

**Purperslakken en de variabiliteit van het operculum bij *Nucella lapillus*
in een kolonie te Audresselles, Frankrijk**

Marc Keppens, Kelly Dhondt & Henk K. Mienis

Dog whelks and the variability of the operculum in *Nucella lapillus* in a colony near Audresselles, France
In April 2007 the first two authors investigated the rocky outcrops on the beach of Audresselles, France, for the presence of marine molluscs. Special attention was paid to *Nucella lapillus* (Linnaeus, 1758), also known as the Atlantic dogwhelk. A study of the collected material revealed that some of the specimens possessed a strongly reduced operculum. Some animals were even completely devoid of an operculum. The aim of this article is to provide some general information concerning *Nucella lapillus* in general and the variability of the operculum in particular.

Key words: Mollusca, Muricidae, *Nucella lapillus*, operculum.

Inleiding

De volgende gegevens betreffende de morfologie en levenswijze zijn voornamelijk gebaseerd op Poppe &

Goto (1991) en Moore (1936, 1938a & 1938b). Zij zijn aangevuld met gegevens uit diverse andere bronnen en verzamelingen.

De mariene zeeslak *Nucella lapillus* (Linnaeus, 1758) bezit een stevige schelp die gewoonlijk zes windingen telt. Het huisje heeft een spitse top en een grote laatste winding die aan de onderkant in een kort sifokanaal uitloopt. De sculptuur bestaat uit spiraalribben die op de kruispunten met de groeilijnen vaak schubjes doen ontstaan hetgeen resulteert in een ruw schelpoppervlak. Gewoonlijk wordt de soort tot 2 cm breed en tot 3 cm hoog, al kunnen sommige exemplaren uitgroeien tot 5 cm (Abbott & Dance, 1982). In de verzameling van de Hebreeuwse Universiteit in Jeruzalem bevinden zich enkele reusachtige exemplaren. Een dikschalig exemplaar, verzameld in Swanage, Dorset, Engeland, heeft een hoogte van 62.7 mm en een gewicht van 29.8 gram (HUIJ 51172) terwijl een dunschalig exemplaar van Sandwich, Kent, Engeland, nog groter, maar lichter is: hoogte 63.8 mm (ondanks de sterk beschadigde top) en zwaarte 20.8 gram (HUIJ 51173).

De morfologie van het huisje is afhankelijk van het type kust waarop de soort wordt gevonden. Exemplaren die op beschutte kusten leven, hebben meestal dikkere schelpen. Dit biedt hen een grotere bescherming tegen de aanwezige predatoren. De schelpen van *Nucella lapillus* verzameld op sterk blootgestelde kusten, zijn – omwille van de lage densiteit aan predatoren – meestal dunner en ze hebben een wijde mondopening. Bovendien bezitten de dieren een grotere voet die noodzakelijk is voor de vasthechting op de rotsen. Eveneens merkwaardig is dat exemplaren van *Nucella lapillus* die op verschillende kusttypes werden verzameld ook variëren in het aantal chromosomen en dat voortplanting tussen deze exemplaren toch mogelijk is. Dit fenomeen is zelfs bekend binnen dezelfde populatie van de purperslak. Ook de kleur van de schelp is variabel: de buitenkant kan wit, bruin, geel, grijs en paars zijn al dan niet voorzien van spiraalbanden (figuur 1). Volgens Moore (1936) is er een duidelijk verband tussen het dieet van de purperslak en de kleurpigmentatie van de schelp. De binnenkant is wit met bruin of paars en de mondopening kan tanden bevatten.

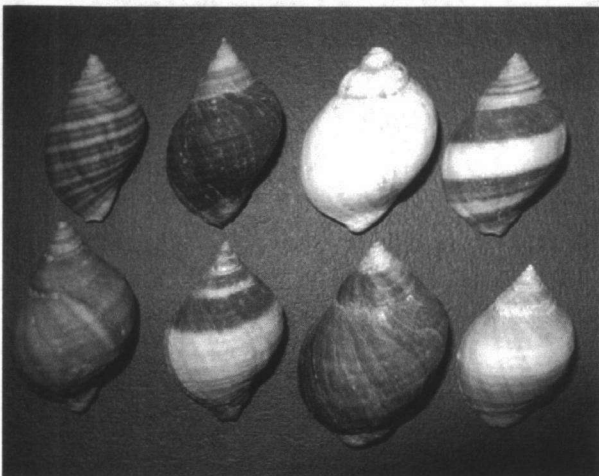


Fig. 1. Variatie bij *Nucella lapillus*

Linksgewonden exemplaren worden zo nu en dan ook gevonden. Sinistrale schelpen zijn gevonden in Engeland, Frankrijk en Nederland (Mienis, 1972). Door deze grote verscheidenheid in vorm, sculptuur en kleur zijn in het verleden heel veel afwijkingen afzonderlijk beschreven en van een Latijnse naam voorzien. Deze namen hebben tegenwoordig echter geen enkele waarde meer.

De populatiedichtheid van deze soort is het hoogst in de zone temidden van de hoog- en laagwaterlijn. In de nabijheid van de hoogwaterlijn ondervindt *Nucella lapillus* veel hinder van predatie door vogels en bovendien is het een omgeving waarin het omwille van langdurige uitdroging moeilijk is om te overleven. Experimenten hebben aangetoond dat 50% van een populatie kan sterven wanneer ze blootgesteld wordt aan een temperatuur van 40°C. In de nabijheid van de laagwaterlijn zijn de biotische factoren – zoals de predatie door krabben en de competitie met andere soorten – dan weer nadelig voor het ontwikkelen van een grote populatiedensiteit. Getijdenpoelen zorgen voor een gunstig microhabitat. *Nucella lapillus* heeft behoefte aan zout water voor haar metabolische processen en kan veel minder lang zonder water dan bijvoorbeeld *Littorina*-soorten.

Omdat de dieren van *Nucella lapillus*, net zoals enkele andere soorten uit de familie van de Muricidae, vroeger werden gebruikt voor het kleuren van stoffen met een paarse kleurstof onder andere in Amorie, Frankrijk (Cocaign, 1997), Ierland en Wales (Joyce, 1906), kreeg deze soort de naam purperslak. Er was echter een ongehooflijk aantal slakken nodig voor één gram purper. Het mag ons dan ook niet verbazen dat die purperstof, onder andere gebruikt in kledij van de Romeinse rijkelui, ooit duurder was dan goud.

Het verspreidingsgebied van de purperslak strekt zich uit van Noorwegen tot Afrika. Deze soort wordt ook gevonden aan de oostkust van Noord-Amerika: van het zuidelijk deel van Labrador tot New York (Abbott, 1974). *Nucella lapillus* komt niet voor in de Middellandse Zee, op de Kanarische Eilanden en Madeira.

Deze zeeslak is algemeen in het littoraal op allerlei soorten rotskusten hoewel ze de laatste decennia op verschillende locaties sterk is achteruit gegaan (zie hiervoor: het verschijnsel “imposex”). De soort voedt zich voornamelijk met zeepokken en mossels *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758. Ook kokkels *Cerastoderma edule* (Linnaeus, 1758) en andere bivalven en gastropoden zoals *Patella vulgata* Linnaeus, 1758, *Gibbula cineraria* (Linnaeus, 1758), *Gibbula umbilicalis* (Da Costa, 1778), *Littorina littorea* (Linnaeus, 1758) en *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758) staan op het menu. *Nucella lapillus* beschikt over een radula waarmee het vlees van prooien kan worden geschraapt. Daarnaast heeft deze slak ook een uittrekbare proboscis die tussen de beide kleppen

van bivalven wordt gebracht of tussen de platen van de eendenmossels. Verteringsenzymen zorgen vervolgens voor het "oplossen" van de prooi zodat het voedsel kan worden opgezogen. Het eten van een eendenmossel duurt ongeveer een dag terwijl het verorberen van een volwassen *Mytilus edulis* tot een week tijd in beslag kan nemen. De purperslak kan echter ook kleine gaatjes boren in de schelpen en zo de proboscis naar binnen brengen. Deze perforatie kan zelfs tot twee dagen in beslag nemen.

Veel vogels lusten graag purperslakken en proberen de schelp op stenen kapot te slaan. Het lukt echter maar weinig soorten de schelp te breken. Sommige vogels, zoals de eidereend (*Somateria mollissima*) slikken de slak met schelp en al door. Andere vijanden van *Nucella lapillus* zijn krabben en kreeften die de schelp met hun scharen kunnen breken. Tandelen in de mondopening van de schelp vormen soms een extra bescherming tegen predatoren.

Purperslakken zijn van gescheiden geslacht. Er zijn dus zowel mannelijke als vrouwelijke individuen. De soort is ovipaar, dat wil zeggen dat er eieren gelegd worden en dat de jonge slakjes zich buiten het vrouwelijk individu ontwikkelen. In de vroege lente vormen er zich groepen van 30 of meer exemplaren voor de voortplanting. Het gaat hierbij steeds over volwassen exemplaren. Groepsvorming gebeurt ook in de winter, maar dan bestaat de groep uit exemplaren van verschillende leeftijden. Een vrouwelijk individu produceert gewoonlijk tussen de 100 en 1000 eieren die op beschutte plaatsen (tussen rotsspleten en onder stenen) worden gelegd. De eieren worden in gele flesvormige eierkapsels (figuur 2) van ongeveer 8 mm lengte in vele tientallen dicht bij elkaar afgezet. De jonge slakjes voeden zich in de beginfase met de onbevuchte eieren en zijn erg gevoelig voor uitdroging (bij eb). De sterfte bij juveniele exemplaren is dan ook hoog. Na drie jaar zijn purperslakken volgroeid. *Nucella lapillus* wordt gemiddeld vijf tot zes jaar oud.

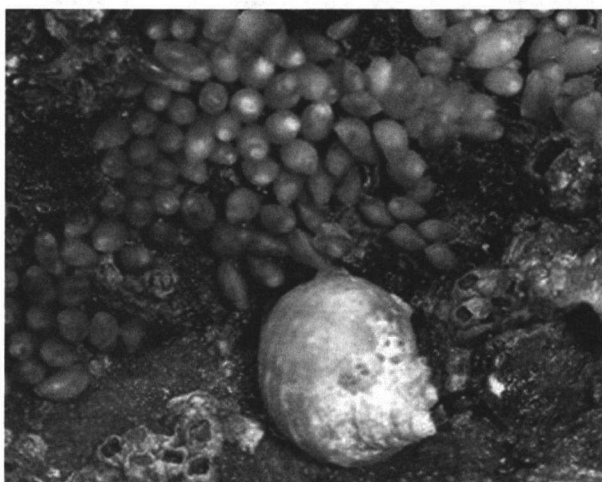


Fig. 2. Eierkapsels van *Nucella lapillus*. Foto met toestemming ontleend aan www.theseashore.org.uk

Het verschijnsel "imposex"

De zeeslak *Nucella lapillus* wordt in onderzoek gebruikt als een ecologische indicatorsoort en is daarom een belangrijke graadmeter voor de waterkwaliteit. De populaties van deze purperslakken zijn de laatste jaren echter sterk achteruitgegaan als gevolg van het gebruik van tinhoudende verf op schepen. Deze verf wordt aangebracht om de aangroei van zeepokken en andere organismen op scheepsrumpen te remmen. Het middel, dat vanaf het begin van de jaren zeventig in gebruik is genomen, heeft echter nadelige neveneffecten. Het aanwezige tributyltin (TBT) in deze verf is bijzonder schadelijk en veroorzaakt een grondige verstoring van het hormonaal stelsel bij de purperslakken. Dit leidt tot het fenomeen "imposex". Bij imposex ontwikkelen zich mannelijke voortplantingsorganen in vrouwelijke individuen zodat de voortplanting onmogelijk wordt (Minchin & Davies, 1999; Huet, Paulet & Averty, 2005 en Ruiz, Quintela & Barreiro, 1998). TBT zorgde op diverse plaatsen reeds voor het verdwijnen van *Nucella lapillus*. Sinds 1982 is in Frankrijk het gebruik van TBT verboden op schepen korter dan 25 meter, maar dat heeft niet echt geleid tot verbeteringen bij deze soort. De concentraties lagen nog boven de risiconorm. Vanaf 2003 mag het ook niet meer op langere schepen worden gebruikt en vanaf 2008 mag TBT niet meer worden aangetroffen op scheepshuiden. In België en Nederland is het gebruik van tributyltin inmiddels verboden.

De purperslak is ten opzichte van de periode 1900-1960 met meer dan 70% afgenomen. Ook andere factoren dan het gebruik van TBT spelen een rol bij de achteruitgang, met name de asfaltering van dijken. Het herstel van *Nucella lapillus* wordt ook bemoeilijkt door de opkomst van de Japanse oester *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) die de biotoop van de purperslak inneemt.

Beschrijving van het onderzochte gebied

De Opaalkust is een kuststrook in het noorden van Frankrijk. Ze omvat de hele kustlijn binnen de regio Nord-Pas-de-Calais, van Bray-Dunes aan de Belgische grens tot Berck aan de monding van de Authie (kaart 1).



Kaart 1. Situering van Audresselles.

Het karakter van de kust is zeer verscheiden: in de omgeving van Duinkerken vrij vlak met een bescheiden duinstrook terwijl de kustlijn in Cap Blanc-Nez en Cap Gris-Nez wordt gekenmerkt door hoog boven de zee uitstekende krijtrotsen. In de omgeving van Boulogne-sur-Mer liggen echter weer uitgestrekte duinpartijen.

Audresselles, waar de bemonstering van *Nucella lapillus* werd uitgevoerd, is een kleine vissersgemeente langs de Opaalkust met een erg afwisselende strandzone. Bij hoogtij reikt het water bijna tot aan de huizen, bij laagtij komen grote rotspartijen bloot te liggen. Tussen deze rotsen – begroeid met diverse soorten groen-, bruin- en roodwieren – liggen verschillende getijdenpoelen en zones met fijn zand (figuur 3). Het is dan ook niet verwonderlijk dat dit bijzonder interessant kustgebied jaarlijks wordt bezocht door vele studenten biologie.



Fig. 3. Het strand van Audresselles bij laagtij.

Materiaal en methoden

In april 2007 werd door Marc Keppens en Kelly Dhondt een grondige bemonstering uitgevoerd van de rotspartijen op het strand van Audresselles, Frankrijk. Gedurende de gehele periode van laagtij werd het littoraal tussen de laag- en hoogwaterlijn grondig onderzocht op de aanwezigheid van recente mariene weekdieren. Daarbij ging in het bijzonder de aandacht uit naar de aanwezigheid van de purperslak *Nucella lapillus* (Linnaeus, 1758).

Zowel kleine als grote rotsblokken werden grondig geïnspecteerd op de aanwezigheid van deze molluskensoort. Ook de verschillende getijdenpoelen kregen hierbij de aandacht.

In totaal werden van deze purperslak 260 exemplaren verzameld op, tussen en onder rotsen of actief kruipend in de getijdenpoelen. De populatie van *Nucella lapillus* in Audresselles bestaat uit vele volwassen en jonge exemplaren. Zowel de variabiliteit in vorm als in kleur in deze kolonie was bijzonder hoog. Er werden volwassen exemplaren gevonden met een kleine schelp, exemplaren met een groot, dik en stevig huisje al dan niet voorzien van tanden in de mondopening en geregeld werden ook exemplaren verzameld met een sculptuur van

schubjes. Hoewel de bruin gekleurde huisjes het talrijkst waren, werden er ook geregeld witte exemplaren aangetroffen. Sommige exemplaren bevatten zelfs één of meerdere spiraalvormige kleurbanden op de omgangen. Ook de kleur van de mondopening was erg variabel: wit, oranje, bruin en paars.

Het verzamelde materiaal bevindt zich in de persoonlijke collectie van de eerste twee auteurs, maar in de toekomst zal een gedeelte ervan worden geschonken aan de collectie van de Universiteit van Tel Aviv in Israël.

Variatie in het operculum

Bij nader onderzoek achteraf werd vastgesteld dat de variabiliteit bij de gevonden exemplaren van *Nucella lapillus* niet beperkt bleef tot de vorm en de kleur van de schelp alleen. Het viel namelijk op dat enkele volwassen en grote exemplaren helemaal geen operculum bleken te bezitten, dat andere exemplaren een sterk gereduceerd operculum hadden en dat nog andere – zelfs kleine – exemplaren voorzien waren van een groot en stevig operculum (figuur 4). Deze variatie aan opercula – van totale afwezigheid tot stevig gevormde – binnen eenzelfde kolonie werd reeds vermeld door Cooke (1917).

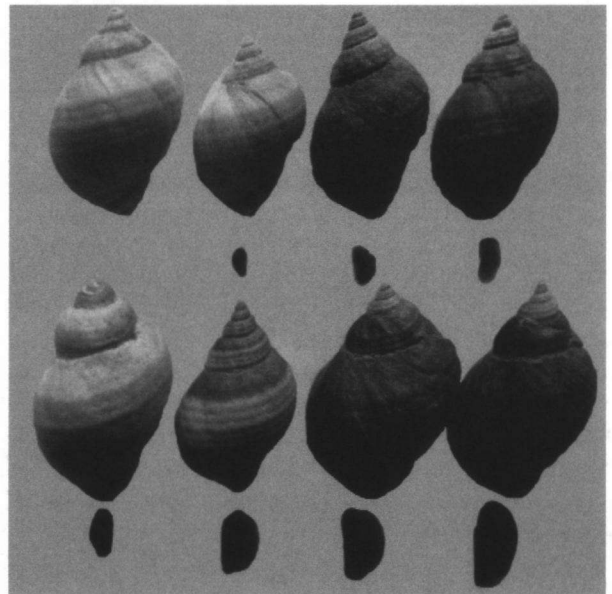


Fig. 4. Variatie in het operculum van *Nucella lapillus*.

In tabel 1 worden de 260 verzamelde exemplaren per kleur onderverdeeld in drie categorieën: 1) een goed ontwikkeld operculum, 2) een weinig ontwikkeld of misvormd operculum en 3) geen operculum. Hoewel er een grote variatie aan bruintinten bij de verzamelde schelpen werd vastgesteld – van licht (geel)bruin tot erg donker (paars)bruin – wordt er in de tabel geen onderscheid gemaakt tussen deze bruinschakeringen omdat dit eerder op het subjectief aanvoelen van kleuren zou zijn gebaseerd.

	bruin		wit		geel		totalen
	zonder banden	met banden	zonder banden	met banden	zonder banden	met banden	
operculum goed ontwikkeld	136	19	30	16	0	0	201
operculum weinig ontwikkeld of misvormd	22	1	3	1	0	1	28
operculum afwezig	20	3	6	2	0	0	31
totalen	178	23	39	19	0	1	260

Tabel 1. Variatie in het operculum van *Nucella lapillus* per kleurvorm.

De bruine kleur vertegenwoordigt het grootste aandeel (77,3 %) in de kleurschakeringen bij de verzamelde purperslakken. Witte huisjes (22,3 %) en geel gekleurde schelpen (0,4 %) komen veel minder voor. In totaal werden 43 schelpen (16,5 %) verzameld met één of meerdere kleurbanden op de omgangen.

Van het totale aantal verzamelde purperslakken heeft 77,3 % een normaal ontwikkeld operculum, 10,8 % bezit een weinig ontwikkeld of misvormd operculum en bij 11,9 % werd er zelfs helemaal geen operculum aangetroffen.

Bij de bruin gekleurde huisjes zonder kleurbanden heeft 76,4 % een goed ontwikkeld operculum, 12,4 % een weinig ontwikkeld of misvormd operculum en bij 11,2% is er geen operculum aanwezig. Bij de bruin gekleurde huisjes met kleurbanden zijn de percentages als volgt verdeeld: 82,6 % heeft een normaal operculum, 4,4 % een gedegenereerd operculum en bij 13,0 % ontbreekt het sluitplaatje.

Bij egaal wit gekleurde schelpen heeft 76,9 % een goed ontwikkeld operculum, 7,7 % een weinig ontwikkeld of misvormd sluitplaatje en bij 15,4 % ontbreekt het operculum. De opercula bij de witte schelpen met bandenpatroon zijn als volgt verdeeld: 84,2 % heeft een normaal operculum, 5,3 % heeft een weinig ontwikkeld of misvormd operculum en 10,5 % bezit geen sluitplaatje.

Net zoals Cooke (1917) beschreef, werd ook bij deze bemonstering opgemerkt dat bij de exemplaren met een zwak ontwikkeld operculum de mondopening van de schelp slechts gedeeltelijk kon worden afgesloten en dat het operculum bij sommige purperslakken gereduceerd was tot een zeer licht bruin vlies in plaats van het normale donkerbruine en stevige sluitplaatje. Bij exemplaren waar het operculum volledig afwezig was, werd vastgesteld dat de voet op de plaats waar het operculum zich normaal bevindt helemaal niet glad was, maar integendeel erg ruw. Blijkbaar wil de ruwe en knobbelige voet de functie van het operculum overnemen. Alhoewel *Nucella lapillus* frequent aanwezig is op de rotsen in Audresselles kan er zeker niet worden gesproken van overpopulatie waardoor mogelijk "defecten" zouden kunnen optreden. Ook ondervoeding lijkt niet echt voor de hand liggend als oorzaak van het ontbreken van het operculum. Alhoewel er slechts weinig exemplaren van

Mytilus edulis werden aangetroffen, waren andere voedselbronnen zoals *Patella vulgata*, *Littorina*- en *Gibbula*-soorten zeer talrijk aanwezig.

Er moeten dus andere verklaringen zijn voor de variatie bij het operculum van *Nucella lapillus*. Hoewel een eerste indruk kan zijn dat een stevig operculum een belangrijke rol speelt bij het voorkomen van uitdroging bij *Nucella lapillus*, heeft onderzoek uitgewezen dat dit niet zo is (Gibson, 1970). Vooral de dikte van de schelp en het gedrag blijken van veel groter belang te zijn. Zo speelt de positie van de mondopening ten opzichte van het substraat waarop *Nucella lapillus* zich bevindt een grote rol bij het voorkomen van uitdroging. Dit verklaart ook waarnemingen van grote volwassen exemplaren zonder operculum in de omgeving van de hoogwaterlijn en dus in het gebied met het hoogste uitdrogingsrisico. Exemplaren verzameld in de laagwaterlijn daarentegen blijken steeds een operculum te bezitten.

Aangezien de oorzaak van de variatie in grootte van het operculum niet echt kan verklaard worden door de bescherming tegen uitdroging, onderzocht Gibson (1970) de biotische factor predatie. Uit onderzoek blijkt dat het operculum een belangrijk verdedigingsmechanisme is tegen predatie. Exemplaren van *Nucella lapillus* zonder operculum of met een sterk gedegenereerd operculum komen hoger in het littoraal voor. Dit voorkomen kan gekoppeld worden aan het feit dat krabben eerder de getijdenbeweging volgen en er dus weinig (tijd tot) predatie zal zijn in de hoogwaterlijn. Exemplaren van *Nucella lapillus* zonder of met een erg klein operculum hebben in de hoogwaterzone dus meer kans op overleven. Purperslakken die in de laagwaterlijn leven of in getijdenpoelen zullen een groter operculum ontwikkelen als verdediging tegen predatie door krabben.

Vermeldenswaardig is dat alle gastropoden met een operculum, ook de operculum dragende landgastropoden, beperkt zijn in hun voorkomen tot vochtige gebieden. Soorten zonder operculum zijn dit niet. Het operculum is dus duidelijk geëvolueerd naar een bescherming tegen predatie en slechts in secundaire mate bij sommige soorten (land)gastropoden naar een bescherming tegen uitdroging.

Besluit

De bemonstering in 2007 van de rotszone van het strand van Audresselles in Frankrijk leverde interessant studiemateriaal op. Van de 260 verzamelde exemplaren van *Nucella lapillus* bezitten 201 exemplaren een goed ontwikkeld operculum, 28 exemplaren bezitten een zwak ontwikkeld of misvormd operculum en bij 31 exemplaren werd geen operculum aangetroffen. Uit onderzoek blijkt dat het operculum voornamelijk een rol speelt in de bescherming tegen predatoren en niet zozeer tegen uitdroging.

Geraadpleegde literatuur

- ABBOTT, R.T., 1974. American Seashells – The Marine Mollusca of the Atlantic and Pacific Coasts of North America. Second Edition. 663 pp. Van Nostrand Reinhold Company, New York, Cincinnati, Toronto, London, Melbourne.
- ABBOTT, R.T. & DANCE, S.P., 1982. Compendium of Seashells. 411 pp. E.P. Dutton Inc., New York.
- COCAIGN, J.Y., 1997. Le pourpre (*Nucella lapillus*) et son utilisation comme teinture en Amorique. - Annales de Bretagne et des Pays de l'Ouest, 104: 7-22.
- COOKE, A.H., 1917. A colony of *Nucella* (olim *Purpura*) *lapillus* (Linn.) with operculum malformed or absent. - Proceedings of the Malacological Society of London, 12: 231-232.
- GIBSON, J.S., 1970. The function of the operculum of *Thais lapillus* (L.) in resisting desiccation and predation. - Journal of Animal Ecology, 39: 159-168, fig. 1-2, 2 tab.
- HUET, M., PAULET, Y.-M. & AVERTY, B., 2005. Suivi annuel de l'imposex le long des côtes Françaises. Réseau National d'Observation. Rapport final du contrat universitaire N° 2005550881450 (novembre 2005): 115 pp.
- JOYCE, P.W., 1906. A smaller social history of ancient Ireland. 574 + 4 pp. London.
- MIENIS, H.K., 1972. Een voorlopige inventarisatie van linksgevoerde purperslakken (*Thais lapillus lapillus* (Linnaeus, 1758)) forma *sinistrorsa*. - Correspondentieblad van de Nederlandse Malacologische Vereniging, 148: 104-106.
- MINCHIN, A. & DAVIES, I.M., 1999. Imposex measurement in the dogwhelk *Nucella lapillus* (L.) – temporal aspects of specimen preparation. - Journal of Environmental Monitoring, 1: 239-241, fig. 1-4.
- MOORE, H.B., 1936. The biology of *Purpura lapillus*. I. Shell variation in relation to environment. - Journal of the Marine Biological Association, 21: 61-89, fig. 1-11, 1 tab.
- MOORE, H.B., 1938a. The biology of *Purpura lapillus*. Part II. Growth. - Journal of the Marine Biological Association, 23: 57-66, fig. 1-6, 1 tab.
- MOORE, H.B., 1938b. The biology of *Purpura lapillus*. Part III. Life history and relation to environmental factors. - Journal of the Marine Biological Association, 23: 67-74, fig. 1, pl. 1.
- POPPE, G.T. & GOTO, Y., 1991. European Seashells. Volume I, 352 pp. en 40 pl. Verlag Christa Hemmen, Wiesbaden.
- RUIZ, J.M., QUINTELA, M. & BARREIRO, R., 1998. Ubiquitous imposex and organotin bioaccumulation in gastropods *Nucella lapillus* from Galicia (NW Spain): a possible effect of nearshore shipping. - Marine Ecology Progress Series, 164: 237-244, fig. 1-5, 1 tab.

Auteurs:

- Marc Keppens
Wetenschappelijk medewerker Koninklijk Belgisch Instituut voor
Natuurwetenschappen, afdeling Malacologie
Vautierstraat 29 B-1000 Brussel, België
marc.keppens@scarlet.be
- Kelly Dhondt
National Mollusc Collection,
Department Evolution, Systematics & Ecology
Hebrew University of Jerusalem,
IL-91904 Jerusalem, Israel
Henk K. Mienis
Mollusc Collection, National Collections of Natural History,
Department Zoology, Tel Aviv University,
IL-69978 Tel Aviv, Israel
mienis@netzer.org.il