

Wat Miste nog miste, Siliquariidae Een wormvormige slak *Tenagodus obtusus* (Schumacher, 1817) s.l. uit Miste

Henri Jansen*

Uit het gruis van Miste, dat we in 2003 hadden verzameld, kwam een voor mij onbekende gastropode. Lange tijd wist ik niet eens of het wel een gastropode betrof, het zou ook wel een *Serpula* kunnen zijn. Na enig speurwerk kwam ik er achter dat het een wormslak of beter een slitslak behoort tot de familie Siliquariidae. Op zoek naar Cancellariidae op het internet vond ik een link, <http://www.geo.uw.edu.pl/agp/table/pdf/56-2/baluk.pdf> (zie Baluk 2006) met op plaat 5, fig. 1, 2 'mijn' gastropode afgebeeld.

De zoektocht naar de juiste naam bleek een uitdaging. Fossiele *Siliquaria* schelpen worden alleen op grond van de schelpstructuur gedetermineerd omdat de protoconch, die de basis vormt van determinatie van recente soorten, doorgaans ontbreekt in fossiele exemplaren. En daar waar deze wel aanwezig is in het fossiele materiaal ontbreken de kenmerkende beharingspatronen.

In dit stuk ga ik in op de naamgeving van de wormslak uit Miste en op de ecologie van de familie waartoe deze behoort (Siliquariidae). Vermoedelijk betreft de slak uit Miste de soort *Tenagodus obtusus* (Schumacher, 1817) s.l.

***Tenagodus obtusus* (Schumacher, 1817) s.l.**

Beschrijving van het Miste-exemplaar

Het betreft een schelp waarvan de eerste 2 á 3 windingen niet regelmatig zijn opgerold, dit in tegenstelling tot wat in de literatuur beschreven wordt. Vanaf de protoconch, die afgebroken is (zie foto 4), is de buis losjes opgerold (zie foto 1 en 2). Deze vrij stevige kalkbuis neemt regelmatig in omvang toe. De schelp is dextraal en heeft 3,5 windingen, die dorsaal zijn afgevlakt. Op de losgemaakte buis zijn vanaf het begin in de lengte lirae (kleine axiale ribjes) aanwezig die een eerste aanzet zijn voor de gleuf, die zich uit als een ondiepe vore (zie foto 3) en die pas op tweede gedeelte van de laatste winding tot ontwikkeling komt. De buis vertoont lateraal, ventraal doorlopende, onregelmatige overdwarse scheurtjes alsof je uitgedroogde klei plooit (zie foto 5). In breedste zin lijkt de buis wel rommelig geboetseerd. Groeilijnen zijn nauwelijks waarneembaar, zelfs niet bij een vergroting van 40 maal (zie foto 2, 3 en 5).

Afmeting: hoogte 7,9 mm, breedte 6 mm.

Apertura afgebroken, ovaal, 2,5 mm hoog, 3 mm breed.

Opmerkingen:

Wat betreft de gleuf: Bij recente *Tenagodus* soorten en complete fossiele exemplaren is te zien dat tijdens de ontwikkeling van de schelp in de buis een reeks van elliptische gaatjes zijn gevormd, die overgaan in een open gleuf met min of meer getande kanten. Dan volgt een deel van

de buis met zeer smalle gladde gleuf en aan het einde van de buis is de gleuf weer gesloten. (zie foto 6 en 7). Voor een voorbeeld van een fossiele *Tenagodus* waarbij al wel gaatjes zijn ontwikkeld, zie Marquet (1997, pl. 3).

Twee andere worm-achtige slakken uit Miste werden door Janssen (1984) beschreven. Het betrof twee nauw verwante soorten van de familie Vermetidae Rafinesque, 1815, *Petalococonchus intortus* (Lamarck, 1818) en *Serpulorbis arenarius* (Linné, 1758).

Fossiele Siliquariidae en paleogeografie

Baluk (2006) beschreef nieuwe vondsten van een *Tenagodus* uit het Mioceen van Korytnica, Polen, en vergeleek die met soorten uit de door hem eerder beschreven oesterbedden van dezelfde vindplaats uit de Lysa heuvels (Baluk, 1975). Hoewel slecht bewaard, beschouwt Baluk zijn vondsten als van dezelfde soort als die uit het Mioceen van Grund, Bekken van Wenen, beschreven door Hömes (1856) en Schultz (1998), alsook als die uit het Pliocceen van Noord-Italië (Sacco, 1896).

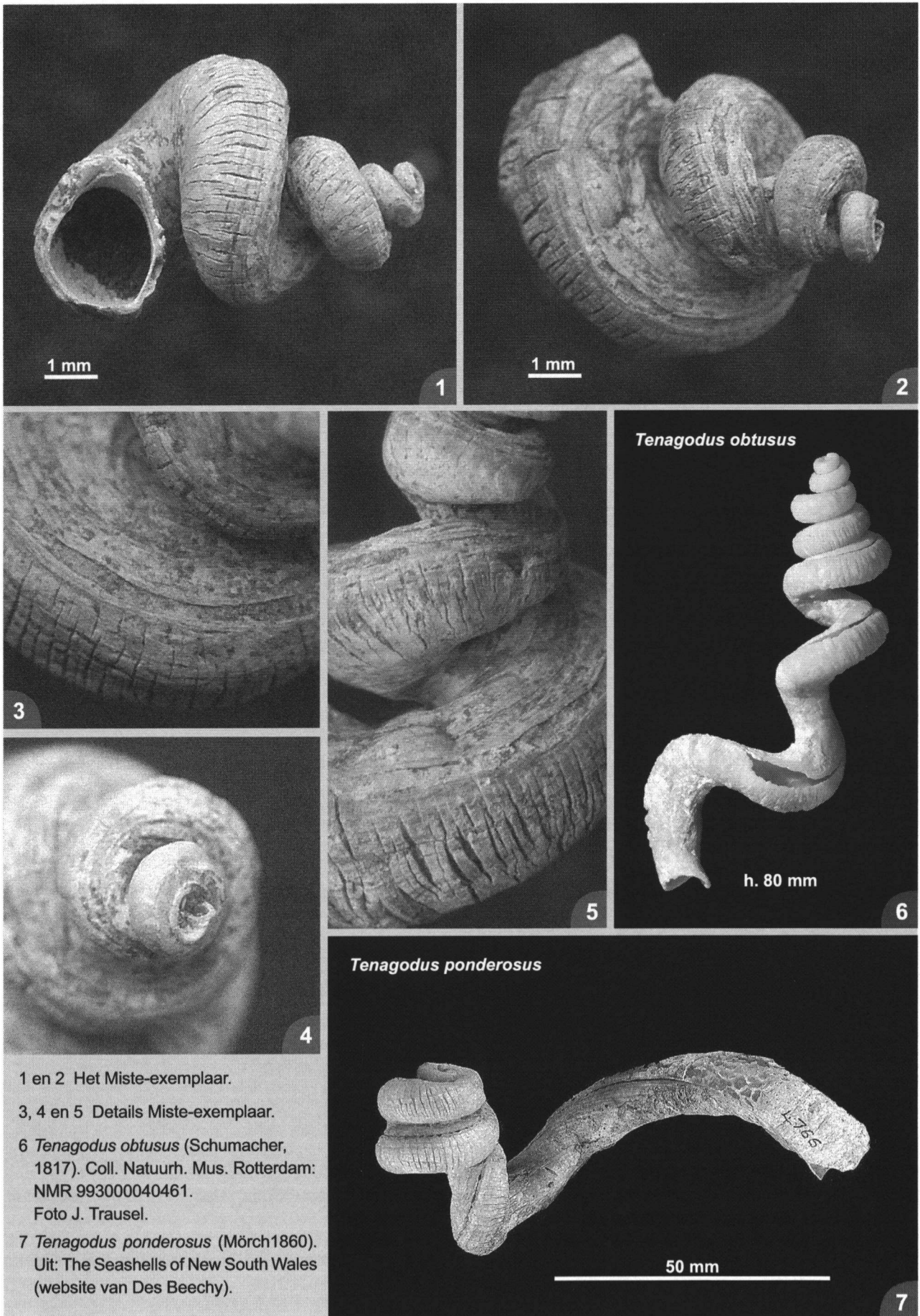
De Korytnica-exemplaren zijn delen van merendeels juveniele schelpen, de open gleuf zoals bij volwassen exemplaren te zien is ontbreekt. Bij die juveniele schelpen is die alleen herkenbaar als een ondiepe vore op de windingen in het verloop van de groeilijnen. Dat laatste geldt ook voor het exemplaar van Miste (zie foto 3). Identieke sporen van de gleuf zijn waargenomen op vergelijkbare delen van de recente soort *Tenagodus ponderosus* (Mörch, 1860).

Baluk schreef ook dat de soortaanwijzing van de Korytnica exemplaren onzeker blijft. Sterk gelijkende exemplaren die mogelijk tot dezelfde soort behoren als die uit het materiaal van Korytnica zijn gemeld van verschillende Europese Mioceen vindplaatsen onder de naam *Tenagodus anguinus* (Linné, 1758) (is *Siliquaria anguina* (Linné, 1758)).

Cossmann & Peyrot (1922) onderscheidden een aparte vorm, *Tenagodus anguinus* var. *miocaenicus* in het Mioceen van het Aquitaine Bekken.

Sacco (1896) beschreef exemplaren uit Noord-Italië onder de naam *Tenagodus anguinus* (Linné, 1758) (is *T. obtusus*).

De Europese miocene exemplaren moeten toegewezen worden aan, hetzij *Tenagodus obtusus* (Schumacher, 1817) (zie foto 6) (zie Wenz 1939, p. 680) of, meer waarschijnlijk, als we Baluk (2006) volgen, aan *Tenagodus ponderosus* (Mörch, 1860) (zie foto 7). Dit op basis van vergelijking met de recente soort *Tenagodus ponderosus* Mörch, 1860 (zie Abbott & Dance, 1990, p. 61 en Wye, 1998, p. 68), waarbij zij veronderstellen dat *T. ponderosus* de miocene voorouder is. Baluk (2006) had een voorkeur voor de laatste optie.



1 en 2 Het Miste-exemplaar.
 3, 4 en 5 Details Miste-exemplaar.
 6 *Tenagodus obtusus* (Schumacher, 1817). Coll. Natuurh. Mus. Rotterdam: NMR 993000040461. Foto J. Trausel.
 7 *Tenagodus ponderosus* (Mörch 1860). Uit: *The Seashells of New South Wales* (website van Des Beechy).

Waar ondergetekende moeite mee heeft, is de relatie tussen de verspreiding van de fossiele *T. ponderosus* in Europa, als die er al zou zijn, en zijn huidige verspreiding in de Pacific met name Australië (zie: <http://data.gbif.org/species/15586637>). Vergelijk daarmee de huidige verspreiding van *T. obtusus* in de Middellandse Zee: <http://data.gbif.org/species/16123774>).

In de paleogeografie van het Midden Mioceen wordt aangenomen dat er geen directe verbinding bestond tussen de Paratethys en het Boreaal gebied. Echter Kowalewski et al. (2002) noemen het wel of niet bestaan van deze verbinding "unresolved" en Daniels et al. (1986) gaan - op basis van het gelijktijdig voorkomen van specifieke foraminiferen en andere micropaleontologische gegevens - uit van een tijdelijke verbinding tussen beide gebieden.

Overeenkomst tussen de Korytnica-fossielen met die uit het Weense bekken en Noord-Italië, de Tethys, lijkt mij duidelijk. Als *Tenagodus anguinus* synoniem staat voor *T. obtusus*, en de zuid verbinding van de Tethys, via het zuidoosten van de Noord Atlantische Oceaan, met het Boreaal gebied bekend is en de noord verbinding via het Duits-Poolse laagland aanwezig was, zouden we de Europese Tenagodiidae exemplaren het beste kunnen interpreteren als *Tenagodus obtusus* (Schumacher, 1817) s.l. Baluk (2006) verwijst naar afbeeldingen en summiere beschrijvingen in Abbott & Dance (1990, p. 61) en Wye (1998, p. 68). Gezien de geografische verspreiding ligt het voor de hand dat het Mistexemplaar moet worden toegeschreven aan de soort *Tenagodus obtusus* (Schumacher, 1817) s.l.

Marquet (1997, p. 10, pl. 3, fig. 4 en 1998, p. 51) beschrijft ook de problematiek rond de soortaanwijzing. De soort is in het Noordzeebekken uiterst zeldzaam en de soortaanwijzing is dan ook onduidelijk, hij voegt achter *Tenagodus obtusus* s.l. toe, waarmee hij aangeeft dat de naam in ruimere zin moet worden opgevat. Ook dat is uiteindelijk niet bevredigend, maar zolang er onvoldoende materiaal voorhanden is, lijkt mij dit een goede tussenoplossing.

Biologie van de wormslakken

Slitkokerhorens (Siliquariidae) zijn sponscommensalen met onregelmatig gewonden schelp en - bij de subfamilie Siliquariinae - een laterale gleuf. De schelpen leven sessiel, ingebed binnen hun gastheren die tot de Demospongia behoren. De slitkokerhorens hebben de fundamentele structuren van weekdieren aangepast aan deze levensstijl. De ontrolde schelp, schelp- en mantelsleuven, gespecialiseerde operculum, kieuw- en darmmorfologie worden uitgelegd als aanpassingen aan een sessiele levenswijze, ingebed in sponsweefsel. De top van de schelp is ingebed in het sponsweefsel en de mondopening is naar de buitenkant gericht, waardoor activiteiten als water aan- en afvoer en het vangen van voedsel mogelijk zijn. De spons biedt lichamelijke ondersteuning en bescherming tegen predatoren.

De larven van de wormslak nestelen zich onderaan in de spons vanwaar ze beginnen met de bouw van de schelp. Daarom ook zijn de eerste windingen meestal 'normaal' gedraaid. Als de schelp dan zo groot is dat ze in dat deel

van de spons zit dat meer flexibel is, en meer onderhevig aan de stroming, krijgt men dat fameuze willekeurige uitdraaien (persoonlijke comm. C. Vos, 2009 gebaseerd op diens correspondentie met H. Morisson (Perth, Australia), 2007 over een *Tenagodus ponderosus* die hij zelf uit 'yellow sponges' verwijderde).

Levend verzamelde dieren zijn in-situ waargenomen en bestudeerd binnen hun gastheren door Bieler (2004). Hij heeft drie soorten Siliquariidae uit de subfamilie Siliquariinae (zie fig. 1, A) onderzocht. De drie leven ingebed in een paar soorten halichondriide en thrombide sponzen op dieptes die variëren van de getijdenzone tot enkele honderden meters. De dieren leven in alle warmere zeegebieden. Voor het eerst nam hij een korte gecompliceerde-S-vormige osphradium (het smaakorgaan), een anale opening in de achterste mantelholte, en scherpe, te verwaarlozen inwendige radula waar in vertegenwoordigers van deze familie. Microscopisch kleine voedseldeeltjes worden uit het water gefilterd door het ctenidium (kieuw), dat zich ook heeft aangepast aan het vangen van voedsel, naast zijn normale respiratoire (ademhaling betreffend) functie. Een speciale klier in de voet produceert slijmraden, waarmee micro-organismen, voedseldeeltjes, worden gevangen. Deze voedseldeeltjes worden overgebracht door de cilia (trilhaartjes) tot aan de mond. De radula is verkleind en wordt alleen gebruikt voor het intrekken van het vangsnouer. Als het dier zich terugtrekt in de schelp wordt deze afgesloten door een groot, strak zittend hoornachtig zuigervormig operculum. De voet is sterk gereduceerd en zijn enige functie is de ondersteuning van het operculum. Het operculum is bedekt met haren van verschillende vormen en fungeert als een filter om te voorkomen dat grove deeltjes het ctenidium verstoppen. De actief onderhouden relatie tussen de waterstromingen van de slak en spons, biedt wederzijdse voordelen. De slak kan zich snel terugtrekken in de spons als deze wordt belaagd, en keert daarna weer terug in 'eetpositie'. Bij deze actie wordt gebruik gemaakt van het wattervoerende kanaalsysteem van de gastheer. Het afval wordt verwerkt in de mantelholte en kan de slak verlaten door de gleuf aan de achterkant van de schelp, daarbij wordt vermeden dat het ctenidium verontreinigd wordt. De toegenomen waterstroming levert de mogelijkheid op voor extra voedingsdeeltjes voor de spons, voedsel- en afvaldeeltjes die voortvloeien uit de activiteit van de slak.

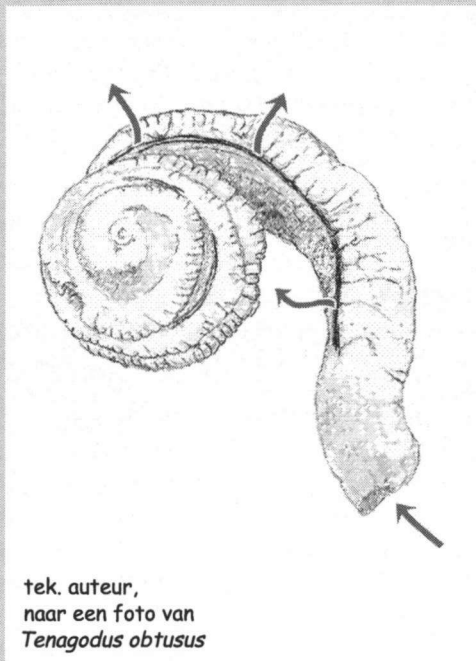
Volgens Mörch (1860) waren de huidige vertegenwoordigers van het subgenus *Tenagodus* s.s. gebonden aan rotsen of koralen, terwijl alleen die van het subgenus *Siliquaria* sponzen bewoonden. Vandaag echter weten we dat alle Siliquariidae uitsluitend in sponzen leven en zich daar ook voortplanten. Bovendien kan de genusnaam *Siliquaria* Bruguière niet langer gebruikt worden in de context van deze familie (Bieler, 1992).

Familie Siliquariidae Anton, 1838

Leven in symbiose met sponzen.

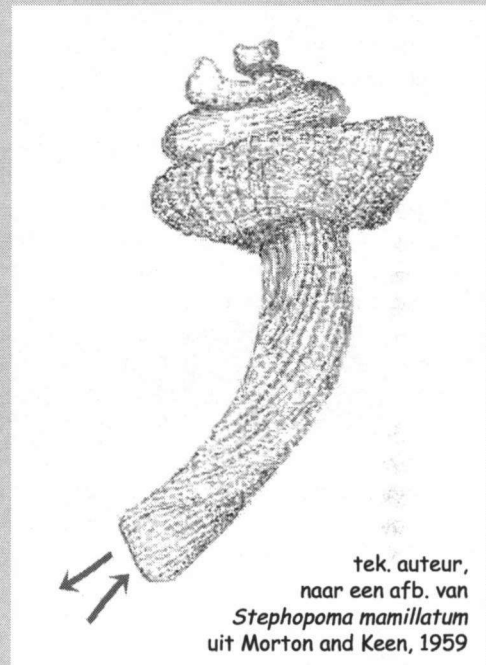
A Subfamilie Siliquariinae
Anton, 1838

Schelp met gleuf: het water wordt via de buis aangezogen en verlaat de schelp via de gleuf.



B Subfamilie Stephopominae
Bandel & Kowalke, 1997

Schelp zonder gleuf: het water wordt via de buis aangezogen en afgevoerd.



Tenagodus
Guettard, 1770

Pyxipoma
Mörch, 1860

Petalopoma
Schiaparelli, 2002

Caporbis
Bartsch, 1915

Stephopoma
Mörch, 1860

Figuur 1. Classificatie van de familie Siliquariidae Anton, 1838.

Slakken of wormen?

Siliquariidae ontberen een opgerolde slakkenvorm en worden daardoor dikwijls verward met schelpkokerwormen (Serpulidae). Die zeer vreemde vormen van de Siliquariidae hangen samen met hun leefwijze in sponzen. Grondig onderzoek van de dieren maakt echter duidelijk dat het slakken zijn met protoconch, mondopening en radula. De schelpstructuur vertoont grote overeenkomst met die van de Turri-

tellidae. De schelpen kunnen echter herkend worden als behorend tot de familie Siliquariidae door hun onregelmatige losse windingen (een in kleine of grotere mate ontrolde spiraal), een aanpassing aan het leven in sponzen. De eerste paar windingen van de Siliquariidae zijn meestal wel netjes gewonden (zie foto 7). Soorten uit de subfamilie Siliquariinae Anton 1838, hebben een reeks van elliptische gaatjes en/of een gleuf over de leng-

te van de schelp (zie foto 7 en figuur 1, A). Deze subfamilie bestaat uit drie genera; *Tenagodus* Guettard, 1770, *Pyxipoma* Mörch, 1860 en *Petalopoma* Schiaparelli 2002.

De soorten uit de subfamilie Stephopominae Bandel & Kowalke, 1997 (zie fig. 1, B), met de genera *Stephopoma* Mörch, 1860 en *Caporbis* Bartsch, 1915 hebben een schelp zonder een gleuf. Bij de laatste subfamilie vindt de determinatie plaats door herkenning van de schelpstructuur van het dier, het operculum en de protoconch.

Verscheidende Siliquariidae soorten hebben sterk gelijkende schelpen. Onderscheid gebeurt op grond van de karakteristieke haren op het operculum. Ook diagnostisch voor soorten is de reeks van gaatjes en de gleuf, maar exemplaren van eenzelfde soort kunnen verschillende gleuven vormen al naar gelang de soort spons waarmee ze samenleven.

Binnen de familie Turritellidae heeft het genus *Vermicularia* ook een ontronde schelp, deze dieren leven echter niet sessiel en hebben geen gaatjes.

Ook onder de klasse Polychaeta, de borstelwormen, zijn groepen die kalkrijke schelpen vormen (zoals de eerder genoemde Serpulidae), ze kunnen daardoor verward worden met de Siliquariidae en Vermetidae. Buisjes van deze wormen worden in het gruis van Miste gevonden, met buislengtes van minder dan een millimeter tot een enkele centimeter met een diameter van kleiner dan 0,5 millimeter tot wel 3 millimeter. Deze buisjes zijn licht conisch, het lijkt alsof opeenvolgende segmenten in elkaar geschoven zijn.

Classificatie

De in dit artikel genoemde mollusken behoren tot drie families, vijf genera en omvatten vier soorten.

Klasse: Gastropoda Cuvier, 1795

Orde: Sorbeconcha Ponder & Lindberg, 1997

Superfamilie: Cerithioidea Férussac, 1822

Familie: **Turritellidae** Lovén, 1847

Genus: *Vermicularia* Lamarck, 1799

Familie: **Siliquariidae** Anton, 1838 (zie fig. 1)

Subfam. Siliquariinae Anton, 1838

Genus: *Tenagodus* Guettard, 1770

Tenagodus obtusus (Schumacher, 1817)

Tenagodus ponderosus (Mörch, 1860)

Genus: *Pyxipoma* Mörch, 1860

Genus: *Petalopoma* Schiaparelli, 2002

Subfam. Stephopominae Bandel & Kowalke, 1997

Genus: *Caporbis* Bartsch, 1915

Genus: *Stephopoma* Mörch, 1860

Familie: **Vermetidae** Rafinesque, 1815

Genus: *Vermetus* Daudin, 1800

Genus: *Serpulorbis* Sasso, 1827

Serpulorbis arenarius (Linné, 1758)

Genus: *Petalococonchus* Lea, 1843

Petalococonchus intortus (Lamarck, 1818)

De Polychaeta (borstelwormen) vormen een aparte groep binnen dit kader.

Dankwoord

Veel dank ben ik verschuldigd aan Chris Vos uit Scherpenheuvel (België), die mij van extra literatuur, foto's en deskundig commentaar voorzag, website: <http://www.tunsandfigs.be/>. Natuurhistorisch Museum Rotterdam bedankt voor de afbeelding van de *Tenagodus obtusus*, collectienummer NMR 993000040461, fotograaf J. Trausel. Des Beechy, The Seashells of New South Wales, Australië <http://seashellsofnew.org.au/index.htm>, voor het beschikbaar stellen van de foto van de *Tenagodus ponderosus* en verder heb ik dankbaar gebruik gemaakt van zijn artikel over Siliquariidae. Data portal, Global Biodiversity Information Facility, voor de verspreidingsatlas, <http://data.gbif.org/welcome.htm>. Eric Kaptein voor kritische opmerkingen en Mirna, mijn vrouw, voor het corrigeren van de tekst. Tot slot bedank ik Frank Wesselingh voor het toegankelijker maken van de tekst.

Literatuur

- Abbott, R.T. & S.P. Dance, 1990. Compendium of Seashells, 411 p. American Malacologist, Inc., Melbourne, Florida.
- Baluk, W., 1975. Lower Tortonion gastropods from Korytnica, Poland; Part I. Paleontologia Polonica 32, pp. 1-186.
- Baluk, W., 2006. Middle Miocene (Badenian) gastropods from Korytnica, Poland; Part V Addenda et corrigenda ad Prosobranchia. Acta Geologica Polonica, vol. 56, no. 2, pp. 177-220.
- Bieler, R., 1992. *Tenagodus* or *Siliquaria*? Unraveling taxonomic confusion in marine "wormsnails" (Cerithioidea: Siliquariidae). Nautilus 106, pp. 15-20.
- Bieler, R., 2004. Sanitation with sponge and plunger: western Atlantic slit-wormsnails (Mollusca: Caenogastropoda: Siliquariidae). The Linnean Society of London, Zoological Journal of the Linnean Society 140, pp. 307-333.
- Cossmann, M. & A. Peyrot, 1922. Conchologie néogénique de l'Aquitaine 3 (2), pp. 385-396. Acta de la Société Linnéenne de Bordeaux.
- Dance, P., 1993. Schelpen, De gids voor het herkennen van meer dan 500 soorten zeeschelpen uit de hele wereld. Bosch & Keunig, Baarn.
- Daniels, C.H. v., D. Spiegler en I. Chica, 1986. Korrelati-on von Neogen-Stufen Nordwestdeutschlands und der Paratethys durch Uvigerinen (Foram.) und Bemerkungen zum *Orbulina*-Datum, pp. 192-209: In Tobien H, (ed.), Nordwestdeutschland im Tertiär, Beiträge zur regionalen Geologie der Erde, Band 18. Gebr. Borntraeger, Berlin.
- Glibert, M., 1933. Monographie de la faune malacologique du Bruxellien des environs de Bruxelles. Mém. Mus. Royal d'Hist. Natur. d. Belgique nr. 53, pp. 1-215, pls. 1-11.

- Glibert, M., 1952. Faune malacologique du Miocène de la Belgique, 2. Gastropodes. Inst. Royal d. Sciences Naturelles. d. Belgique, Mém. 121, pp. 1-197, pls. 1-10.
- Gould, S.J., 1966. Notes on shell morphology and classification of the Siliquariidae (Gastropoda). The protoconch and slit of *Siliquaria squamata* Blainville. American Museum Novitates 2263, pp. 1-13.
- Hörnes, M., 1856. Die fossilen Mollusken des Tertiaer-Beckens von Wien; I Univalven. Abhandlung der kaiserlich-königlichen Geologischen Reichsanstalt 3, pp. 1-736.
- Janssen, A.W., 1984. Mollusken uit het Mioceen van Winterswijk-Miste, 451 p. KNNV, NGV, R.G.M. Leiden.
- Kowalewski, M, et al., 2002. Multivariate hierarchical analyses of Miocene mollusk assemblages of Europe: Paleogeographic, paleoecological, and biostratigraphic implications. Geological Society of America, Bulletin, Vol. 114, no. 2, pp. 239-256.
- Marquet, R., 1997. Pliocene Gastropod faunas from Kallo (Oost-Vlaanderen, Belgium). Part 2. Caenogastropoda: Potamididae to Tornidae. Contributions to Tertiary and Quaternary Geology, Vol. 34 (1, 2), pp 9-29.
- Marquet, R., 1998. De Pliocene Gastropodenfauna van Kallo (Oost Vlaanderen, België). Belgische Vereniging voor Paleontologie, Publ. 17, 246 p. Antwerpen.
- Mörch, O., 1860. Review of the genus *Tenagodus* Guettar. Proceedings of the Zoological Society of London, 28, pp. 400-415.
- Morton, J.E., 1950. The Structure and Adaptations of the New Zealand Vermetidae, Part II, The Genera *Stephopoma* and *Pyxipoma*. Trans. Roy. Soc. New Zealand, Vol. 79, Part 1, pp. 20-42.
- Morton, J.E., en A. M. Keen, 1959. A new species of *Stephopoma* (Siliquariidae: Mesogastropoda) from the eastern Atlantic ocean. Proc. Malac. Soc., Vol. 34, pp. 27- 36.
- Sacco, F., 1896. I molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria, Parte 20. 60 p. Carlo Clausen, Torino.
- Schültz, O., 1998. Tertiärfossilien Österreichs. Goldschnecke Verlag.
- Wenz, W., 1939. Gastropoda Teil 3, Prosobranchia, pp. 241-960: In Schindewolf O.H., (ed.), Handbuch der Paläontologie, 6. Borntraeger, Berlin.
- Wye, K.R., 1998. The encyclopedia of Shells, 288 p. Knickerbocker Press, New York.

*Henri Jansen, Drakensteyn 14, 7608 TJ Almelo,
tel. 054 - 687 05 86, email: hwjansen@home.nl