

HOOFDSTUK 2 BOUW VAN MOLLUSKEN

Van de zeven klassen die samen het fylum Mollusca (Weekdieren) vormen, komen er slechts twee, de slakken (Gastropoda) en de mossels of tweekleppigen (Bivalvia), in dit boek ter sprake. Bij de overige klassen gaat het uitsluitend om zeebewoners. Dit geldt voor de keverslakken (Polyplacophora), de stoot- of olifantstanden (Scaphopoda), de inktvissen (Cephalopoda), de Monoplacophora, met een kapvormige schelp (recent pas sinds enkele tientallen jaren uit diep tot zeer diep zout water bekend), en de wormvormige Aplacophora. Het is niet eenvoudig om in deze onderling sterk uiteenlopende klassen het gemeenschappelijke bouwplan van de weekdieren te herkennen. Tussen een voortkruipende slak, een actief zwemmende inktvis en een vastgehechte mossel bestaat een wereld van verschil.

ANATOMIE

Afgezien van de opvallende schelpen die we bij veel soorten aantreffen, bestaan er weinig overeenkomsten tussen slakken en mossels in hun anatomische bouw. De voortplantingsorganen, die vooral bij de slakken ter karakterisering van de soorten worden gebruikt, zijn in beide groepen zeer verschillend gebouwd. Daarnaast wijken de mossels van de overige weekdieren af door het ontbreken van een radula (een soort gebit).

Gastropoda - slakken ★

Bijzonder karakteristiek voor slakken is de merkwaardige asymmetrie van lichaam en schelp, die in de vorm van het slakkenhuis zo goed bekend is, dat vrijwel niemand er meer wat bijzonders in ziet. Er zijn aan het dier een duidelijke kop en een voet te onderscheiden, met daarboven een ingewandszak. De kop is voorzien van twee of vier tentakels. De voet heeft onderaan een kruipzool die slijm kan afscheiden. Vier tentakels komen vooral bij de landslakken voor, maar niet bij de inheemse zoetwaterslakken. Die hebben steeds twee tentakels, zonder ogen aan de uiteinden. De ogen bevinden zich op de kop zelf.

De inheemse soorten kunnen in twee grote groepen worden verdeeld op basis van het ademhalingsmechanisme. Deze indeling kan in de praktijk worden vastgesteld aan het al dan niet aanwezig zijn van een operculum (sluitplaatje). Dit is een permanent achter de schelp op de rugzijde van de voet aanwezig schildje waarmee de mondopening van het huisje kan worden afgesloten, als het dier zich in de schelp heeft teruggetrokken. Een operculum is aanwezig bij de Archaeogastropoda, de Caenogastropoda en de Heterobranchia: Ectobranchia (Valvatoidea), d.w.z. bij de groepen die samen tot voor kort gewoonlijk als Prosobranchia, 'voorkieuwige' slakken, werden aangeduid. Het operculum is soms van belang voor de determinatie. Een operculum ontbreekt bij alle volwassen inheemse longslakken (Pulmonata), maar komt wel voor bij de allerjongste (larvale) ontwikkelingsstadia van de meeste in het water levende longslakken (Archaeopulmonata); als die slakjes groter worden, wordt het afgegooid.

Mantel

De weke delen worden begrensd door de mantel, die de schelp afscheidt. Bij *Myxas glutinosa* omgeeft de mantel de gehele schelp als het dier ongestoord actief is; bij de *Physa*-soorten heeft de mantel opvallende slippen, die over de schelp heen worden gelegd ★. De mantelholte bevat kieuwen (bij Caenogastropoda vaak een enkelvoudige linker-kieuw) of functioneert als long (bij Pulmonata, Basommatophora). Bij de Basommatophora komen vaak secundaire kieuwen of pseudo-kieuwen voor, zoals bij de Ancyliidae. Bij de *Valvata*-soorten (Heterobranchia: Ectobranchia) steekt de kieuw ver buiten de mantelholte uit, en is zichtbaar bij de kruipende slak. De nier en het hart grenzen aan de mantelholte, waarin vooraan de afvoergangen van nier en einddarm uitmonden.

★ plaat 4:1

Radula

Het spijsverteringskanaal begint met de mondholte (buccale massa), waarin zich de kaak en de voor systematisch onderzoek belangrijke radula bevinden. Voor onderzoek van de fraaie, ingewikkeld gebouwde radula's zijn nodig: een microscoop, prepareernaalden, glaasjes, wat chemicaliën en vooral ook enige oefening (MEEUSE 1950). De beste resultaten krijgt men met behulp van een rasterlektronenmicroscoop (scanning electron microscope, of SEM), een helaas nog steeds zeer prijzig instrument. Van veel Nederlandse zoetwaterslakken is de radula nog niet goed bekend. Dit geldt met name ook voor de poelslakken, een groep die recentelijk meer soorten bleek te bevatten dan lange tijd werd gedacht. Als voorbeeld worden hier de radula's van een kieuwslak en van een longslak afgebeeld (zie fig. 1-6).

★ plaat 1-4

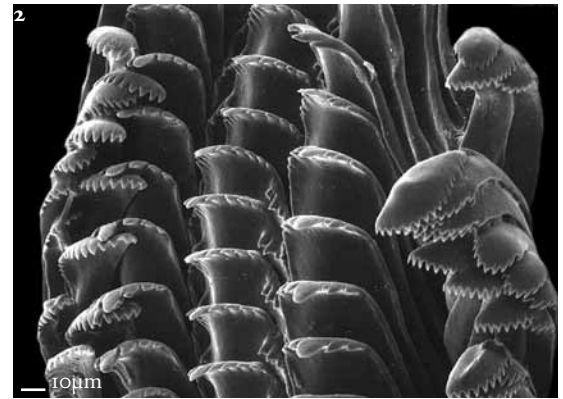
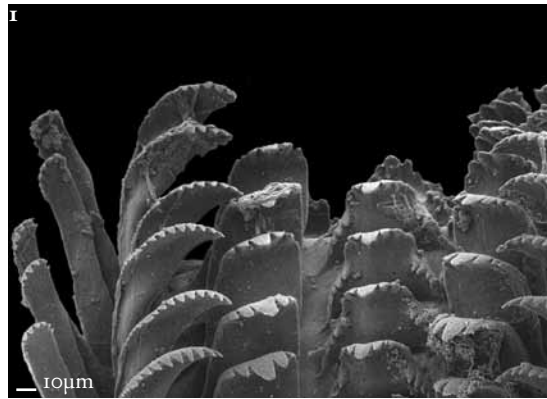
Geslachtsorganen

De Nederlandse zoetwaterslakken zijn van gescheiden geslacht of hermafrodit, d.w.z. mannelijk en vrouwelijk tegelijk. Alleen de Archaeogastropoda en de Caenogastropoda zijn van gescheiden geslacht. Voor de determinatie van de Nederlandse soorten is de vorm van de (uitwendige) penis soms van belang. Bij de classificatie van de Hydrobiidae speelt meer in het algemeen de bouw van de geslachtsorganen een beslissende rol. In dit boek kan op deze zelfs voor specialisten gecompliceerde materie niet nader worden ingegaan; naar de desbetreffende literatuur wordt bij verschillende soorten verwezen.

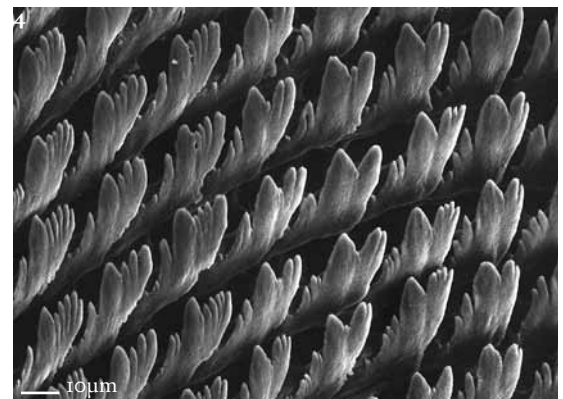
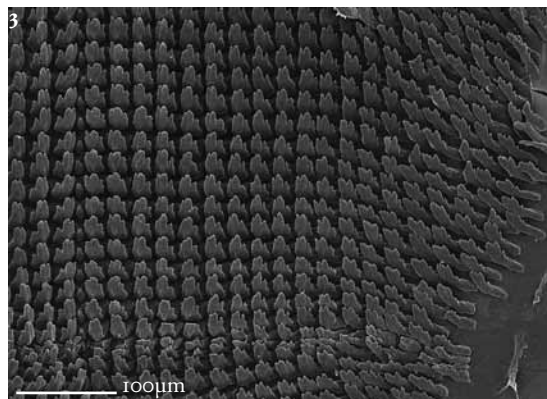
Alle Heterobranchia, dus zowel de Ectobranchia (Valvatoidea) als de Pulmonata Basommatophora, zijn hermafrodit; ze hebben een glandula hermaphroditica, een klier (glandula) die zowel eicellen als zaadcellen produceert, en een ductus hermaphroditicus, het aansluitende kanaal (ductus) waar deze cellen doorheen getransporteerd worden. Aan het einde van de ductus hermaphroditicus is er een ingewikkeld kruispunt van kanalen. Hier mondt de eiwitklier uit, evenals een relatief kleine ruimte waarin de feitelijke bevruchting plaatsvindt, het bevruchtungskamertje. Vanuit dit belangrijke kruispunt zien we bij de meeste Basommatophora twee ingewikkeld gebouwde kanalen beginnen. Het gaat hierbij om kanalen die gescheiden zijn en blijven, en uitmonden in de

Figuur 1-6

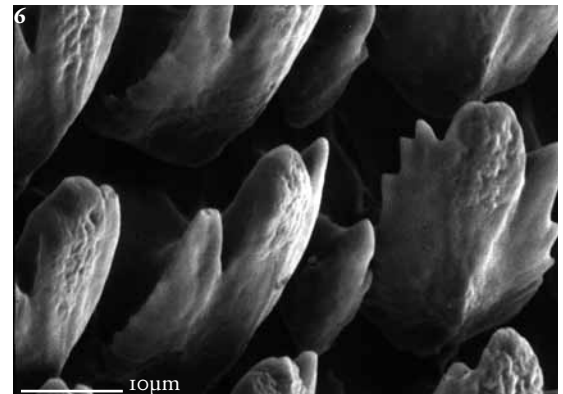
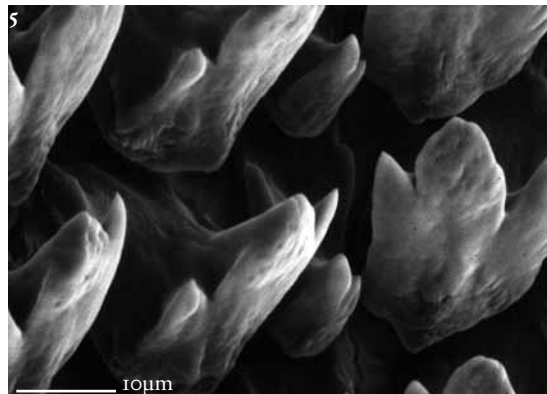
Enkele rijen tanden van de radula van zoetwaterslakken.
Foto's gemaakt met de scanning
elektronenmicroscop.

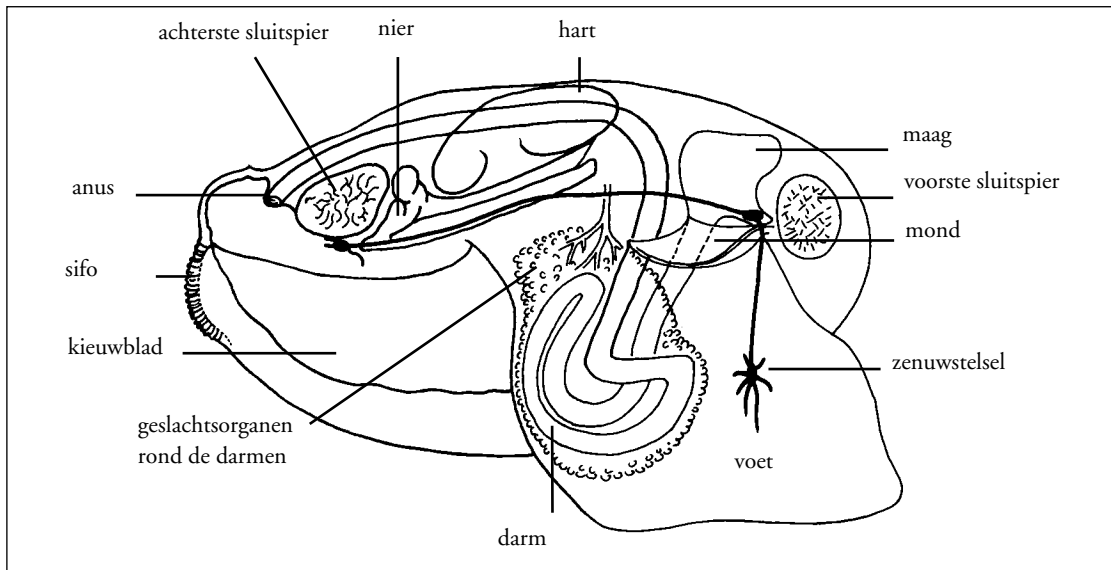
**Figuur 1, 2**

Bithynia tentaculata, grote diepslak. Naast de tweezijdig symmetrische centrale tand zijn er per halve rij weinig, hier niet meer dan drie, radulatanden aanwezig, die sterk in uiterlijk verschillen. Dit is typisch voor veel soorten voorkieuwige slakken (Prosobranchia).

**Figuur 3-6**

Myxas glutinosa, kleverige poelslak. In een halve rij zijn wel 20 tanden aanwezig, die naar de rand toe geleidelijk in uiterlijk veranderen. Een dergelijke opbouw van de radula komt veel voor bij longslakken (Heterobranchia: Pulmonata). De tweezijdig symmetrische centrale tand is klein en onopvallend; detailfoto's laten de variabiliteit in tandvormen zien.



**Figuur 7**

De anatomische bouw van een tweekleppige (*Anodonta cygnea*, gewone zwanenmossel). Iets geschematiseerd.

mannelijke en de vrouwelijke geslachtsopening. Bij de meeste Stylommatophora (meestal landslakken) is er maar één, dus gecombineerde, geslachtsopening (het atrium genitale) en zien we, na de ductus hermaphroditicus eerst nog een (breed) spermooviduct, met inwendig gescheiden trajecten voor zaad- en voor eicellen. Daarna pas volgt er bij deze slakken een (uitwendig waarneembare) scheiding tussen een mannelijk en een vrouwelijk kanaal (die dus weer samenkomen in het atrium genitale).

Bijzondere aandacht verdient de bouw van het geslachtsapparaat bij de poelslakken (Lymnaeidae). Omdat het hier naar verhouding grote dieren betreft, die op basis van schelpkenmerken naar het zich laat aanzien niet altijd betrouwbaar op naam gebracht kunnen worden, kan anatomisch onderzoek hier erg belangrijk zijn. Zie hierover verder de inleiding bij de Lymnaeidae.

Bivalvia - tweekleppigen ★

Karakteristiek voor de mossels of tweekleppigen (Bivalvia), is het ontbreken van een kop, een slokdarm en een radula. Het lichaam (fig. 7) is gewoonlijk tweezijdig symmetrisch gebouwd; bij de Nederlandse zoetwatermossels komen geen uitzonderingen op deze regel voor. Evenals bij de slakken het geval is, wordt het weke lichaam omgeven door de mantel. Onder de ingewandszak vinden we een karakteristieke, bijlvormige voet, die bij diverse zoutwatersoorten (zoals de gewone mossel) en bij de driehoeksmossels *Dreissena polymorpha* en *Mytilopsis leucophaea* byssusdraden afscheidt, waarmee het dier zich vasthecht aan een hard substraat. In de mantelholte, tussen voet en mantel, hangen de gepaarde kieuwen, die voor de zuurstof- en de voedselvoorziening zorgen. De kieuwen zijn bij de inheemse zoetwatersoorten relatief grote, netvormige platen. Ze zijn sterk doorbloed en voorzien van trilharen die een waterstroom opwekken waardoor zuurstof en voedsel aangevoerd, en stofwisselingsproducten en geslachtscellen afgevoerd worden. Aan- en afvoer gaan via twee openingen in de verder meestal vergroeiende mantelranden, achteraan het dier; vaak zijn de openingen tot buizen (sifo's, sifons of sifonen), of een enkele buis met twee kanalen, vergroeid.

Gewoonlijk zijn er twee spieren die de schelpkleppen kun-

nen doen sluiten (sluitspieren, of adductoren).

De meeste soorten zijn van gescheiden geslacht. De bevruchting vindt vrij in het water plaats of in de mantelholte, in welk geval er sprake is van broedzorg. Het laatste komt bij zoetwatermossels veel voor.

Het lijkt er op dat de anatomische bouw van de mossels ten onrechte verwaarloosd is door veel systematici onder de malacologen.

BOUW VAN DE SCHELP

De weekdierschelp is in het algemeen uitwendig en dient, behalve als aanhechtingsplaats van spieren en andere weefsels, hoofdzakelijk ter bescherming van het dier, dat zich gewoonlijk geheel in de schelp kan terugtrekken. De schelp is opgebouwd uit koolzure kalk (calciumcarbonaat, CaCO_3) en is aan de buitenzijde (om mogelijke oplossingsverschijnselen te voorkomen of te beperken) voorzien van een hoornachtige opperhuid (periostracum genoemd), die uit scleroproteïnen (conchioline) bestaat. Kalk kan worden afgezet in de vorm van prisma's (prismalaag), gekruiste lamellen (porseleinlaag) of als zeer dunne, bladvormige kristallen, zó dun (ca. 1 μm) dat lichtinterferentie optreedt (parelmoerlaag). De parelmoerlaag, indien aanwezig, ligt aan de binnenzijde van de schelp. Kalk komt in het algemeen voor in de vorm van aragoniet, een kalkmodificatie die weinig weerstand biedt tegen oplossingsverschijnselen in het zwak zure milieu van sommige biotopen.

Enkele groepen bouwen de schelp op uit een andere vorm van kalk, nl. calciëet, die stabiel is en minder snel oplost. De in dit boek besproken schelpen bestaan vrijwel alle uit aragoniet (alleen bij *Theodoxus* bestaat de schelp ten dele uit calciëet, terwijl bij de Bithyniidae de opercula uit dit mineraal zijn opgebouwd). Calciëet komt vaker voor bij in zee levende tweekleppigen, zoals Ostreidae (oesters) en Pectinidae (mantelschelpen), en bij sommige zeeslakken, bijv. Epitonidae (wenteltrappen). Het zal duidelijk zijn dat dergelijke uit calciëet opgebouwde schelpen bij fossilisatie beter bewaard kunnen blijven dan schelpen die bestaan uit aragoniet. Nadere gegevens over de bouw van de schelpwand vindt men bij Cox (1960: 1122) en Cox *et al.* (1969: N73).

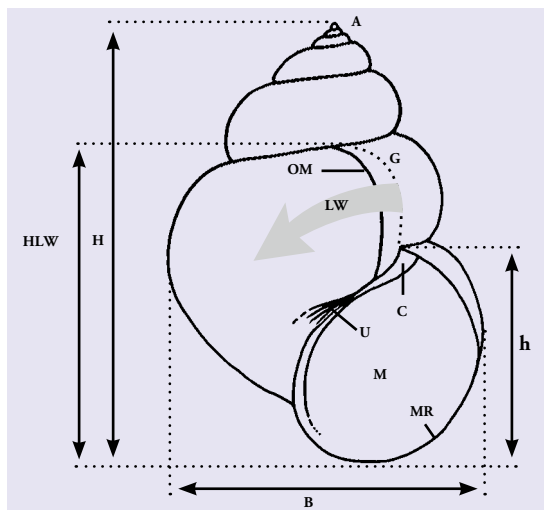
Het materiaal van de schelp wordt door de vrije mantelrand

★ plaat 5-8

Figuur 8

De bouw van een slakkenhuis en enkele daarbij horende termen. Afkortingen:

- A top of apex;
- B breedte van de schelp;
- C eelt of callus;
- G toevallig aanwezige groeilijn óf de denkbeeldige lijn die pal boven de aanhechting van de mondrand naar boven loopt en het begin van de laatste winding aangeeft;
- h hoogte monding;
- H hoogte van de schelp;
- HLW hoogte van de laatste winding;
- LW laatste omgang;
- M monding of apertuur;
- MR mondrand;
- OM oude mondrand of varix (in feite een extra krachtige groeilijn die een wat langduriger stagnatie in de groei aangeeft);
- U navel of umbilicus.



van het dier uit de bloedbaan afgescheiden (mineralisatieproces). Door verschillen in afzettingssnelheid van kalk en opperhuid ontstaan groeilijnen op het buitenoppervlak van de schelp, die in ons klimaat soms als seizoens- of jaarringen geïnterpreteerd kunnen worden. Ook oudere delen van de mantel kunnen kalk afscheiden, bijv. na beschadiging van de schelp.

Tijdens het mineralisatieproces ontstaan ook de kleuren die bij sommige soorten in de schelpwand aanwezig zijn in de vorm van spiraalbanden (bijv. Viviparidae) of meer of minder regelmatige vlekjespatronen (Neritidae, *Dreissena*), maar soms ook alleen in de opperhuid (Unionidae).

Gastropoda - slakken

De schelp van de gastropoden (fig. 8) - het slakkenhuis - bestaat uit een aan de top gesloten kegelvormige buis, die in principe in een spiraal is gewonden, waardoor lengte en oppervlak worden beperkt. Eén volledige spiraalomgang heet winding of omgang.

In de meeste gevallen is de schelpspiraal rechtsgewonden (dextrors), minder vaak is de winding andersom en spreekt men van linksgewonden (sinistrors). Wanneer men een lege gastropodenschelp met de top omhoog en de monding naar zich toe bekijkt is de schelp rechtsgewonden als de monding rechts van de verticale as ligt, en linksgewonden als de mond links van deze as ligt. Bij sommige groepen (bijv. Planorbidae, schijfhorens) is de schelp in één vlak gewonden (platte spiraal), zodat slechts door onderzoek van de anatomie van het dier kan worden vastgesteld of de schelp links- of rechtsgewonden is.

Van normaal rechtsgewonden soorten worden zelden linksgewonden exemplaren aangetroffen, en andersom (zie bijv. bij *Aplexa hypnorum*).

Schelp top

Aan het oudste deel van de schelp (top of apex) kan men in het ideale geval een embryonale schelp onderkennen, die al in het ei is gevormd en een larvale schelp (larvestadium, veelal vrijzwemmend). Embryonale en larvale schelp samen worden protoconch genoemd. In veel gevallen heeft de protoconch een sculptuur die afwijkt van die van de volwassen schelp. Enige voorbeelden hiervan zijn gegeven in fig. 12-

19.

Het schelpgedeelte na de protoconch (vaak duidelijk begrensd, bijv. door een groeilijn, of door het begin van de sculptuur) wordt aangeduid als teleoconch. De verschillende stadia in de schelpvorming zijn echter vooral duidelijk bij mariene groepen. Bij de hier besproken soorten is het onderscheid tussen proto- en teleoconch gewoonlijk afwezig, doordat de dieren geen larvestadium doormaken. De begrenzing van de embryonale schelp is bij volwassen schelpen gewoonlijk niet meer te onderkennen door chemische aantasting of overgroeiing (bijv. door algen) van de oudste schelpgedeelten.

Windingen

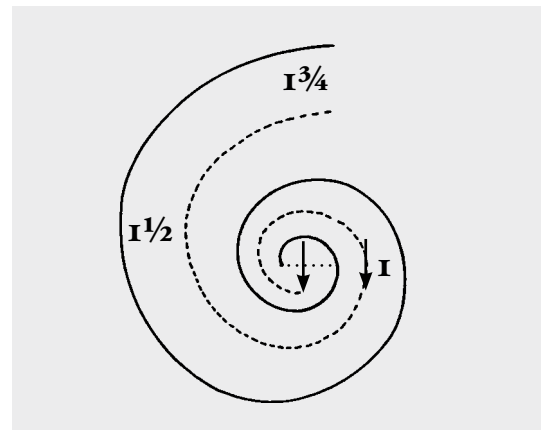
Het tellen van het aantal windingen van een gastropodenschelp vereist een speciale techniek. Een en ander is uitgelegd in fig. 9. Hierbij bekijkt men de schelp (onder vergroting) van boven. De eerste halve cirkel van de embryonale schelp wordt dan door een denkbeeldige lijn afgegrensd. Een pijl loodrecht op deze lijn laat men vervolgens langs de winding in de richting van de mond verlopen. Zodra deze pijl evenwijdig is aan zijn uitgangspositie is de eerste winding voltooid. Het zal uit deze afbeelding duidelijk zijn dat van schelpen met een beschadigde of gecorrodeerde top het aantal omgangen niet exact vastgesteld kan worden.

Bij een door sommige auteurs toegepaste wijze van tellen (BIJV. EHRMANN 1933: 21, FIG. 12) komt het aantal windingen $\frac{1}{4}$ hoger uit. Op deze mogelijkheid moet men bedacht zijn indien in beschrijvingen de manier van tellen niet wordt toegevoegd.

Op de plaats waar de verschillende windingen van de schelpspiraal elkaar raken vindt een zekere mate van vergroeiing plaats. De uitwendig zichtbare naad tussen de windingen wordt meestal aangeduid als sutuur of sutuurlijn. Afhankelijk van de vorm en de bolling van de windingen kan de sutuur oppervlakkig of diep zijn, wat een belangrijk determinatiekenmerk is. De windingen kunnen gelijkmatig in diameter toenemen, waardoor een regelmatig kegelvormig huisje ontstaat, maar soms is de toename in doorsnede minder regelmatig, zodat oudere en jongere delen van de schelp een verschillende tophoek hebben, waardoor de vorm van de schelp sterk wordt beïnvloed. Is de schelp opgebouwd uit dicht opeenvolgende windingen, dan wordt de verticale as van de schelp, columella of spil genaamd, massief. Liggen de omgangen losser, dan is de columella hol. In dit laatste geval

Figuur 9

Het tellen van het aantal omgangen (windingen), uitgaande van de halfcirkelvormige top van de gewonden kegel die de schelp vormt.



ziet men in de basis van de schelp de uitmonding van de holle columella als een kleinere of grotere opening, die navel of umbilicus wordt genoemd. De navel kan secundair weer geheel of ten dele overdekt zijn.

Mondopening

Onderaan de schelp bevindt zich de opening van de spiraalbuis, die wordt aangeduid als mond, mondopening of apertura. Wanneer de windingen van de spiraal elkaar slechts over korte afstand raken en dus relatief 'los' liggen, is de mondopening veelal cirkelvormig en de mondrand ononderbroken (continu). Liggen de windingen dichter tegen elkaar dan is de mondopening gewoonlijk in meer of mindere mate 'ingedeukt' door de voorgaande winding en de mondrand gewoonlijk onderbroken (niet continu). Het verloop van de mondrand (in zij aanzicht) is soms een belangrijk determinatiekenmerk. Bij het geslacht *Lithoglyphus* is overigens de vorm van de mondrand verschillend bij mannetjes en wijfjes van dezelfde soort.

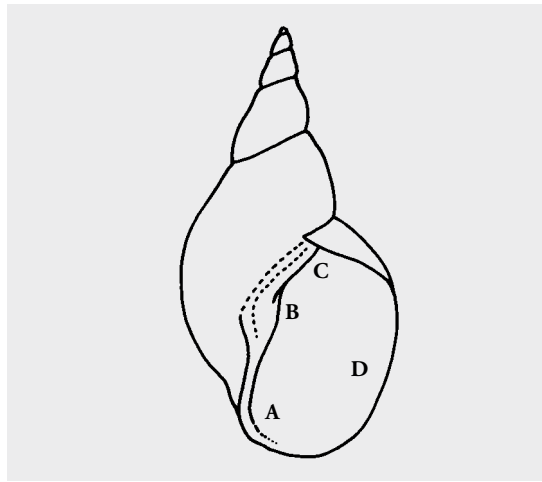
De verschillende delen van de mondopening worden met speciale namen aangeduid (fig. 10). De mondrand aan de columellaire zijde is vaak meer of minder ver uitgebreid over de basis van de laatste omgang en wordt dan eelt of callus genoemd. De callus kan een eventueel aanwezige umbilicus geheel of gedeeltelijk overdekken. De begrenzing van de callus t.o.v. de schelpbasis kan scherp of onscherp zijn. In een aantal gevallen is de callus verdikt of anderszins speciaal van vorm. De uiterste rand van de mondopening kan rondom of ten dele, zowel inwendig als ook uitwendig, verdikt zijn. Soms ligt een dergelijke verdikking op korte afstand van de eigenlijke mondrand. Calleuze vormingen op de pariëtaale en palatale zijden van de mond kunnen de vorm van tanden aannemen. Ook op de columellaire zijde kunnen tanden aanwezig zijn, die dan vaak de uiteinden vormen van om de columella verlopende spiraalplooiën.

Afmetingen en oriëntatie

Er is een speciale nomenclatuur bij gastropodenschelpen voor het aanduiden van afmetingen en richtingen. Wij noemen hier de meest gebruikelijke termen, die ook hierna gebruikt worden in de determinatietabellen en in de beschrijvingen. De manier van meten en de belangrijkste afmetingen zijn weergegeven in fig. 8. Richtingen met betrekking tot de top van de schelp worden aangeduid als 'apicaal'. 'In de richting van de top' is dan adapicaal, 'van de top af' wordt abapicaal. Richtingen met betrekking tot de mond van de schelp worden aangeduid als 'aperturaal'. Analoog worden dan de termen 'adaperturaal' en 'abaperturaal' gebruikt. Richtingen op een bepaalde winding worden ook wel aangegeven als 'naar voor' (naar de mondopening toe), of 'naar achter' (van de mondopening af). Sculptuurelementen worden 'spiraal' genoemd indien ze (meer of minder) parallel aan de suturen, en dus aan de spirale winding van de schelp, verlopen. Staan ze hier (meer of minder) loodrecht op dan spreekt men van axiaalen of radiaalen. Ook voor de richtingen van groeilijnen is er een speciale terminologie (fig. 11).

Operculum

Bij sommige gastropodengroepen wordt de mondopening,



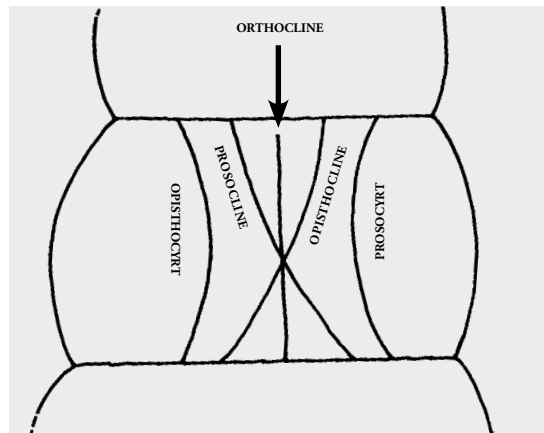
Figuur 10

De mondopening van een slakkenhuis. Bij de begrenzing van de mondopening van de schelp worden drie of vier zijden onderscheiden, aangeduid als columellaire (AB), pariëtaal (BC) en palataal (CDA). Vaak is het goed mogelijk om bij de palatale mondrand een basaal (AD) naast een 'echt' palataal gedeelte (CD) aan te geven.

wanneer het dier zich in de schelp terugtrekt, afgesloten met een sluitplaatje of operculum. Bij het kruipende dier ligt dit sluitplaatje op de achterzijde van het lichaam. Het operculum is gewoonlijk hoornachtig, maar kan (ook ten dele) verkalkt zijn. Het kan concentrisch of spiraalvormig zijn opgebouwd, en wordt vaak als aanvullend determinatiekenmerk gebruikt. Speciale kenmerken van de sluitplaatjes worden zonodig bij de beschrijvingen van de families vermeld.

Gereduceerde schelpen

Bij andere groepen heeft de schelp een gereduceerde vorm



Figuur 11

De richting van de groeilijnen van een slakkenhuis wordt met een aantal termen aangegeven. Afgebeeld is een rechtsgewonden exemplaar. Uiteraard keren de termen om bij een linksgewonden huisje.

en is dan hoed- of kapvormig (bijv. Ancyliidae). Men kan dit interpreteren als een niet gewonden, kort kegelvormige schelp, hoewel dergelijke schelpvormen vaak secundair ontstaan (wat kan blijken uit het bestaan van wél gewonden, verwante soorten). Dergelijke speciale schelpvormen worden bij de families nader beschreven. Bij veel gastropodengroepen die op het land of in zee leven is de schelp nog verder gereduceerd en wel zodanig dat het dier zich er niet of niet geheel in kan terugtrekken. Soms ligt het schelprudiment daarbij onder de huid van het dier (bijv. Limacidae) of is geheel gereduceerd. In dergelijke gevallen spreekt men van naaktslakken. Onder de hier besproken mollusken komen ze niet voor, hoewel sommige landnaaktslakjes (bijv. die van het geslacht *Deroceras*) regelmatig in zeer vochtige zoete milieus worden aangetroffen. Kleine mariene naaktslakjes (geslachten *Alderia* en *Limapontia*) worden aangetroffen in de-

Figuur 12-19

De protoconch (het aan de top of apex gelegen embryonale schelpje) van een aantal slakkensoorten, gefotografeerd met de scanning elektronen-microscop.

12

Viviparus contectus,
spitse moerasslak

13

Viviparus viviparus,
stompe moerasslak

14

Valvata piscinalis,
vijverpluimdrager

15

Planorbarius corneus,
posthorenslak

16

Planorbis carinatus,
gekielde schijfhoren

17

Gyraulus albus
witte schijfhoren

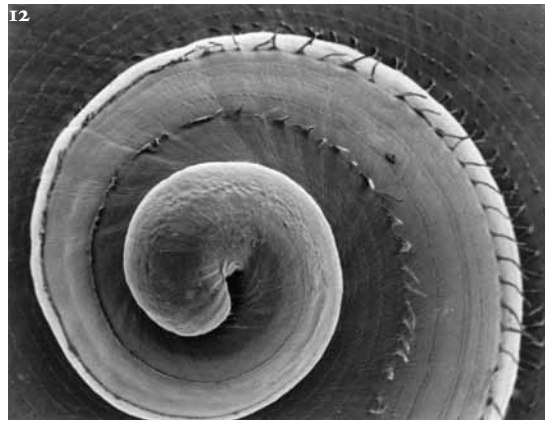
18

Potamopyrgus antipodarum,
jenkins' waterhoren

19

Ancylus fluviatilis
frygische muts

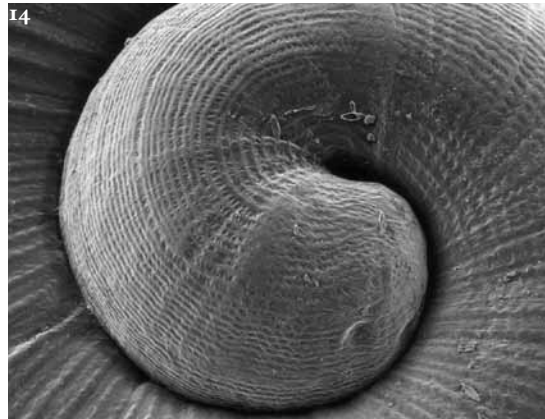
Foto's: F. Riedel.



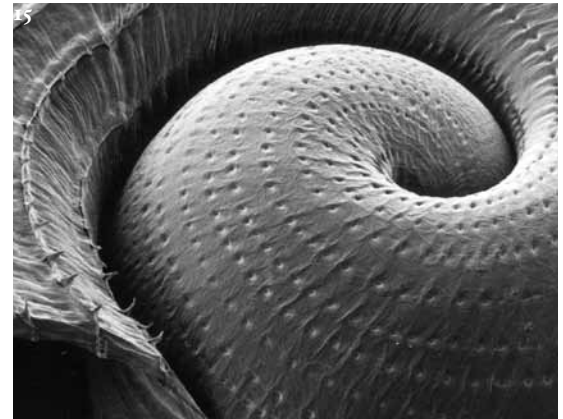
100µm



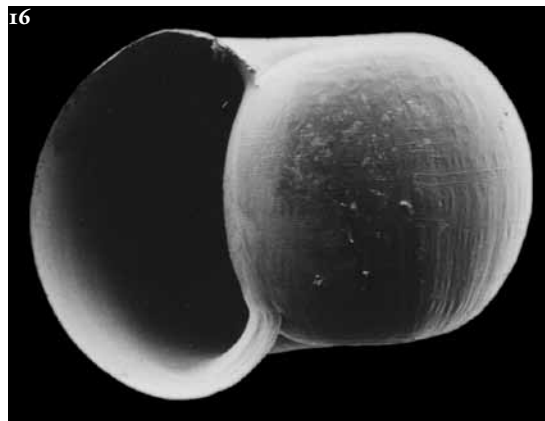
100µm



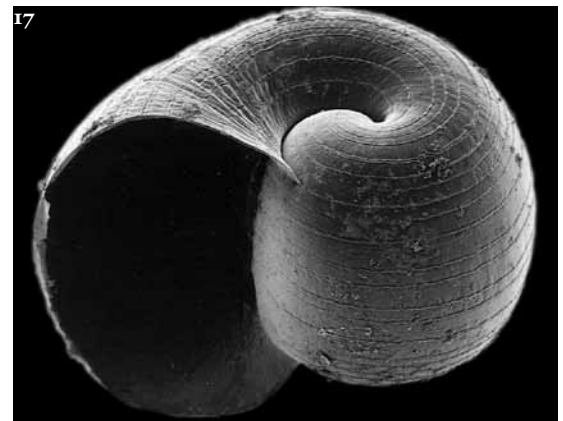
100µm



100µm



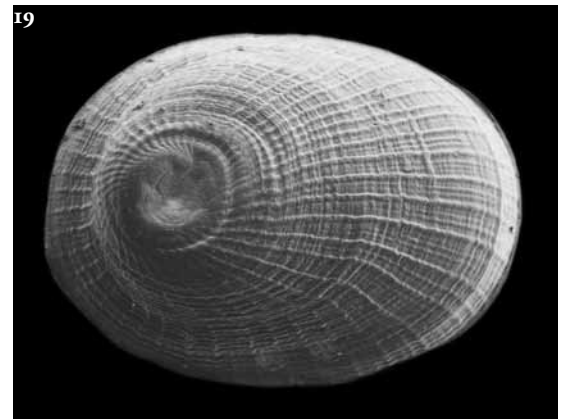
100µm



100µm



100µm



100µm

zelfde zoute biotopen als de huisjesslakken die behoren tot de geslachten *Assiminea* en *Ovatella*, die hier wel worden behandeld.

Bivalvia- tweekleppigen

Zoals de naam al aanduidt, bestaan de schelpen van de Bivalvia (fig. 20) uit twee kleppen, die grofweg elkaars spiegelbeeld zijn. De ligging van de sifonen bepaalt de achterzijde van de schelp. De lengte van de schelp is echter niet zonder meer objectief te bepalen, omdat een duidelijk referentiepunt (zoals bijv. de columella van een slakkenhuis) ontbreekt. De oriëntatie van de bivalvensoorten op onze afbeeldingen is daarom enigszins gevoelsmatig tot stand gekomen. De in de tekst vermelde afmetingen zijn echter steeds de twee grootste loodrecht op elkaar staande maten.

Slotband

Beide uit kalk bestaande kleppen zijn aan de rugzijde van het dier met elkaar verbonden door de slotband (ligament), een meestal convexe, uit conchioline bestaande band, stevig bevestigd in beide kleppen, en in vochtige toestand veerkrachtig. Het ligament oefent een constante buitenwaartse druk uit op de kleppen, die door het dier alleen actief gesloten kunnen worden door middel van de sluitspiers (adductoren). De slotband kan aan de buitenzijde van gesloten

kleppen zichtbaar zijn, en heet dan uitwendig. Is de slotband niet aan de buitenzijde zichtbaar dan noemt men het ligament inwendig.

Top

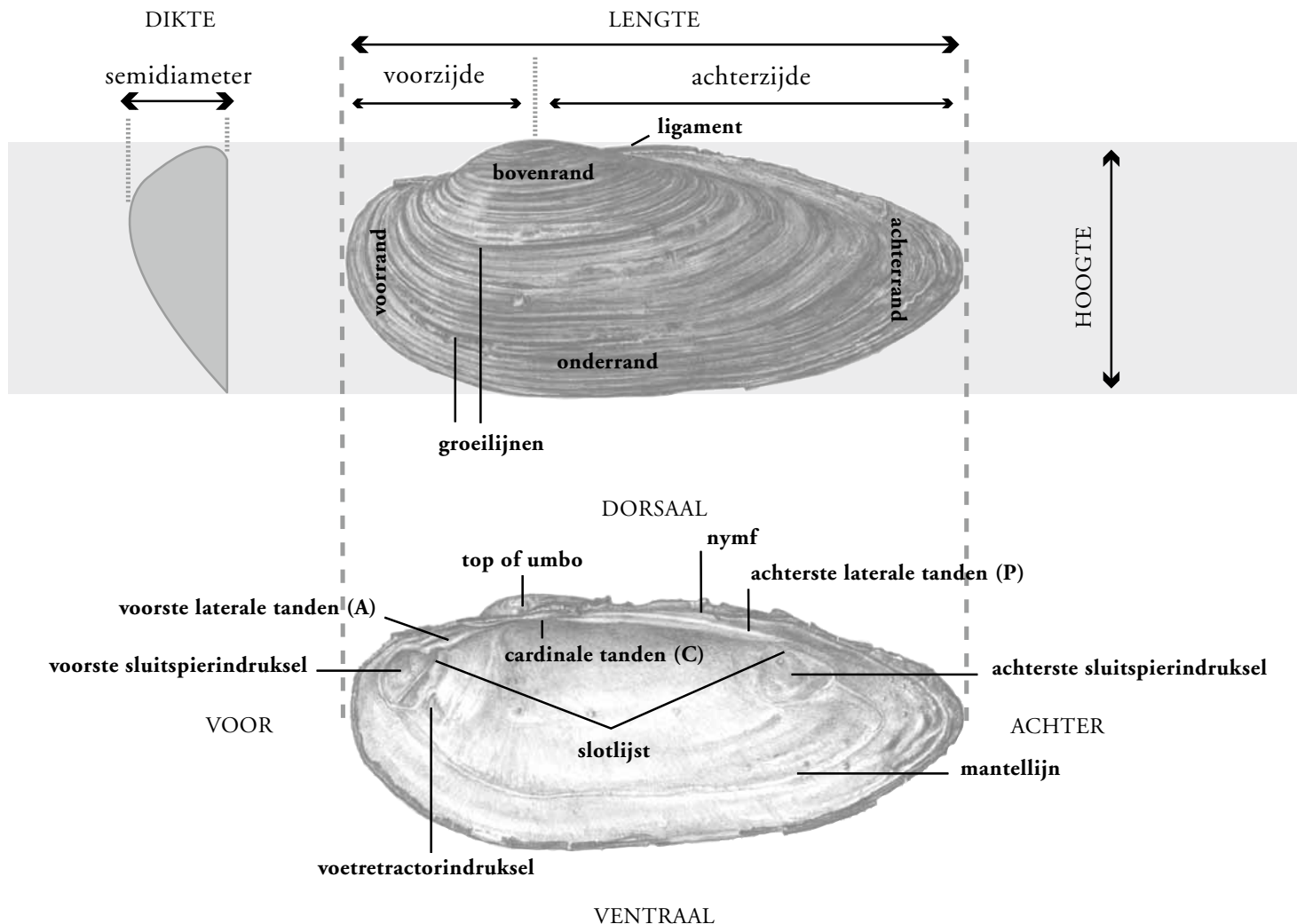
Groei van de schelp vindt plaats vanuit een centraal punt, dat top of umbo genoemd wordt, en dat gewoonlijk aan de dorsale zijde van de schelp ligt. Daar ligt dan het beginstadium, de larvale schelp (prodissoconch), die aan volwassen exemplaren echter meestal niet meer is te onderscheiden. Op de top van de schelp kunnen sculpturen voorkomen, zoals de zogenaamde rugae bij de familie Unionidae, die in latere groeistadia veelal minder duidelijk worden (door oplossing van de schelp, of door overgroeiing). Evenals bij de gastropoden vindt groei plaats door mineralisatieprocessen aan de vrije mantelrand van het dier, en ook bij de Bivalvia zijn oudere delen van de mantel in staat tot kalkvorming, bijv. voor reparaties na beschadigingen, voor de regelmatige verdikking van de schelpwand of voor de inkapseling van vreemde voorwerpen (waardoor parels kunnen ontstaan).

Oriëntatie schelp

De kant van de schelp waar gewoonlijk de umbo ligt wordt bovenzijde, rugzijde of dorsale zijde genoemd. Er tegenover ligt de onder-, of ventrale zijde. In dezelfde zin worden de

Figuur 20

Buiten- en binnenzijde van respectievelijk de linker en de rechter klep van een zoetwatermossel (*Unio pictorum*, de schildersmossel), met de meest gebruikelijke daarop betrekking hebbende termen.



randen van de schelp benoemd: boven-, onder-, voor- en achterrand. De top van de schelp kan ongeveer in het midden staan, maar staat in veel gevallen excentrisch, naar voor of naar achter. De verhouding van de lengten van de schelpgedeelten voor en achter de top is veelal een belangrijk determinatiekenmerk.

De achterzijde van de schelp is die zijde, waar bij het leven de dier de sifonen, de in- en uitstroomopeningen liggen. Aan lege schelpen kan men de achterzijde herkennen, doordat het ligament altijd achter de top van de schelp ligt. De tegenoverliggende zijde is dan vanzelfsprekend de voorzijde. De voor- en de achterzijde worden ook wel aangeduid als respectievelijk anterieur en posterieur. Indien voor- en achterzijde van de schelp zijn bepaald, dan zijn linker- en de rechterklep eenvoudig te herkennen door de schelp met de rugzijde (umbo) omhoog van achter af te bekijken.

Buitenzijde schelp

De buitenzijde van de schelp vertoont gewoonlijk meer of minder duidelijke groeilijnen, die onregelmatigheden in de groei weergeven. Gedurende de eerste periode van hun leven groeien de schelpen sterk, daarna neemt de groeisnelheid steeds verder af. De groeisnelheid is mede afhankelijk van oecologische factoren als watertemperatuur en voedselaanbod, en in ons gebied dus vaak seizoengebonden. Behalve groeilijnen kunnen op de buitenzijde van de kleppen ook sculptuur-elementen voorkomen. Deze worden 'radiaal' genoemd indien ze van de umbo uitstralen, of 'concentrisch' indien ze parallel verlopen aan de groeilijnen. Dezelfde termen worden ook gebruikt voor kleurpatronen. De bovengenoemde umbonale rugae van de Unionidae vertonen overigens noch een radiaal, noch een concentrisch patroon, maar zijn dikwijls meer of minder duidelijk zigzagvormig. Het periostracum kan heel dun zijn, of (Unionidae) dik en grof. Het kan in kleur variëren (geel, geelbruin, groenachtig, tot geheel zwart), en voorzien zijn van een radiaal of concentrisch verlopend kleurpatroon.

Slot en tanden

De binnenzijde van de kleppen (fig. 20) vertoont een scala van kenmerken, die veelal van het hoogste belang zijn voor de classificatie en de determinatie. Op de plaats waar beide kleppen door de slotband met elkaar verbonden zijn, bevindt zich de meestal enigszins verbrede slotlijst. Op deze slotlijst ligt, direct achter de umbo, het indrukkel van de slotband, de ligamentgroeve (resilium); de kalklijst waaraan het ligament is vastgehecht heet nymf. Verder bevat de slotlijst een vaak gecompliceerd stelsel van tanden en groeven die er samen voor zorgen dat de twee schelpkleppen ten opzichte van elkaar slechts in één richting kunnen bewegen. Dit stelsel wordt het 'slot' genoemd. In het slot worden cardinale en laterale tanden onderscheiden. De cardinale tanden zijn meestal klein en liggen recht onder de umbo, de laterale tanden zijn meer lijstvormig en soms zeer lang, en worden onderscheiden in voorste en achterste lateralen, naarmate ze voor of achter de umbo liggen. De tanden van beide kleppen passen nauwkeurig in elkaar. Soms komt 'slotinversie' voor. Dan heeft de ene klep de slottanden (of enkele tanden) die gewoonlijk bij de andere klep voorkomen. Zie ook onder 'slot' bij Sphaeriidae.

Bij de aanduiding van de slottanden wordt een cijfersysteem toegepast: even voor de linker- en oneven voor de rechterklep. De cardinale tanden worden aangegeven met c, de voorste laterale tanden met A en de achterste met P, steeds gevolgd door het van toepassing zijnde cijfer. Voor de in dit boek besproken tweekleppigen wordt dit systeem (BERNARD 1895; ODHNER 1918) eigenlijk in de praktijk alleen toegepast bij de Sphaeriidae, zie voor nadere details fig. 490 en de inleiding tot die familie.

Spierrindrucksels en mantellijn

Op de binnenzijde van de schelp kan men verder nog spierrindrucksels en de mantellijn herkennen. De meestal tweeindrucksels van de sluitspieren (adductoren) worden onderscheiden in een voorste en een achterste, al naar gelang hun positie voor of achter de top van de schelp. Vooral nabij het voorste sluitspierrindrucksel treft men vaak nog een kleinerindrucksel aan, nl. dat van de voettractorspier. Alle spierrindrucksels kunnen meer of minder sterk verdiept in de schelpwand liggen, of zeer oppervlakkig zijn (niet verdiept). De mantellijn, die de twee sluitspierrindrucksels met elkaar verbindt, is een meer of minder duidelijke lijn die ruwweg parallel aan de onderrand van de schelp verloopt. Het is de plaats waarop de mantel van het dier met de schelp vergroeid is. Bij sommige bivalvgroepen heeft de mantellijn een kenmerkende inbocht. De binnenzijde van de schelp vertoont vaak een duidelijk verschil in glans binnen en buiten de mantellijn. In schelpen waarvan de binnenzijde uit de parelmoerlaag bestaat (Unionoidea) kan door de inkapseling van vreemde voorwerpen parelvorming plaatsvinden.

Variabiliteit van de schelp

De vorm van de schelp kan binnen een soort meer of minder sterk variëren. Deze variatie wordt veroorzaakt door genetische factoren, omgevingsfactoren of een combinatie van beide.

De windingsrichting

Een genetisch bepaalde afwijking is het 'verkeerd' gewonden zijn van een slakkenhuisje. Een linksgewonden exemplaar van een soort met in principe rechtsgewonden schelpen, heeft die afwijking op basis van een erfelijke factor. Hierbij speelt een maternaal effect, zoals voor het eerst uitvoerig werd uitgewerkt voor *Radix peregra*. De windingsrichting lijkt te worden bepaald door een gen dat in twee vormen (allelen) voorkomt. In de onbevuchte eicel ligt de toekomstige windingsrichting van de slak al vast. De zaadcel kan daar dus bij de bevruchting niets meer aan veranderen. Die eicel wordt uiteraard op basis van de genetische eigenschappen van de 'moeder' (N.B. hermafrodiete individuen kunnen zowel moeder als vader zijn!) gemaakt, op basis dus van diens twee series genen (een van moeders en een van vaders kant). Een eicel bevat, net als een zaadcel, zelf maar een enkele hoeveelheid genetische informatie (mist dus de helft van de allelen die de ouder bezat). Wanneer de zaadcel bij de bevruchting weer een compleet individu, met opnieuw twee series genen, tot stand brengt, kan er niets meer aan de in de eicel voorgeprogrammeerde (!) windingsrichting veranderen. Dit alles kan tot gevolg hebben dat de erfelijke eigenschappen van het individu zelf in strijd lijken te zijn met

de windingsrichting van dat individu. Het maternaal effect houdt dus in dat alleen de genetische eigenschappen van de ‘moeder’ bepalen hoe de nakomelingen er voor dit kenmerk uit zullen zien, niet de eigen genetische eigenschappen van die individuen. Zie Van Batenburg & Gittenberger (1996) voor nadere gegevens en literatuur.

Variatie door omgevingsfactoren

Door omgevingsfactoren kunnen schelpen een grote variatie vertonen, bijv. door reparatie van de schelp na een beschadiging door een predator. Vooral bij mossels komen aan de binnenzijde van de schelp vervormingen voor waarbij parelmoer wordt afgescheiden en soms zijn zelfs parels te vinden veroorzaakt door ingesloten objecten (VAN DEINSE 1913, MEEUSE 1964, PEKKARINEN 1993). Deze vervormingen kunnen door andere organismen veroorzaakt worden. Parels met commerciële waarde produceren onze zoetwatermossels niet; de beekparelmossel *Margaritifera margaritifera*, die dat wel doet, komt in ons land niet voor.

Regeneratie van de schelp komt bij de grote mossels regelmatig voor (VAN DEINSE 1912).

Soms ontstaan er na beschadigingen van de schelprand of de mantel bij slakken scalaride vormen, d.w.z. als een kurkentrekker gewonden schelpen waarbij de windingen elkaar niet meer raken. Scalariden van *Lymnaea stagnalis* en van *Gyraulus crista* zijn afgebeeld in fig. 220 en 312. Bij de schijfhorenslakken (Planorbidae, fig. 312) is de schelp bij scalariden soms niet meer in één vlak gewonden (ZIE OOK KUIPER 1980).

Een typisch voorbeeld van verandering van de schelpvorm onder invloed van een ander organisme is de ‘reuzengroei’ op basis van castratie door parasitaire wormen zoals trematoden. Doordat de slak dan niet geslachtsrijp kan worden, wordt ook het hormoon dat de schelpgroei moet stopzetten niet gevormd. Hierdoor worden de slakkenhuisjes veel groter dan normaal (zie bijv. onder *Hydrobia ulvae*).

De vorm en de grootte van de schelp kunnen ook variëren door het dicht op elkaar gepakt zitten, of tegen andere organismen aangroeien van vastzittende mossels zoals de driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) en de brakwatermossel (*Mytilopsis leucophaeata*).

Ook abiotische factoren kunnen de vorm van schelpen beïnvloeden. Het substraat kan hierbij een rol spelen; zo kan *Acroloxus lacustris* aan de onderzijde aangepast zijn aan de ronde vorm van een rietstengel. De schelpvorm zoals de hoogte/breedte-verhouding kan ook samenhangen met de waterbeweging, zoals stroming (zie bijv. *Ancylus fluviatilis*) of golfslag. Van *Lymnaea stagnalis* is bekend dat de verhouding tussen de hoogte van de schelp en de grootte van de mondopening toeneemt bij toenemende waterbeweging door golfslag. Vooral in grote meren is er een aan de wind geëxponeerde zijde en een luwe zijde, waarbij dit soort verschijnselen optreden. Een en ander hangt samen met het feit dat de relatieve grootte van het voetoppervlak bepaalt hoe goed de slak zich bij waterbeweging kan vasthechten en zich ter plaatse kan handhaven (HUTCHINSON 1993). Verder is bekend dat najaden (Unionidae) dikkere en zwaardere schelpen vormen in stromend water dan in stilstaand water.

Ook onder invloed van chemicaliën kunnen afwijkende schelpvormen ontstaan. Bekend is het oplossen van de topwindingen door algen of koolzuur en bij calciumgebrek. Bij sterke schommelingen in het zoutgehalte, zoals die in brak water kunnen voorkomen, zien we soms schelpen met ‘opgeblazen’ delen van één of meer windingen. Deze opbollingen ontstaan als de slak tijdelijk extra veel water opneemt. Dat gebeurt als het water ter plaatse, bijv. door hevige regen, sterk verdund en dus minder zout wordt. Het levende weefsel heeft dan een hogere zoutconcentratie dan de omgeving en zal daarom water aantrekken (osmose) waardoor de slak opzwelt. Bij weer toenemend zoutgehalte (bijv. door indamping) krimpt de slak weer en groeit de schelp verder op normale wijze (VAN DALSUM 1948).

De bittervoorns en hun mossels

De bittervoorn (*Rhodeus sericeus*) heeft een nauwe relatie met najaden: de eitjes ontwikkelen zich tussen de kieuwen van de mossel (zie blz. 173).

De afbeeldingen hier, afkomstig uit de klassieke publicatie hierover (BOESEMAN ET AL. 1938) en getekend door Jan-Joost ter Pelkwijk, laten het gedrag rond balts en eileg van de bittervoorn zien, hier bij een vijvermossel (*Anodonta anatina*).

1

De mannetjesbittervoorn hapt aan de mantelrand van de mossel.

2

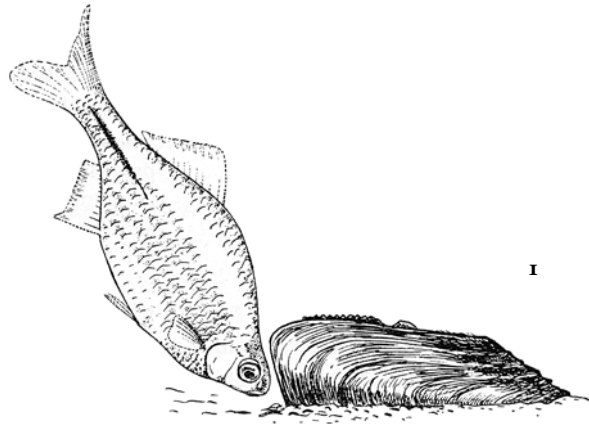
Hoe de bittervoorn zich opstelt in het ademwater van de mossel.

3

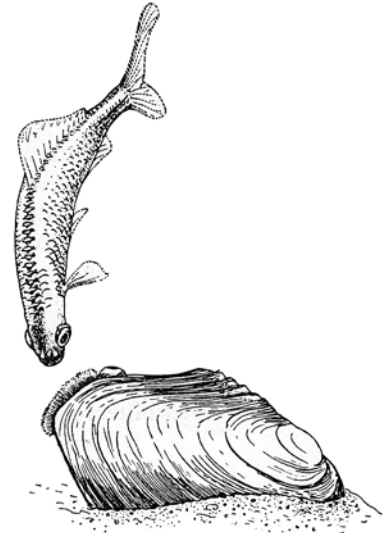
Het wijfje legt een ei via de uitstroomopening in de mossel.

4

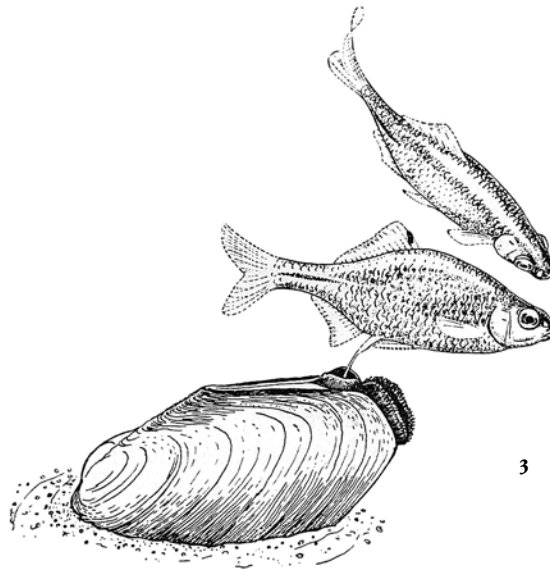
Het mannetje strijkt over de mossel en bevrucht zo de eieren.



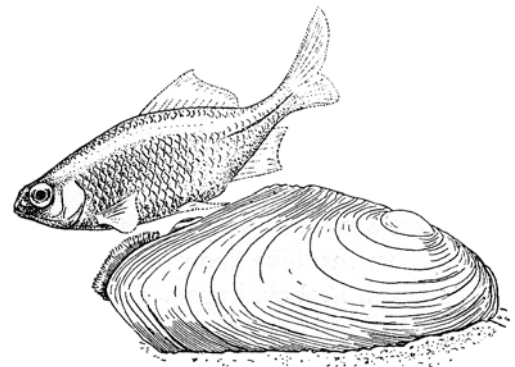
1



2



3



4