	9
Sammanfattning av sandtigerhaj och kortfenad makohajs reproduktion	11
Diskussion	11
Likheter och skillnader inom embryonal näringsförsörjning	11
Överlevnadsstrategi.....	12
Litteraturförteckning	13

SAMMANFATTNING

Denna litteraturstudie belyser reproduktionssystem och embryonal näringsförsörjning hos sandtigerhaj, *Carcharius taurus* och kortfenad makohaj, *Isurus oxyrinchus*. Olika hajararter har olika reproduktionssystem. De är ovipara då de lägger ägg eller vivipara då de föder levande ungar. Båda dessa lamnoidhajar är aplacentala vivipara arter. Embryona kapslas in efter intern befruktning och efter en tid i uterus tar sig embryona ur kapseln och livnär sig resten av tiden innan partus på bl a obefruktade ägg, oophagi. Sandtigerhajen är den enda dokumenterade art vars embryo även har en kannibalistisk fas då de livnär sig på sina syskon, s k adelphophagi. Sandtigerhajens embryonala tänder gör det möjligt för arten att utöva adelphophagi. Miljö, antal ungar, reproduktionscykel och livskraft hos avkomman är faktorer som påverkat utvecklingen av viviparitet, oophagi och adelphophagi. Mer forskning och en ökad förståelse om hajar och deras reproduktion krävs för att förhindra en framtida utrotning.

SUMMARY

This review looks at the reproductive biology and the nutrient supply during gestation in the sand tiger shark, *Carcharius taurus* and the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*. Sharks as well as other elasmobranchs are either oviparous (lay eggs) or viviparous (give birth to live young). These two lamnoid sharks are aplacental viviparous. After internal fertilization, the embryos are encapsulated in a tough shell. After some time in the uterus they hatch and begin feeding on intrauterine eggs, oophagy. The sand tiger shark is the only species in which an embryonic cannibalistic phase (adelphophagy) also has been documented. The embryonic teeth of the sand tiger sharks make it possible for the largest embryo to attack and eat its siblings. Environment, number and size of young, and the reproductive cycle are some of the factors that have influenced the evolution of viviparity, oophagy and adelphophagy. More knowledge about sharks and their reproduction is needed to avoid a future extinction.

INLEDNING

För 400 miljoner år sedan (200 miljoner år innan dinosaurerna) delade de vattenlevande fiskliknande varelserna upp sig i flera utvecklingslinjer (Compagno et al., 2005). Två av dessa linjer, broskfiskarna och benfiskarna, finns fortfarande. Till broskfiskarna räknas elasmobrancherna (skivgälingar) haj och rocka. Hajarna delas in i åtta ordningar. Inom vardera ordning finns familjer som delas in i arter. I dagsläget känner man till ca 1100 levande hajarter.

Under evolutionens gång utvecklade hajar olika reproduktionssystem som skiljer sig rejält från benfiskarnas. Benfiskar lägger stora mängder rom som befruktas externt där en mycket liten procentsats av embryona överlever till vuxen ålder. Hajar har istället intern befruktning och producerar få ungar som har bra överlevnadschanser. Det finns ovipara arter som lägger ägg och vivipara som föder levande ungar. De vivipara arterna hanterar embryonas näringsförsörjning på olika sätt.

Trots att flera hajarter är utrotningshotade vet man fortfarande ganska lite om vissa arters reproduktionscykler. Hos många arter har man aldrig sett en parning och man vet inte när och var ungar föds eller hur gamla de kan bli. Utan grundläggande kunskap om deras reproduktion är det omöjligt att veta vad som krävs för att förhindra en framtida utrotning.

Sandtigerhaj, *Carcharias taurus* och kortfenad makohaj, *Isurus oxyrinchus* tillhör båda lamniformesordningen (jättehajar) och är vivipara arter. I denna litteraturstudie tittar jag på likheter och skillnader avseende reproduktionssystem och embryonal näringsförsörjning hos de två arterna.

MATERIAL OCH METODER

Till denna litteraturstudie har jag sökt i databaserna Pubmed, Web of Knowledge samt Wildlife & Ecology Studies Worldwide för att hitta vetenskapligt granskade artiklar. Jag fick många träffar men det var svårt att avgränsa utan att passande artiklar då kunde missas. Från de mest lämpliga artiklarnas referenser valdes fler artiklar som var aktuella för denna litteraturstudie.

Pubmed: reproduction AND (shark* OR elasmobranch*) 277 träffar

PubMed: oophagy AND (shark* OR elasmobranch*) 1 träff

Web of Knowledge: reproduction AND (shark* OR elasmobranch*) 1125 träffar

Web of Knowledge: oophagy AND (shark* OR elasmobranch*) 14 träffar

Wildlife & Ecology Studies Worldwide: reproduction and sharks: 110 träffar

LITTERATURÖVERSIKT

Reproduktionssystem

Olika hajarter använder sig av antingen oviparitet eller viviparitet (Compagno et al., 2005). Viviparitet delas in i aplacental viviparitet och placental viviparitet. Alla hajarter har samma näringsförsörjning i början av sin embryonala utveckling oavsett reproduktionssystem (Hamlett, 1989). Energirika ämnen från levern lagras i gulerika oocyter innan ägglossning. Efter befruktning och klyvning bildas ett embryo med en gulesäck. Gulesäcken delas in i intern (intraembryonal) och extern (extraembryonal) del.

Beroende på reproduktionssystem bildas olika tjocka kapslar som skyddar embryot och gulesäcken (Wourms, 1977). Kapseln består av protein, ffa kollagen (Gilmore et al., 1983). Tiden i kapseln livnär sig embryot på näringsinnehållet i sin gulesäck (Hamlett, 1989).

Oviparitet

All näring finns tillsammans med embryot i kapseln och mamman bidrar inte med något mer utbyte (Hamlett, 1989). Kapseln deponeras i den marina miljön antingen direkt efter befruktning eller några veckor innan kläckning.

Viviparitet

Aplacental viviparitet inkl oophagi och intrauterin kannibalism

Embryot kläcks från sin äggkapsel inne i uterus (Compagno et al., 2005). Ungen kan födas direkt efter kläckning eller vara kvar i uterus och växa ytterligare. Den extra tiden i uterus livnär sig embryot på obefruktade ägg (oophagi), befruktade ägg eller andra embryon (adelphophagi).

Placental viviparitet

Hos arter med placental viviparitet varierar det om embryot ligger i en kapsel eller inte (Wourms, 1977). Det finns tre olika strategier; ingen kapsel produceras, en temporär kapsel/membran produceras som embryot bryter sig ut ur eller så inkorporeras kapseln i placentan som bildas.

När gulesäckens innehåll är slut och innan utvecklingen av placentan får embryot näring i form av sekret från körtlar i uterus (histotrof näringsförsörjning) (Hamlett, 1989). I nästa stadium utvecklas resterna av gulesäcken till en placenta som liknar däggdjurens. Samtidigt utvecklar uterus fokala områden där det blir ett uterus-placentakomplex. I dessa komplex sker närings- och metabola utbyten.

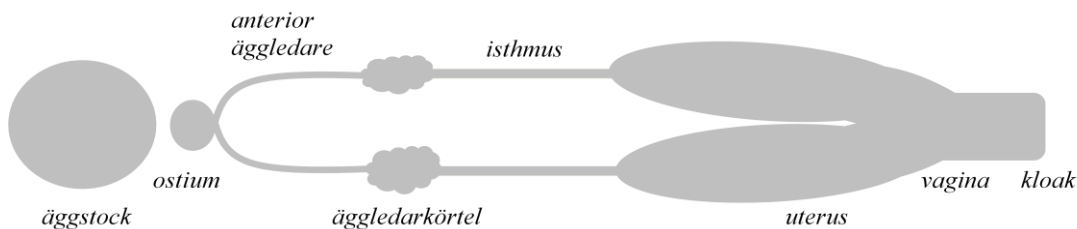
Reproduktionsorganens anatomi hos hondjur

Reproduktionsorganens anatomi är lika hos de flesta hajarters honor. Oftast har de endast en funktionell äggstock, men om det är höger eller vänster kan variera hos de olika familjerna (Wourms, 1977). Det honliga reproduktionssystemet (Fig. 1) kan delas in i äggstock, ostium, anterior äggledare, äggledarkörtel, isthmus, uterus och vagina (Gilmore et al., 1983).

Endast den högra äggstocken är funktionell hos sandtigerhaj (Gilmore et al., 1983) och kortfenad makohaj (Mollet et al., 2000). Ovanför äggstocken finns ett ostium som sitter fast med ett mesovarium till äggstocken (Gilmore et al., 1983). Med hjälp av cilier (Wourms, 1977) transporteras äggen som bildas runt ett lumen i äggstocken (Pratt, 1988) till ostiet som för dem vidare till bifurkationen av äggledaren (Gilmore, 1993). Äggen går till alternerande äggledare.

Äggledarna leder fram till äggledarkörteln (Gilmore et al., 1983). Körteln är viktig för äggkapselbilden, framför allt hos ovipara arter, och för spermieförvaring (Wourms, 1977). Efter äggledarkörteln kommer isthmus (Gilmore et al., 1983). Isthmus har betydligt större diameter än äggledardelen innan körteln, detta gör att flera inkapslade ägg kan passera. Vardera sidas isthmus mynnar i en uterusdel. De två uteri mynnar sen i en gemensam vagina som mynnar i kloaken (Wourms, 1977).

Äggen befruktas internt genom parning (Compagno et al., 2005). Hanen har "claspers", vilket är en modifierad del av bukfenan. "Claspers" är pariga och hanen använder en eller två för att föra in spermier i honan. Hos de större hajarna som sandtigerhaj och kortfenad makohaj intar fiskarna en parallell position vid parning medan mindre hajar slingrar sig runt varandra (Wourms, 1977).



Figur 1. Reproduktionsorganens anatomi, hondjur. Modifierad efter Apex Predators Investigation (2009).

Tändernas betydelse för det vivipara embryots näringsförsörjning

Hajar kan utveckla två olika uppsättningar tänder, embryonala och vuxna (Gilmore, 1993). Gilmore (1993) anser att utvecklingen av funktionella embryonala tänder kan vara ett tecken på att arten är adelphophag. Embryonala tänder sitter inte fast på samma sätt i käkarna (var tand har inte en rot, s k acrodont) som de permanenta (Shimada (2002). Även uppsättningen kan variera.

Sandtigerhajen och kortfenad makohajens tandutveckling skiljer sig åt.

Sandtigerhajen utvecklar funktionella embryonala tänder vid 40-60 mm storlek (Gilmore, 1993). Då dessa är betydligt mindre är adulta tänder skadar de ej mamman (Shimada, 2002). Dessa ersätts sedan av adulta tänder som är böjda bakåt (Shimada, 2002) och täckta av ett skyddande membran för att inte skada mamman vid partus (Springer, 1948).

Enligt Shimada (2002) utvecklar kortfenad makohaj inga funktionella embryonala tänder men utvecklar sina adulta tänder redan i uterus och hinner tappa och ersätta dem redan innan de föds. De adulta tänder som utvecklas hos embryot är ej uppräta och är täckta av ett

skyddande lager av mjukvävnad. Shimada tror att detta är för att mamman inte ska skadas. Efterhand som tänderna byts ut hos den födda ungen blir de vassare, större och längre för varje tandrad som bildas.

2005 undersökte Joung & Hsu fem embryon som varierade mellan storlekar 260-420 mm och som hade sylformade böjda tänder. Om dessa är embryonala eller tidiga vuxna tänder framgår inte av artikeln, det framgår inte heller om de kan anses funktionella. Om de är funktionella embryonala skulle det, enligt Gilmore (1993), vara ett tecken på att kortfenad makohaj är kapabel till att adelphophagera.

Sandtigerhaj, *Carcharius taurus*

1948 undersökte Springer en dräktig sandtigerhaj. Honan bar på två embryon, 267 mm och 260 mm långa. Undersökningen av den dräktiga honan började med en chock för Springer, när han stack in sin hand i en reva i äggladaren blev han biten av ett av embryona. Detta var en av de första dokumenterade undersökningarna av sandtigerhajens embryonala utveckling.

Sandtigerhajen lever i varma och tempererade delar av Atlanten, Medelhavet, Stilla havet och Indiska oceanen (Compagno et al., 2005). Hajen trivs nära kusten, oftast på djup mellan 15-25 meter. Hanarna blir könsmogna vid 4 eller 5 års ålder, honor vid 8 år. Då är de ungefär 220 cm. Det största exemplar som dokumenterats var 430 cm lång.

Högsta antalet embryon man hittat i en uterus är sju stycken (Gilmore et al., 1983). De varierade i storlek från 19 till 334 mm. De fyra minsta hittade man i munnen och magen på det största embryot. Man ansåg att variationen i ålder och storlek på embryona berodde på en längre tids (2-4 månader) lagring av spermier eller att utvecklingen av de befruktade äggen på något vis fördröjts. 1993 undersökte Gilmore dock flera dräktiga honor och fann inga tecken på en spermielagring i äggladarkörteln. Gilmore har flera teorier om hur skillnaden i storlek uppstår. En teori är att spermien överlever längre tid (dock max 2 veckor) än vad den gör hos andra arter eller att det sker flera parningar. Inga tydliga bevis har dock funnits för någon av teorierna och ingen förklaring finns till den kraftiga storleksskillnad som finns hos embryona.

Efter 9-12 månaders dräktighet föds endast två ungar, en från vardera uterus, då de övriga syskonen ätits upp av de äldre (Compagno et al., 2005). Ungarna är vid födseln ca 1 m långa. En till två månader efter partus parar sig honorna igen (Hamlett et al., 1993). Parning sker vid speciella parningsplatser (Gilmore et al., 1983) vid samma tid varje år och honan är dräktig 75% av sitt vuxna liv (Gilmore, 1993).

Embryonal näringsförsörjning

Gilmore et al. (1983) delar in utvecklingen i sju stadier baserade på näringsförsörjning och embryonal anatomi.

Stadium 1 - intern gulefas - embryoålder 0-1,5 månader.

Ägget befruktas i främre äggladaren eller i äggladarkörteln innan kapseln börjat formas i körteln (Gilmore et al., 1983). Kapseln med embryot transporteras sedan till uterus. I vardera uterus kommer ett flertal embryon att utvecklas. I det första stadiet växer embryot till ca 18 mm och får under denna tidiga differentiering sin näring från intern gula.

Ett 13 mm långt embryo i detta stadium har dokumenterats av Gilmore et al. (1983). Embryot låg i sin kapsel och hade ett huvud, notochord och ytterst små pectorala fenknoppar.

Under den tidiga dräktigheten produceras i äggledarkörteln olika sorters äggkapslar, dels kapslarna med blastodisker som utvecklas till embryon men även kapslar med obefruktade ägg (Gilmore et al., 1983). Kapslarna med obefruktade ägg blir näring åt embryona i stadium 6. Max 9% av alla kapslar som produceras innehåller blastodisker. Efterhand som produktionen av kapslar med blastodisker minskar ökar produktionen av kapslar med obefruktade ägg. Detta sker i stadierna 4 och 5.

Stadium 2 - inkapslad gulefas - embryoålder 1,5-3,5 månader.

Embryot är i detta stadium 18,5-51 mm och får sin näring från sin egen gula men det finns en teori (Gilmore et al., 1983) om att de, när de nått en storlek på 49-57 mm, också kan livnära sig på andra ägg i samma kapsel.

Ett 18,5 mm långt embryo i detta stadium har dokumenterats av Gilmore et al. (1983). Embryot var kvar i kapseln och liknade det 13 mm stora embryot men hade mindre intern gula och en ökad differentiering av fenor.

Enligt Hamlett (1983), som citeras i Hamlett et al. (1993), har käkar bildats när embryot är 27 mm, vid 30 mm visar sig tandknoppar och vid 35 mm har tänder erupterat. Vid 40-45 mm finns funktionella multipla rader av böjda tänder. Dessa embryonala tänder använder embryot i nästa stadium för att ta sig ur sin äggkapsel. Tänderna är inte samma typ som dem som hajen kommer att ha som vuxen (Gilmore et al., 1983).

Stadium 3 och 4 - kläckningsfas samt extern gulesäcks- och uterusvätskefas - embryoålder 3,5-5,5 månader.

Det har nu gått 3-4 månader in i dräktigheten och när embryot är 49-63 mm kläcks det (Gilmore et al., 1983). De nykläckta embryona får sin näring från resterna av den externa gulesäcken och eventuellt även från uterusvätska (Gilmore, 1993).

Ett 49 mm långt embryo som undersökts av Gilmore et al. (1983) var fritt, alltså kläckt från kapseln, i uterus. Embryot hade klart synliga erekta, breda och vassa tänder vilket tolkades som att de var funktionella embryonala tänder som hjälpt embryot att bryta sig ut ur sin kapsel. Det 49 mm långa embryot visade tecken på skador från en attack av ett större embryo på 131 mm som fanns i samma uterus.

Efterhand som embryot växer och kräver mer syre, bildas det longitudinella veck i uterus och dessutom sker en epitelförtunning över dilaterade blodkärl i uterus (Hamlett & Hysell, 1998). Den stora ytan och närheten till mammans blodflöde gör att uterusvätskan är väl syresatt vilket är en nödvändighet för att ett embryo utan placenta ska överleva (Gilmore, 1993).

Stadium 5 - kannibalistisk fas - embryoålder 5,5-7 månader.

Vid 100 mm har embryot konsumerat sin gulesäck och börjar livnära sig på sina yngre och mindre kläckta syskon (adelphophagi) eller embryon som fortfarande är i kapslar (Gilmore et

al., 1983). Om det största embryot dör innan det ätit upp alla sina syskon, kommer det embryo som är nästa storleksmässigt att bli den dominanta predatorn.

Ett 334 mm långt embryo som undersöktes hade fyra embryon i storlek 9-36 mm i pharynx. I samma uterus hittade man två skadade kapslar med två embryon i storlek 34 mm och 41 mm. Båda embryona hade punkterats flertalet gånger genom kapselmembranet av ett större syskon.

Stadium 6 - oophagifas - embryoålder 7-9 månader.

I detta stadium är embryot 334-1060 mm långt och det har ätit upp sina syskon (Gilmore et al., 1983). Embryot övergår nu till att livnära sig på obefruktade ägg, (oophagi). De obefruktade äggen som mamman producerar dagligen är större, produktionen sker i en ökad hastighet och det är fler ägg per kapsel än i kapslarna med befruktade ägg. I varje kapsel finns 7-23 ägg. Hamlett, 1983 citerad av Gilmore (1993) uppskattade att ett embryo kan äta 17000 obefruktade ägg under sin utveckling.

Under denna tid sker en snabb utveckling och embryot kan växa från 330 mm i september till 650-890 mm i slutet på oktober och till 830-970 mm i slutet på november (Gilmore et al., 1983). Embryots mage blir enormt utspänd då gula från de obefruktade äggen lagras i cardia delen av magen (Hamlett & Hysell, 1998).

Sadowsky (1970) citerad av Shimada (2002) noterade att embryon i storlek mellan 500-800 mm har tänder som är böjda bakåt, mot munhålan. Gomes och Reis (1990) citerade av Shimada (2002) hittade att undersökta embryo 540-560 mm stora hade funktionella (för oophagi) men icke vassa tänder, antagligen för att ej kunna skada mamman. Detta är det minsta embryo man hittat med vuxna tänder. Springer (1948) noterade att embryon mellan 839-970 mm har ett tunt skikt som täcker tänderna vilket saknas hos embryon i storlek 260-270 mm (den storlek på embryo som bet Springer).

Stadium 7 - prepartusfas - embryoålder varierar mellan 9-12 månader .

Precis innan födseln slutar embryot äta ägg och magen minskar i volym (Gilmore et al., 1983). Samtidigt som magen minskar ökar embryots leverstorlek. Hajar använder levern som ett energilager. I slutet av dräktigheten när embryonas lever ökar i storlek, minskar mammans leverstorlek, ett tydligt tecken på hur energikrävande den långa dräktigheten är för mamman. Ungen använder näringen lagrad i sin lever de sista dagarna innan födsel samt tiden efter födseln innan den fångat sitt första byte.

Vid ca 1000 mm efter en utvecklingstid om 9-12 månader föds ungarna. Ungen föds med huvudet först (Gilmore et al., 1983) till skillnad från tiden i uterus då den haft huvudet mot äggladaren för att snabbt kunna fånga upp nya äggkapslar (Springer, 1948). Springer tror att den vänder på sig vid födseln för att dess bakåtriktade tänder inte ska skada mamman. När ungen föds kan den jaga direkt och är en aktiv predator (Gilmore, 1993).

Kortfenad makohaj, *Isurus oxyrinchus*

Den kortfenade makohajen, även kallad makrillhaj, är mindre beforskad än sandtigerhajen då det mera sällan fångas och undersöks dräktiga honor och eftersom arten inte är lika vanlig i fångenskap (Mollet et al., 2000).

Arten finns i alla världens tempererade och tropiska hav på 0-500 meters djup (Compagno et al., 2005) men trivs bäst i djupt vatten (Stevens, 1983). Enligt Stevens studie når hanarna könsmognad vid 195 cm och honorna vid 280 cm. Det största exemplaret som dokumenterats var över 400 cm (Compagno et al., 2005). Osäkerhet råder om när parning sker, antingen direkt efter partus vilket skulle kräva en längre tids lagring av spermier, eller efter en viloperiod på 18 månader (Mollet et al., 2000), dvs en treårig reproduktionscykel eftersom dräktighetstiden är uppåt 18 månader.

Stevens (1983) undersökte fyra dräktiga kortfenade makohajar, fem embryon samt tre nyligen födda (82,1-83 cm) och fann att ingen av de hajarna hade några ärr efter placenta eller ärr efter navelsträng vilket tolkades som att kortfenad makohaj inte är en placentalt vivipar art. Dessutom hade två embryon utspända magar fyllda med gula vilket är ett tecken på att de fått näring genom att äta icke-befruktade ägg, (oophagi). Mängden gula i magarna var hos de embryon som var halvvägs igenom dräktigheten 60%-70% av kroppsmassan medan det hos fullgångna embryo var runt 10% av kroppsmassan (Mollet et al., 2000).

Ungarna föds vid 70 cm (Stevens, 1983) efter en dräktighet på 15-18 månader (Mollet et al., 2000). Partus sker sen vinter/tidig vår (Mollet et al., 2000) och kan enligt Duffy & Francis (2001) sträcka sig till mitten på sommaren. Kullstorleken kan variera något i olika delar av världen (Mollet et al., 2000); utanför Australien har kullstorleken t ex dokumenterats vara mellan 4 och 16 (Stevens, 1983). Att så många ungar föds anser Mollet et al. vara ett tecken på att den kortfenade makons embryon inte adelphophagerar.

Embryonal näringsförsörjning

En indelning i fem olika stadier har gjorts av Joung & Hsu (2005).

Stadium 0

Efter parning sker ägglossning och de största äggen blir befruktade och inkapslade med endast en blastodisk per kapsel (Joung & Hsu, 2005). Mamman fortsätter att ovulera mindre ägg som inte befruktas. Fler ägg kapslas då in i samma kapsel. Det är dessa ägg som sedan blir näring åt embryona efter kläckning.

Detta stadium har dokumenterats av Mollet et al., (2000) som fann nio embryon i storlek 26-33 mm i äggkapslar. De hade stor gulesäck som uppskattades till att vara 9 x 6 mm.

Stadium 1

Vid 40-50 mm, 3-4 månader in i dräktigheten, kläcks äggen (Joung & Hsu, 2005). Upp till en längd på 100-140 mm livnär sig embryona på uterusvätska. Efter 140 mm får embryona sin näring genom oophagi.

En dräktig kortfenad makohaj som undersökts av Joung och Hsu (2005) hade i uterus trasiga äggkapslar, som innehållit obefruktade ägg, trots att embryona ännu inte hade tänder. Joung & Hsu spekulerar i att embryona kan använda sina käkar för att krossa kapslarna.

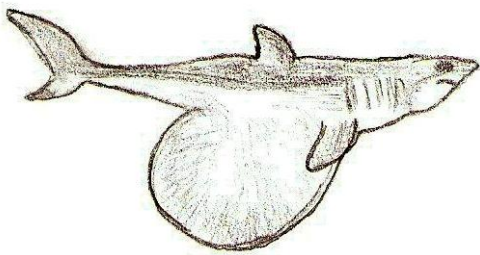
Stadium 2

Embryona varierar i storlek, 260-420 mm, och de har sylliknande böjda tänder (Joung & Hsu, 2005). I slutet av detta stadium upphör mamman att producera obefruktade ägg och embryonas magar når sin maximala storlek.

Stadium 3

I detta stadium är embryona ca 420-620 mm långa (Joung & Hsu, 2005). När de är ungefär 400 mm långa byter de sina tänder, som de ofta sväljer och som man sedan hittar i magsäcken. Då inga äggkapslar längre produceras av mamman minskar nu storleken på den uttänjda magen till 420-620 mm i diameter.

Mollet et al., (2000) har dokumenterat femton embryon som befann sig i stadium 3. De var runt 520 mm långa. Embryona låg inte längre i kapslar och hade stora magar fyllda med gula. Magarna mättes till 190 x 120 mm (se figur 2). Mollet et al. fann även nio embryon som var runt 600 mm långa med stora magar fyllda med gula. Embryona hade börjat få tänder som liknar de som den fullvuxna kortfenade makohajen har. Man hittade inga embryonala tänder i uterus eller i magarna på embryona. Shimada (2002) undersökte ett 610 mm långt embryo vars tanduppsättning också liknade den vuxna makons men tänderna var inte erekta och kronorna saknade tydliga vassa kanter. Efterhand som tänderna byts ut blir de progressivt större och kan även ändra morfologi.



Figur 2. Kortfenad makohaj: 520 mm långt embryo i stadium 3 med en utspänd mage fylld med gula. Modifierad efter Mollet et al., (2000).

Stadium 4

Detta stadium sträcker sig från embryostorlek 620 mm till partus (Joung & Hsu, 2005). Nya adulta tänder växer fram. Magen minskar mer i storlek och levern ökar i vikt. Gulan i magen och framförallt levern blir ett näringsförråd för den nyfödda hajen.

Duffy & Francis (2001) har dokumenterat åtta embryo som var 672-770 mm långa. Magen innehöll gula som utgjorde 1,5%-6,3% av kroppsvikten, och tänderna var fullt erupterade men inte erekta utan liggande mot tandköttet. Man hittade inga embryonala tänder i magen på embryona. Tretton fullgångna embryon som var runt 690 mm långa undersöktes av Mollet et al., (2000). Magarna var aningen uttänjda och man fann en liten mängd gula.

Vid 700 mm efter en dräktighet på 15-18 månader föds ungarna (Mollet et al., 2000).

Sammanfattning av reproduktionen hos sandtigerhaj och kortfenad makohaj

Tabell 1. Sammanfattning av reproduktionen hos sandtigerhaj och kortfenad makohaj

Egenskaper	Sandtigerhaj	Kortfenad makohaj
Reproduktionssystem	aplacental viviparitet	aplacental viviparitet
Inkapslade embryon, storlek i mm	0-51	0-40
Kläckningsstorlek, mm	49-63	40-50
Kläckningsålder, mån	3-4	3-4
Näring från uterusvätska och gulesäck, embryostorlek i mm	51-100	40-140
Adelphophagiperiod, embryostorlek i mm	100-334	-
Oophagiperiod, embryostorlek i mm	334-1000	140-420
Dräktighetstid då produktion av ofertiliserade ägg upphör, mån	7-8	7,5-9
Näring från lager i magsäck och lever, embryostorlek i mm	1000	420-700
Ungens storlek vid partus, mm	1000	700
Kullstorlek, antal	2	4-16
Dräktighetslängd, mån	9-12	15-18
Reproduktionscykel, år	1	3
Könsmognad, längd i cm	220	195-280
Vuxenstorlek, längd i cm	430	> 400

DISKUSSION

Likheter och skillnader i embryonal näringsförsörjning

De två aplacentala vivipara hajarterna har liknande embryonal näringsförsörjning. Det är först en inkapslad fas då embryona lever på sin interna gula. Båda arterna kläcks vid 3-4 månader när de är ungefär samma storlek. Därefter försörjer sig embryona på uterusvätska. Den stora skillnaden mellan de två arterna är nästa stadium då sandtigerhajen har sin kannibalistiska fas. Sandtigerhajen växer under denna ca 1,5 månader långa fas från 100 mm till ca 330 mm. Det anses att den kortfenade makohajen inte har denna fas utan växer till 140 mm med uterusvätska som näringskälla och går direkt från uterusvätska till att försörja sig via oophagi.

Gilmore (1993) anser att ett sätt att avgöra om en hajart är adelphophag och därmed har en kannibalistisk fas är att titta på embryonas tänder. Sandtigerhajen har funktionella embryonala tänder vilket den kortfenade makohajen inte anses ha. Frågan är dock om hajen måste ha funktionella embryonala tänder för att adelphophagera. 2005 upptäckte Joung och Hsu för första gången att kannibalism skett i uterus hos kortfenad makohaj. I ett 710 mm långt embryo (nära att födas) fann man ett 330 mm långt och ett 280 mm långt embryo. Ett 680 mm långt embryo hade ett 200 mm långt embryo i magen. Inga av de mindre embryona var tuggade på utan hade svalts hela. Joung och Hsu misstänker att de mindre embryona fått mindre mängd mat då de befunnit sig i den del av uterus som är närmast kloaken. De embryona som haft huvudet mot den kraniala delen av uterus, dvs de största, har varit de som fångat upp nya äggkapslar först och därför växt sig större. Den stora skillnaden i storlek har sedan lett till att

de mindre syskonen svalts. Man har dock inte funnit definitiva bevis för att kortfenad makohaj regelbundet skulle adelphophagera och Mollet et al., (2000) anser det osannolikt med tanke på den stora kullstorlek makon har. Jämför detta med sandtigerhajen som endast föder två ungar, en från vardera uterus. Tills vidare anser man att det bara finns bevis för att sandtigerhajen ägnar sig åt embryonal kannibalism.

Under det oophagistadium som båda arterna har, får hajarna stora äggfyllda magar. Den kortfenade makohajens (Mollet et al., 2000) maxstorlek på äggfylld mage är större än sandtigerhajens. Magens maxstorlek nås när embryot är ca 420 mm långt, magen är då 60-70% av kroppsmassan. Detta sker pga att halvvägs genom makons dräktighet, vid 7,5-9 månader, slutar mamman producera ofertiliserade ägg. Sandtigerhajmamman producerar ofertiliserade ägg nästan ända fram till partus och embryot behöver därför ej lagra näring i samma grad som den kortfenade makohajen behöver.

Varför just sandtigerhajen har utvecklat den speciella metod som adelphophagi är vet man inte. Det tar hårt på mammans resurser att producera stora mängder obefruktade ägg som är näringen för embryona i oophagistadiet. Är det effektivare för mamman om embryona istället äter de befruktade ägg som utvecklats till syskon och därmed ger mer näring? Innebär det att det under oophagistadiet kan produceras färre ägg och/eller under en kortare period än vad som annars behövts? Påverkas dräktighetslängden av denna väldigt näringseffektiva fas? Många frågor kvarstår som endast mer forskning kan ge svar på.

Överlevnadsstrategi

För att kunna överleva måste djur antingen lägga energi på att producera många men svaga avkommor eller få men starka. Sandtigerhajen föder endast två ungar och trots att detta görs varje år skulle det inte räcka om inte ungarna var starka, välutvecklade och tränade på att jaga redan när de föds, arten skulle inte överleva.

Sandtigerhajen lever nära kusten (Gilmore, 1993), i betydligt grundare vatten än t ex den kortfenade makohajen. De arter som föder de största ungarna är just de som lever i grundare vatten. Hajar som lever i djupare vatten, som makohajen, föder fler ungar som är mindre. Nära kusten är miljön mer instabil, det finns fler predatorer och en högre stressnivå för djuren. Den längre vistelsen i mamman som sandtigerhajens embryo har, till skillnad från ovipara arter där kapseln är exponerad för rovdjur och andra faror, skyddar embryona (Wourms, 1977). De två ungar som föds efter den långa dräktigheten är stora jämfört med andra predatorers i den marina miljön vilket gör att det är en mindre risk att de blir uppätta (Gilmore et al., 1983). Deras storlek gör också att de har en större chans att finna byte. Kannibalismen i uterus har dessutom gjort att de redan som nyfödda är vana jägare. Den snabba tillväxten hos sandtigerhajen gör att de blir könsmogna tidigare än andra hajar i samma storlek som inte är oophager. Detta gör att de tidigare kan para sig och få avkomma.

Både sandtigerhajens och den kortfenade makohajens reproduktionssystem är bevisligen framgångsrika strategier och i viss mån anpassningar till olika livsmiljöer. Det vore oerhört tragiskt om arter som utvecklats under 400 miljoner år skulle försvinna. Mer forskning och en

ökad förståelse för dessa fascinerande arter och deras reproduktion krävs för att förhindra en framtida utrotning.

LITTERATURFÖRTECKNING

- Apex Predators Investigation. Shark reproduction. Online [2009-12-03]. Tillgänglig: <http://na.nefsc.noaa.gov/sharks/repro.html> [2010-03-19]
- Compagno, L., Dando, M., Fowler, S. (2005). *A field guide to the sharks of the world*. 1.uppl. London: HarperCollins Publishers Ltd.
- Duffy, C., Francis, M.P. (2001). Evidence of summer parturition in shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) sharks from New Zealand waters. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 35, 319-324.
- Gilmore, R.G. (1993). Reproduction biology of lamnoid sharks. *Environmental Biology of Fishes*, 38, 95-114.
- Gilmore, R.G., Dodrill, J.W., Linley, P.A. (1983). Reproduction and embryonic development of the sand tiger shark, *Odontaspis Taurus* (Rafinesque). *Fishery Bulletin*, 81 (2), 201-225.
- Gomes, U.L., Reis M.A.F. (1990). Observacoes sobre a heterodontia ontogenetica em *Eugomphodus Taurus* (Rafinesque, 1809) – Lamniformes, Odontospididae). *Anales del Sociedad Nordest de Zoologia*, 3, 315-330.
- Hamlett, W.C. (1983). Maternal-fetal relations in elasmobranch fishes. Ph.D. Dissertation. Clemson University.
- Hamlett, W.C. (1989). Evolution and morphogenesis of the placenta in sharks. *The Journal of Experimental Zoology*, supplement 2, 35-52.
- Hamlett, W.C., Hysell, M.K. (1998). Uterine specializations in elasmobranchs. *The Journal of Experimental Zoology*, 282, 438-459.
- Hamlett, W.C., Eulitt, A.M., Jarrell, R.L., Kelly, M.A. (1993). Uterogestation and placentation in elasmobranchs. *The Journal of Experimental Zoology*, 266, 347-367.
- Joung, S.J., Hsu, H.H. (2005). Reproduction and embryonic development of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, in the Northwestern Pacific. *Zoological Studies*, 44 (4), 487-496.
- Mollet, H.F., Cliff, G., Pratt Jr., H.L., Stevens, J.D. (2000). Reproductive biology of the female shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, with comments on the embryonic development of lamnoids. *Fishery Bulletin*, 98, 299-318.
- Pratt, H.L. Jr. (1988). Elasmobranch gonad structure: a description and survey. *Copeia*, 3, 719-729.
- Sadowsky, V. (1970). On the dentition of the sand tiger shark, *Odontaspis Taurus*, from the vicinity of Cananea, Brazil. *Boletim do Instituto Oceanografico, Sao Paulo*, 18, 37-44
- Shimada, K. (2002). Teeth of embryos in lamniform sharks (Chonrichthyes: Elasmobranchii). *Environmental Biology of Fishes*, 63, 309-319.
- Springer, S. (1948). Oviphagous embryos of the sand shark, *Carcharias taurus*. *Copeia*, 3, 153-157.
- Stevens, J.D. (1983). Observations on reproduction in the shortfin mako *Isurus oxyrinchus*. *Copeia*, 1, 126-130.
- Wourms, J.P. (1977). Reproduction and development in chondrichthyan fishes. *American Zoology*, 17, 379-410.