HET GRAVEN DOOR TWEEKLEPPIGE WEEKDIEREN IN ZACHTE SUBSTRATEN

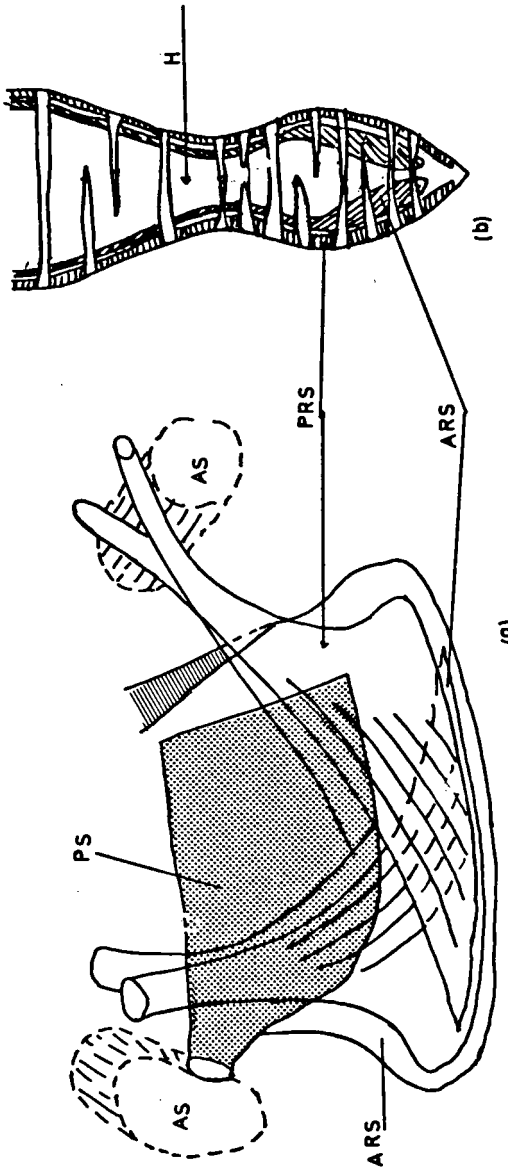
door

Egge Knol

Inleiding

Sinds het overzicht van Morton in 1964, is de kennis over het graven in zachte substraten door tweekleppige weekdieren (Bivalvia) sterk toegenomen. Nieuwe electronische technieken (Hoggarth & Trueman, 1967) stelden onderzoekers, met name de Britten Trueman en Ansell, in staat nauwkeurige waarnemingen te doen aan het graafproces. De Amerikaanse geoloog Stanley onderzocht vooral de relatie tussen de schelpvorm en het graven.

De nieuwe technieken welke in de jaren zestig werden ontwikkeld, werken vooral met drukwaarnemingen binnen en buiten de schelpen. Het



Figuur 1

Schematisch overzicht van de voetspieren van het nonnetje, Macoma balthica. a) driedimensionale lengtedoorsnede; b) dwarsdoorsnede door het midden van de voet. AS is Adductorspier; PS is Protractor spier; ARS is Anterior Retractor spier; PRS is Posterior Retractor spier; H is Haemocoel. In b) zijn de transversale spieren in wit aangegeven. Naar Trueman et al. 1966a fig. 1.

meten van de weerstand tussen twee dunne electroden op de beide schelphelften gaf informatie over de variërende afstanden tussen de schelpkleppen. Deze waarnemingen werden aangevuld met myografische metingen en, soms gefilmde, directe observaties. Zo kon een duidelijk beeld van het graafmechanisme bij bivalven worden gevormd, maar ook dat van andere gravende 'soft-bodied animals' zoals wormen, slakken en zeeanemonen.

De wijze waarop tweekleppigen zich in zachte substraten ingraven is vrij uniform. Zij past goed in het algemene beeld van gravende 'soft-bodied animals' (Truman & Ansell, 1969; Trueman, 1975). Kort samengevat komt dat op het volgende neer: het achterste deel van het dier zet zich vast en het voorste strekt zich. Vervolgens zet het voorste deel zich vast en wordt het achterste deel naar voren getrokken. Hierbij worden de schelpen als het achterste deel van het dier beschouwd, en de voet als het voorste.

Voor een goed begrip van het graven door bivalven eerst iets over de anatomie van de bij het graven betrokken spieren. Figuur 1 geeft als voorbeeld het nonnetje, Macoma balthica (L., 1758). Daarin zijn allereerst de twee adductor- of sluitspieren, anterior en posterior, te zien, die de beide schelphelften naar elkaar bewegen (sluiten). Het ligament, dat bestaat uit een veerkrachtige band van conchioline vezels, zit boven het scharnierpunt van de beide schelpen (slot). De veerkracht van het ligament opent de schelpen wanneer de sluitspieren ontspannen. Verder zijn in figuur 1 te zien de anterior en posterior retractorspieren, welke bij het graven de schelp met het dier over de voet trekken. Voorts is er een zwakke protractorspier, die wellicht meehelpt de voet te verlengen bij de penetraties in het sediment, maar waarvan de functie verder onduidelijk is. De verlenging van de voet wordt voornamelijk veroorzaakt door transversale (dwarsgeplaatste) spieren.

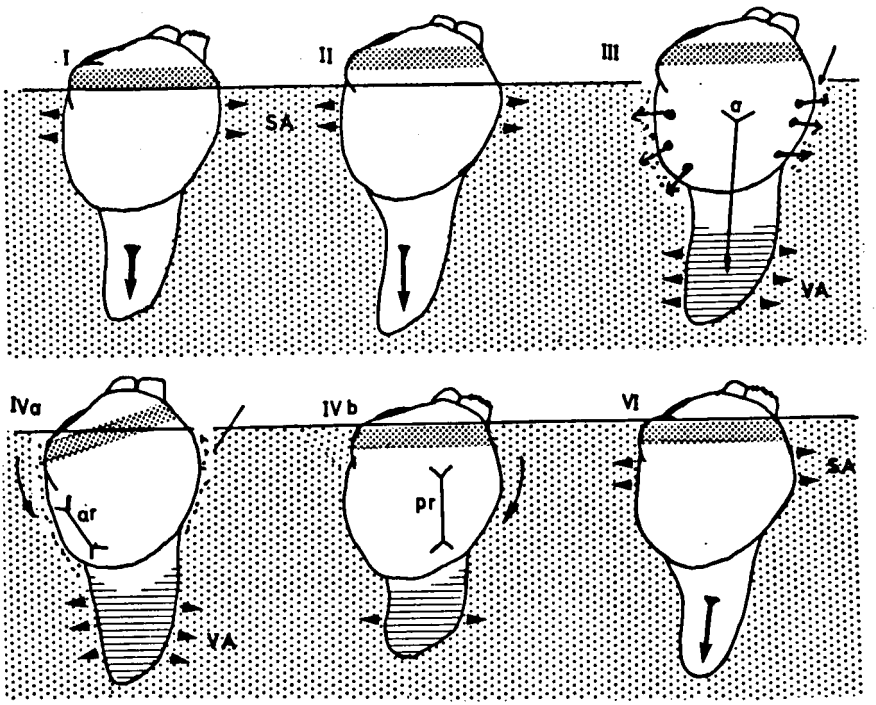
Het algemeen beeld van een gravende tweekleppige

Hierbij zijn drie aspecten, te weten het schelpanker, het 'probing' en het voetanker. Door de schelpen uit te zetten, fixeert het dier zich in het substraat. Vanuit dit schelpanker probeert de voet in het onderliggende sediment door te dringen: het 'probing'. Dit is een engels woord voor de beweging waarbij de voet zich strekt, gedeeltelijk in het substraat dringt en zich weer terugtrekt. Wanneer de voet ver genoeg is uitgestoken, wordt door opzwelling een voetanker gevormd. Doordat de schelpen dan weer gesloten zijn, is de verankering door de schelpen opgeheven en kan het lichaam door de lengtespieren in de voet naar het voetanker worden getrokken. Daarna wordt het schelpanker weer 'gezet' en begint een nieuwe cyclus. Wanneer het dier op het sediment ligt, is er geen sprake van een schelpanker voor dit graafproces. Alleen het gewicht van het dier kan dan de reactiekrachten opvangen die optreden wanneer de voet het substraat binnendringt.

Het graven van bivalven vindt plaats door een aantal graafcycli, waarvan hierboven een samenvatting is gegeven. Een cyclus kan in zes stappen worden onderverdeeld, die hieronder zijn beschreven (fig. 2, p. 83). De beschrijving begint vanuit het schelpanker.

Stap 1: Er vindt 'probing' plaats door de voet, die eindigt met de 'major probe'. De voetbewegingen zijn mogelijk doordat de schelp als anker fungeert en zo een deel van het dier vastzet. Bij de 'major probe' kan dit schelpanker soms maar net genoeg houvast geven: de schelp wordt dan daarbij soms iets omhoog geduwd.

Stap 2: De siphonen sluiten zich om te voorkomen dat bij het volgende stadium daardoor water ontsnapt.



Figuur 2

Overzicht van het graven door een tweekleppige in het zand, in verschillende stappen van de graafcyclus (I-VI). De band op de klep geeft de beweging ten opzichte van het zand aan. Het gearceerde deel van de voet en de zwarte driehoekjes geven het voetanker (VA) aan, het schelpanker (SA) wordt aangegeven door zwarte driehoekjes. De dikke pijl geeft de 'probing' aan van de voet. De dunne pijl met a de adductie van de kleppen, waarbij de vloeistofdruk in de haemocoel, vooral in de voet, toeneemt en water uit de kleppen ontsnapt (kleine pijltjes). De dubbele pijl met ar, dan wel pr geeft de contractie van de anteriore en posteriore retractorspier aan, de kromme pijl de beweging van de schelp. Zie ook de tekst. Naar Trueman, 1968d, fig. 3.

Stap 3: De sluitspieren trekken zich samen waardoor de kleppen (gedeeltelijk) sluiten. Dit heeft twee gevolgen. Allereerst neemt hierdoor het dier minder ruimte in. Voorts gaat de vloeistofdruk zowel in de mantelholte als in de haemocoel in de voet sterk omhoog. Onder de haemocoel in de voet worden de ruimten met bloed verstaan tussen de voetarterie en de voetvene. Deze drukverhoging, met name in de haemocoel, doet de voet opzwellen zodat er een verankering van de voet in het substraat ontstaat: het voetanker. Door de verhoogde druk in de mantelholte spuit een deel van het water bij de randen weg.

Stap 4: De retractorspieren in de voet trekken zich samen: eerst de anterior en dan de posterior retractorspier. Deze trekken de schelpen met het dier over de voet naar beneden. Hierbij is alleen het proximale gedeelte van deze beide spieren betrokken, zodat het voetanker niet in gevaar komt. Doordat de twee retractorspieren na elkaar samentrekken ontstaat er een schommelende beweging in het mediane vlak. Deze 'rocking movement' bevordert bij veel schelpen het graven. Hierover later meer. De siphonen openen zich bij of vlak voor het einde van de retractie.

Stap 5: De sluitspieren van de schelpen ontspannen zich. Door de veerkracht van het ligament gaan de kleppen uiteen en vormen zo het schelpanker. De vloeistofdruk in de mantelholte en haemocoel neemt af. De gezwollen voet slinkt en de voet fungeert niet meer als anker.

Stap 6: Dit laatste stadium wordt wel aangeduid als rustfase. Terwijl het dier vastzit met het schelpanker, verlengt de voet zich en doordringt een aantal malen het substraat om te proberen een volgend goed voetanker te verkrijgen: 'probing'. De duur van deze fase hangt af van het succes van de voet om weer een 'major probe' te maken.

Het schelpanker

De mate en snelheid waarmee de voet nieuwe pogingen kan doen om het substraat in te dringen is afhankelijk van het houvast van het schelpanker. Zolang de schelp nog op het oppervlak ligt, is er nauwelijks sprake van een schelpanker. Dan is het voornamelijk het gewicht van het schelpdier dat bepalend is voor de weerstand van het dier op het substraat (Trueman, 1968 b, c, d). Bij een ingegraven schelpdier is het schelpanker vooral afhankelijk van de veerkracht van het ligament. Dit ligament is de antagonist van de sluitspieren.

Er spelen verschillende factoren een rol bij de effectiviteit van het graven (bv. gemeten als graafsnelheid). Eén ervan is het verschil in veerkracht van het ligament bij de onderscheidene soorten. Soorten met een sterk ligament zoals platschelpen (Tellinidae) of scheermessen (Solenidae) graven snel (Trueman, 1967; Trueman et al. 1966a). Glycymeris, een soort met een zwak ligament, graaft langzaam (Ansell & Trueman, 1968). Is de tegendruk van het substraat zo groot dat het ligament de kleppen niet voldoende kan doen gapen, dan kunnen door middel van een sterke hydrostatische druk, veroorzaakt door het intrekken van de siphonen en/of de voet, de kleppen verder uit elkaar worden geduwd. Nadat de kleppen verder uit elkaar geduwd zijn, is het ligament sterk genoeg om de helften zo te houden en kunnen siphonen of voet zich weer strekken. Dit is aangetoond bij kokkels, Cardium edule (Trueman et al,, 1966a) en strandgapers, Mya arenaria (Trueman, 1966b).

Het voetanker

Een groot oppervlak van de voet en/of een groot volume bij het opzwellen ervan, draagt natuurlijk bij tot een sterk voetanker. Boven-

dien ontstaat er door de trekkracht van de retractorspieren in de voet een zuigkracht tussen het voetoppervlak en het substraat, die het voetanker versterkt (Trueman et al., 1966a). De opzwelling van de voet door de verhoogde druk in de haemocoel is echter het belangrijkste element van het voetanker.

Primitieve bivalven, zoals Nucula en Glycymeris hebben een gespleten uiteinde van de voet. Bij adductie gaan de twee delen uit elkaar staan (Ansell & Trueman, 1968). Bij de scheermessen, bv. Ensis, zwelt bij adductie de voet op tot een bol (Fraenkel, 1927; Trueman, 1967). Bij de Tellinidae heeft de bijlvormige dunne voet een groot oppervlak. Het houvast van het voetanker kan worden versterkt door de productie van mucus, waardoor de voet steviger aan het substraat hecht.

De antagonistische relatie tussen vloeistofdruk en spierwerking

Reeds in het algemene beeld van de gravende bivalven werd aangegeven dat een samenspel tussen vloeistofdruk en schelpspieren verantwoordelijk is voor het graven. Door het sluiten van de kleppen terwijl de siphonen gesloten zijn, ontstaat er een hoge druk in de mantelholte en de haemocoel. De hoge vloeistofdruk in de mantelholte versterkt die in de haemocoel. Dit komt vooral voor bij soorten waarbij de mantelplooien grotendeels gefuseerd zijn.

De door de adductie van de schelpkleppen ontstane druk in de haemocoel van de voet, doet met name het distale deel van de voet zwellen, zodat er een voetanker ontstaat. Daarnaast zorgt deze druk dat de retractiespieren zich strekken. Doordat bij de mantelrand water kan ontsnappen, daalt langzaam de druk in de mantelholte. De hoge bloeddruk in de haemocoel blijft echter gehandhaafd door de druk van de schelpkleppen op de voet, die voorkomt dat bloed uit de voet stroomt. Bovendien verkleint de haemocoel door de dikker wordende samentrekkende retractorspieren. Transversale en de soms ook voorkomende circulaire spieren in de voet helpen eveneens de bloeddruk op peil te houden. In Glycymeris is dit effect van de transversale spieren aangetoond (Ansell & Trueman, 1968).

Bij soorten zonder gefuseerde mantelplooien neemt de hydrostatische druk in de mantelholte vrij snel af, doordat veel water tussen de kleppen wegloopt. Er bestaat dan de kans dat de relatief hoge bloeddruk in de haemocoel ook in de rest van het bloedvaatstelsel gaat heersen. Met name in de kieuwen kan dat erg gevaarlijk zijn. Een klep aan het einde van de voetvene, de zogenaamde klep van Keber, kan bij hoge druk in de voet deze voetvene afsluiten. Behalve dat dit meehelpt de druk in de voet op peil te houden, beschermt het zo ook de rest van het schelpdier tegen een te hoge bloeddruk.

Bij volwassen diepe gravers zoals strandgapers, Mya arenaria, is een kleine voet aanwezig. Wanneer deze dieren uitgegraven worden kunnen ze zich meestal niet weer ingraven. Op die leeftijd gaan ze niet zozeer door graafbewegingen naar beneden, maar zakken ze door hun gewicht, geholpen door de nog te bespreken 'rocking movement', naar beneden (Trueman, 1964: 1966a). Het antagonisme tussen vloeistofdruk en spieren kan bij borende tweekleppigen ook een belangrijke rol spelen (Nair & Ansell, 1968a).

De bloeddruk in de voet van bivalven kan behoorlijk hoog worden. Enige voorbeelden: in de voet van Ensis 50 cm, in de voet van Anodonta 40 cm en in de voet van Donax ca 20-30 cm waterdruk (Trueman et al. 1966a).

Het effect van het substraat en van de schelpgrootte op het graven

Het substraat is van invloed op de snelheid van het graven. De schelpvorm speelt daar op in. Elk type substraat heeft zo zijn eigen vorm van schelpen.

In grof, als regel los, substraat, dringt het schelpdier makkelijk door, maar de voet vindt minder makkelijk een goed houvast. In fijn, als regel compact, substraat dringt de schelp moeilijk door, maar de voet vindt snel een goed houvast. In zeer fijn substraat, slib, dringt de schelp weer makkelijker door, en dreigt zelfs weg te zinken. De voet vindt er echter ternauwernood houvast.

Het is gebleken dat grote schelpen moeilijker in het substraat doordringen dan kleine. Dit is bestudeeerd bij twee soorten Mactra, te weten Mactra corallina en Mactra glauca. De laatste soort is driemaal zo groot als de eerste. Verder verschillen ze weinig. De graaftijd van Mactra glauca is vier maal zolang als die van de kleinere M. corallina. Maar het aantal graafcycli is half zo groot. M. corallina doorloopt in minder tijd veel meer graafcycli. M. corallina legt per cyclus dus veel minder grote afstanden af. De tijdverlenging bij M. glauca is vooral het gevolg van meer 'probing' (Trueman, 1968c). Per cyclus legt M. glauca grote afstanden af. Het feit dat kleine schelpen veel kleine stapjes snel achter elkaar maken, en grote schelpen in relatief grote, maar tijdrovende, stappen graven werd door andere waarnemingen reeds gesuggereerd (Ansell & Trueman, 1967; Trueman et al. 1966a).

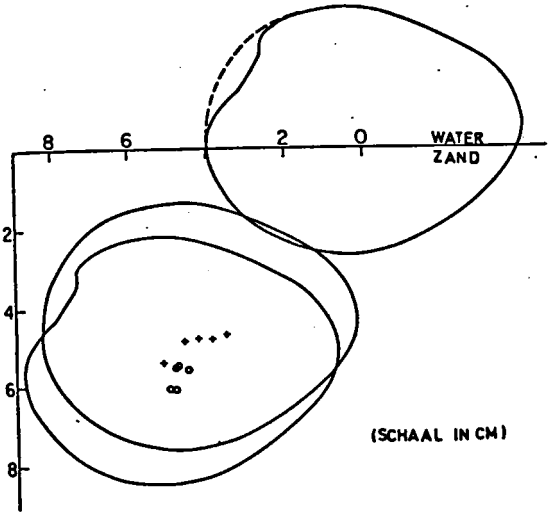
De invloed van de schelpvorm en sculptuur op het graven

Proeven waarbij lege schelpdoubletten in de natuurlijke graafrichting met behulp van gewichtjes in het substraat penetreerden gaven inzicht in het effect van de schelpvorm. Daarbij bleek dat het doordringen makkelijker ging óf naarmate de schelpen platter zijn, óf naarmate de schelpen langwerpiger zijn, waarbij in het laatste geval de graafrichting in de lengteas van de schelp moet zijn (Nair & Ansell, 1968b). Een spectaculair voorbeeld van het laatste zijn de scheermessen, Ensis, die erg snel graven (Nair & Ansell, 1968b; Trueman, 1967).

De grootste opening bij een gapende schelp is het verst van het ligament verwijderd. De meeste schelpen zijn langer dan hoog. Het graven gaat sneller als de voet in de lengterichting van de schelp is gericht. Daartoe moet de voet bij veel schelpen dichter bij het ligament de schelp verlaten. Om toch voldoende ruimte te krijgen zonder dat de schelp erg sterk gaat gapen, wijken bij die schelpen de randen ter hoogte van de voet uiteen. Een duidelijk voorbeeld zijn de scheermessen. Een andere mogelijkheid om de voet in de lengterichting van de schelp gericht te krijgen is met behulp van een L-vormige voet bij Cardium of een T-vormige voet bij Trigonia (Stanley, 1970; 1977).

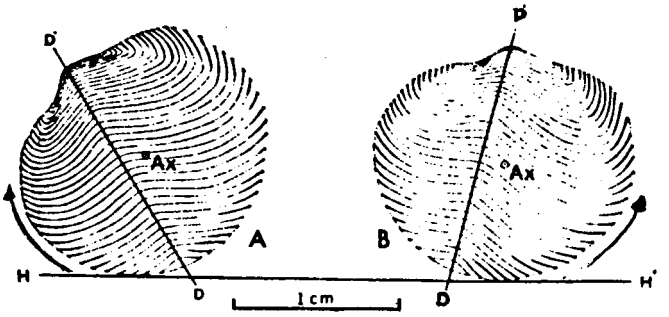
Veel bivalven gebruiken de zogenaamde 'rocking movement' om het graven te versnellen. Doordat eerst de anteriore en dan de posteriore retractorspier contraheert, ontstaat er een schommelende beweging in het mediane vlak. Het anteriore deel van het schelpdier gaat eerst naar beneden, daarna het posteriore deel. Het is aangetoond dat bij verlenging van de schelp, zoals bijvoorbeeld bij scheermessen, de 'rocking movement' afneemt (Stanley, 1970). De vroeger geopperde idee dat bolle schelpen meer 'rocking movement' vertoonden is onjuist gebleken (Stanley, 1970). Bij sommige soorten uit de familie Mactridae, schelpen met een min of meer driehoekige vorm, vindt per graafcyclus de voor en achterwaartse beweging tweemaal plaats. De tweede 'rocking movement' versterkt het graven echter minder dan de eerste (Trueman, 1968c).

Bij de 'rocking movement' kan de lunula een rol spelen. De functie van dit deel van de schelp is lang onbekend gebleven (Carter, 1967). De lunula is een door sculptuur of kleur scherp begrensd veldje voor de top, dat bij sommige bivalven in een of beide kleppen aanwezig is (Tebble, 1966). Bij een gesloten doublet ogen de twee maanvormige lunulae vaak als een nootvormig veldje. Het gevolg is een stompe kant vóór bovenaan het doublet. Omdat het draaipunt van de schelpen bij contractie van de anteriore pedale retractoren, achter dat van de posteriore voetspieren



Figuur 3

De voortgang bij het simuleren van het graven na 25 graafcycli bij een veranderd en een onveranderd doublet van de Mercenaria mercenaria in een proefopstelling in zand. Met beide is de proef vijf maal gedaan. De kruisjes zijn de veranderde en de cirkeltjes de onveranderde doubletten. De omtrek geeft de gemiddelde positie aan. Naar Stanley, 1975, fig. 7.



Figuur 4

Het mechanisme waarmee de kepervormige ribben van Divaricella quadrisulcata het graven helpen. A geeft de maximale voorwaartse rotatie. B geeft de uitgangspositie van waaruit de voorwaartse beweging begint. Ax is de rotatieas; lijn DD' deelt het anteriore en posteriore deel van de ribben. De pijlen geven de hoek en richting van de roterende beweging van elke positie. Naar Stanley, 1969, fig. 1

ligt, gaat de schelp naar beneden. Proeven met een grote Amerikaanse venusschelp, Mercenaria mercenaria, waarbij onbewerkte schelpen vergeleken werden met die waarbij het stompe gedeelte rond was gemaakt, toonden aan dat de rondgemaakte schelpen minder diep kwamen in een gelijk aantal graafcycli (zie fig. 3). De lunula hindert de neerwaartse beweging bij de anteriore retractie niet. Bij de posteriore retractie heeft het anteriore deel van de schelp de neiging weer omhoog te gaan. Door de stompe lunula wordt deze neiging onderdrukt. Bij de venusschelpen met een weggemaakte lunula werd deze omhooggaande neiging niet onderdrukt en de schelpen kwamen per cyclus minder diep (fig. 3; Stanley, 1975). Opvallend is dat in de familie van de platschelpen, Tellinidae, de lunula in de rechterklep minder duidelijk is (Carter, 1967). Deze schelpen liggen aan het eind van de graafperiode op hun linkerklep (Holme, 1961). De asymmetrie in de lunula zou met deze eindpositie in verband kunnen worden gebracht.

Veel tweekleppigen zijn voorzien van ribben en soms ook uitsteeksels. Twee functies van deze sculptuur zijn de laatste jaren aangetoond, te weten, het versterken van het effect van de 'rocking movement' en het verminderen van de uitspoelende werking van waterstromen.

Naast de concentrische en radiale sculptuur is er ook asymmetrische sculptuur bekend. Een erg mooi voorbeeld wordt gevormd door de keper-vormige ribben op de Amerikaanse soort Divaricella quadrisulcata. Op dwarsdoorsnede gezien is de onderzijde van de rib vlak oplopend en de bovenzijde steil. Bij een beweging naar beneden hinderen de ribben niet. Maar bij een beweging omhoog wel. Het keper-vormig patroon (een keper is een omgekeerde V) heeft tot gevolg dat zowel voor de anteriore als voor de posteriore beweging de ribben in de meest gunstige stand staan (zie fig. 4; Stanley, 1969; 1970). Het is waarschijnlijk dat het patroon op het van onze stranden bekende Eem-fossiel Lucinella divaricata een vergelijkbare functie heeft. Stanley heeft inmiddels voor verschillende andere, ten dele fossiele, soorten de bovenvermelde werking zowel van asymmetrische ribben (Stanley, 1969; 1970; 1977; 1981) als van knobbels (Stanley, 1977) aangetoond.

In onze streken is de rechtsgestreepte platschelp, Angulus fabulus een bekend voorbeeld met asymmetrische sculptuur. Bij deze dieren is alleen de rechterklep voorzien van schuine strepen. Wilson (1979) onderzocht deze strepen met behulp van de Scanning Electronen Microscoop. In zijn discussie verwerpt hij de mogelijkheid dat deze strepen het graven bevorderen. Hij stelt dat dan de rechterklep sneller zou moeten gaan dan de linker. Daardoor zou het dier plat op de rechterklep moeten komen liggen . De meeste Tellinidae, en ook onze rechtsgestreepte platschelp liggen echter op hun linkerklep (Holme, 1961). Ik betwijfel daarom dat de rechterklep sneller graaft. Wanneer de strepen enige weerstand bij de neerwaartse beweging zouden veroorzaken tegen het substraat, kon de rechterklep wel eens langzamer gaan dan de linker. Zo komt de schelp dan op de linkerklep te liggen. Proeven met levende dieren waarbij de strepen zijn weggemaakt, zouden hierover uitsluitsel kunnen geven.

Een andere functie van sculptuur op de schelp kan zijn, het verminderen van de kans op uitspoeling door de wervelingen rond de schelp te verminderen of door zandkorrels te vangen. Vroeger meende men dat ribben en uitsteeksels de schelp vast zetten in het substraat. Bij uitspoeling gaan zandkorrels echter eerder aan de rol dan schelpen, zodat het substraat om de ribben en uitsteeksels heen weggespoeld wordt. Stanley (1977, 1981) toonde aan dat de ribben, uitsteeksels en ook een puntige vorm van de schelp de wervelingen rond de schelp, en zo de kans op uitspoeling, verminderden. In erg onrustige omgeving helpen deze morphologische aanpassingen onvoldoende. De beste remedie is dan om een snelle graver te zijn, zodat bij uitspoeling het dier zich snel weer kan ingraven.

Erg langzaam gravende soorten, met name bij de primitieve bivalven, beëindigen soms het graafgebeuren met het aanleggen van enige byssusdraden, waarmee het dier zich vastzet aan steentjes en dergelijke, bv. Lyonsia norwegica of Trisidos yongei (Ansell, 1967b; Tevesz & Carter, 1979).

Het effect van waterspuiten

Een ander aspect dat het graven bevordert is het spuiten van water bij de mantelrand, een van de gevolgen van de verhoging van de druk in de mantelholte bij adductie van de schelpen. De waterstroom spuit aan de onderzijde van de schelp het zand weg. Het water wordt door de mantelplooien zo gestuurd dat het voor of opzij van de schelp werkzaam is en het houvast van het voetanker niet ondermijnt. De hoeveelheid weggespoten water varieert. Een kokkel van 1.6 cm lengte spoot 0.35 ml weg, een grote zwaardschede, Ensis arcuatus, (13 cm lang) 4,0 ml en de tere platschelp, Angulus tenuis (1.8 cm lang) 0.02 ml (Trueman et al., 1966b; Trueman, 1968d).

Coördinatie en stimulatie

Het samenspel dat tot het ingraven van tweekleppigen leidt vereist coördinatie. Veel is hierover nog niet bekend. Welke zintuiglijke prikkels een bivalve doen graven is evenmin duidelijk. Prior (1980) toonde aan dat het pedale ganglion in staat is graafbewegingen van de voet onafhankelijk van andere prikkels uit te voeren.

Trueman (1971; 1975) vond dat bij Donax het verwijderen van de uitstroomsipho, het buitenste deel van het ligament, of de cardinale slottanden, het graven niet veel hinderde. Het is waarschijnlijk dat proprioreceptoren in de voet en in de sipho informatie doorgeven aan het centrale zenuwstelsel. Verhoogde weerstand van het substraat verlengt de fase waarin de 'probing' plaats vindt. Informatie hierover moet vanuit de voet naar het centrale zenuwstelsel gaan. Bij snelgravende tropische soorten zaagjes (Donax) welke met het tij mee migreren, is aangetoond dat in de buurt op de grond stampen of het besprenkelen met water het graven bevordert.

Aangetoond is dat in een aquarium golfslag vier soorten stimuleerde om te graven, te weten de kokkel, Cardium edule, de strandgaper, Mya arenaria, de halfgeknotte strandschelp, Spisula subtruncata, en het nonnetje, Macoma balthica. Deze soorten leven in een biotoop met grote kans op verontrusting. Bij twee soorten Nucula verminderde het graven, als in aquaria golfslag werd opgewekt. Deze soorten leven in een biotoop met heel weinig kans op verontrusting (Breum, 1970).

De kennis over gravende bivalven komt van proeven waarbij levende dieren een groot aantal keren moesten graven of waarbij ze niet dieper konden graven omdat ze werden tegengehouden. Bij deze proeven is zelden vermoeidheid geconstateerd, zodat wordt aangenomen dat vermoeidheid bij het gewone graven geen rol speelt (Ansell, 1962; Breum, 1970). Daarbij komt dat tijdens de probing-fase een deel van het dier rust heeft.

Het uitgraven

Veel soorten zijn ook in staat zich uit het zand omhoog te graven wanneer er zand boven hen is afgezet. Dit uitgraven is eveneens een cyclisch proces. Bij kokkels begint het met het afsluiten van de siphonen. Vervolgens steekt de voet zich uit, en strekt zich. Omdat er geen schelpanker wordt gevormd duwt de voet de schelp omhoog. Vervolgens contraheren de retractorspieren, maar zonder voetanker trekken deze de voet omhoog, in plaats van de schelp naar beneden.

Daarna kan de cyclus opnieuw beginnen (Ansell, 1967a). Bij veel soorten is één cyclus genoeg (Ansell & Trevallion, 1969). Het zand vloeit direct terug onder de schelp zodat er voor volgende stappen voldoende steun is voor de voet.

In iets gewijzigde vorm worden deze uitgraafbewegingen bij veel bivalven gebruikt voor springbewegingen boven de bodem. Dit zijn dan vaak ontsnappingsreacties op prikkels van predatoren (Ansell, 1967; 1969; Trueman, 1971).

Dankzegging
Het bovenstaande verhaal werd op 23 februari 1984 als colloquium gehouden in het Zoölogisch Laboratorium (afd. Mariene Biologie) van de Rijksuniversiteit te Groningen onder verantwoordelijkheid van Dr. J.J. Videler. Drs P. Biezenaar begeleidde daarbij. Voor deze begeleiding en het kritisch doorlezen van dit stuk wil ik Pieter graag hartelijk danken.

LITERATUUR

ANSELL, A.D., 1962. Observations on burrowing in the Veneridae (Eulamellibranchia).- Biol. Bull. 123: 521-530.
ANSELL, A.D., 1967a. Leaping and other movements in some Cardiid bivalves.- Anim. Behav. 15: 421-426.
ANSELL, A.D., 1967b. Burrowing in Lyonsia norvegica (Gmelin) (Bivalvia: Lyonsiidae).- Proc. malac. Soc. Lond. 37: 387-393.
ANSELL, A.D., 1969. Leaping movements in the bivalvia.- Proc. malac. Soc. Lond. 38: 387-399.
ANSELL, A.D. & A. TREVALLION, 1969. Behaviour adaptations of intertidal molluscs from a tropical sandy beach.- J. exp. mar. Biol. Ecol. 4: 9-35.
ANSELL, A.D. & E.R. TRUEMAN, 1967. Burrowing in Mercenaria mercenaria (L.) (Bivalvia, Veneridae).- J. Exp. Biol. 46: 105-115.
ANSELL, A.D. & E.R. TRUEMAN, 1968. Observations on burrowing in Glycymeris glycymeris (L.) (Bivalvia,Arcacae).- J. exp. Biol. Ecol. 1: 65-75.
BREUM, O., 1970. Stimulation of burrowing activity by wave action in some marine bivalves.- Ophelia 8: 197-207.
CARTER, R.M., 1967. On the nature and definition of the lunule, escutcheon and corcelet in the bivalvia.- Proc. malac. Soc. Lond. 37: 243-263.
FRAENKEL, G., 1927. Die Grabbewegung der Soleniden.- Z. vergleich. Physiol. 6: 167-220.
HOGGARTH, K.R. & E.R. TRUEMAN, 1967. Techniques for recording the activity of aquatic invertebrates.- Nature 213: 1050-1051.
HOLME, N.A., 1961. Notes on the mode of life of the Tellinidae (Lamellibranchiata).- J. mar. biol. Ass. U.K. 41: 699-703.
MORTON, J.E., 1964. Locomotion. in: Wilbur, K.M. & C.M. Yonge, Physiology of Mollusca: 383-423. Academic Press, New York & London.
NAIR, N.B. & A.D. ANSELL, 1968a. The mechanism of boring in Zirphaea crispata (L.) (Bivalvia: Pholadidae).- Proc. roy. Soc. B. 170: 155-173.
NAIR, N.B. & A.D. ANSELL, 1968b. Characteristics of penetration of the substratum by some marine bivalve molluscs.- Proc. malac. Soc. Lond. 38: 179-197.
PRIOR, D.J. , 1980. A neural correlate of the probing phase of burrowing in the bivalve mollusc Spisula solidissima.- Comp. Biochem. Physiol. 66A: 659-665.
STANLEY, S.M., 1969. Bivalve mollusk burrowing aided by discordant shell ornamentation.- Science 166: 634-635.

STANLEY, S.M., 1970. Relation of shell form to life habits of the bivalvia (Mollusca).- Geol. Soc. Am. Memoir 125: 1-296.
STANLEY, S.M., 1975. Why clams have the shape they have: an experimental analysis of burrowing.- Paleobiology 1: 48-58.
STANLEY, S.M., 1977. Coadaption in the Trigoniidae a remarkable family of burrowing bivalves.- Paleontology. 20: 869-899, pl. 116-119.
STANLEY, S.M., 1981. Infaunal survival: alternative functions of shell ornamentation in the bivalvia (Mollusca).- Paleobiology 7: 384-393.
TEBBLE, N., 1966. British bivalve seashells. British Museum (N.H.), London.
TEVESZ, M.J.S. & J.G. CARTER, 1979. Form and function in Trisidos (Bivalvia) and a comparison with other burrowing arcoids.- Malacologia 19: 77-85.
TRUEMAN, E.R., 1964. Adaptive morphology in Paleoecological interpretation. in: Imbrie, J. & N. Newell, Approaches to Paleoecology: 45-74. John Wiley & Sons. New York-London-Sydney.
TRUEMAN, E.R., 1966a. Bivalve mollusks: Fluid dynamics of burrowing.- Science 152: 523-525.
TRUEMAN, E.R., 1966b. The fluid dynamics of the bivalve molluscs Mya and Margaritifera.- J. Exp. Biol. 45: 369-382.
TRUEMAN, E.R., 1967. The dynamics of burrowing in Ensis (Bivalvia).- Proc. roy. Soc. B. 166: 459-476.
TRUEMAN, E.R., 1968a. The locomotion of the freshwater clam Margaritifera margaritifera (Unionacea: Margaritanidae).- Malacologia 6: 401-410.
TRUEMAN, E.R., 1968c. A comparative account of the burrowing process of species of Mactra and of other bivalves.- Proc. mal. Soc. 38: 139-151.
TRUEMAN, E.R., 1968d. The burrowing activities of bivalves.- Symp. zool. Soc. Lond. 22: 167-186.
TRUEMAN, E.R., 1971. The control of burrowing and the migratory behaviour of Donax denticulatus (Bivalvia: Tellinacea).- J. Zool. Lond. 165: 453-469.
TRUEMAN, E.R., 1975. The locomotion of soft-bodied animals: Edward Arnold. London. 1-200.
TRUEMAN, E.R. & A.D. ANSELL, 1969. The mechanisms of burrowing into soft substrata by marine animals.- Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 7: 315-366. London.
TRUEMAN, E.R.,A.R. BRAND & P. DAVIS, 1966a. The dynamics of burrowing of some common littoral bivalves.- J. Exp. Biol. 44: 469-492.
TRUEMAN, E.R., A.R. BRAND & P. DAVIS, 1966b. The effect of substrate and shell shape on the burrowing of some common bivalves.- Proc. malac. Soc. Lond. 37: 97-109.
WILSON, J.G., 1979. What is the function of the shell ornamentation of Tellina fabula Gmelin?- Malacologia 18: 291-296.