

De mantel van de weekdieren

ontstaan, ontwikkeling en functie

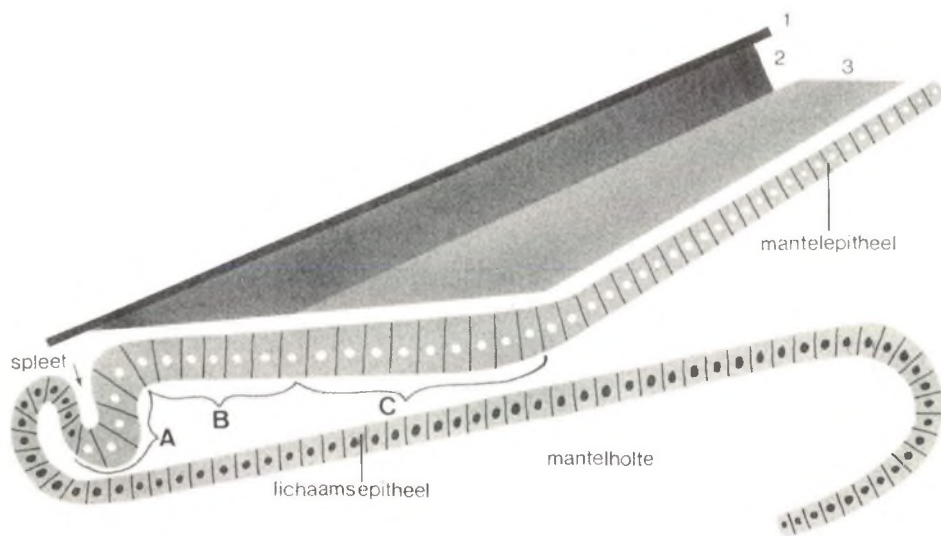
Tekeningen Leo Man in 't Veld

J. Berkhout

De mantel is het orgaan dat de schelp produceert. Het is de buitenste laag lichaamscellen, zoals die tegen de binnenkant van de schelpwand gevleid liggen. Daarom wordt ook wel gesproken van het mantel-epitheel. In de omgeving waar de schelp bij de groei toeneemt, is de mantel verlengd in een huidplooi die de mantelholte omvat. De mantel eindigt in de mantelrand, die gelegen is tegen de rand van de schelp en gemarkeerd wordt door een spleet die evenwijdig aan de schelptrand verloopt. Bij de Bivalvia komen twee dergelijke spleten voor. Omdat ter plaatse van deze spleten de productie van schelpmateriaal bijzonder groot is, wordt wel gesproken van de schelpklier (shellgland, Muscheldrüse).

SCHELPCBOUW

De schelp is het afscheidingsproduct van de mantel en komt alleen daar voor, waar de mantel aanwezig is. Iedere toename van de schelp wordt vooraf gegaan door een bepaalde groei van de mantel en de voltooide schelp is het resultaat van de wijze waarop de mantel is gegroeid. De gelijkvormigheid van schelpen binnen een soort toont aan dat deze groeiwijzen erfelijk zijn.



Afb. 1 In zone A wordt het periostracum (1) afgescheiden.
In zone B wordt de prismalaag (2) afgescheiden.
In zone C wordt de poseleinlaag (3) afgescheiden.

De schelp bestaat gewoonlijk uit drie (soms vier) verschillende lagen, die elk worden afgescheiden door een bepaalde zone van de mantelrand en van de mantel. De uitbreiding van de schelp gedurende de groei gebeurt steeds in dezelfde volgorde nl. van buiten naar binnen. Eerst wordt het periostracum gevormd. De cellen in de bodem en de binnenwand van de spleet in de mantelrand produceren het hiertoe benodigde conchioline (afb. 1, zone A). Daarna wordt de buitenste kristallijne laag gevormd, dat is de zg. prisma-laag. Het materiaal hiertoe wordt afgezet door de cellen van de mantelrand (zone B), gelegen juist binnen deze spleet. Daarna wordt de binnenste kristallijne laag gevormd, dat is de porselein laag of eventueel de paarlemoeriaag. Het materiaal wordt geproduceerd door de cellen in een strook van de mantel grenzend aan de mantelrand (zone C). Hiermee is de toename van de schelp voor een bepaalde fase voltooid. Een dergelijke uitbreiding gebeurt gewoonlijk eenmaal per etmaal of eenmaal per watergetijde. De vroegere schelpwand blijft als een groeilijn zichtbaar aan de schelp. Het groeiproces wordt sterk beïnvloed door externe oorzaken zoals seizoen-invloeden of de beschikbare hoeveelheid voedsel.

CELVORM EN -FUNCTIE

De cellen in de verschillende zones hebben behalve een bepaalde functie ook een typische vorm die bij de functie behoort. Hier is sprake van conversie of omvorming. Gedurende de groei doorloopt een bepaalde cel achtereenvolgens verschillende stadia, waarbij steeds een andere vorm wordt aangenomen en de functie wordt vervuld die bij de vorm behoort. Het betreft hier waarschijnlijk een leeftijdsverschijnsel van de cellen.

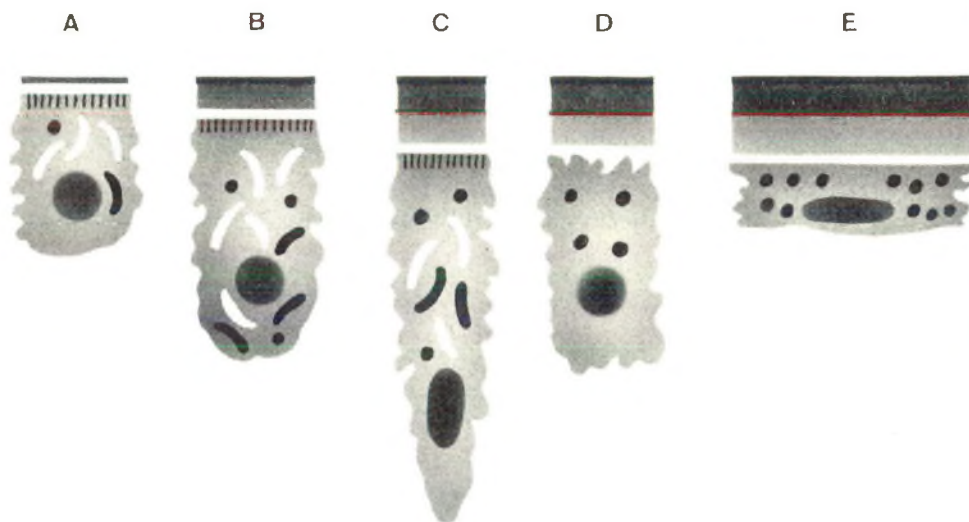
Enigszins vereenvoudigd voorgesteld verloopt het groeiproces van de mantel als volgt. De feitelijke groei door celdeling vindt in hoofdzaak plaats in de bodem van de spleet van de mantelrand. Door het toenemend aantal cellen ter plaatse worden tegelijkertijd groepen cellen uit de spleet verdrongen en bevinden zich dan in de mantelrand (afb. 1, zone B). Met de verandering in locatie heeft een wijziging plaats in vorm en functie van de cellen. Hier werkt een domino-effect. Gelijktijdig worden groepen cellen uit de mantelrand verdreven en bevinden zich in het manteloppervlak (zone C). Ook hier treedt een wijziging op in vorm en functie van de cellen. En zo vervolgens.

Afbeelding 2 geeft een schematische voorstelling van verschillende celvormen. De eerste drie komen overeen met de cellen in de gelijknamige zones A, B en C. De vorm D is een overgangsfase van C naar E. Uiteindelijk is E de vorm van de cel in het gehele mantelepitheel op enige afstand van de mantelrand. Hoewel deze cellen verreweg het grootste deel van het manteloppervlak in beslag nemen, nemen zij geen deel aan de uitbreiding van de schelp gedurende de groei. Toch vervullen zij een onmisbare taak bij de constructie van het geheel.

Bij de groei neemt de afmeting van de schelp toe, b.v. in lengte. Het oppervlak van de schelpwand neemt toe evenredig met het kwadraat van deze afmeting, terwijl de inhoud toeneemt evenredig met de derde macht hiervan. Vergeleken met het oppervlak van de schelpwand neemt het lichaam van het dier en daarmee de capaciteit om schelpmateriaal te produceren, versneld toe. Dit is de reden dat gedurende de groei de dikte van de nieuw gevormde schelpwand toeneemt.

Indien nu bij de groei van het dier de schelpwand alleen zou worden uitgebreid, dan zou een onmogelijke situatie ontstaan. Het schelpje van de embryo of de jonge larve is dunwandig en dus heel teer. Het oudste deel van de schelp zou een toenemende zwakte vertegenwoordigen. Dit wordt voorkomen op de volgende wijze.

De cellen van het mantelepitheel op enige afstand van de mantelrand (E) voegen gedurende de groei heel dunne laagjes materiaal toe aan de binnenste kristallijne laag. Omdat dit proces vanaf het begin van de schelpvorming werkzaam is, wordt het oudste deel van de schelpwand het meeste verdikt. Zo



Afb. 2 Schematische voorstelling van verschillende celvormen van met mantel-epitheel:
 A. komt voor in de bodem van de binnenwand van de spleet van de mantelrand en produceert conchioline;
 B. deze cellen vormen de eigenlijke mantelrand en scheiden de prismalaag af;
 C. geeft een vorm weer van cellen in een strook van de mantel grenzend aan de mantelrand;
 D. geeft een overgangsvorm weer tussen C en D;
 E. dit is een celvorm in het gehele mantel-epitheel op enige afstand van de mantelrand. Deze cellen voegen laagjes materiaal toe aan de binnenste kristallijne laag.

ontstaat overal evenredig gelijke sterkte.

Deze toevoeging van materiaal aan de binnenkant van de schelp kan selectief worden toegepast. Extra materiaal kan worden aangebracht op plaatsen waar veel krachten op de schelpwand komen zoals bij de suture, aan de columella of aan de top in de omgeving van de apex. Ook de toepassing van groeistoppen of septae kan in dit verband worden betrokken.

De celvormen zoals die zijn weergegeven in afbeelding 2 komen voor bij een bepaalde soort. Bij andere soorten hebben de cellen geheel verschillende vormen, maar het principe blijft hetzelfde.

ONTSTAAN EN ONTWIKKELING

Het ontstaan van de mantel en het begin van de schelpvorming zal eerst worden behandeld naar de ontwikkeling bij de Gastropoda, Cephalopoda en Monoplacophora. Daarna zullen de Bivalvia en Scaphopoda apart worden besproken.

In de aanvang verloopt de ontwikkeling van de mantel langs het oppervlak van de larve. In het beginstadium is deze, althans plaatselijk nog vrijwel kogelrond en daardoor krijgt het begin van de schelp de vorm van vrijwel een halve bol. Dit gedeelte wordt aangeduid als de nucleus. Na de voltooiing hiervan begint de spiraalbouw aan de schelp.

Het begin van de schelpvorming is sterk versneld vergeleken met de overeenkomstige groei van het organisme. Bij het ontstaan van de mantel is het begin van het schelpje heel klein vergeleken bij de larve. Korte tijd daarna, perioden van 4 of 5 dagen worden genoemd, is de schelp al groot genoeg om het dier in zijn geheel te omvatten. De versnelde toename van de mantel is het sterkst gedurende de vorming van de nucleus, om daarna aan het begin van de spiraalbouw geleidelijk af te nemen tot de gewenste verhouding tussen lichaam en schelp is bereikt.

Gedurende de vorming van de nucleus is de toename van de mantel zó sterk versneld, dat de overeenkomstige groei van de larve vrijwel kan worden verwaarloosd. Indien deze toename het gevolg zou zijn van werkelijke groei door celdeling, dan zou dat betekenen dat het resterende epitheel een vrijwel gelijkwaardige reductie zou moeten ondergaan. In dit vroege stadium van de ontwikkeling kan van een dergelijke reductie geen sprake zijn. Het blijkt dan ook dat de toename van de mantel gedurende de vorming van de nucleus het gevolg is van conversie. De cellen van het epitheel worden succesievelijk omgevormd tot mantelcellen. Hierop dient nader te worden ingegaan.

Bij de weekdieren worden, afgezien van de schelp, op diverse plaatsen aan het lichaam vaste stoffen afgescheiden. Hieruit ontstaan formaties als de radula, het operculum, eikapsels en spermatophoren, de snavel van octopus en inktvissen, etc.. De cellen die deze afzettingen produceren blijken zich, evenals de mantelcellen, te hebben ontwikkeld uit het epitheel van de zeer jonge larve. Proefnemingen hebben aangetoond dat bij deze laag cellen het vermogen om vaste stoffen af te scheiden, potentieel steeds aanwezig is.

VROEGSTE STADIUM

In een vroeg stadium van de ontwikkeling van de larve, wordt een fase doorlopen waarin de bouw overeenkomstig vertoont met die van een holtedier. Twee lagen cellen kunnen worden onderscheiden. De buitenste laag (ectoderm) vormt het epitheel. Uit de binnenste laag (endoderm) zal zich later het spijsverterings-complex ontwikkelen. Daarom wordt deze laag wel de "oerdarm" genoemd.

Bij het ontstaan van de oerdarm buigt de darmwand op één plaats uit en raakt hierbij tegen de binnenzijde van het epitheel. Gestimuleerd door het contact met de oerdarmcellen, nemen de epitheelcellen ter plaatse in grootte toe en ondergaan daarbij een conversie tot mantelcellen (afb. 3A).

Terwijl het contact tussen de beide lagen cellen gehandhaafd blijft, strekt zich nu de darmwand, zodat in het buitenoppervlak een kuiltje ontstaat dat zich verdiept tot een put (afb. 3B). Omdat het contact in de bodem van de put bewaard blijft, gaat hier de conversie door. Het toenemend aantal mantelcellen stulpt zich in het midden in de vorm van een papil omhoog (afb. 3C). Wanneer deze laatste het niveau bereikt van het omringende oppervlak, dan is de mantel ontstaan, omgeven door een ringvormige spleet, dat is de latere spleet in de mantelrand.

In de bodem van de spleet blijft het contact met de oerdarmcellen bewaard en hier werkt de conversie door. Het toenemend aantal mantelcellen voegt zich bij het manteloppervlak, terwijl de omtrek van de mantelrand toeneemt. Dit laatste heeft tengevolge dat het contact wordt verstrekt en de conversie zich in een versneld tempo voltrekt (afb. 3 D). Gedurende de vorming van de nucleus verloopt de ontwikkeling van de mantel volgens dit proces.

VERDERE ONTWIKKELING

Wanneer de nucleus voltooid is, treedt een drastische wijziging op in de ontwikkeling van de mantel en in die van de schelp. Uit de oerdarm heeft zich het maag-darm kanaal ontwikkeld. De ingewandszak is in de schelp geborgen maar het kop-voet-gedeelte steekt er nog buiten uit. Het contact tussen de beide lagen cellen gaat hier verloren en de verdere toename van de mantel is het gevolg van groei



Afb. 3 Schematische voorstelling van het ontstaan van de mantel:

- A. de instulping van het endoderm of de oerdarm heeft juist plaatsgevonden. De oerdarmcellen raken op één plaats aan die van het epitheel of ectoderm. Daar ontstaan de eerste mantelcellen;
- B. terwijl het contact gehandhaafd blijft, strekt zich de darmwand en in het buiten-oppervlak ontstaat een kuiltje. De verbinding van de oerdarm met de buitenwereld (oermond) ligt hier buiten de tekening. Door instulping worden de mondholte en de slokdarm gevormd;
- C. het aantal mantelcellen in de bodem van de put neemt toe en in het midden stulpt zich een papil omhoog. Het oppervlak daarvan is bedekt met een vliesje conchioline, het latere periostracum. De verbinding tussen de slokdarm en de oerdarm is doorgebroken (gastrulatie);
- D. dwarsdoorsnede van de cirkelvormige spleet. Daarbinnen ligt het mantel-epitheel, overdekt door het periostracum (p). Door de voortgaande conversie neemt het aantal mantelcellen toe evenals de omtrek van de mantelrand en daardoor wordt het contact versterkt en gaat de conversie in een versneld tempo verder.

door celdeling en wel hoofdzakelijk in de bodem van de spleet in de mantelrand zoals dat werd beschreven. De spiraalbouw van de schelp vangt hier aan.

De voornaamste eigenschap bij de spiraalbouw is de voortdurende gelijkvormigheid van de schelp bij iedere afmeting. Deze wordt veroorzaakt door constante verhoudingen die optreden bij de groei van de mantel. Diezelfde gelijkvormigheid geldt tevens voor schelpen binnen een bepaalde diersoort. Hieruit blijkt dat de genoemde constante verhoudingen zijn vastgelegd in het genotype van de soort. De groei van de mantel verloopt hier volgens een star patroon, dat erfelijk is bepaald. Een dergelijke groeiwijze valt niet te combineren met de contouren van het oppervlak van de larve. De mantelrand maakt zich los van het oppervlak en gaat als een kraag afstaan. Hieruit ontstaat de huidplooi die de mantelholte omvat en die eindigt in de mantelrand. Deze huidplooi groeit in een snel tempo uit zodat de schelpvorming versneld verder gaat en de mantelholte toeneemt. Wanneer de mantelholte voldoende afmeting heeft verkregen zodat het kop-voet-gedeelte erin kan worden geborgen, dan is de gewenste verhouding tussen lichaam en schelp bereikt en verloopt de verdere ontwikkeling harmonisch. De vorm van de schelp wordt bepaald door de wijze waarop deze huidplooi groeit, de vorm van het lichaam heeft hierop geen directe invloed. Het weke lichaam voegt zich naar de beschikbare ruimte binnen de schelp.

Bij het ontstaan van de mantel is het oppervlak overdekt met een vliesdun laagje conchioline. De cellen van de mantel en van de mantelrand verkeren alle nog in het conchioline producerend stadium. Bij de toename van de mantel blijft het oppervlak geheel bedekt en bovendien wordt aan de binnenzijde nieuw materiaal toegevoegd. Wanneer het periostracum de vereiste dikte heeft verkregen, begint de afzetting van kristallijn materiaal. De mantelcellen ondergaan hiertoe een conversie en deze treedt het eerste op aan de oudste cellen van de mantel, dus op de plaats van het eerste contact. Daarom wordt deze plaats wel aangeduid als de 'kalkpool'. Deze laatste conversie verloopt in een versneld tempo zodat bij de voltooide nucleus de verschillende lagen van de schelp direct na elkaar worden afgezet, zoals dat werd aangegeven in het begin van dit artikel.

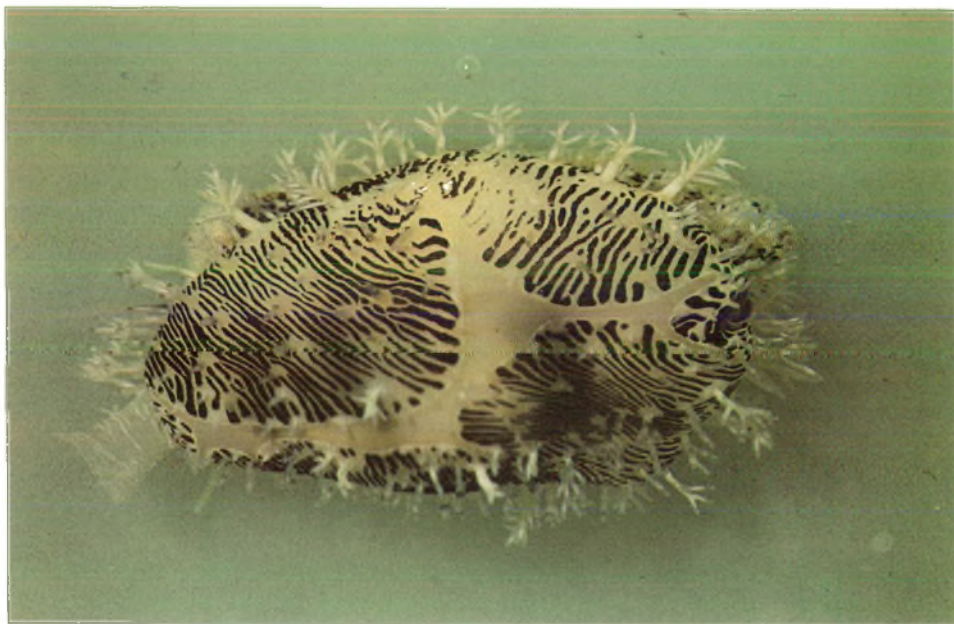
TWEEKLEPPIGEN

Bij de Bivalvia verloopt het proces op vrijwel overeenkomstige wijze, maar hier wordt de embryonale schelp gevormd vanuit twee kalkpolen. Zo ontstaan twee kalkplaatjes die verbonden zijn door een strook conchioline. Hieruit ontwikkelen zich de beide kleppen die verbonden zijn door het ligament. Elke klep heeft zijn eigen mantelheft; deze zijn verbonden door de z.g. mantelsthus in de omgeving van het slot en het ligament. Aan het ligament werden evenveel lagen toegevoegde conchioline geteld als werden waargenomen bij de lagen toegevoegd kristallijn materiaal aan het oudste gedeelte van de kleppen. Ook hier werken de mantelcellen in hun laatste stadium (E) gelijktijdig over het gehele oppervlak van het mantel-epitheel.

STOOTTANDEN

Bij de Scaphopoda heeft de schelp de vorm van een buis die enigszins trechtervormig uitloopt en die gewoonlijk licht is gebogen in de vorm van een flauwe spiraal. Het dier leeft gedeeltelijk begraven in de zeebodem met het wijde eind van de schelp naar beneden gericht. De nauwe tuit steekt boven het bodemoppervlak uit en hierdoor worden geslachtscellen en afvalproducten geloosd, terwijl vers water wordt aangevoerd.

Het toegevoerde water dient niet alleen voor de voorziening van zuurstof en kalk, maar het speelt een voorname rol bij het graven in de bodem en bij het vergaren van voedsel. Het is duidelijk, dat de wa-



Afb. 4 *Cypraea moneta* L. Bij de Cypraeidae en enkele verwante families is de mantelplooi zeer sterk ontwikkeld en gespierd. Daardoor is het mogelijk dat de mantelplooi naar buiten wordt gestuwd en aan de beide kanten om de schelp wordt gestulpt. Hierbij ligt de kant van het mantel-epitheel tegen de buitenkant van de schelpwand, zodat hier aan de buitenzijde materiaal kan worden toegevoegd. Dit bestaat uit heel dunne laagjes half doorzichtig porselein. Hierdoor krijgt de *Cypraea* haar prachtige glanzende uiterlijk. Foto J. Senders.

tertoevoer steeds in overeenstemming moet zijn met de capaciteit van het dier. Gedurende de groei wordt de schelp aan het wijde einde uitgebouwd, terwijl aan het oudste deel van de schelp materiaal wordt afgebroken. Zo neemt de diameter van deze opening toe. Bij de Scaphopoda wordt nooit een volledige schelp aangetroffen: het oudste deel mankeert.

De embryonale schelp heeft de vorm van een halve bol. Hier ontstaat in het midden een gaatje dat bij de verdere groei wordt vergroot. Al spoedig is de embryonale schelp geheel verdwenen.

Bij de Scaphopoda werd een functie van de mantel aangegeven, die nog niet ter sprake kwam. Behalve de capaciteit tot het produceren van schelpmateriaal zijn de mantelcellen tevens in staat dit materiaal af te breken en het vervolgens te reabsorberen. Daarna kan het materiaal weer worden toegevoegd aan de schelp. Over het verloop van dit proces is nog weinig bekend. Hier volgen nog enige toepassingen.

Bij de Muricidae komen verschillende soorten voor die varices vormen met sterk uitstekende punten of stekels. Wordt gedurende de groei een oude varix bereikt, dan wordt het deel van de varix dat in de weg zit afgebroken. Slechts aan de laatste winding zijn de varices intact en verder aan de top blijven ze zichtbaar tussen de sutuurlijnen.

Bij de schelpen van het geslacht *Cassis* liggen de varices ver uiteen (240°). De uitbreiding van de schelp gebeurt in korte tijd, vrijwel zonder onderbreking en dit vergt een snelle afzetting van veel materiaal. Gedurende de bouw kan het dier onmogelijk voldoende kalk uit het water opnemen. Het blijkt dan ook dat de schelp vóór de uitbouw bijzonder zwaar is, terwijl na de vorming van de nieuwe schelpwand en daarbij behorende varix het gewicht van de schelp nauwelijks is toegenomen. Hier is de schelp gebruikt als tijdelijke opslagplaats van materiaal.

LITERATUUR

- GÖTTING K.J., 1974. Malakozöologie, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
HUXLEY J.S. 1932. Problems of relative growth, Methuen, London.
NAEF A., 1913. Ergebn. und Fortschr. der Zoologie, 3.
SALEUDDIN A.S.M., 1979. Shell formation in Molluscs, Pathways in Malacology, Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.
SOLEMAN A., 1974. The shell makers, John Wiley & Sons, N.Y.

Systematische indeling van de weekdieren (Mollusca)

J. Goud

Aan bestaande systemen wordt doorlopend gesleuteld. De wetenschap is in beweging, er worden nieuwe ontdekkingen gedaan en veranderingen worden doorgevoerd. Zo ook bij de systematische indeling van de weekdieren. Het systeem van zes klassen: Monoplacophora, Amphineura (Keverslakken en Wormmollusken), Gastropoda (Buikpotigen), Scaphopoda (Stoottanden), Lamellibranchia (Tweekleppigen) en Cephalopoda (Inktvissen), heeft men tegenwoordig vervangen door het volgende: SUBFYLUM I ACULIFERA, stekelweekdieren. De mantel omgeeft het langgerekte lichaam vrijwel geheel en is bedekt met spiculae, stekels of schubben. Ze bezitten geen schelp. Radula aanwezig. Uitsluitend zeebewoners.

KLASSE I **CAUDOFOVEATA**. Wormvormig, lichaam geheel door de mantel omgeven.

KLASSE II **SOLENOGASTRES**. Wormvormig, lichaam door de mantel omgeven, op een ventrale groeve na.

KLASSE III **PLACOPHORA**. (Loricata, Polyplacophora), keverslakken. Mantel met acht schelpplaatjes. Met groot aantal kieuwen in ventrale groeven aan weerszijden van de goed ontwikkelde voet. De ongeveer 650 soorten komen grotendeels in het littoraal voor.

SUBFYLUM II CONCHIFERA, schelpweekdieren. Mantel nooit met spiculae etc. Schelp (soms meerdelig) aanwezig. Radula aanwezig, behalve bij de tweekleppigen.

KLASSE I **TRYBLIDIACEA** (Monoplacophora), recent alleen de genera *Neopilina* en *Vema* met een achttal soorten. Tweezijdig symmetrische dieren met vijf tot zes paar kieuwen. Radula aanwezig. Schelp napvormig. Bodemdieren in de diepzee, pas in 1952 voor het eerst verzameld (Galathea-Expeditie) en pas in 1957 beschreven. Primitiefste groep van de Conchifera.

KLASSE II **GASTROPODA**, slakken, Asymmetrisch met goed ontwikkelde kop en voet. Schelp meestal spiraalvormig opgerold. Radula aanwezig. Soorten en vormenrijke groep in zee, zoetwater en op land.

KLASSE III **BIVALVIA** (Acephala, Lamellibranchia, Pelecypoda), tweekleppigen. Geen kop, geen radula, schelp lateraal en tweekleppig. Ongeveer 10000 soorten voornamelijk in zee.

KLASSE IV **SCAPHOPODA**, olifantstandjes. Schelp in de vorm van een miniatuur olifantstand, open aan beide zijden. Uitsluitend mariene bodemdieren, ongeveer 350 soorten.

KLASSE V **CEPHALOPODA**, inktvissen. Tweezijdig symmetrische dieren met een krans van armen rond de kop. Hoogontwikkelde ogen. Uitsluitend marien, minder dan 1000 soorten.

Gegevens ontleend aan 'Inleiding tot de klassificatie van het dierenrijk' van Dr. A.C. van Bruggen. 1980, vierde editie.