

BOUW EN CONSTRUCTIE VAN DE GASTROPODENSCHHELP

door J. BERKHOUT

Tekeningen van de schrijver, foto's Bob Entrop.

Naar conservatieve schatting zijn er minstens 30.000 soorten marine gastropoden die schelpen bouwen, welke zijn ingedeeld in ruim 150 families. Een behandeling per geslacht, laat staan per soort is dus uitgesloten. Getracht zal worden enige algemene richtlijnen te geven die van dienst kunnen zijn bij de beschouwing en bestudering van gastropoden-schelpen.

De algemene aard van het onderwerp maakt het onvermijdelijk dat verschillende zaken zullen worden aangeroerd, welke reeds in andere artikelen werden behandeld. Eventueel zal worden verwezen naar het nummer van de bladzijde onder het hoofd Buikpotigen.

Feitelijk is het onjuist te spreken over de "bouw" van de schelp. Het dier bouwt evenmin zijn schelp als b.v. de zoogdieren hun skelet bouwen. Met de groei van het organisme "groeit" de schelp. De algemene vorm, de sculptuur, de structuur, de kristallen, de kleuren en hun patroon zijn alle in hoofdzaak genetisch bepaald. Populair voorgesteld, vormt een deel van het ACTG-code der genen de matrijs, waarop al deze facetten zijn gebaseerd. In principe bouwt een bepaald dier de schelp die bij zijn soort behoort. Geografische isolering kan leiden tot het ontstaan van onder-soorten; milieuverschillen kunnen invloed hebben op de uiterlijke verschijning of op de kleur. Afgezien van monstrositeiten, komen individuele afwijkingen normaal dikwijls voor. Ondanks al deze verscheidenheid, kan men aan de volwassen schelp de soort herkennen.

GESCHIEDENIS

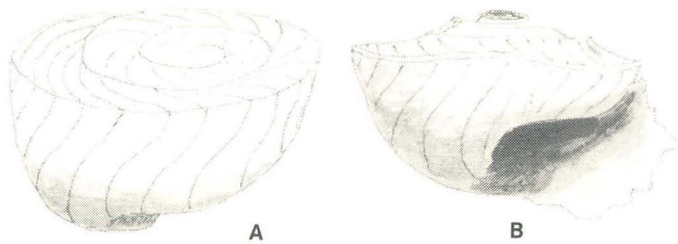
In overeenstemming met de ontwikkeling van de schelp wordt algemeen aangenomen dat de mollusca, voordat de toepassing van kalk tot het ontstaan van de schelp leidde, een beschermend kapsel van conchyoline vormden. Hiervan zijn uiteraard geen fossiele resten te verwachten.

De oudste fossiele schelpen zijn bekend uit het Cambrium. Zij zijn ongeveer 600 miljoen jaar oud. Het zijn reeds goed herkenbare gastropodenschelpen en er moet ongetwijfeld een zeer lange ontwikkelingsperiode aan vooraf zijn gegaan, waarvan echter nog geen fossielen bekend zijn. De schelpen zijn paucispiraal (met weinig windingen) en de buitenlip vertoont een sinus bocht zoals die voorkomt bij de Pleurotomariidae (afb. 1 en 21).

Uit het Ordovicium zijn fossiele schelpen bekend met een goed ontwikkelde top en een doorlopende mondrand, dus zonder sinus. De schelpen zijn holostomaat (met mondrand zonder sifokanaal) en sommige hebben een multispirale (met veel windingen) bouw.

Onderzoek met ultra-violetten stralen toont kleurpatronen aan, welke vergelijkbaar zijn met die van recente soorten (afb. 2).

Schelpen lenen zich uitstekend tot fossilisatie en het gebruik ervan als gidsfossielen is bekend. De Bellerophontiden, welke vroeger tot de gastropoden gerekend werden, vallen volgens de huidige opvatting buiten deze klasse.



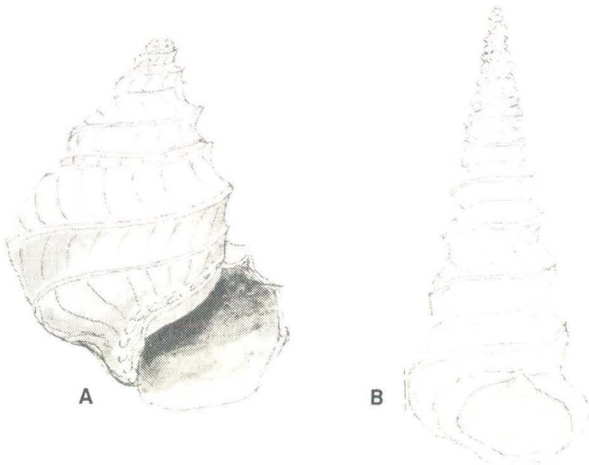
Afb. 1
Schelpen uit het Cambrium.
A. *Raphistoma striata*
B. *Raphistomastaminea*
Naar Hall.

PROTOCONCH

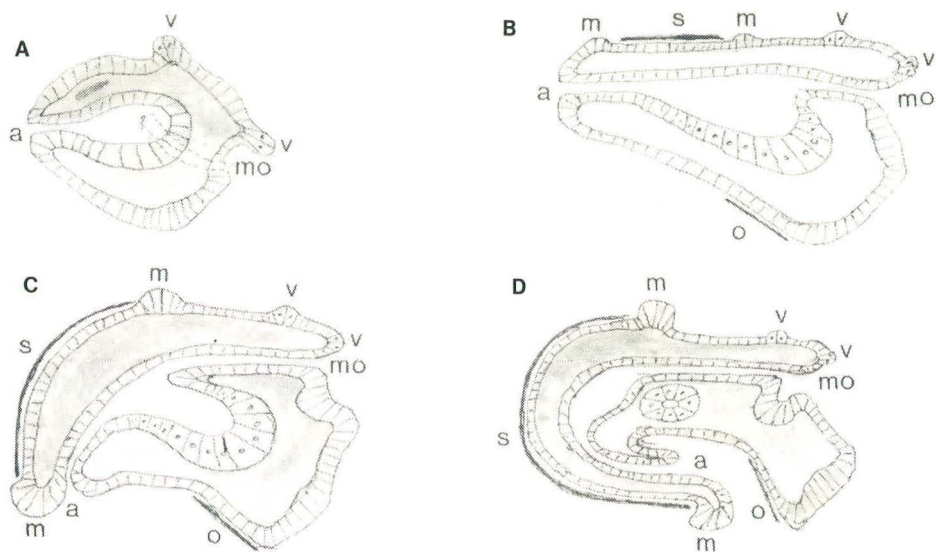
Bij de ontwikkeling van het embryo, ontstaat uit een radiaal symmetrisch ei, een bilateraal (tweezijdig symmetrisch) embryo met duidelijke dorso-ventrale differentiatie. Hieruit ontwikkelt zich de veliger larve, welke in het eerste stadium veel overeenkomst vertoont met de trochophora larve van de Annelida (gesegmenteerde wormen) en soms met deze naam wordt aangeduid.

In een vroeger stadium begint de eerste aanleg van de schelp. De ingewandenzak wordt erin geborgen en wanneer de schelp zo zwaar is geworden dat het dier zinkt, dan ontstaat de bentische (op de bodem levende) larve, welke zich reeds geheel in de schelp kan terugtrekken. Uit deze vorm ontwikkelt zich het jonge dier. Diverse stadia kunnen in het ei, of zelfs in het moederdier worden doorlopen, maar gewoonlijk is de veliger vrij-zwemmend.

De eerste aanleg van de schelp begint met de vorming van een schijfje conchyoline (schelpstof), aan de dorsale zijde, boven het achterlijf. Het is omgeven door een huidplooi welke later de mantelrand zal vormen. Aan de achterzijde wordt het gesteund door een inkeping in deze huidplooi en hier bevinden zich talrijke cellen, welke zijn gespecialiseerd in het afzetten van schelp-materiaal. Terzelfdertijd wordt aan de ventrale zijde de eerste aanzet van het operculum begonnen.



Afb. 2
Schelpen uit het Ordovicium.
A. *Eunema strilligata*
B. *Murchisonia gracilis*
Naar Salter.



Afb. 3

Schematische voorstelling van de ontwikkeling bij Paludina embryo's. Naar Naef.

a = anus, m = mantel, mo = mond, o = operculum, s = schelp, v = velum.

A. Overgang van trochophora naar veiliger stadium;

B. Schelp en operculum in aanleg aanwezig;

C. Retroflectie doet de schelp een schaalvorm aannemen;

D. Retroflectie is voltooid. De torsie welke in dit stadium reeds voltooid is, is hier niet in weergegeven.

Vervolgens treedt retroflectie op. Het achterste deel van het embryo wordt in ventrale richting omgebogen, terwijl de mantelrand eromheen wordt gestulpt (afb. 3). Dit heeft tengevolge dat het kalkplaatje bij de groei steeds verder wordt gebogen, zodat uit de oorspronkelijke plaat, een schaal-vorm ontstaat welke daarna een vorm krijgt welke die van een halve bol benadert. Door de retroflectie worden de ingewanden in de schelp geborgen, terwijl het rectum ombuigt zodat de anus buiten de rand van de schelp blijft.

Alvorens over te gaan naar de spiraalbouw der gastropoden, dienen we eerst de plan-spirale schelp der cephalopoda te zien (Nautiloidae, Ammonieten, Spirula). Het bouwen der tussenschotten wordt hierbij verwaarloosd.

Het afzetten van materiaal gebeurt in hoofdzaak langs de achterrand, gradueel minder langs de zijranden, terwijl aan de voorste rand geen groei plaats vindt (afb. 4). De groei der schelp is in de richting van het rectum (exogastrisch). Nadat de schelp sterk is gekromd als gevolg van de retroflectie, ontstaat dan een spiraalvormig gebogen buis, welke trechtervormig uitloopt

(afb. 4B).

De toevoeging van materiaal is hier excentrisch maar symmetrisch. Bij de gastropoden is de groei van de schelp excentrisch en bovendien asymmetrisch.

ASYMMETRIE

Bij de groei van het embryo, is reeds na 5 celdelingen een zekere asymmetrie te bemerken. De cellen gelegen nabij de vegetatieve pool (dus wat later het achterlijf zal vormen) van de dorsale zijde bekeken rechts van de lichaamsas, delen zich sneller dan die aan de linkerszijde (bij dextraal - rechts - windende soort). Hierdoor wordt de gehele anatomie van het organisme asymmetrisch. Bij het vormen van de eerste aanleg van de schelp blijkt dan het kalkplaatje naar links van de lichaamsas te zijn verschoven. Deze asymmetrie heeft tot gevolg dat de verdere groei van de schelp wordt uitgevoerd zoals schematisch weergegeven in afb. 4C.

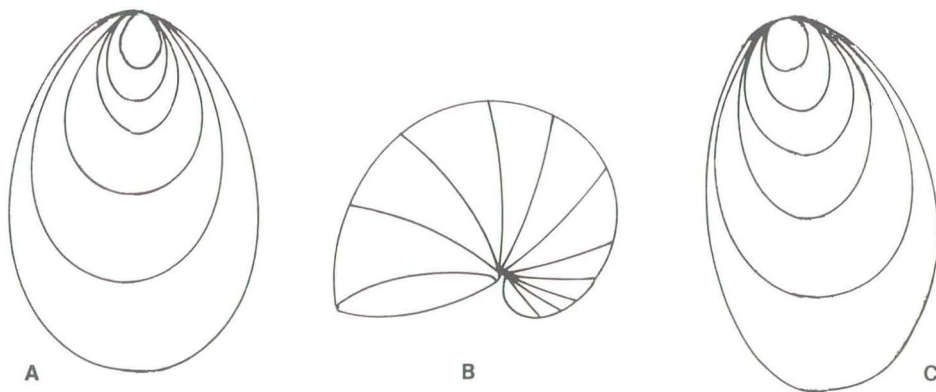
De excentrisch-asymmetrische groei, in combinatie met de buiging door retroreflectie, hebben als resultaat, de turbo-spiraal gebouwde schelp die kenmerkend is voor de gastropoden.

Eventuele plan-spirale bouw zoals van de Posthoornslak, blijkt toch door een turbo-spirale protoconch te zijn voorafgegaan. Deze ontwikkeling is dus secundair.

Vergeleken met de plan-spirale bouw, is de gastropodenschelp meer compact en dus beter geschikt voor het leven in bewegend water.

Volgens de huidige opvatting is deze bouw ontstaan in een tijdperk toen de atmosfeer nog niet voldoende zuurstof bevatte om hoog frequente straling (ultraviolet - roentgen str.) tegen te houden. Hierdoor was de bovenste waterlaag van ± 10 meter onbewoonbaar. In deze periode was de specialisatie nog weinig gevorderd en hadden willekeurige mutaties meer levenskansen daardat de concurrentie minder intensief was.

Zodra de foto-synthese voldoende zuurstof aan de atmosfeer had toegevoegd, werd de bo-



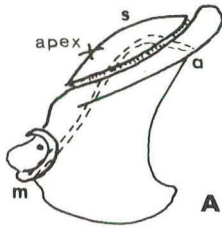
Afb. 4

Schematische voorstelling van de groei van de protoconch. Naar Naef.

A. materiaal afzetting excentrisch maar symmetrisch;

B. Door symmetrische bouw ontstaat de planspirale protoconch;

C. Materiaal afzetting excentrisch en asymmetrisch.



Afb. 5

Torsie bij het *Paludina* embryo. Naar Naef.

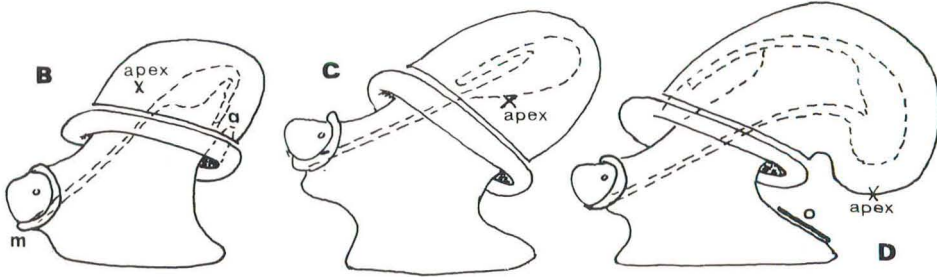
a = anus; o = operculum; m = mond; s = schelp.

A. Torsie is juist begonnen, retroflexie juist ingezet.

B. Torsie is juist begonnen, de apex is naar links gedraaid.

C. Torsie meer dan 90°.

D. Torsie over 180° voltooid.



venste waterlaag bewoonbaar en hiermede de brandingszone. Juist hier was de gastropoden-schelp in het voordeel boven de planspiraalbouw en kregen de gastropoden dus de kans zich verder te ontwikkelen.

TORSIE

Zoals we zagen groeit de schelp van het embryo exogastrisch. Indien de bouw in deze richting consequent werd vervolgd, dan zou bij het volwassen dier de top van de schelp naar links en naar voren wijzen, terwijl de buitenlip zich boven het achterste stuk van de voet zou bevinden. Deze stand van de schelp zou de volgende nadelen meebrengen. De schelp is uit evenwicht en kan niet worden gesteund. De buitenlip blijft haken aan obstakels en graven is uitgesloten. De kieuwen in de mantelholte zijn naar achteren gericht hetgeen de toevoer van schoon water bemoeilijkt.

Bij de anatomie van het dier kunnen we onderscheiden de schelp met daarin de ingewandenzak en het kop-voet gedeelte. Deze zijn verbonden door het middenstuk. Dit laatste is sterk plastisch en de slak kan de schelp draaien in een horizontaal vlak, zoals bij slakken in het aquarium duidelijk kan worden waargenomen. Hierdoor kan dus de schelp in een voordeliger stand worden gedraaid. Deze draaiing is blijkbaar genetisch vastgelegd zoals te zien valt aan de chiasmoneurie. Hiermede wordt aangegeven de kruising van de gepaarde hoofd-zenuwstrengen welke de cerebrale ganglia verbinden met de viscerale dito, zoals die voorkomt bij de prosobranchia.

Deze draaiing naar links over een hoek van tot 180° van de schelp met ingewandenzak ten opzichte van het kop-voet gedeelte wordt aangeduid met de naam: torsie. Deze treedt reeds in een vroeg embrionaal stadium op (afbeelding 5).

Als gevolg van de torsie komt de bolle zijde van de laatste winding te rusten op het operculum, waardoor de schelp goed wordt gesteund, en waardoor geen wrijving ontstaat op de huid van de voet.

ALGEMEEN BOUWPLAN

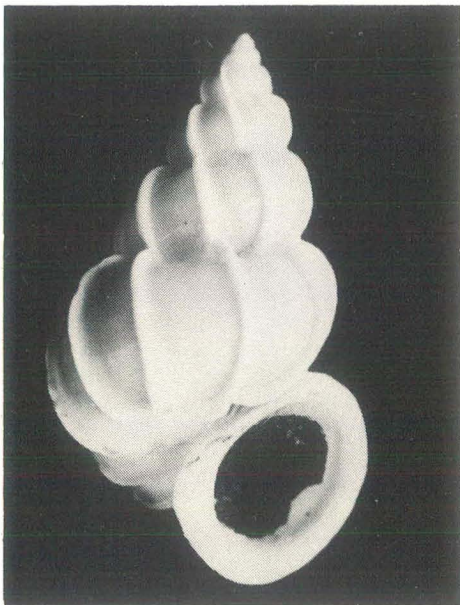
a. De bol. De schelp dient om de meest kwetsbare organen en zonodig het gehele dier te beschermen. De ideale vorm van zo'n pantser zou de bol zijn, want die heeft bij een bepaalde inhoud het kleinste oppervlak en bovendien is de bol op alle plaatsen even sterk gekromd in iedere richting, dus overal even sterk. De bol kan echter niet uitzetten bij de groei. Hoewel de gastropoden volgens een ander plan bouwen, wordt soms toch de vorm van de bol of van de halve bol enigzins benaderd (bv. Cypraeidae, Naticidae, Neritiidae etc.).

b. De buis. Een andere theoretische mogelijkheid is de cilindrische buis. In de meeste gevallen wordt deze echter veel te lang en dus breekbaar en daarom gewoonlijk niet toegepast. Uitzonderingen zijn de Vermetiidae en Caecidae.

c. De kegel. De kegel heeft als voordeel dat bij de groei de vorm onveranderd blijft. Patella, Armaea e.d. bouwen volgens dit grondplan. De kegel heeft dan een groot grondvlak bij een kleine hoogte, dus een grote tophoek. Een kegel met een kleine tophoek heeft hetzelfde bezwaar als de buis en wordt niet zonder meer toegepast.

d. De spiraal. De kegel met een kleine tophoek wordt gewonden in de vorm van een logaritmische ruimtespiraal. De totale lengte der windingen geeft de hoogte van de kegel en het apertura heeft de vorm van een kegelsnede, dus een ellips of een cirkel.

Ook hier geldt dat bij de groei de algemene vorm onveranderd blijft. Afgezien van sculptuur en varices, doorloopt ieder punt van de schelp buiten de as gelegen, bij de groei een spiraal. De gastropodenschelp is de meest complete vorm van de spiraal in het dierenrijk. Het grondplan van de bouw is het beste te herkennen bij *Epitonium scalare* L. (afb. 6). De wanden van de kegel zijn hier geheel vrij van elkaar gebouwd en het apertura is vrijwel cirkelvormig.



Afb. 6
Epitonium scalare L. met vrijwel cirkelvormige mondopening en vrij van elkaar gebouwde kegelwanden.

Afwijkingen van het grondplan.

Gewoonlijk worden de windingen tegen elkaar gebouwd. Deze constructie is veel sterker en vergt minder materiaal, omdat de windingen een stuk wand gemeenschappelijk hebben. Hierdoor wijzigt zich de vorm van de apertura. Hoe hoger de sutuur wordt aangelegd, des te sterker is de afwijking.

De buitenlip kan sterk variëren en daarmee wijzigt zich de vorm van het apertura en van de gehele schelp.

De aanwezigheid van een siphokanaal kan de vorm van het apertura sterk beïnvloeden.

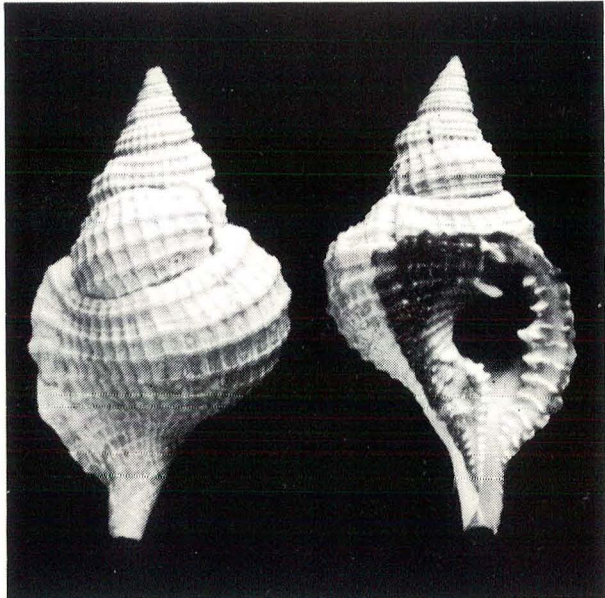
Door al deze factoren kan de hypothetische kegelvorm zó sterk zijn gewijzigd, dat ze nauwelijks als zodanig is te herkennen.

SUTUURLIJN

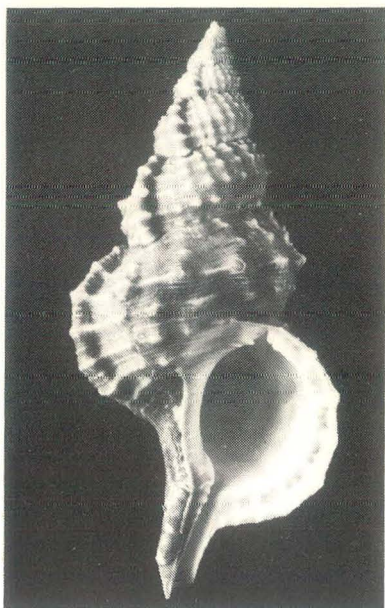
Waar de laatste winding aan de voorgaande is verbonden, ontstaat de sutuur (aanhechting). Deze is aan de schelp zichtbaar als de sutuurlijn welke om de top van de schelp ligt van apex tot apertura.

Wanneer ter plaatse van de sutuur geen merkbare sculptuur of varices voorkomen, daar verloopt de sutuurlijn in een zuivere spiraal. Wanneer de sutuur over knobbels of stekels moet worden aangelegd, daar vertoont ze een karteling welke om de obstructies heen ligt. Waar de sutuur een oude varix passeert, daar is de lijn ter plaatse scherp gebogen en soms diep ingestulpt (bv. bij *Ranella gigantea* Lam.) (afbeelding 8).

Bij verschillende Cymatiidae, speciaal bij Charonia-soorten, maar vooral bij *Distorsio*, verloopt de sutuurlijn in een golflijn langs de windingen (afbeelding 7).



Afb. 7
Distorsio reticulata Röding
met gegolfde sutuurlijn.



Afb. 8

Links: *Ranelle gigantea* Lam. De sutuurlijn is bij de oude varix gebogen.

Rechts: *Strombus latissimus* L., waarbij de omhoog lopende sutuurlijn zelfs tot voorbij de top gaat.

Bij vele Strombidae wordt in het volgroeide stadium de sutuur omhoog aangelegd, soms over enige windingen, maar zelfs tot voorbij de apex (*Strombus latissimus* L.) (afbeelding 8).

Bij de Olividae is de sutuurlijn niet te zien. De winding steekt in een scherpe lijst boven de sutuur uit en de vorige winding wordt met een callus-rand bekleed. Hierdoor ontstaat een duidelijk begrensd kanaal dat de loop van de sutuur geheel volgt. Dit kanaal biedt plaats aan een draad-vormig aanhangsel van de mantelrand waarvan de betekenis nog niet vast staat. Waarschijnlijk kan het dier door middel van dit aanhangsel constateren of bij het graven de schelp geheel bedekt is.

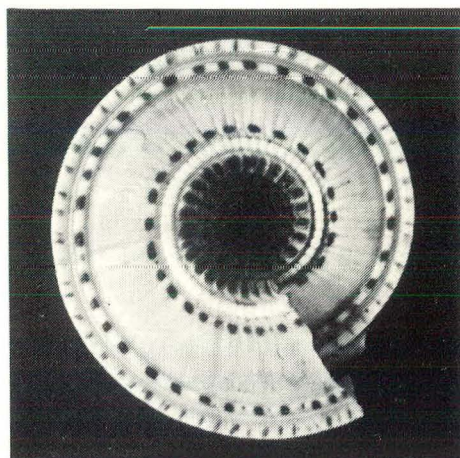
Terebellum terebellum L. vertoont een dergelijk aanhangsel en ook hier loopt langs de sutuur een kanaal. Dit is een typisch voorbeeld van parallele ontwikkeling bij overeenkomende levenswijze.

UMBILICUS

Wanneer de binnenwanden der windingen geheel vrij van elkaar worden gebouwd, dan ontstaat om de as der schelp een holle ruimte die aan de basis van de schelp te zien is als een opening die naast het apertura ligt. De meest uitgesproken vorm van de navel (umbilicus) vertonen de Architectoniciidae (afb. 9). Deze verloopt hier kegelvormig vanaf de protoconch naar de basis van de schelp.

Afb. 9

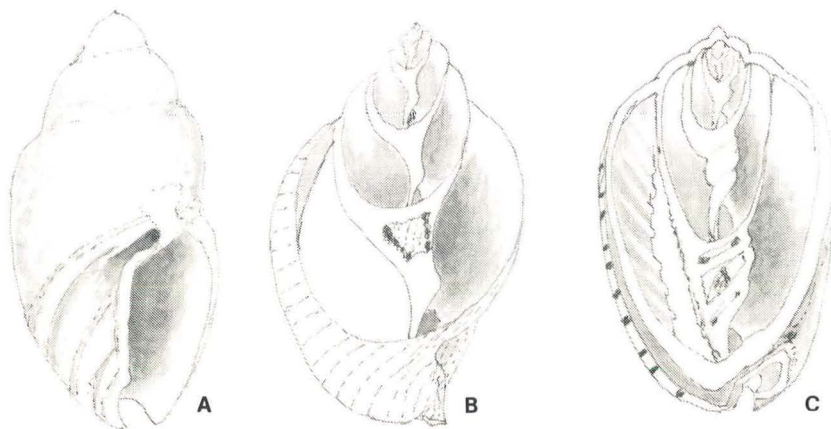
Architectonica trochlearis Hinds. Het zwarte gedeelte in het midden is de navel.



Gewoonlijk is het umbilicus veel nauwer en soms wordt het geheel of gedeeltelijk met callus gevuld of afgesloten. Meestal ligt het umbilicus in de aslijn van de schelp, maar dit is niet altijd het geval. *Ancilla glabrata* L., vertoont naast het apertura gewoonlijk een opening op de grens van het pariëtaal en het columellaire calles. Het umbilicus ligt hier als een spiraalvormige buis in het columella (zie afb. 10).

Galeodea echinophora L. vertoont een nauw umbilicus, begrensd door het siphokanaal, de buitenzijde der winding en de achterkant van het pariëtaale schild. Ook hier verloopt het umbilicus als een spiraalvormige buis in het columella.

Cypraeacassis testiculus L. heeft een dergelijk umbilicus, maar hier vinden we bovendien een pseudo-umbilicus, gelegen vóór het siphokanaal. Zowel het umbilicus als het pseudo-umbilicus verlopen hier als spiraalvormige holten in het columella.



Afb. 10

A. *Ancilla glabrata* L.

B. *Galeodea echinophora* L.

C. *Cypraeacassis testiculus* L.

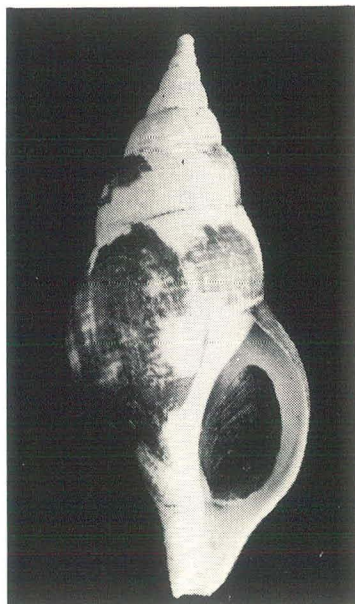
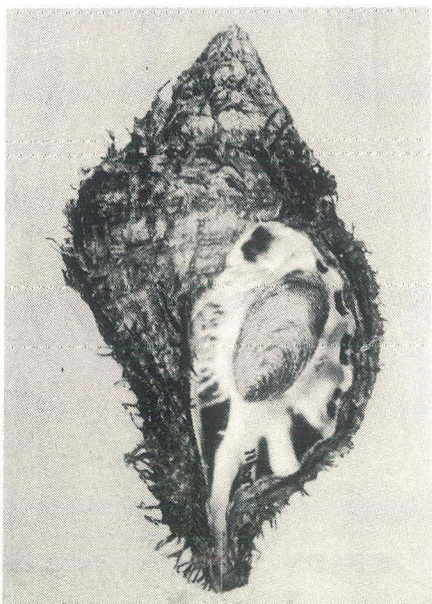
MATERIAAL

De gastropodenschelp bestaat voor 98 à 99% uit koolzuurvrije kalk (Calciumcarbonaat CaCO_3), de rest wordt ingenomen door Calcium fosphaat, Calcium sulphaat, Silicaten en enige andere stoffen. Bovendien is steeds een geringere hoeveelheid conchyoline aanwezig.

De kalkverbindingen komen in het zeewater voor in een verhouding van 0,4 gram per liter. Het dier neemt de kalkoplossing op d.m.v. de kieuwen en het epitheel van de mantelholte, waarna het wordt overgedragen aan bepaalde cellen in het bloed, welke speciaal dienen voor het transport. Deze cellen worden met de bloedstroom vervoerd en vervolgens worden de kalkverbindingen afgegeven aan cellen in de huid van de mantel en wel speciaal in de mantelrand.

Eveneens in de mantelrand ligt een groep cellen welke conchyoline produceren. Dit is een sklero-proteïne, een eiwit waarvan de moleculen als lange ketens gevormd zijn. De stof is nauw verwant aan het chitine der insecten, het is sterk en taai en bovendien heel duurzaam. Het conchyoline ligt als een moleculair fijn netwerk door de kristal structuur en het vormt een hechte verbinding op die plaatsen waar de kristallen niet aan elkaar zijn gekit.

Uit conchyoline bestaan tevens het operculum en het periostracum. Dit laatste vormt een beschermende laag die als een huid om de schelp ligt en deze beschermt tegen de inwerking van zuren, welke vrij in het zeewater kunnen voorkomen. Het periostracum kan bijzonder dik zijn bv. bij *Cymatium parthenopaeum* (von Salis) (afb. 11) of heel dun zoals bv. bij *Colus gracilis* (da Costa) en soms ontbreekt het geheel, zoals bij de Cypraeidae, Ovulidae en Olividae.



Afb. 11

Links *Cymatium parthenopaeum* (von Salis) met een dik periostracum en rechts *Colus gracilis* (da Costa), die slechts een dun periostracum bezit.

KLEUR

De cellen van de mantelrand produceren kleurstof van organische aard. Bij het afzetten van materiaal, wordt tegelijkertijd ook de bijbehorende kleur voortgebracht. De kleuren worden of in de kalk structuur afgezet (Archaeogastropoda) of in de concholine (zoals bv. bij de Volutidae en Cypraeidae).

De kleuren bestaan in hoofdzaak uit bruin, rood, oranje en geel en zelden uit groen of blauw. Wanneer de mantelrand steeds een zelfde kleur produceert, ontstaat een monochromatische (eenkleurige) schelp.

Indien een groep cellen steeds een kleur afgeeft welke contrasteert met de rest, dan ontstaat bij de groei een band of radiaal patroon. Dergelijke patronen komen het meeste voor. Wanneer de mantelrand periodiek contrasterende kleuren afzet, dan resulteert dit in een axiaal patroon. Als een groep cellen die een contrasterende kleur afgeeft, gedurende de groei langs de rand verschuift, dan ontstaat een zig-zag patroon. Dergelijke patronen kunnen in verschillende kleurencombinaties worden uitgevoerd. Het aantal mogelijkheden is legio.

Tropische schelpen zijn bekend om hun heldere kleuren en men zou geneigd zijn aan te nemen dat deze schelpen zouden opvallen in hun milieu. Niets is minder waar. Lichtstralen met een lange golflengte dringen slechts weinig in het water door en zo vervagen de kleuren van het spectrum aan de kant van het rood, al op geringe diepte, terwijl blauw, groen en grijs overheersen.

De meeste slakken zijn nachtdieren die zich overdag verbergen en vele soorten hebben een gravende levenswijze. Het periostracum bedekt de schelp en waar dit ontbreekt kan de schelp worden omvat door mantel of voet. Bovendien zijn schelpen dikwijls bedekt met algen of kalkaanslag.

Over het nut van kleuren kan men slechts speculeren. Juister is te stellen dat, indien de kleuren een nadeel zouden opleveren, ze in loop der evolutie zeker gewijzigd of verdwenen zouden zijn. Soorten welke in de tropen boven de spatzone leven, zijn vaak ongekleurd dus licht van tint. Dit is gunstig voor reflectie van straling waardoor vochtverlies wordt beperkt.

Het enige voorbeeld van een schutkleur is *Janthina*. Het dier hangt met de voet aan een vlotje van schuimblaasjes en de top van de schelp is naar beneden gericht. De kleur van apex tot schouder is melk-blauw, terwijl de basis ultramarijn van kleur is. Dit komt goed overeen met de kleur van het wateroppervlak, zowel uit de lucht als van beneden gezien. Hier geven de kleuren enige bescherming tegen vogels en vissen. *Janthina* heeft geen enkele mogelijkheid zich te verbergen en hier is een schutkleur zeker op zijn plaats.

BOUW EN STRUCTUUR

Bij het bouwen van de schelp komen de cellen langs de gehele mantelrand in actie. De kalkverbindingen worden in vloeibare toestand afgescheiden en tegelijkertijd worden eiwit en kleurstof geproduceerd. Waar de kalk in aanraking komt met het eiwit, vormen zich kristallen die zich tegen het reeds bestaande materiaal vastzetten.

De kristallen hebben verschillende vormen zoals calciet (driehoekig), aragoniet (ruitvormig) en vateriet (zeshoekig). Ze worden afgezet als prismatisch, lamellair, kruis-lamellair, granulair en homogeen materiaal.

De structuur kan bestaan uit zuilvormige kristallen, enige duizendsten van een millimeter doorsnede, die in lagen op en naast elkaar liggen en zo een pakket vormen van bv. zes lagen dikte waar alle kristallen in dezelfde richting liggen. Hierop komen dan andere pakketten waar steeds de kristallen onder een hoek liggen met die in het voorgaande pakket. Deze structuur

doet denken aan multiplex. Het materiaal is sterk en ondoorzichtig en het vormt dikwijls de middelste laag van de schelpwand.

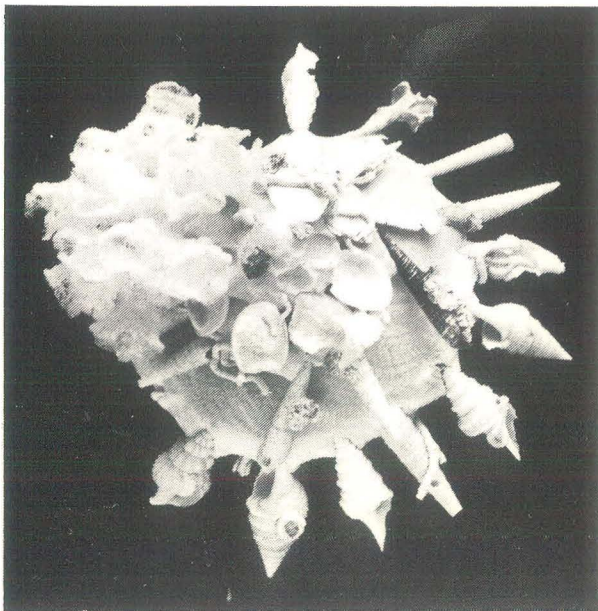
Een andere structuur bestaat uit dunne schijfjes, enige duizendsten van een millimeter dikte, welke in stapels op elkaar liggen. Deze stapels zijn naast elkaar gerangschikt zodat een laag ontstaat. Deze structuur wordt soms aan de buitenste laag van de schelp aangetroffen, direct onder het periostracum.

Ook kunnen lamellen als dakpannen schuin over elkaar liggen. Wanneer deze structuur zuiver is en ongekleurd, dan is het doorzichtig dwz. lichtstralen van verschillende golflengte dringen tot verschillende diepte door, alvorens te worden teruggekaatst. Hierdoor ontstaat het regenboogeffect zoals we dat kennen van paarlemoer. Deze materie is hard en het vormt dikwijls de laag waartegen de mantel is gelegd.

Bij beschadiging van de schelp wordt de eerste herstelling uitgevoerd in vateriet kristallen, waarna het gebruikelijke patroon wordt hervat. Oude breuken blijven als lidtekens zichtbaar. De bouw wordt gewoonlijk in korte fazen uitgevoerd. Nieuw materiaal wordt in een smalle band aan de buitenlip afgezet. De grenzen van elke fase blijven aan de buitenzijde van de winding zichtbaar als de groeilijnen, welke evenwijdig aan elkaar en aan de mondrand lopen. Aan de binnenlip wordt bij de bouw callus afgezet (callus = eelt). Hierdoor wordt het columella versterkt en het pariëtaal gedeelte der vorige winding wordt hiermede geëgaliseerd.

SCULPTUUR

Behalve de reeds genoemde sutuurlijn en groeilijnen, vertonen zich aan de buitenzijde van de schelp dikwijls sculpturen van axiale en radiale aard. Soms is dit een heel fijn patroon, wat alleen bij sterke vergroting zichtbaar wordt, maar vaak worden ook forse ribben of koorden af-



Afb. 12

Xenophora pallidula Reeve, waarvan de buitenzijde van de laatste winding gestekeld lijkt doordat het dier daarop schelpen heeft vastgezet.

gezet. Waar beide tegelijk voorkomen ontstaat een wafel patroon. Ook kunnen knobbels of stekels worden gevormd.

Zulke constructies worden als volgt tot stand gebracht.

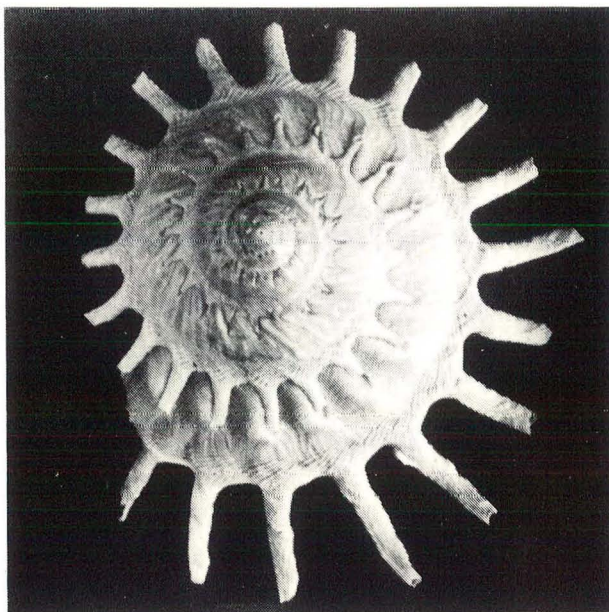
In een bepaald stadium van de ontwikkeling groeit de mantelrand aan de buitenzijde uit. De rand wordt dan naar buiten gestulpt of gekarteld. Als gevolg wordt dan de buitenlip van de schelp naar buiten gebogen of gekarteld. Bij verdere groei wordt de mantelrand gereduceerd waarbij de buitenlip zijn oorspronkelijke vorm herneemt en een knobbel of karteling is het resultaat. Zulke knobbels kunnen aan de binnenzijde worden opgevuld zoals dat bij Fasciolaridae het geval is, of de knobbel kan hol worden gelaten zoals bij de Strombidae.

Schubben of stekels aan de buitenzijde van de winding worden gebouwd, doordat aan de mantelrand een lob uitgroeit welke naar buiten steekt. Deze lob produceert een schub-vormig uitsteeksel aan de mondrand. Daarna wordt de lob gereduceerd en de buitenlip wordt normaal vervolgd. Wanneer een schub aan de binnenkant wordt opgevuld met materiaal, is het resultaat een stekel die een spleet of naad vertoont aan de zijde van het apertura.

Dergelijke sculpturen worden gewoonlijk na een bepaalde periode herhaald, waardoor patronen ontstaan welke door hun regelmaat en soortgebondenheid aantonen dat dit alles genetisch is vastgelegd. Verwonding van de mantelrand of breuk van de schelp, kan aanleiding geven tot verstoring van het patroon.

Het dier kan niet alleen bouwen maar ook materiaal afbreken, waartoe de mantelrand een bepaald zuur kan produceren en nauwkeurig doseren. Wanneer bij de bouw stekels of andere obstructies worden bereikt op de basis der vorige winding, dan worden deze afgebroken en de resten geëgaliseerd door ze te bedekken met callus.

Gedurende de groei kan zich de aard der sculptuur wijzigen.



Afb. 13

Stellaria solaris L., met eigen stekels aan de buitenzijde van de laatste winding.

Juvenile schelpen van een zelfde geslacht vertonen dikwijls sterke overeenkomst, terwijl de volgroeide schelpen opmerkelijke verschillen vertonen.

Vele Xenophoriidae zetten bij de groei schelpen, stukjes koraal of steentjes vast op de buitenzijde der laatste winding en wel speciaal aan de schouder rand. De basis van de schelp is concaaf en de schouder rand is gewoonlijk sterk geprononceerd. Soorten welke normaal geen vreemd materiaal op de schelp vastzetten, bouwen aan de schouder rand een uitstekende cape van schelp materiaal of een serie stekels zoals *Stellaria solaris* L. (afbeelding 13).

INVLOED VAN MILIEU EN LEVENSWIJZE

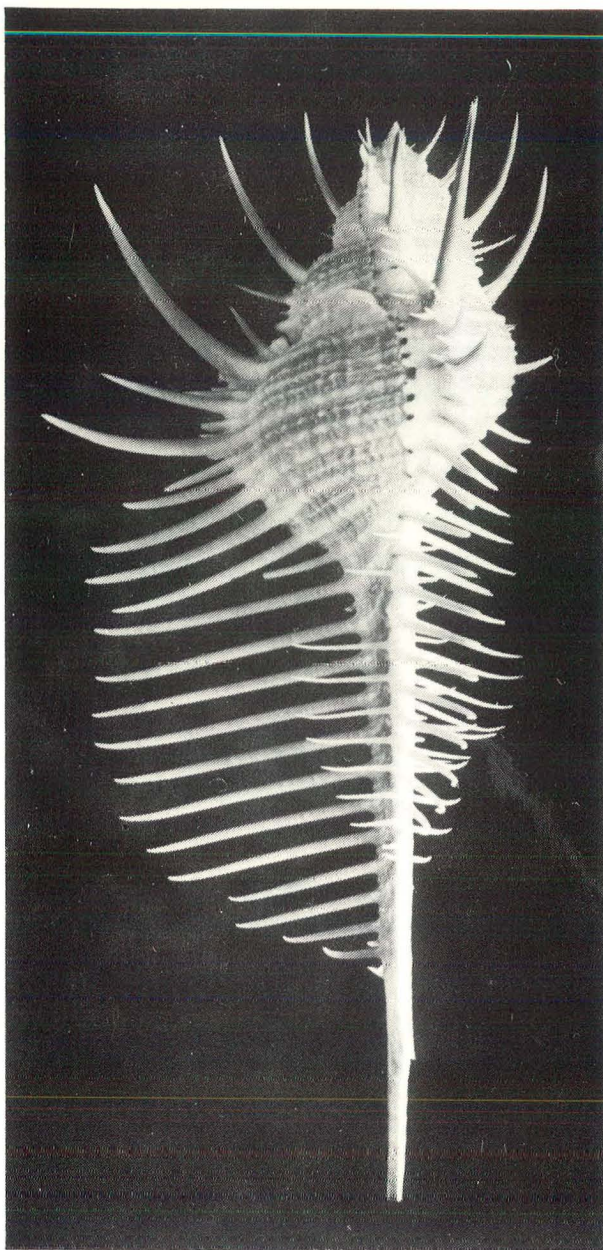
Voor de bouw van de schelp zijn van belang: zonlicht, warmte en voldoende voedsel. Het is dan ook geen wonder dat schelpen uit tropische wateren de grootste verscheidenheid vertonen van vormen, sculptuur en kleuren. Ofschoon in gematigde streken het water een tamelijk hoge temperatuur kan hebben doordat een zeestroom warm water aanvoert, toch is dan de straling gering doordat deze grotendeels wordt gereflecteerd tengevolge van lagere zonnstanden. Juist deze verminderde stralingsintensiteit blijkt van grote invloed te zijn. Hoewel op hogere breedten grote populaties kunnen voorkomen is toch het aantal soorten naar verhouding gering en de schelpen zijn minder gevarieerd van vorm en van kleur.

Het abysaal is het oudheidkundig zoölogisch museum van de oceaan. Soorten welke zich niet staande kunnen houden in concurrentie met meer geëvolueerde vormen, sterven uit of verhuizen naar het minder gunstige milieu van de diepzee. Duisternis, koude en voedselarmoede hebben tengevolge dat schelpen uit diep water gewoonlijk dun zijn en weinig kleur vertonen. De brandingszone kan slechts bewoond worden door dieren die zich goed kunnen vastzetten. Schelpen uit dit milieu vertonen dan ook vaak een groot apertura, een vlakke basis, een holostomate vorm of een zeer kort siphokanaal. De top is soms weinig ontwikkeld en indien er duidelijke sculptuur voorkomt, dan kan deze zeer solide zijn maar is nooit extreem.

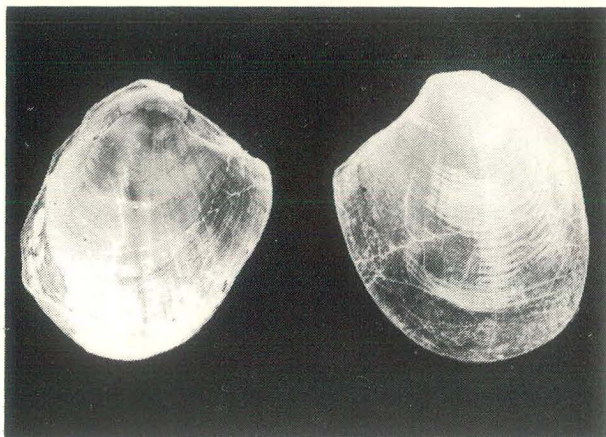
Vele gastropoda hebben een gravende levenswijze. Voor zover de bodem uit zand of modder bestaat is deze gewoonlijk rul, hetgeen het graven vergemakkelijkt. Inklinken van de bodem zoals aan land tengevolge van neerslag, komt onder water dicht onder het bodem oppervlak, niet voor. Aan de vorm van de schelp is deze gravende levenswijze soms duidelijk te herkennen, zoals bij de Olividae, Terebridae etc. Hoewel de Harpidae en Naticidae ook typisch gravers zijn is dit aan de schelp niet te zien. De voet van het dier is hier bijzonder groot en deze wordt om de schelp geplooid bij het graven.

Extreme sculptuur sluit een gravende levenswijze uit. *Murex pecten* (Lightfoot) (afb. 14) heeft een zeer hoge voet en de schelp wordt bij het kruipen hoog boven de bodem getiid. Over het nut van dergelijke sculpturen kan het zelfde gesteld worden als reeds betreffende de kleuren werd opgemerkt: indien het nadeel zou opleveren, dan zou de soort reeds lang zijn uitgestorven of de sculptuur zou gewijzigd of verdwenen zijn.

Vele gastropoda hebben afstand gedaan van het bentisch bestaan en hebben zich gevoegd bij het nekton of bij het plankton. Hiertoe is dan de schelp sterk gereduceerd en heel dun en soms is de oorspronkelijke spiraalbouw nauwelijks te herkennen. De Pteropoden of vleugelslakken vormen een goed voorbeeld. Zij zijn geheel aangepast aan een vrij zwemmend bestaan. De voet is uitgegroeid tot twee lobben waarmee het dier zwemt. Vooral de verticale verplaatsing is hier belangrijk. De onderorde Gymnosomata heeft de schelp verloren maar de Thecosomata hebben nog een kleine schelp. Tot de orde der Tectibranchia behoren o.a. de Hydathinidae en de Aplysiidae. De tot deze families behorende soorten kunnen nog wel kruipen maar zijn te-



Afb. 14
De lange stekels maken Murex pecten Lightfoot tot een van de fraaiste schelpen, die we kennen.



Afb. 15

De schildvormige en bladdunne schelp van *Aplysia punctata* Cuvier, de zeehaas, die in geen enkel opzicht meer de karakteristieke slakkehuisvorm heeft. Links binnenzijde, rechts buitenzijde.

vens goede zwemmers. Bij *Aplysia* is de schelp sterk vervormd en bovendien klein en teer (afbeelding 15). Ook bij *Hydathina* is de schelp heel klein t.o.v. het dier, maar hier is de typisch involute bouw nog goed te zien.

De *Janthinidae* zijn vlotvaarders en behoren dus tot het plankton. Ook hier is de schelp heel dun ofschoon nog wel van normale afmetingen.

Een geheel andere ontwikkeling zien we bij de *Vermetidae*. Deze hebben een vastzittende levenswijze aangenomen. Het jonge dier kruipt nog normaal en bouwt de juveniele windingen in een spiraal. Zodra het dier overgaat naar een sessiele levenswijze, wordt de schelp vastgeceenteerd aan het substraat of aan andere schelpen van dezelfde soort. Daarna wordt de schelp vervolgd als een willekeurig gevormde buis. Door deze ontwikkeling vervallen beperkingen welke normaal bij de bouw van de schelp gelden. (afb. 16)

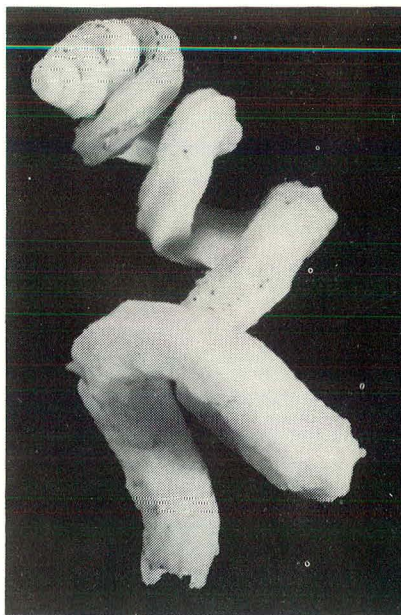
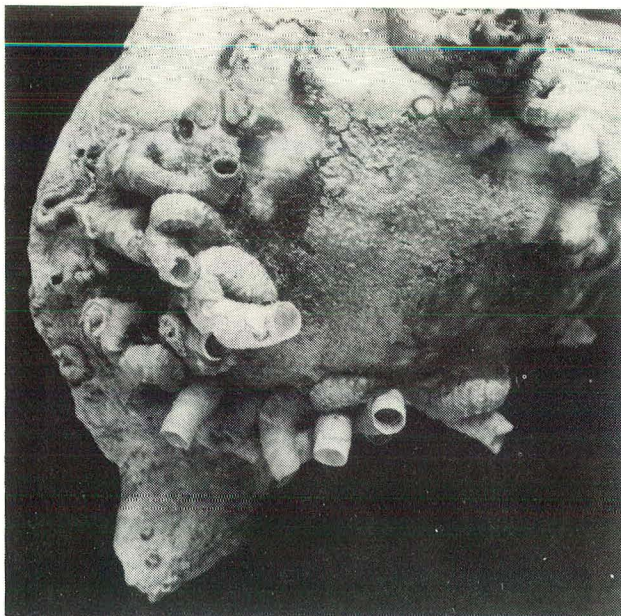
De *Magilidae* hebben ook een vastzittende levenswijze. Zij zetten zich vast in gorgonia's of andere zachte koralen. Waar het leerkoraal zich heeft vastgezet op de rots, is de voet sterk vertakt. In dit gedeelte worden de *Magilidae* aangetroffen, geheel ingegroeid in het koraal. Een verbinding met open water wordt aangehouden om zich te voorzien van voedsel en zuurstof. *Rapa rapa* L. bouwt een normale schelp maar het siphokanaal vertoont vaak onregelmatigheden, veroorzaakt door omstandigheden (afb. 17).

Magilus bouwt een normale schelp tot op de laatste winding welke geheel wordt gebouwd als een onregelmatig gevormde buis.

Ook een parasitaire levenswijze kan van invloed zijn op de bouw van de schelp. De *Pyramidelidae* voeden zich met het lichaamsvocht van sommige bivalvia, voornamelijk *Mytilus*-soorten. Het dier leeft op de buitenkant van de mosselschelp en voedt zich door de proboscis tussen de kleppen naar binnen te steken. Bij deze familie is de schelp normaal ontwikkeld. De *Styliferiidae* leven in het weefsel van een zeester. De apex van de schelp steekt nog juist door de huid van de zeester naar buiten. De schelp is nog aanwezig maar gereduceerd.

De *Entoconchidae* brengen hun leven door ingebed onder de huid van de zeekommer. Bij deze familie is de schelp geheel verloren gegaan.

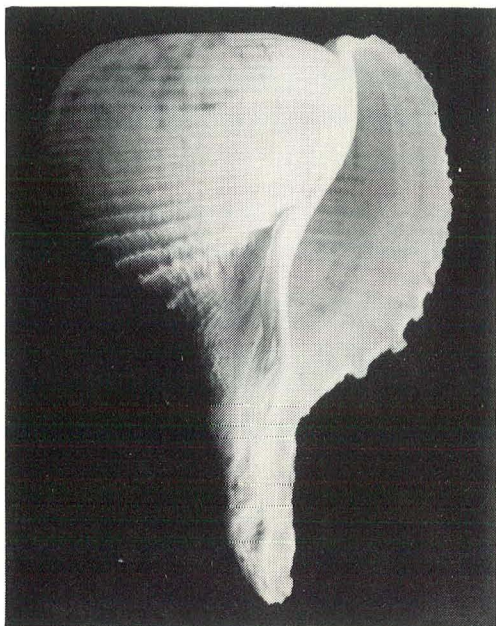
Niet alle soorten zijn zo gespecialiseerd dat ze absoluut gebonden zijn aan een bepaald milieu.



Afb. 16

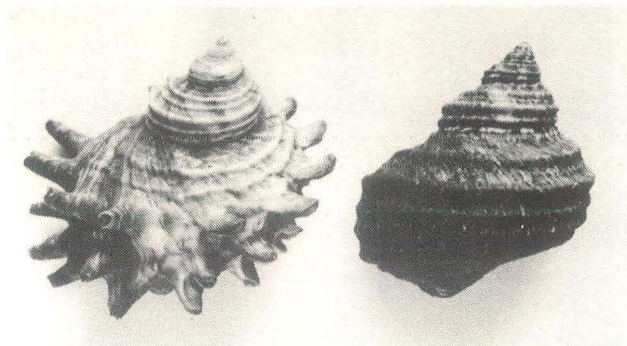
Links: De tot de Vermetidae behorende *Leminata arenaria* L. vastgehecht op substraat.

Rechts: *Siliquaria cumingit* Mörch.



Afb. 17

Rapa rapa L., waarvan het sifokanaal onregelmatigheden vertoont.



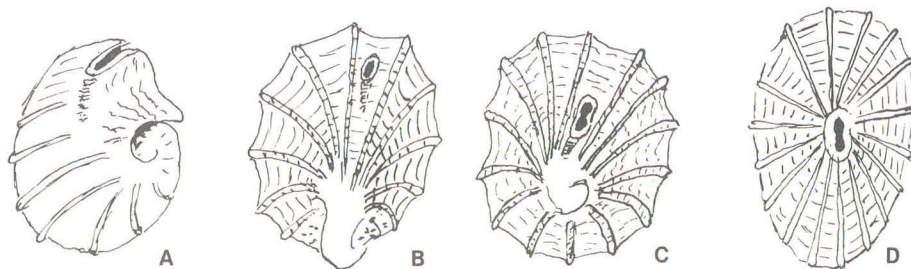
Afb. 18
Turbo cornutus (Solander).
 Links een gestekeld exemplaar uit stil water, rechts een exemplaar zonder stekels uit de brandingszone.

In die gevallen kan het verschil in milieu invloed hebben op het uiterlijk van de schelp. *Turbo cornutus* (Solander) kan zowel in de brandingszone als in dieper en rustiger water voorkomen. In sterk bewogen water ontbreken dan de zware stekels waaraan de soort zijn naam "gehoornde" ontleent (afbeelding 18).

Strombus aurisdianae L. komt voor bij oceanische koraal-eilanden, terwijl de vorm *S. aurisdianae aratrum* (Röding) voorkomt langs de kusten van het continent of van grote eilanden, waar het water veel mineralen bevat. De dorsale zijde van de schelp is bij beiden gelijk, maar bij forma *aratrum* is het pariëtaal callus evenals de binnenrand van de buitenlip opvallend donker van kleur. Dit deel van de schelp blijft gedurende het leven van het dier steeds verborgen en hier mag dus worden gesteld dat het verschil in kleur slechts ontstaat onder invloed van het milieu.

AFWIJKENDE VORMEN

Bij het bespreken van het algemeen bouwplan werden enige families genoemd welke een schelp bouwen die de vorm heeft van een kegel met een grote tophoek. Bij de Patellidae omvat de protoconch slechts een deel van een winding. Zodra het dier de bentische levenswijze begint, wordt de schelp vervolgd in de vorm van een kegel. Vervolgens wordt de protoconch aan de binnenzijde afgesloten door een groei-stop of septum, waarna het afslijt of wordt verwij-



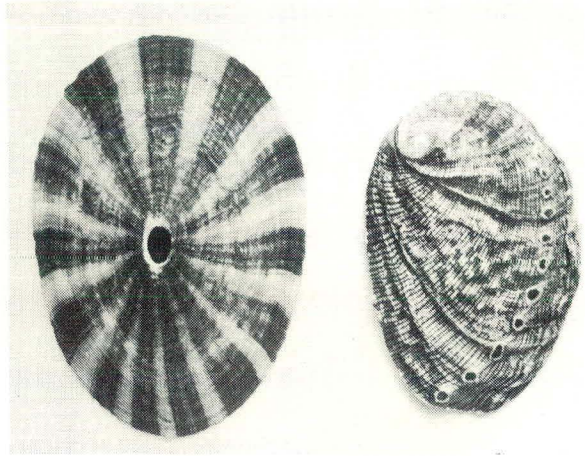
Afb. 19
 Ontwikkeling van protoconch en schelp bij de Fissurellidae, waarbij de oorspronkelijke inbochtiging wordt afgesloten en het overblijvende gaatje naar de top verhuist.
 a, b en c sterk vergroot, d ware grootte. Naar Tucker Abbott.

Afb. 20

Links: *Fissurella maxima* Sowerby.

Rechts: *Haliotis tuberculata* L.

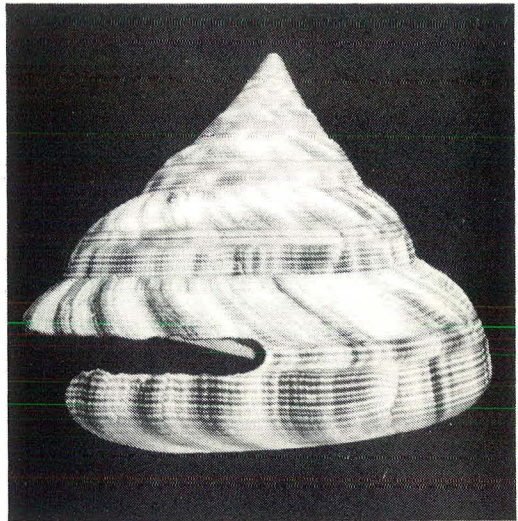
Deze dieren beschermen zich door zich vast te zetten op het substraat.



derd. Tevens wordt het operculum afgeworpen.

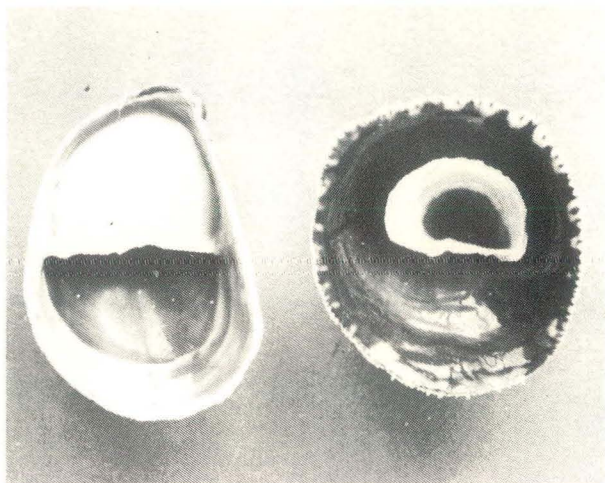
Bij de Fissurellidae wordt een sinus aangelegd in de buitenlip van de protoconch. Vervolgens wordt de buitenlip weer gesloten zodat een gaatje overblijft. Bij de verdere groei wordt aan de buitenlip meer materiaal afgezet dan aan de andere zijde van het apertura. Hierdoor verhuist het gaatje naar de top van de schelp (afb. 19).

De genoemde families bouwen een kegel met een groot grondvlak en het operculum ontbreekt. Het dier beschermt zich door zich vast te zetten op het substraat door zuignap-werking van de voet. Hierdoor is het milieu beperkt tot rotsen of sommige soorten zeewier (afbeelding 20).



Afb. 21

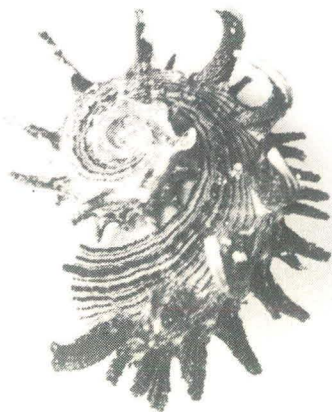
De tot de Pleurotomariidae behorende *Mikadotrochus hirasei* Pilsbry.



Afb. 22
 Links het muiltje of *Crepidula fornicata* (L.) en rechts de op een kop en schotel gelijkende *Crucibulum spinosum* (Sowerby).

Behalve bovengenoemde families en de Acmaeidae, bouwen vele andere families of geslachten volgens het principe van de kegel.

Het genus *Cheilea* (Modeer) van de Hipponicidae bouwt een kegelvormige schelp welke binnen in de top een half ringvormige plaat draagt. Het geslacht *Hipponix* van dezelfde familie bouwt een kegel met een schuin grondvlak waardoor het schelpje het uiterlijk van een muts krijgt. Ook de Capuliidae bouwen op dergelijke wijze. De geslachten *Calyptraea* en *Crucibulum*, beiden behorende tot de Calyptraeidae bouwen een schelp in de vorm van een kegel. Binnen in de top wordt nog een losse kegelwand gebouwd. Hieraan ontlenen deze schelpen hun populaire naam: "kop en schotel" (afbeelding 22).



Afb. 23
Angaria melanocantha Lam. De laatste winding is nagenoeg vrij gebouwd.

Afb. 24

Latiaxis mawae Gray met een vrij gebouwde laatste winding en aan elkaar gebouwde sifokanalen.



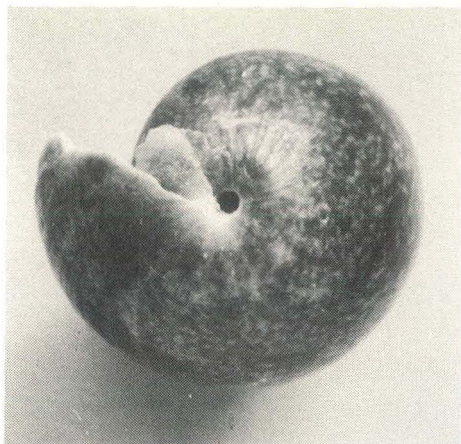
Het genus *Crepidula*, dat tot dezelfde familie behoort, bouwt een extreem paucispirale schelp (het zg. "muiltje"). Het grote apertura en het ontbreken van windingen maken het noodzakelijk dat extra bescherming wordt verleend aan de ingewandenzak. Hiertoe wordt een plaat of septum gebouwd, op enige afstand binnen de mondrand.

Een typisch voorbeeld van parallelle ontwikkeling zien we bij de Siphonariidae die ook een kegelvormige schelp bouwen. Deze behoren tot de sub-klasse der Pulmonata.

Zoals we zagen bouwen de Vermetidae en Caecidae een schelp in de vorm van een buis. De laatste familie bouwt in het larvestadium een normale protoconch welke in het eerste jeugd stadium wordt vervolgd. Daarna wordt de schelp vervolgd als een licht gekromde buis, welke aan de bovenzijde wordt afgesloten met een septum. Bij de groei trekt het dier zich naar beneden in de buis terug waarbij steeds nieuwe septae worden aangelegd zodat een serie ongebruikte kamers ontstaat.

Verskillende soorten bouwen normaal een schelp in spiraalbouw maar bij het bereiken der volwassenheid wordt een deel van de laatste winding geheel vrij gebouwd ofschoon nog wel de richting van de spiraal wordt gevolgd. Een voorbeeld hiervan is *Angaria melanacantha* (Lam.). *Latiaxis mawae* (Gray) vertoont dezelfde eigenaardigheid, maar hier zijn ook de oude sifokanalen aan elkaar gebouwd (afb. 24).

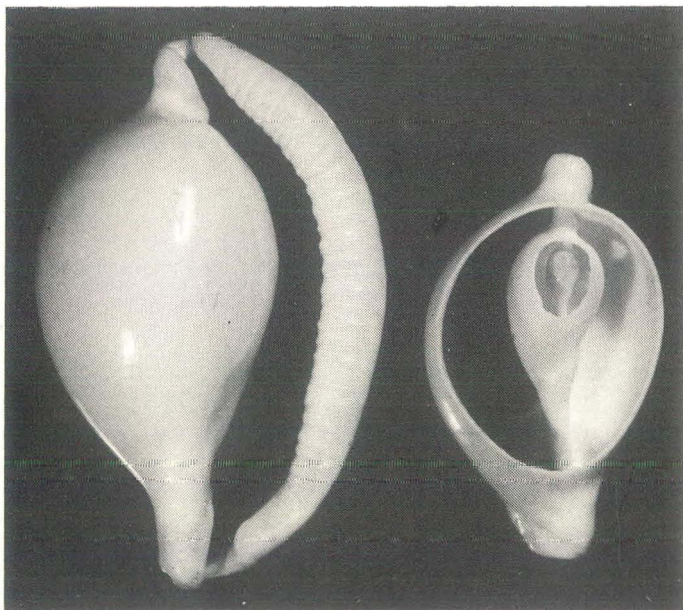
Een sterk afwijkende vorm van schelp treffen we aan bij de Bullidae (orde Tectibranchia). Na de protoconch wordt de schelp vervolgd met een zeer wijde buitenlip, die zó bol staat dat hierdoor de vorige windingen steeds geheel worden omvat (afb. 25). De sutuur ligt hier aan de top van de schelp en wordt met iedere winding hoger aangelegd. Hierdoor ontstaat een gat of put op de plaats waar normaal de top zou zijn. Dit doet enigszins aan een navel denken maar is het natuurlijk niet.



Afb. 25
Bulla ampulla L. gezien aan de bovenzijde.
Het gaatje is dus niet de navel, maar het gevolg van het feit, dat de sutuur bij iedere winding hoger wordt aangelegd.

De Ovulidae bouwen ook met een wijde laatste winding maar hier heeft de schelp aan beide kanten een kanaal. Bij doorsnede blijkt dat reeds bij enige voorgaande windingen op dezelfde wijze werd gebouwd, zodat de schelp geen sutuurlijn vertoont, behalve op enige juveniele windingen die geheel omsloten zijn (afbeelding 26).

Enkele groepen welke in volwassen staat een afwijkende vorm vertonen worden afzonderlijk behandeld.



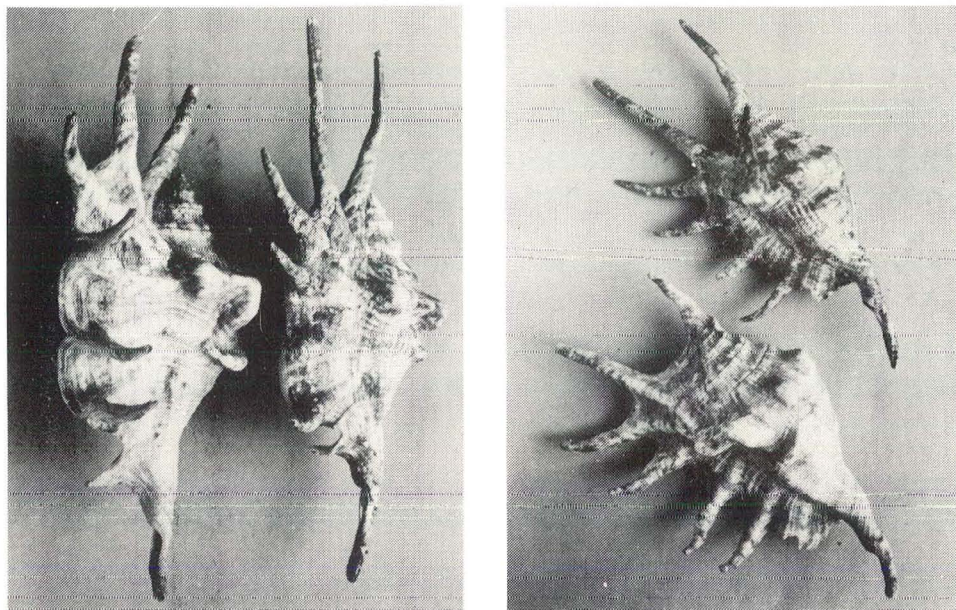
Afb. 26
Amphiperas ovum
(L.). Door de bijzondere bouw vertoont de schelp geen sutuurlijn.

DIMORPHISME

Bij vele soorten gastropoden valt sexueel dimorfisme op te merken. Meestal is dan de algemene vorm van de schelp bij beide geslachten hetzelfde, maar de schelp van het mannelijk individu is gewoonlijk iets kleiner of de mondopening van de schelp is nauwer.

Soms is het verschil in grootte aanmerkelijk zoals bij *Littorina ziczac* (Gmelin). De vrouwelijke schelp is hier ongeveer tweemaal zo hoog als die van de man, m.a.w. de eerste heeft ongeveer 8 maal zoveel inhoud.

Een typisch voorbeeld van sexueel dimorfisme treffen we aan bij *Lambis lambis* L. Hier bestaat niet alleen een duidelijk verschil in afmeting van de schelp, maar deze vertoont nog andere verschillen. De mannelijke schelp draagt enkele knobbels op de schouder der laatste winding. Bij de vrouwelijke schelp zijn de laatste twee knobbels aanéén gevoegd tot één langgestrekte radiale rug. Hierdoor wordt tevens de laatste winding inwendig verruimd. De stekels aan de mondrand van de mannelijke schelp wijzen naar buiten en naar achteren, terwijl bij de



Afb. 27

Sexueel dimorfisme bij Lambis lambis (L.). Behalve dat het mannetje kleiner is dan het vrouwtje zijn er ook andere duidelijke verschillen. Bij het manlijke exemplaar (op de rechter foto boven) zijn de drie onderste uitsteeksels aan de buitenlip korter, terwijl bij het vrouwelijke exemplaar (op de linker foto links) deze stekels niet alleen zwaarder zijn, maar bovendien sterk naar boven gebogen. Bij het vrouwelijke exemplaar staan voorts de beide voorste stekels verder uit elkaar dan bij het manlijke. Merkwaardig is, dat de verschillen bij de in het ene gebied levende exemplaren duidelijker zijn dan bij die uit een andere streek.

vrouwelijke schelp de laatste twee stekels sterk dorsaal zijn gericht. Waarschijnlijk was dit nodig om een betere toenadering bij de paring mogelijk te maken (afbeelding 27).

ZWAKKE PLAATSEN AAN DE SCHELP

De larve en het jonge dier bouwen een kleine schelp met dunne wanden. Daarom vormen de protoconch en de eerste juveniele windingen een zwakke plek. Bij paucispirale bouw is de top gewoonlijk vrij zwak, maar meestal steekt de top juist sterk uit en is daardoor extra kwetsbaar.

Dit bezwaar wordt soms opgevangen door deze eerste windingen geheel op te vullen met materiaal, maar meestal wordt een septum of groeistop aangelegd. Door deze stop worden de eerste windingen afgesloten van de leefruimte. Soms worden meerdere groeistoppen aangelegd zoals we dat zagen bij de Caecidae.

Ook de Ceritiidae zetten meerdere septae af in de top van de schelp. Onder de groeistop worden de oudere windingen dikwijls aan de binnenzijde verzwaard, zodat het geheel gelijke sterkte krijgt.

Een ander zwak punt van de schelp is de buitenlip. Het materiaal is hier gewoonlijk dun, terwijl het slechts aan één zijde wordt gesteund door aanliggend materiaal. Eventuele beschadigingen kunnen weliswaar snel en afdoende worden gerepareerd door de aanliggende mantelrand, maar gedurende de reparatie is het dier niet optimaal beschermd en bovendien kost het herstel tijd en energie. Vele soorten die een dunne mondrand hebben, vertonen littekens van oude breuken (afbeelding 28). Als oplossing voor dit probleem wordt dikwijls de versterkte buitenlip toegepast.



Afb. 28

Schelp van een wulk, *Buccinum undatum* L., met een enige malen gerepareerde mondrand.

V A R I X

In een bepaald stadium van de groei, wordt de buitenlip verzaamd door het aanbrengen van extra materiaal. Meestal gebeurt dit aan de buitenzijde van de winding, maar soms wordt bovendien een naar binnen gebogen lip toegepast. De vorm van de varix kan sterk verschillen, vergelijk bv. *Murex*, *Cassis*, *Bursa* en *Harpa* (afbeelding 29).

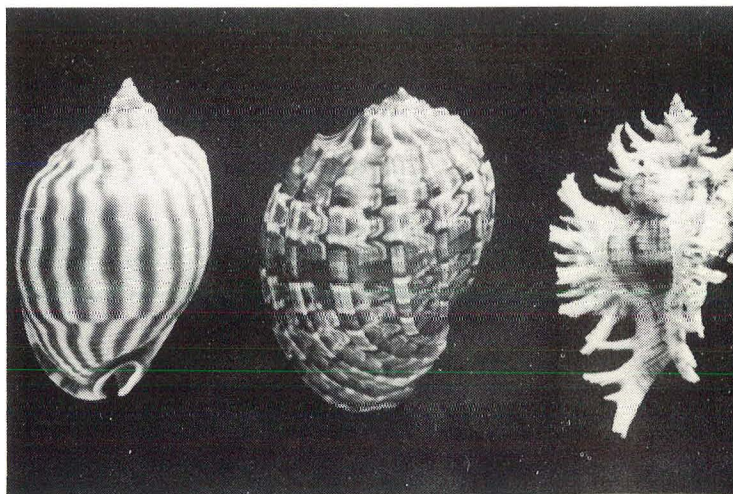
Het dier kan natuurlijk niet doorgaan met steeds de buitenlip te verzaamen, want dit zou resulteren in een onmogelijk zware schelp. Daarom wordt de versterkte mondrand soms pas toegepast bij de volgroeiende schelp, zoals bij *Cantharus* of *Marginella*. Anders ontstaat het periodieke bouw systeem.

Na een periode van activiteit waarin het dier zich voedt en de schelp wel wordt verzaamd maar niet wordt uitgebouwd, treedt de bouw-faze in. Het dier verbergt zich en bouwt in zeer korte tijd de buitenwand der winding. Daarna wordt aanmerkelijke tijd besteed aan de bouw van de nieuwe varix. Pas wanneer deze voltooid is, komt het dier weer te voorschijn en hervat zijn normale levenswijze. Bij deze soorten zal men slechts zelden een exemplaar te zien krijgen, waarvan de varix niet compleet is gevormd. Gedurende de bouwperiode vast het dier en dit brengt een zeker risico mee, dat inhaerent is aan het systeem. Niet alle soorten zijn hierin volledig consequent, maar als algemene regel geldt het wel. Tussen de varices zijn ook groeilijnen te zien en hieruit blijkt dat ook hier de bouw niet onafgebroken doorgaat, maar dat bouwactiviteit en rust-fazen elkaar afwisselen. De bouwperiodes nemen in den regel 5 à 10% van de levensduur van het dier in beslag.

De varices blijven zichtbaar aan de laatste winding en aan de top tussen de sutuurlijnen.

Bij holostomate soorten zijn de Epitoniidae de enige varix-bouwers. De ribben welke hier worden gevormd heten costae en slechts enkele hiervan, die zwaarder zijn uitgevoerd, worden als varix beschouwd.

Bij de siphostomate soorten wordt de varix gewoonlijk langs de buitenlip aangelegd, vanaf de sutuurlijn, tot aan het begin van het siphokanaal, bv. bij de Cymatiidae, Cassidae en Bursi-



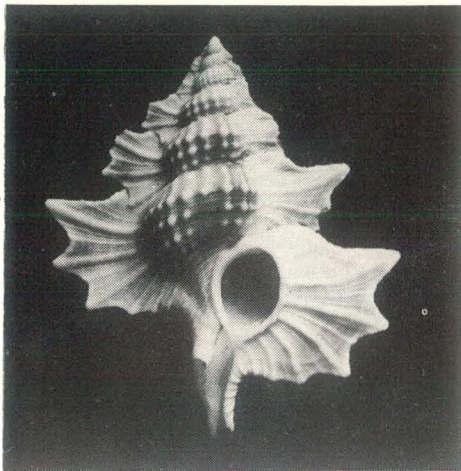
Afb. 29

Verschillende varixvormen.

Links: *Phalium strigatum*
(Gmelin);

Midden: *Harpa major* Rö-
ding;

Rechts: *Chicoreus dilectus*
(A. Adams).



Afb. 30
Biplex perca (Perry). Met de bouw van de varices is al in een vroeg stadium begonnen.

dae. Bij het geslacht *Cassis* wordt tegelijk met de varix een zwaar pariëtaal schild gebouwd, dat de gehele voorgaande winding bedekt en aansluit op de varix.

Bij vele Muricidae bestaat de varix uit een serie stekels of bladvormige schubben. Hier vinden wij dergelijke sculpturen ook langs de buitenrand van het siphokanaal.

Bij de Harpidae lopen de rib-vormige varices langs de buitenlip en verder door tot over het uiteinde van het siphokanaal. Waar de varix over het einde van het siphokanaal ligt, is deze afgeplat en verbreed, zodat hier de ribben elkaar bijna raken.

Het aantal varices per laatste winding van de volgroeide schelp is voor iedere soort binnen zekere grenzen constant, maar loopt overigens sterk uiteen. Bij *Harpa costata* (L.) zijn er ± 36 , bij *Harpa major* zijn er 12 tot 16, bij *Murex radix* (Gmelin) zijn er 8, *Murex regius* (Swainson) heeft er 6, *Chicoreus brevifrons* (Lamarck) (afb. 34) toont 3, *Bursa nana* (Brod. & Sow.) heeft er 2. De geslachten *Cassis* en *Charonia* hebben op iedere twee windingen 3 varices welke dus 240° uit elkaar liggen.

Doordat de varices aan de top van de schelp zichtbaar blijven, kunnen *Cassis* schelpen in verschillende stadia van de groei met elkaar worden vergeleken. Bij *Cassis flammea* (L.) blijkt dat de schelp in ieder stadium tweemaal zo zwaar is geworden. Ook bij *Cassis tuberosa* vinden we een dergelijke verhouding. Nemen we een schelp die juist een bouwperiode achter de rug heeft, dan blijkt dat het gewicht van de schelp slechts 15 à 20% is toegenomen. De laatste winding is nog heel dun, het pariëtaal schild bestaat uit een doorzichtig laagje callus en de omgebogen lip is messcherp. Gedurende de periode van activiteit wordt de schelp verzwaard.

Met de bouw van varices wordt soms begonnen aan de eerste windingen na de protoconch, zoals bij *Biplex perca* (Perry) en bij *Colubraria obscura* (Reeve) (afb. 30). Andere soorten vertonen een juveniele top zonder varices, waar pas later tot het periodieke bouwsysteem wordt overgegaan, zoals bij de Cassidae en verschillende Cymatiidae. Daarentegen komt het ook voor dat aan de juveniele windingen varices worden aangetroffen, terwijl deze op jongere windingen niet meer voorkomen en de nog niet geheel volgroeide schelpen een dunne mondrand vertonen zoals bij vele Strombidae.

SIPHOKANAAL

Het dier neemt zuurstof op uit het water door middel van de kieuwen welke in de mantelholte gelegen zijn. In bewegend water bv. door stroom of onder invloed van golven of branding, krijgen de kieuwen doorlopend vers water toegevoerd. Hier treffen we als regel een gesloten mondrand aan (holostomaat).

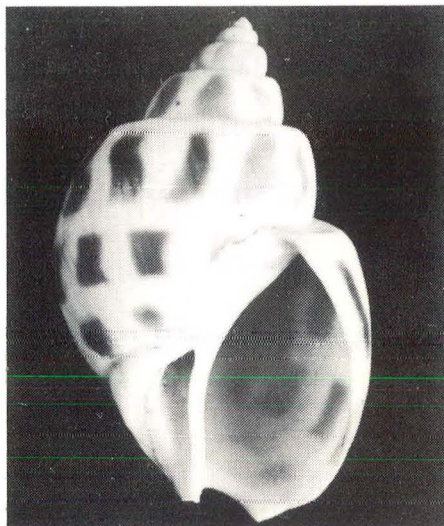
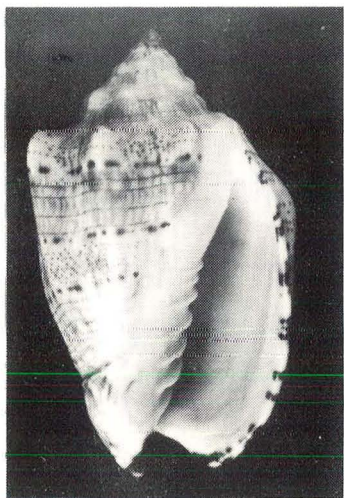
Bij het leven in stil water zoals op grotere diepte, bij een gravende levenswijze, in beschutte baaien, of op modderige bodem, blijkt het noodzakelijk dat voorzieningen worden getroffen om het water in de mantelholte te verversen. Hiertoe wordt een buis gevormd, de zg. siph. Een deel van de mantelrand gelegen boven de kop van het dier, is tot een lob uitgegroeid. Deze lob is gespierd en de zijranden worden tegen elkaar gebogen of ze kunnen zelfs met elkaar vergroeid zijn. Door de zo gevormde buis wordt water naar de mantelholte gepompt.

De sipho is sterk genoeg om door een laagje zand of slik naar boven te worden gestoken. De plaats is gunstig bij graven of kruipen in de modder en ook voor het zoeken van voedsel.

In sommige gevallen wordt bovendien een voorziening getroffen voor de afvoer van verbruikt water en afvalstoffen. Dit is de zg. anale sipho, welke wordt gevormd door een lob of plooi van de mantel, gelegen nabij de achterzijde van het apertura, dus in de omgeving van de suture. De anale sipho is gewoonlijk veel korter dan de sipho en niet zo gespierd.

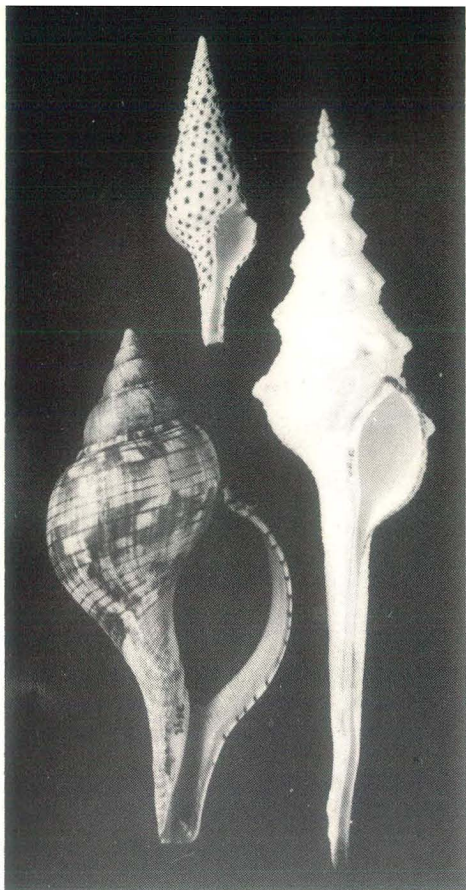
In wezen zijn zowel de sipho als de anale sipho delen van de mantelrand en als zodanig kunnen ze materiaal afzetten en deelnemen aan de bouw van de schelp.

Ten einde het gebruik van de sipho ten allen tijde te verzekeren, wordt in de mondrand van de schelp een bocht of uitsparing aangelegd welke het sipho-kanaal wordt genoemd. Het is gelegen op het punt waar de buitenlip grenst aan de columellaire zijde van de buitenlip. Het siphokanaal is dikwijls verlengd tot een tuit of goot, het kan extreem lang zijn en het kan bijna



Afb. 31

Links: *Voluta musica* L.; Rechts: *Babylonia areolata* Link.



Afb. 32

Boven: *Turris babylonia* (L); links: *Fasciolaria tulipa* L.; rechts: *Fusinus colus* L.

gesloten zijn tot een buis. Dit dient dan om de zeer lange siphon te steunen en te beschermen. Ook voor de anale siphon wordt soms een kanaal aangelegd, zoals bij sommige Bursidae, bij de Cypraeidae en speciaal bij de Ovulidae. Ook wanneer niet een echt kanaal voor de anale siphon aanwezig is, dan wordt toch vaak een kleine bocht aangelegd in de buitenlip op of nabij de suture, waar de omgeving dan met callus is bedekt.

Bij schelpen welke geen varices vertonen, doorlopen alle punten van het siphonkanaal, buiten de as gelegen, bij de groei een spiraal. Wanneer het kanaal bestaat uit een eenvoudige bocht in de buitenlip dan zijn de oude kanalen te herkennen als bochten in de groeilijnen en een verkleuring van het materiaal.

Dit wordt veroorzaakt doordat het normale kleurpatroon van de winding, meestal niet over het siphonkanaal wordt vervolgd. Zo ontstaat een band die om de basis van de schelp ligt, vanaf het siphonkanaal tot waar het door het columellaire callus wordt bedekt.

De siphon wordt dikwijls naar boven gericht en daarom is in vele gevallen het siphonkanaal gebogen, zowel naar links als in dorsale richting. Het eindigt dan boven de as van de schelp. Is het gebogen kanaal kort, dan vormen de einden der oude kanalen een koorde. Deze wordt aan de binnenzijde van de schelp soms geheel of gedeeltelijk met callus gevuld. Waar deze koorde het apertuur passeert, worden dikwijls één of meer tanden gevormd. Bij *Babylonia*

soorten wordt de koorde geheel opgevuld en het umbilicus wordt er door omvat (afbeelding 31).

Bij *Voluta musica* L. is het kanaal meer ontwikkeld en sterker gebogen. Hier ontstaat een bijzonder zware koorde welke slechts gedeeltelijk wordt opgevuld.

Wanneer het siphokanaal tamelijk lang is en sterk gebogen zoals we dat bij *Siphonalia* soorten aantreffen, zijn ook de zijkanten van het kanaal gebogen in dezelfde richting als het geheel. Het siphokanaal wordt vervolgd op de resten der oude kanalen en deze worden hier dan ook niet opgevuld. De lengte van het kanaal wordt hier bepaald door de hoek welke het met de as vormt.

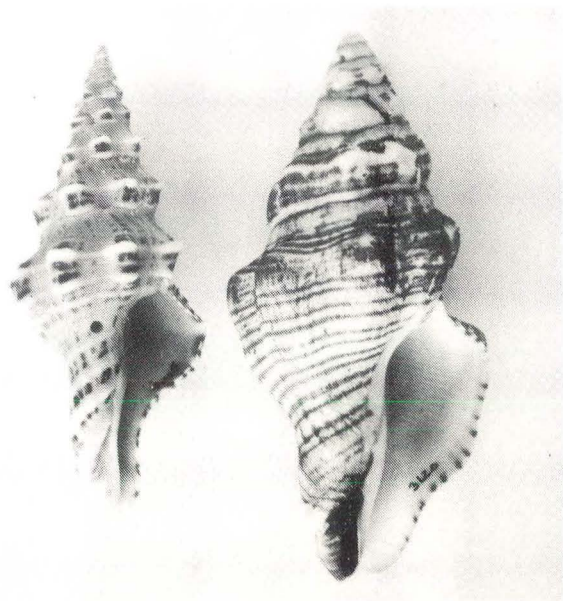
Bij *Fasciolaria tulipa* L. is deze hoek veel kleiner en hier is het siphokanaal dan ook langer en minder sterk gebogen.

Wanneer het siphokanaal zo goed als recht is, dan zijn er twee mogelijkheden.

a) Het kanaal loopt vrijwel evenwijdig aan de as van de schelp en de columellaire zijde van het kanaal omvat de as (afb. 32). Het siphokanaal kan hier extreem lang worden. Om dit lange kanaal te bouwen is een tamelijk groot aantal windingen vereist. Toch mag het columella niet te zwaar worden, anders krijgt het kanaal een hoek t.o.v. de as. Daarom wordt hier de suture laag aan de vorige winding aangelegd. Dit bepaalt de gehele vorm van de schelp.

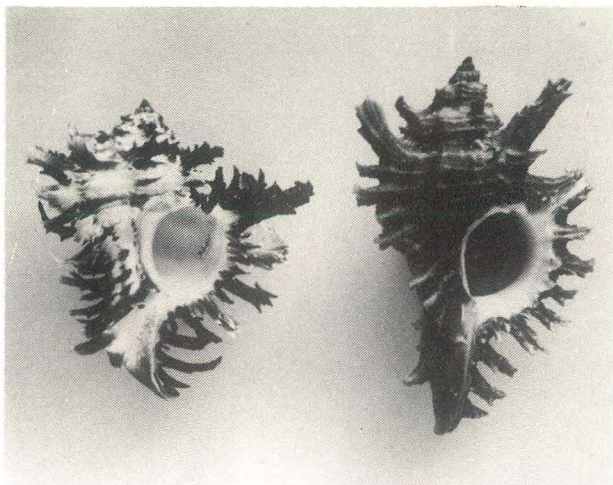
b) Wanneer het kanaal vrijwel recht is, maar buiten de as gelegen en afwijkend van de axiale richting, dan wentelt zich deze rechte lijn in spiralen om de as en dit resulteert in een bijzonder zware basis van de schelp. Hoe groter de hoek ten opzichte van de as en de afstand van de as, des te korter moet het kanaal vallen, omdat anders de schelp onmogelijk zwaar zou worden (afbeelding 33).

Zo vormen de bocht in het siphokanaal, de afstand van de as en de hoek van het kanaal ten



Afb. 33

Links: *Latirus recurvirostrum* Schubert & Wagner; Rechts: *Latirus gibbulus* Gmelin.



Afb. 34

Links: *Hexaplex endivia*
(Lam.);

Rechts: *Chicoreus brevifrons*
(Lam.).

opzichte van de as, de factoren welke de lengte van het siphokanaal bepalen. Voor ieder geval is een compromis ontwikkeld. De continue bouw heeft hier geleid tot een begrenzing der ontwikkeling.

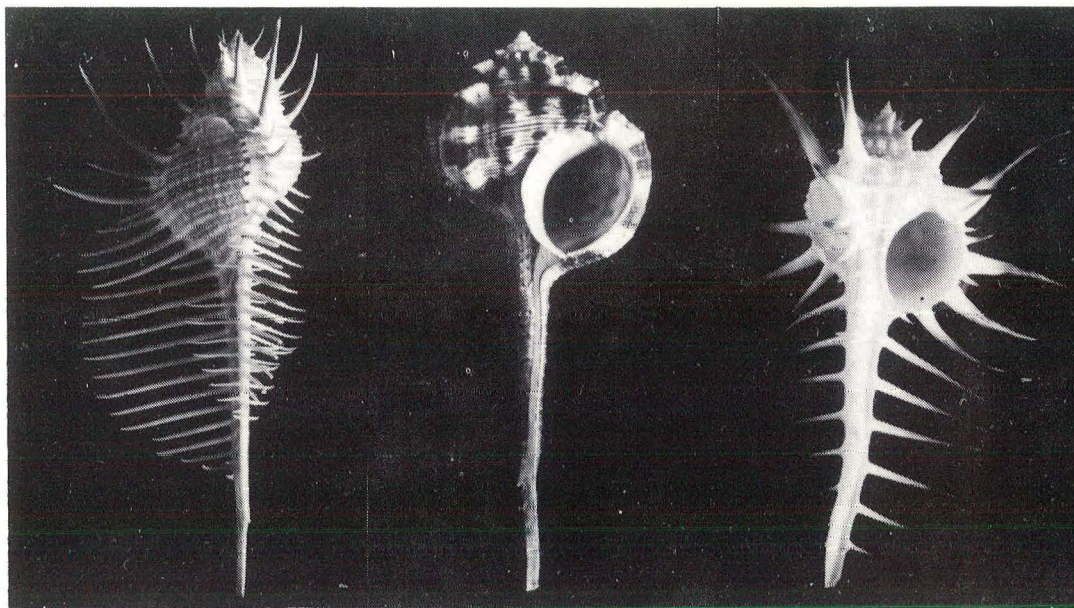
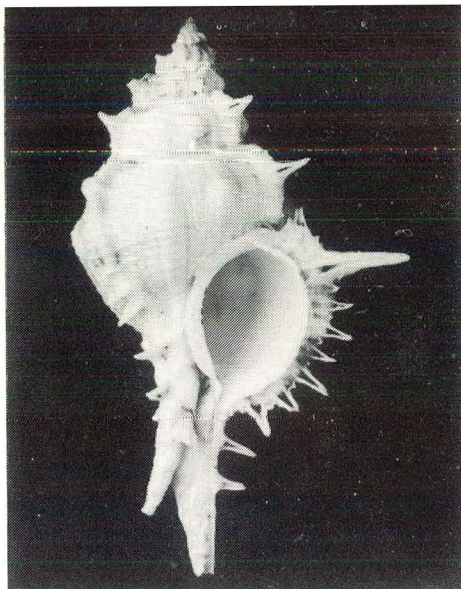
Bij de periodieke bouw treffen we dikwijls een goed ontwikkeld en sterk dorsaal gebogen siphokanaal aan, ook bij juveniele schelpen. Hierbij doen zich twee principieel verschillende toepassing voor:

a) Vele Muricidae hebben een siphokanaal, dat in eerste aanleg recht is, waarna het onderste deel sterk dorsaal is gebogen. Bij verdere groei wordt het rechte deel van het kanaal opgevuld en hiertegen wordt dan het nieuwe kanaal gebouwd. Het wordt dan iets verlengd in dezelfde richting om vervolgens in de huidige dorsale richting te buigen. De gebogen uiteinden der oude siphokanalen blijven als uitstaande schubben zichtbaar aan de einden der varices. Wijkt de stand van het kanaal sterk af van de axiale richting, dan liggen deze schubben in een spiraal om het umbilicus. Dit is vergelijkbaar met de eerder genoemde koorde, maar niet alleen is het kanaal hier veel langer, ook de bocht in dorsale richting kan veel sterker zijn (afbeelding 35). Een extreem lang siphokanaal ligt ook bij de periodieke bouw vrijwel in lijn met de as. Aan de columellaire zijde van het kanaal herkent men gewoonlijk twee oude siphokanalen. De uiteinden hiervan kunnen recht zijn zoals bij *Murex pecten* (Lightfoot) en *Murex haustellum* (L.), of gebogen zoals bij *Murex nigrospinosus* Reeve (afbeelding 36).

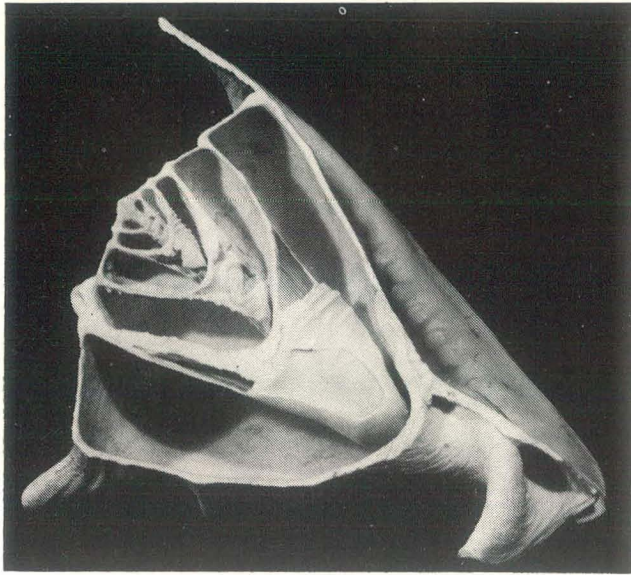
Hier zien we dat het lange kanaal niet samen gaat met een fusiforme schelp. Het apertura ligt dan ook ruim buiten de as van de schelp. De overgang van het apertura naar het rechte kanaal wordt gevormd door een korte bocht, welke aan de columellaire zijde gedeeltelijk met een callus-lijst wordt bedekt. Deze oplossing zien we alleen bij de periodieke bouw.

b) Een geheel andere methode zien we bij het geslacht *Cassis*. Het siphokanaal is hier niet bijzonder lang maar wel zeer sterk gebogen. Bij verdere bouw wordt het kanaal gesloten met een prop materiaal en vervolgens wordt het geheel ingekapseld door een wand. Zo ontstaan aan het columella een serie afgesloten kamers welke in feite het umbilicus vormen (afbeelding 37). Hierbij merken we op dat hier het siphokanaal in het geheel niet wordt vervolgd, maar in iede-

Afb. 35
Siratus pliciferoides (Kuroda), waarbij het
oude sifokanaal duidelijk herkenbaar is.



Afb. 36
Drie Murexsoorten met lange sifokanalen. Links: *Murex pecten* Lightfoot; midden: *Haustellum haustellum* (L.); rechts: *Murex nigrispinosus* Reeve.



Afb. 37
 Doorsnee van *Cassis cornuta* L. met sterk gebogen sifokanaal. Bij de bouw wordt het kanaal gesloten en ingekapseld door een wand.

re bouwperiode volledig opnieuw aangelegd.

Tot nu toe hebben we een scherp onderscheid gemaakt tussen de continue bouw en de periodieke bouw. In de biologie zijn op iedere regel steeds talrijke uitzonderingen; die ontmoeten we hier bij de familie der Vasidae.

Bij deze familie kan de buitenlip ieder stadium van ontwikkeling vertonen. Toch zien we aan de laatste winding gewoonlijk een of meer varices. Dezelfde eigenaardigheid is te zien aan de oude siphokanalen.

Vasum rhinoceros (Gmelin) heeft slechts weinig en heel zwakke varices. Aan de koorde vinden we dan ook alleen groeilijnen.

Vasum muricatum Born vertoont een serie oude varices en de oude siphokanalen op het einde hiervan gelegen, zijn tamelijk zwaar met daartussen een serie groeilijnen (afbeelding 38).

Vasum turbinellus (L.) heeft tamelijk zware varices en de oude siphokanalen liggen als duidelijke schubben op de koorde, met ertussen een serie heel fijne schubben.

Vasum ceramicum (L.) heeft een koorde welke is bezet met een aantal zware schubben op de einden der varices. Ze vertonen vrijwel geen groeilijnen.

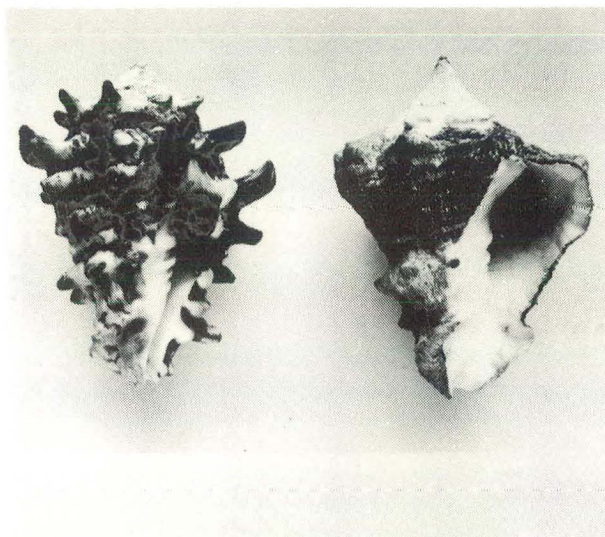
Bij deze familie zien we dus verschillende tussenvormen van continue tot periodieke bouw. We hebben opgemerkt dat, om verdere groei mogelijk te maken, er steeds een compromis is ontwikkeld. In sommige gevallen schijnt dit echter niet op te gaan. Verscheidene Strombidae en ook Ceritiidae vertonen een goed ontwikkeld en zeer sterk dorsaal gericht siphokanaal. Dit is echter alleen mogelijk bij de volgroeide schelp en bij juveniele schelpen van deze soorten blijkt het kanaal ook kort te zijn.

VOLWASSEN VORMEN

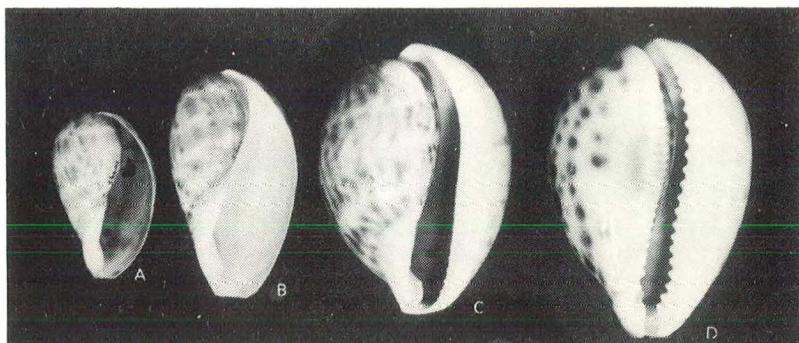
We hebben gezien dat de vorm van de schelp tijdens de groei niet verandert. Dit heeft tenge-

Afb. 38

Links: *Vasum turbinellus*
(L.);
rechts: *Vasum muricatum*
Born.

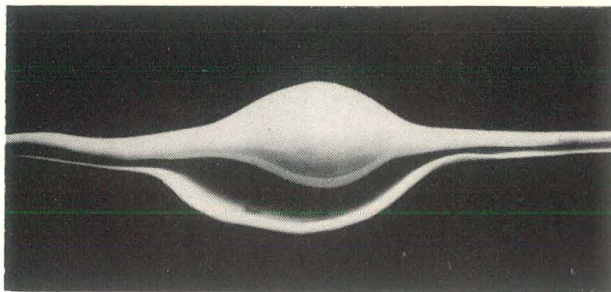


volge dat men aan de schelp niet zonder meer kan zien of deze volgroeid is. Slechts bij enkele groepen toont de volwassen schelp speciale kentekenen of een bijzondere vorm. Er kan bv. een varix worden gevormd zoals we dat zien bij *Cantharus* en *Marginella*. Bij vele families wordt de naar binnen gebogen buitenlip bij het bereiken van de volgroeide staat, met tanden bezet, zoals bij de *Ovulidae*, de *Rissoidae*, *Pyrenidae* e.a. Ook kan een sterk dorsaal gebogen siphokanaal worden aangelegd zoals we dat zagen bij verschillende *Ceritiidae* en *Strombidae*. Bij de groep *Strombidae*, *Struthiolariidae* en *Aporrhaidae* wordt in het volgroeide stadium de buitenlip sterk naar buiten uitgebouwd en dikwijls nog voorzien van een verzwaarde rand. Hierbij wordt de sutuurlijn soms scherp naar boven gebogen en over enige voorgaande windingen aangelegd. Bij de *Strombidae* zien we bovendien dat de buitenlip een bocht vertoont,



Afb. 39

Bij de ontwikkeling van *Cypraea tigris* L. buigt eerst nadat de laatste winding is voltooid (C), de buitenlip naar binnen en wordt met tanden bezet (D).



Volva Volva (L.) met twee siphokanalen.

rechts van het siphokanaal. Het geslacht Lambis vertoont al deze kenmerken en ook nog een serie stekels aan de buitenlip.

Al deze kenmerken zijn alleen te vinden bij de volwassen schelp. Ook bij de Cypraeidae vertoont de volwassen schelp een sterk afwijkende vorm van de juveniele. De laatste winding is hier heel ruim en omvat de hele juveniele schelp tot aan de apex. Nadat deze winding is voltooid, wordt de buitenlip voorzien van een sterke, naar binnen gebogen lip, terwijl aan de columellaire zijde een zware callus-rand wordt afgezet langs het apertura. Zowel deze lijst als de buitenlip zijn gewoonlijk met tanden bezet (afbeelding 39).

Het apertura ondergaat hier een ingrijpende verandering bij het bereiken der volgroeidheid en een operculum zou hier onmogelijk zijn. Zowel bij Cypraeidae als bij de Ovulidae is de mantel zó ruim, dat deze naar buiten kan worden gestulpt en de schelp geheel kan omvatten. De randen van beide mantelhelften raken elkaar hierbij op de dorsale zijde en deze begrenzing is aan de schelp soms als een verkleuring te zien. Ieder punt van de schelp kan hier door de mantel worden bereikt en een periostracum is dan ook overbodig.

Door het spleetvormig apertura treden de voet en beiden mantelhelften naar buiten. De mantelholte is hierdoor praktisch afgesloten en dit maakt extra voorzieningen noodzakelijk voor een goede watercirculatie. Deze groep vertoont dan ook steeds een siphokanaal en bovendien een kanaal voor de anale sifho. Het laatste is soms zeer sterk ontwikkeld zoals bij *Volva volva* (L.) (afbeelding 40).

AFBRAAK VAN MATERIAAL

We hebben al gezien dat er afbraak van materiaal plaats vindt, wanneer bij de groei aan het pariëtaal gedeelte van het apertura obstructies worden ontmoet. We zien dit duidelijk bij bv. de Muricidae waar alle uitsteeksels op oude varices welke binnen de winding komen te vallen werden gesloopt. Alleen die sculpturen blijven bewaard, welke tussen de sutuurlijnen liggen. Een geheel andere soort van afbraak is die welke plaats vindt binnen in de schelp. Bij de Conidae en de Olividae worden de oude windingen voor zover die binnen de schelp vallen, voor het grootste deel afgebroken zodat slechts een heel dunne binnenbouw overblijft.

De Bullidae vertonen hetzelfde verschijnsel, hoewel in minder sterke mate. De meest volkomen slopers zijn wel de Neritidae. De paucispirale schelp vertoont aan het apertura een zwaar pariëtaal schild. Wanneer de schelp wordt geopend, dan blijkt dat van de inwendige vorige windingen niets meer over is. Loodrecht op het pariëtaal schild staat een klein driehoekig platvorm. De aanhechting van dit platvorm aan de laatste winding is tussen de sutuurlijnen gelegen en het betreft hier dus niet een restant van een winding maar het is een aparte constructie.

OPERCULUM

Als passend sluitstuk van dit artikel rest nog het operculum. Het dient om het dier te beschermen wanneer het zich in de schelp heeft teruggetrokken, door afsluiting van het apertura. Wanneer het dier actief is, vindt men het operculum op de bovenkant van het achterste gedeelte van de voet. Het is vastgehecht op het uiteinde van een spierbundel, welke een deel vormt van de columellair (retractor) spier. In actieve toestand rust de schelp op het operculum.

Bij het zich terugtrekken in de schelp, wordt als laatste het achterste deel van de voet naar binnen gebracht. Hierbij wordt de achterste punt naar binnen omgeslagen zodat het operculum binnen het apertura komt te liggen. Gewoonlijk sluit het goed rondom aan tegen de schelp; waar echter een sifho aanwezig is blijft een ruimte open zodat waterverversing kan plaats vinden.

De aanhechting aan de voet beslaat gewoonlijk slechts een deel van het gehele oppervlak. Rondom dit hechtvlak is het aan de binnenzijde dikwijls verzaard met een verdikte rand. Aan het hechtvlak zijn groeilijnen te onderscheiden, welke dikwijls niet corresponderen met de groeilijnen welke aan de buitenkant van het operculum te zien zijn.

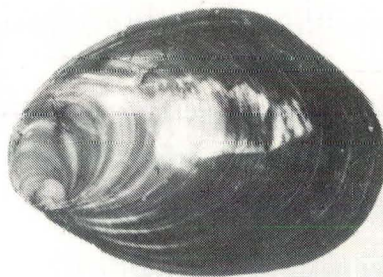
Bouw en materiaalgebruik kunnen als volgt worden onderscheiden:

A. Materiaal: conchyoline en kalk.

1. Paucispiraalbouw. Families: Turbinidae, Phasianellidae, Naticidae.

Aan de buitenkant is een kalkplaat afgezet met dikwijls opvallende sculptuur waaraan soms de spiraalbouw te herkennen is.

Soms is het sterk gekleurd zoals bij *Turbo pertholatus* (L.). De binnenkant vertoont een dun plaatje conchyoline, getekend met een duidelijke spiraal en groeilijnen (afb. 41).



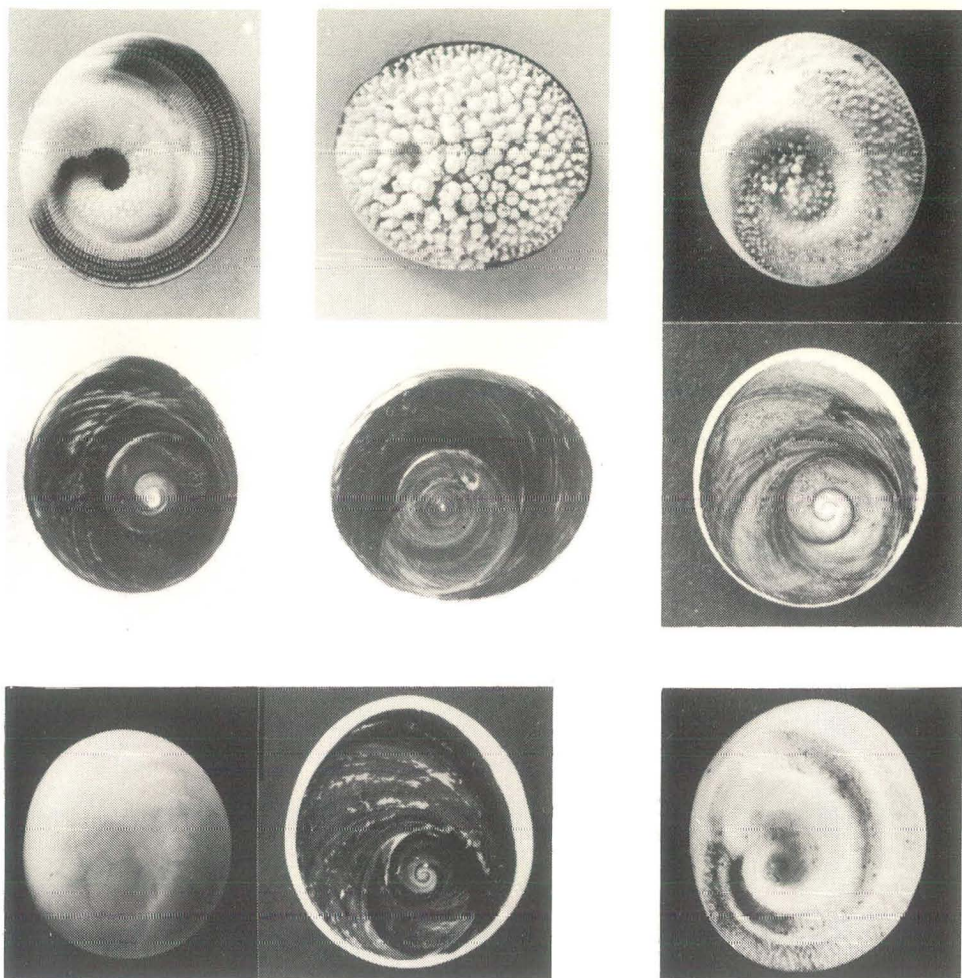
Afb. 41

Operculum van Astraea undosa Wood.

Links: buitenzijde.

In het bijzonder de opercula van de Turbinidae vertonen dikwijls een opvallende structuur. Zie ook volgende afbeelding.

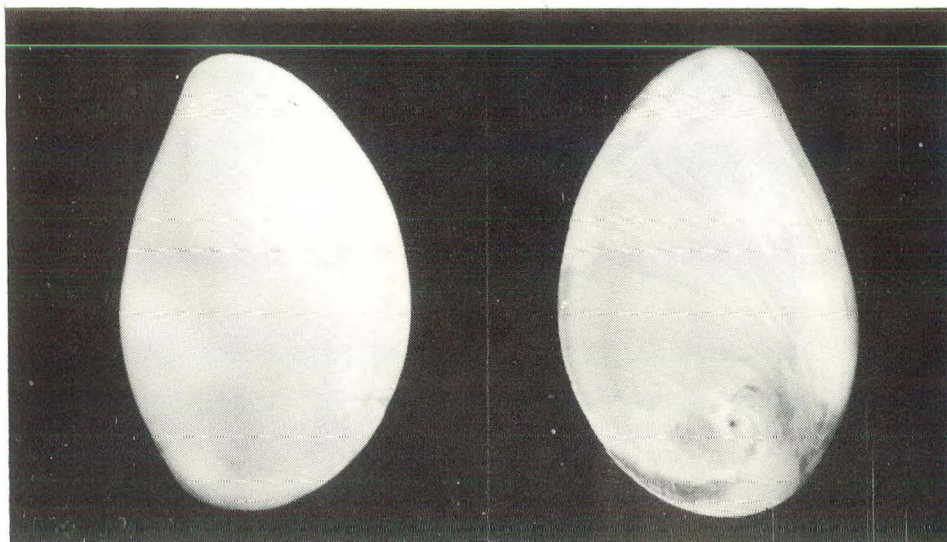
Rechts: binnenzijde met een duidelijke spiraal en groeilijnen.



Afb. 42

Opercula met een opvallende en onderling zeer verschillende structuur laten de Turbinidae zien. Links boven *Turbo cornutus* Solander; midden boven: *Turbo sarmaticus* L.; rechts boven: *Turbo fluctuosus* Wood; Links onder: *Turbo marmoratus* L.; rechts onder: *Turbo torquatus* Gmelin.

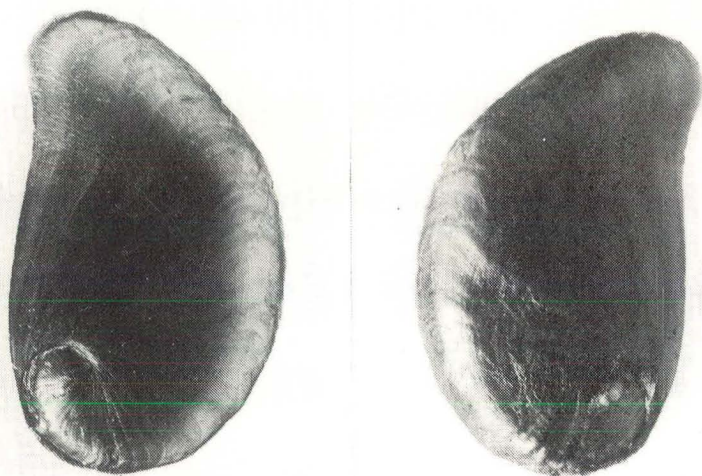
De binnenzijden van de opercula hebben een duidelijke spiraal met groeilijnen. Voor zover ook de buitenzijde een spiraalstructuur heeft, is deze links gewonden.



Afb. 43

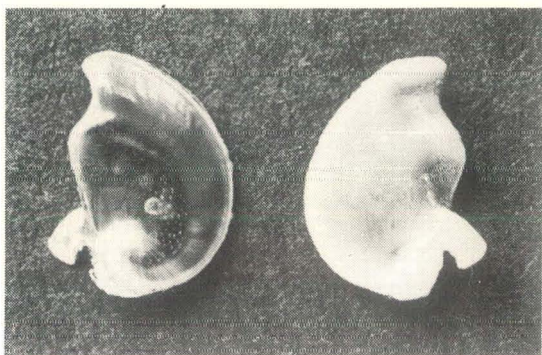
Operculum van Phasianella australis Gmelin.

Links de buitenzijde en rechts de binnenzijde met spiraalstructuur en groeilijnen.



Afb. 44

De tot de Naticidae behorende soort Lunatia heros Say heeft een operculum, dat aan de buitenzijde (links) een spiraalstructuur vertoont.



Afb. 45

Operculum van Nerita peloronta L.
3 x. Duidelijk zichtbaar is het haak-
vormig uitsteeksel, hetwelk achter
het pariëtaal schild wordt gehaakt.

2. Paucispiraalbouw. Neritiidae.

Het operculum bestaat uit conchyoline dat een sterke verkalking vertoont. De binnenkant is overtrokken met een porseleinlaag.

De buitenkant kan een spiraaltekening vertonen (afb. 45). Het operculum vertoont hier dikwijls een haakvormig uitsteeksel welke achter het pariëtaal schild wordt gehaakt en daarna dient als scharnier.

Bij de spiraalbouw ligt de buitenrand der laatste winding tegen de buitenlip van de schelp en eindigt tegen het pariëtaal vlak.

Rechtsgewonden schelpen hebben een operculum dat links gewonden is.

Waar wij onder A, 1. de spiraal aan de binnenzijde van het operculum aantreffen, daar zien we het spiegelbeeld, dus rechtsgewonden.

B. Het materiaal bestaat geheel uit conchyoline.

1. Multispiraal. Trochidae, Angeridae.

Het operculum heeft een profiel van een stompe kegel met de punt naar de voet gericht.

Het hechtvlak beslaat de helft van de binnenzijde, hier ziet men de spiraalgroei en groeilijnen. Om het hechtvlak is het materiaal verdikt en vertoont geen structuur. De



Afb. 46

De buitenzijde van de opercula van Norrisia norrisii Sowerby, behorende tot de Trochidae (links) en van Angaria delphinus L. (rechts).

buitenkant is duidelijk getekend met een multispirale lijn, met zwakke groeilijnen ertussen (afb. 46).

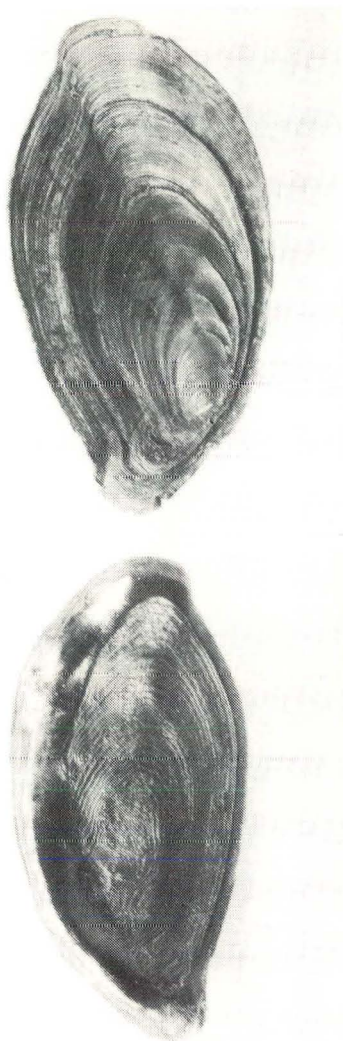
De spiraal verloopt tegengesteld aan die van de schelp.

Het laatste toegevoegde materiaal ligt nabij de suture tegen het pariëtaal.

2. Concentrische bouw. Cymatiidae.

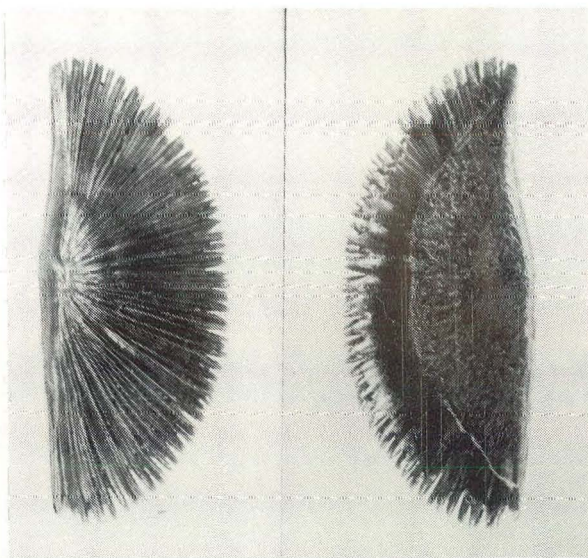
De buitenzijde vertoont een serie concentrische ringen.

Het hechtvlak vertoont een aantal groeilijnen (afb. 47).



Afb. 47

Operculum van *Charonia tritonis* L. Buitenzijde (boven) met concentrische sculptuur binnenzijde (onder) met groeilijnen op het hechtvlak.



Afb. 48

Operculum van *Semicassis indulata* (Gmelin) met een sterk geribde buitenrand. Links de buitenzijde en rechts de binnenzijde.



Afb. 49

De opercula van Murex nigritus Philippi (links), Fasciolaria tulipa L. (midden) en Pleuroploca trapezium audouini Jonas (rechts).

De buitenzijden van de opercula zijn boven, de binnenzijden onder afgebeeld. De onderzijden vertonen alle het hechtvlak met de verdikte rand.

3. Excentrisch - symmetrisch. Bursidae, Cassidae.

De eerste aanleg van het operculum ligt in het midden van het apertura nabij de binnenlip van de schelp. Nieuw materiaal wordt in hoofdzaak aangebracht nabij de buitenlip. Bij de Cassidae is het operculum vaak sterk gereduceerd en beslaat dan in oppervlakte slechts een fractie van het apertura. Soms is de buitenkant bezet met ribben (afb. 48).

4. Excentrisch en asymmetrisch. Muricidae (afb. 49), Fascioliariidae (afb. 49).

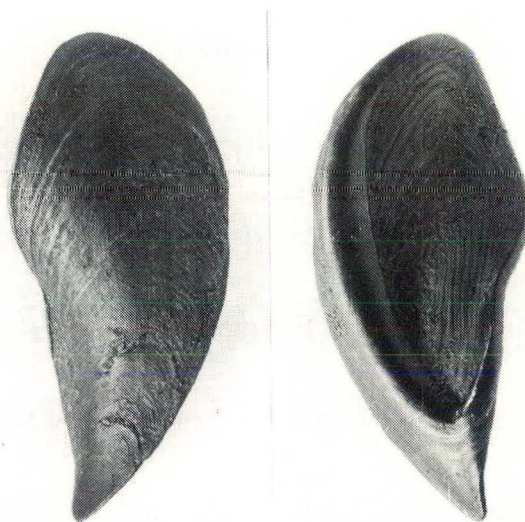
De eerste aanleg van het operculum ligt in de onderste helft van het apertura. De groeilijnen onder dit begin liggen zo dicht bijeen dat ze bijna samenvallen. Enkele der laatste groeilijnen vormen niet meer een gesloten ring maar eindigen aan de rand van het operculum. Dit treedt bij de Fascioliariidae al vroeg op.

5. Eenzijdige groei. Strombidae (afb. 51), Vasidae (afb. 50).

De eerste aanzet ligt onder in het apertura. Zodra de groeilijnen goed zijn te onderscheiden, eindigen ze aan beide zijden tegen de rand van het operculum.

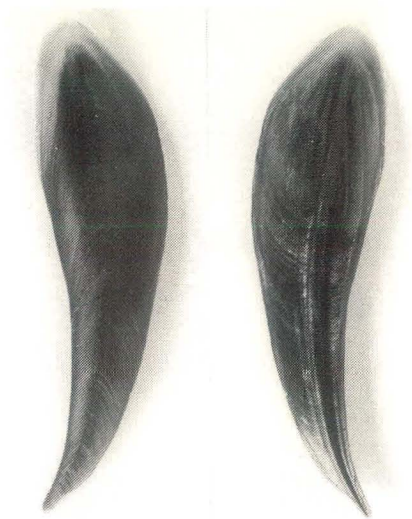
Bij de Strombidae is het doel en het gebruik van het operculum sterk veranderd. Het is veel kleiner dan het apertura en dient niet meer tot afsluiting. De kruipzool van het dier is kort en het achterste gedeelte van de voet vormt een gespierd orgaan waaraan het operculum met een klein hechtvlak is bevestigd. Het laatste heeft de vorm van een sikkel of houweel; de buitenrand is bezet met zaagtanden (afb. 52). De binnenkant draagt in het midden over de gehele lengte een sterke, halfronde rib. De groeilijnen aan de buitenkant lopen concaaf, die aan de binnenkant lopen dubbel convex ter weerszijden van bedoelde rib. Het vormt een wapen of werktuig dat met kracht kan worden gehanteerd.

Strombus pugilis (L.) dankt zijn naam van vechter aan het gebruik van dit wapen, bv. als verdediging tegen krabben. Ook bij het beetpakken van de schelp deelt het dier rake klappen uit met het operculum.



Afb. 50

Operculum van *Vasum muricatum* Born. Ook hier vertoont de binnenzijde (rechts) een hechtvlak met groeilijnen en een verdikte rand.



Afb. 51
Operculum van Strombus gigas L.
Op de binnenzijde (rechts) ziet men de half-
ronde rib over de gehele lengte in het midden.
den.



Afb. 52
Operculum van Strombus gibberulus L., bezet met zaagtanden.

Strombus gigas (L.) gebruikt het operculum (afb. 51) bij voortbeweging over enige afstand. Wanneer het dier zich voedt gebruikt het normaal de kruipzool. Moet het echter een zandvlakte oversteken, dat wordt het operculum in de grond gestoken. Aan het zo verkregen steunpunt zet het dier zich af en maakt een sprong van wel 60 cm. Dit wordt dan regelmatig herhaald en zo maakt het dier snelle vorderingen.

In bijna alle gevallen zien we dat de eerste aanzet van het operculum in de onderste helft van het opertura ligt, zodat het nieuw toegevoegde materiaal in hoofdzaak te vinden is in de richting van de bovenkant van het apertura (bij gesloten operculum). Dit is dus de algemene richting van de groei. Wanneer het dier uit de schelp tevoorschijn komt, wordt het operculum omgeklapt en in kruipende toestand ligt het dan op de achterkant van de voet van het dier, waarbij nu de groei richting naar voren wijst (t.o.v. de voet van het dier). Passen we deze groeilijnen toe op de voorstelling van de ontwikkeling van de veliger (afb. 3), dan zien we dat de groei richting exogastrisch is. Dat is dus de zelfde groei richting als die van de schelp vóór de torsie.

We zagen reeds bij de spiraalbouw van het operculum, dat bij een rechtsgewonden schelp, een linksgewonden operculum behoort. Zowel de gelijkgerichte groei als de spiegelbeeldige spiraalbouw treffen we niet alleen aan bij het complex "gastropodenschelpoperculum", maar ook bij de dubbele kleppen der pelecypoda. Dit wijst mogelijk in de richting van een phylogenetische verwantschap der beide klassen.