

HET VERSCHIJNSEL "TORSIE" BIJ HUISJESSLAKKEN

door

A. Verduin

In de vorige aflevering van het CB heb ik geprobeerd het links/rechts probleem bij huisjesslakken voor U uit de doeken te doen. Daarbij heb ik het begrip "torsie" zorgvuldig vermeden, omdat alles wat samenhangt met de inwendige bouw der weke delen voor mij nage-noeg een gesloten boek is. Intussen is me uit een alleraardigst artikel van de hand van prof. Lever gebleken dat "torsie" helemaal niet zo'n moeilijk begrip is. Het volgende citaat is letterlijk overgenomen uit genoemd artikel:

"De bouw van slakken: verdiepingen, torsie, asymmetrie"

"De slakken (Gastropoda) zijn opgebouwd uit twee verdiepingen. Allereerst is een parterre-gedeelte, de in principe symmetrische kop-voet, te onderscheiden, waarmee het dier kruipt. Aan de dorsale zijde ontspringt hieruit een kolom die de etage draagt waarin zich de ingewanden (darmtractus, excretiestelsel, geslachtsapparaat, hart, kieuwen) bevinden en die door de schelp omgeven is. Nu doet zich daarbij het opvallende en unieke (nergens elders in het dierenrijk voorkomende) verschijnsel voor dat de etage tegen de klok in over 180° gedraaid is (fig. 1). Deze torsie heeft onder meer tot gevolg dat de anus en de openingen van de nieren en van het geslachtsapparaat niet, zoals bij de dieren gebruikelijk is, achteraan het lichaam, maar vooraan boven de kop zijn gelegen. In de etage zijn verder dus ook "links" en "rechts" verwisseld t.o.v. de situatie in de parterre, wat bv. daaruit blijkt dat de twee door de kolom naar boven lopende zijdelingse zenuwen elkaar overkruisen (streptoneurie). Behalve deze torsie vertoont de etage bovendien verscheidene andere asymmetrie-verschijnselen, zoals de rechtsgewondenheid van de schelp en meer of minder sterke eenzijdige reducties der in aanleg gepaarde organen."

Na deze beschrijving van het verschijnsel "torsie" geeft prof. Lever een kritisch overzicht van de diverse theorieën waarmee men getracht heeft het ontstaan van de torsie te verklaren. Hij sluit dat gedeelte van zijn betoog af met de conclusie dat, ondanks alle pogingen, geen bevredigende adaptieve betekenis voor de torsie is gevonden. Met andere woorden, we begrijpen nog steeds niet goed

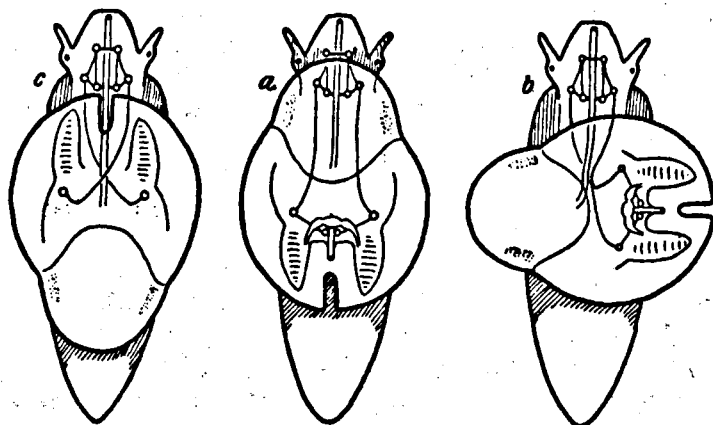


Fig. 1. Schematische weergave van de torsie. a, ongetordeerde toestand met achteraan gelegen palliaal complex; b, draaiing tegen de klok in over 90° ; c, complete torsie over 180° - streptoneurie: kruising der palliale zenuwen (naar Naef, 1911).

welk voordeel de torsie de slakken nu eigenlijk gebracht zou kunnen hebben. Omdat men mag aannemen dat zo'n verschijnsel niet zomaar is opgetreden, blijft derhalve de vraag waaraan de torsie zijn ontstaan te danken heeft. Prof. Lever wijst in dit verband op de mogelijkheid dat de torsie niet om wille van zichzelf is ontstaan, maar een gevolg is van een andere structuurverandering die wél evident gunstig voor de slak was. Daarbij denkt hij op de eerste plaats aan de conispirale schelpvorm. De vraag wat daarvan dan wel de adaptieve betekenis zou kunnen zijn, beantwoordt hij als volgt:

"Wij komen deze op het spoor wanneer wij beseffen dat er zich omstreeks het Cambrium een cardinale verandering in het leefmilieu van de mariene slakken heeft voltrokken. Vóór deze periode was het zuurstofgehalte van de atmosfeer zo laag dat het merendeel van het ultraviolette licht niet (zoals tegenwoordig door de ozonlaag) werd afgeschermd. Dit had tot gevolg dat op het aardoppervlak en in de bovenste 10 m van de zee geen levende organismen konden voorkomen. Hieruit volgt dat de voorouders van de Gastropoda tussen de 50 en 10 m diep aan de zee-kusten voorkwamen waar zij leefden van algen (vrijwel alle recente Archaeogastropoda zijn herbivoren). Als gevolg van de fotosynthetische activiteit steeg het zuurstofgehalte voortdurend, zodat langzaam maar zeker ook de bovenste laag van de zee bewoonbaar werd. Door algengroei opende zich hier aan de rotskusten een nieuw voedselgebied voor de slakken.

In deze zône kregen zij echter tevens met een andere ingrijpende factor te maken, nl. met de golfslag, die immers op een diepte van 10 m praktisch geen effect heeft. Alle recente primitieve (Pleurotomaricea en andere Archaeogastropoda) en moderne slakken die in de getijdenzône leven hebben een zuivere of enigszins gemodificeerde conispirale (of, secundair, conische) schelp. Deze vorm is daar duidelijk een aanpassing aan de sterke waterbewegingen."

Het komt mij voor dat met het bovenstaande nog niet alles is gezegd over de onmiskenbare voordelen die de conispirale schelpvorm de slak bracht. Het is duidelijk dat Patella, de bekende schaalhorenslak, uiterst succesrijk is, juist daar waar de waterkrachten het grootst zijn. Men hoeft slechts de rotsen langs de Europese Atlantische kusten te inspecteren om zich van de juistheid van die stelling te overtuigen. Toch heeft ook Patella torsie. Als prof. Lever gelijk heeft met zijn stelling dat de torsie een bijproduct is van de conispirale schelpvorm (en aan dat gelijk twijfel ik niet), moeten de voorouders van Patella dus een conispirale schelp gehad hebben. Er kan dan weinig twijfel aan zijn dat Patella van die

conspirale schelp heeft afgezien omdat de huidige schelpvorm, een eenvoudig kegelvormig kapje, bij zijn leefwijze voordelen biedt. Nu is het niet moeilijk in te zien dat schelpen in de vorm van een napje of platte kegel inderdaad enkele voortreffelijke eigenschappen hebben. Zulke schelpen laten een grote voet toe, waarmee het dier zich goed kan vasthechten. Desondanks beschermt de schelp het gehele dier. Bovendien biedt de schelp bijzonder weinig houvast aan eventuele aanvallers. Kortom, voor dieren die op een harde, min of meer gladde ondergrond leven, is het een ideale oplossing. Maar daarmee zijn tegelijk de beperkingen van deze schelpvorm al aangestipt: voor slakken die op een zachte of erg onregelmatige ondergrond (modder, zand, planten, begroeide rots) leven, is hij minder ideaal. Zulke dieren hebben behoefte aan een huis met (1) een kleine, afsluitbare of verdedigbare mondopening. Desondanks blijft een grote voet gewenst, zodat de slak (2) de mogelijkheid moet hebben zo'n grote voet bij gevaar naar binnen te trekken. Voorts moet het huis zo gebouwd zijn dat (3) het met het dier mee kan groeien, en (4) aanvallers weinig houvast biedt. Tenslotte moet (5) het huis robuust, maar niet onnodig zwaar zijn, en moet (6) het bouwplan de nodige variatie toelaten voor optimale aanpassing aan optimale habitats, levensstijlen en dergelijke. Een volgens deze principes gebouwd huis zou de slak door zijn nagenoeg universele bruikbaarheid enorme ontplooiingsmogelijkheden, en dus even zovele voordelen bieden.

Om te begrijpen hoe zo'n huis er in de praktijk uit zou moeten zien, dient U op de hoogte te zijn van enkele elementaire beginselen van de sterkteleer, en met name uit de theorie der schalen. Daarbij onderscheidt men in principe niet gebogen schalen, in één richting gebogen schalen en in twee richtingen gebogen schalen. Figuur 2 geeft een illustratie van deze begrippen. In dit verband is slechts van belang dat in twee richtingen gebogen schalen (het aan eieren ten grondslag liggend constructieprincipe) principieel sterker zijn dan in één richting gekromde, en dat de laatste weer sterker zijn dan niet gekromde schalen. Bovendien geldt dat schalen sterker zijn naarmate ze sterker gekromd (minder vlak) zijn.

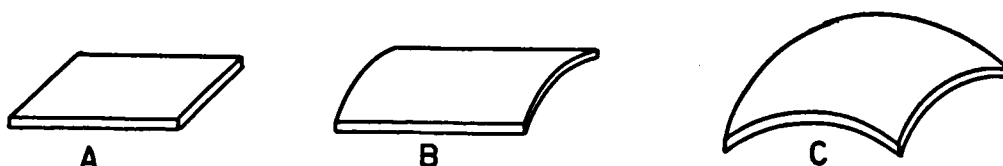


Fig. 2. A: vlak schaalelement. B: in één richting gebogen schaalelement.
C: in twee richtingen gebogen schaalelement.

Met deze wijsheid gewapend zullen we nu enkele vormen van slakkehuisen vergelijken. In principe voldoet een rechte of zwak gekromde, al of niet enigszins conische buis, zoals we die bv. van Scaphopoda (stoottandjes, géen Gastropoda!) kennen, aan de eisen 1 t/m 3. Predatoren als krabben, vissen e.d. hebben aan zo'n buis echter uitstekend houvast. Ook aan eis 5 is niet optimaal voldaan, omdat de kromming nagenoeg uitsluitend in één vlak ligt. Voorts zijn de variatiemogelijkheden tamelijk beperkt.

Oprollen van de buis tot een vlakke spiraal geeft al een aanmerkelijke verbetering. Toch geeft ook zo'n platte schijf een predator nog goed houvast. Bovendien zijn de flanken van de laatste winding, die juist het gemakkelijkste aangrijpingspunt voor een eventuele predator vormen, nog overwegend in één vlak gebogen, en dus betrekkelijk kwetsbaar. De variatiemogelijkheden blijven tamelijk beperkt.

✓ Aanpassing aan diverse

Er kan weinig twijfel aan zijn dat het conispirale huis juist wat de eisen 4, t/m 6 betreft een belangrijke verbetering geeft, zonder dat daar bijzondere nadelen tegenover staan. Kegelvormige en bolvormige schelpen (zoals die bij *Natica* voorkomen) bieden een predator een minimum aan houvast. De laatste winding kan op een kleine diameter liggen, en daardoor sterker gekromd zijn. Aan één zijde van de schelp worden de zwakke flanken beschermd door de spira. De inwendige spilstructuur maakt de schelp beduidend sterker dan gelijkvormige schelpen die die structuur missen. De variatiemogelijkheden zijn enorm, temeer omdat vlakgewonden, kegelvormige of buisvormige schelpen als limietgeval van de conispirale schelp kunnen worden opgevat. Kortom, de praktische en universele bruikbaarheid van het constructieprincipe van de conispirale schelp bood de slak belangrijke voordelen, waar vrijwel geen nadelen tegenover stonden. Zp bezien was de conispirale schelp een logische stap in de evolutie. Het kan zijn dat de eenzijdige reductie van een aantal dubbel uitgevoerde organen de prijs was die daarvoor betaald moest worden. Maar het is even goed denkbaar, en in mijn ogen waarschijnlijker, dat de uitstekende bescherming die de conispirale schelp bood een dubbele uitvoering van die organen gewoon overbodig maakte.

De vraag rijst nu, of er een oorzakelijk verband is tussen de conispirale schelpvorm en het verschijnsel "torsie". Op grond van aan fossiele schelpen ontleende argumenten verdedigt prof. Lever allereerst de stelling dat, vóór de komst van de conispirale schelp, de schelp exogastrisch werd gedragen, dat is met de windingen boven de kop, zoals getekend in fig. 3. De vraag naar een eventueel oorzakelijk verband tussen de conispirale schelp en de torsie beantwoordt hij daarna als volgt:

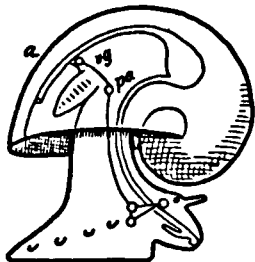


Fig. 3. Exogastrisch gedragen schelp.

"Conispirale schelp, torsie, torsie-richting, rechtsgewondenheid"

"Een conispirale schelp kan uit een symmetrisch gewonden schelp ontstaan door een reductie in omvang en groei van één der helften. Wanneer dit geschiedt heeft de exogastrische schelp de neiging naar de andere zijde over te hellen. Indien dit proces doorzet begint de etage te draaien en komt pas weer in evenwicht na een, nu zinvolle torsie van 180°. De adaptieve waarde van de conispirale schelp in de getijdenzone levert dus mogelijk de primaire verklaring van het succes van de getordeerde Gastropoda.

In principe zou de op deze wijze veroorzaakte torsie zowel met de klok mee als tegen de klok in hebben kunnen plaats vinden. De richting was afhankelijk van de schelpzijde die reduceerde. Het is echter goed denkbaar dat de gewijzigde schelpvorm samenhang met het optreden van een asymmetrie van organen van de etage. Bij de recente Pleurotomariacea zijn sommige van deze organen - kieuwen, hart, hypobranchiale klieren, osphradia - aan weerszijden even sterk ontwikkeld. De middendarmklier is rechts omvangrijker dan links. Voor de nieren geldt hetzelfde, maar bij de Neritacea is de linker nier groter dan de rechter. Een zeer uitgesproken asymmetrie vertoont het geslachtsorgaan. Het is het enige orgaan van de etage dat bij alle recente Gastropoda (van de Pleurotomariacea tot de Pulmonata) uitsluitend ongepaard voorkomt en steeds

via de rechterzijde (in principe via de rechter nier) vooraan naar buiten afvoert. Dit alles wijst er op dat er bij de Gastropoda een duidelijke tendens tot reductie van de linker componenten van de etage bestaat (bij de hogere Gastropoda heeft deze tendens zich voortgezet in veel verder gaande reducties van linker organen - hart, kieuwen, enz.). Deze lagen voor de torsie rechts.

Wanneer reductie van de oorspronkelijke rechter zijde van de etage als eerste is opgetreden, volgt daaruit de richting van de torsie (links zwaarder: tegen de klok in) en tevens in belangrijke mate die van de conispirale schelp (overheersing van linkse - na torsie rechtse - groei: rechtsgewonden)."

Naar mijn mening is ook over dit onderwerp nog wel iets meer te zeggen. Op de eerste plaats heb ik persoonlijk nogal wat moeite mij voor te stellen hoe reducties van een vlakke spiraal een conispiraal zouden kunnen maken. Daarom ben ik geneigd de conispirale schelp veel meer te zien als een in een ruimtelijke spiraal in plaats van een vlakke spiraal gewonden conische buis. Deze zienswijze heeft het voordeel dat men gemakkelijk kan inzien dat er een zeer direct verband is tussen een conispirale schelp en torsie. Wil men van een rechte buis een planspirale schelp maken, dan dient men de buis alleen maar te buigen (reductie van de toekomstige binnenzijde van de windingen). Bij een conispirale schelp is deze buiging nog wat verder doorgevoerd, en zijn bovendien de windingen niet naast elkaar, maar onder elkaar geplaatst. Dit laatste kan alleen bereikt worden door torsie (wringing) van de buis, zoals getoond in fig. 4.

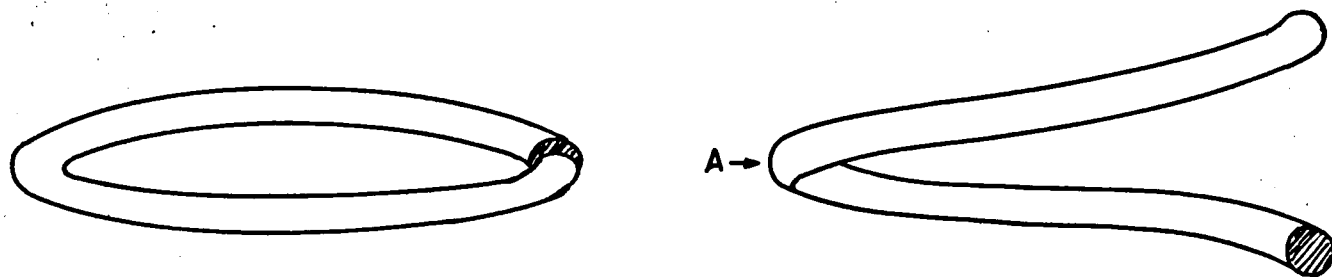


Fig. 4. Een ruimtelijke spiraal komt tot stand door buigen (linker figuur) en tordenen (rechter figuur) van de draad of buis.

Wie het moeilijk vindt dit in te zien kan een stukje gevlochten koord oprollen in de vorm van een planspiraal slakkenhuis. Hij zal makkelijk kunnen vaststellen dat het koord daartoe alleen maar gebogen behoeft te worden. Als hij het uiteinde vasthoudt en de apex (schelptop) optilt tot het koord min of meer strak staat, zal hij zien dat het nu wél getordeerd is. Torsie waarbij het koord conform rechtse schroefdraad¹⁾ wordt gewrongen zal ik rechts noemen.²⁾ De in fig. 1 getoonde torsie is derhalve rechts. Zoals men met het koordje gemakkelijk kan vaststellen, is de torsie die nodig is om van een vlakke spiraal een rechtsgewonden schelp te maken, eveneens rechts. Uit eenvoudige berekeningen volgt dat de torsie welke de conispirale schelpvorm onverbrekkelijk met zich meebrengt, bij navelloze schelpen met cirkelvormige

mondopening ongeveer 110° per winding bedraagt. Veel grotere waarden zijn bij normale schelpen niet te verwachten, wel kleinere. Deze "natuurlijke" torsie is dus veel te weinig om de door prof. Lever bedoelde "lokale" torsie te verklaren. Wel is het zo dat de natuurlijke en de lokale torsie gewoonlijk³⁾ gelijk gericht zijn, zodat het denkbaar is dat de eerste althans iets aan de tweede bijdraagt. Er moet echter een reden zijn waarom de lokale torsie zoveel sterker is dan de natuurlijke. Het spreekt mij wel aan die reden te zoeken in de al door prof. Lever aangeduide richting, namelijk in een van huis uit niet al te gunstige stand van de zojuist tot ontwikkeling gekomen conispirale schelp. Als met wat extra torsie een betere stand bereikbaar was, zal die op den duur zeker gerealiseerd zijn. Voor lange slanke schelpen lijkt de gunstigste stand een ietsje schuin rechts naar achteren (evenals prof. Lever spreek ik uitsluitend over rechts orthostrophe dieren), hetgeen overeenkomt met een lokale torsie van zo'n 100° . De gunstigste stand van tamelijk vlak gewonden schelpen lijkt bereikt te worden bij een lokale torsie van tegen de 180° . Alles gerekend vanuit een oorspronkelijk exogastrische stand van de schelp. Of het hier genoemde lagere cijfer voor slanke schelpen ook enigszins klopt met de aan de weke delen waargenomen torsie, is mij niet bekend.

- 1) Let wel, het gaat hier niet om de ruimtelijke spiraal die het koord aanneemt, maar om de "inwendige" wringing die elk stukje van het koord "voelt".
- 2) Het is mij niet bekend of hierover vaste afspraken bestaan. Daarom geldt deze definitie slechts voor "hier en nu".
- 3) Alleen in de zeldzame gevallen dat een dier met rechtse torsie linksgewonden is, of omgekeerd, is dit niet het geval.

LITERATUUR:

LEVER, J., 1978. Het ontstaan van de klasse Gastropoda (Mollusca) de meest asymmetrische dieren.- Problemen achter de indeling van het dierenrijk, red. Dr. A.C. van Bruggen: 61 - 78. Rotterdam.