

KOMT SCHELPPREPARATIE BIJ LANDESLAKKEN VAAK VOOR?

door

Gerhard C. Cadée

Sinds enige tijd besteed ik aandacht aan schelpreparatie bij gastropoden o.a. in de Waddenzee (Cadée, 1994). Slakken blijken hun schelp vaak weer te kunnen repareren als een predator er niet in is geslaagd door middel van het wegbreken van de mondrand bij het dier te komen.

Er is al vrij veel over dit onderwerp geschreven, lang niet alle literatuur over dit onderwerp heb ik gezien. Réaumur (1709) was de eerste die zich met schelpreparatie bezighield. Het lijkt me dat bij landslakken vooral het proces van schelpreparatie bestudeerd is (overzichten in Wilbur, 1964 en Watabe, 1983), waarbij *Helix pomatia* vaak als proefdier is gebruikt en de beschadiging door de experimentator zelf werd aangebracht (bijv. Saleuddin & Wilbur, 1969; Abolins-Krogis, 1968). Op de plaats van de beschadiging wordt eerst een organisch vliesje gevormd, waarop zich binnen enkele uren kalkkristallen afzetten, binnen 24 uur is een eerste kalklaagje afgezet. Bij mariene gastropoden is daarnaast ook meer aandacht besteed aan de oorzaak van schelpbeschadigingen in de natuur, die grotendeels blijken toe te schrijven aan mislukte pogingen van predatoren om de slak te consumeren. Het gaat in zee vnl. om krabben (zie overzichten in Vermeij, 1978, 1987, 1993).

Bij mariene gastropoden is bovendien onderzoek gedaan naar de frequentie waarmee gerepareerde schelpen voorkomen in een populatie, ook in het geologische verleden (Vermeij et al. 1981). Vermeij (1987, 1993) heeft op grond hiervan een theorie ontwikkeld over een soort "wapenwedloop" tussen krabben en mariene gastropoden: gastropoden (vooral in tropische zeeën en met name in de Pacifiche Oceaan) ontwikkelden sterke schelpen met krachtige ribbels, knobbels of stekels, een sterke mondrand en een nauwe, vaak getande mondopening. Dit alles om ervoor te zorgen dat krabben de schelp moeilijker kunnen kraken en moeilijker hun scharen in de mondopening kunnen krijgen om zo de schelp open te knippen. Krabben op hun beurt ontwikkelden steeds sterkere scharen om toch in staat te blijven deze schelpen open te breken. Het aardige van een dergelijke benadering is dat het functionele aspecten van schelpvormen en de evolutie daarin naar voren komen.

Voor landslakken heb ik nog geen kwantitatieve gegevens over het voorkomen van schelpreparatie gevonden, vandaar dit stukje met enkele kwantitatieve gegevens. Onder schelpreparatie versta ik niet ieder rafelig groeiijntje, maar een zich over diverse groeiijntjes uitstrekkende beschadiging van de schelp (zie figs. 1,2), die vaak enigszins onregelmatig weer is gerepareerd met nieuwe kalkafzetting. Geteld werden alleen schelpreparaties op de laatste winding, op oudere windingen komen ze ook wel voor, maar dan zijn ze grotendeels overdekt door latere windingen en daardoor minder goed zichtbaar.

De frequentie van schelpreparatie blijkt grote variatie te vertonen tussen de 4 soorten die ik bestudeerde (zie tabel). Voor de wijngaardslak, *Helix pomatia*, is het monster wat klein, het aantal gerepareerde schelpen is groot, ook Jeffreys (1862) geeft al op dat deze soort meer schelpreparatie vertoont dan andere soorten. De segrijnslak *Helix aspersa*, verzameld in eigen tuin, heeft een veel dunner schelp dan de wijngaardslak. Schelpreparatie kwam minder voor dan bij de wijngaardslak, hetgeen er op zou kunnen wijzen dat predatoren van segrijnslakken meestal met succes de schelp openbreken, of dat vergelijkbare niet-succesvolle predatoren als in Hongarije op Texel ontbreken. *Helicella obvia* vertoonde het hoogste percentage gerepareerde schelpen, bij *Zebrina detrita* was het percentage weer relatief laag.

Dit is natuurlijk niet meer dan een inleidend onderzoekje, dat op eenvoudige wijze valt uit te breiden. In ieder geval toont het aan dat schelpreparatie bij landslakken ook veelvuldig kan voorkomen. Interessant zou zijn na te gaan of verschillen zijn te relateren aan geografische breedte, zoals bij mariene gastropoden. Om vergelijking van verschillende soorten onderling mogelijk te maken is het waarschijnlijk ook beter naar reparatie per grootteklasse te kijken, zoals Vermeij et al. (1981) ook deden voor mariene gastropoden.

Welke predatoren zouden nu deze niet succesvolle aanslagen plegen? Wild & Lawson (1937) gaven al een overzicht van predatoren op landslakken. Vele malen heeft H.K. Mienis, ook in dit blad, gerapporteerd over predatoren van landslakken. Zo langzamerhand zou hij wel eens een meer up-to-date overzichtsartikel hierover kunnen schrijven. Landslakken worden door een aantal vogels, knaagdieren en loopkevers gegeten. Vogels als de zanglijster slaan de schelp van landslakken stuk op een steen ("aanbeeld"). Morris (1954) geeft hiervan een goede beschrijving: de schelp wordt met de snavel bij de mondrand beetgepakt en met enige krachtige slagen op een daarvoor uitgezochte steen kapot geslagen. De schelpen (van vnl. tuinslak en segrijnslak) breken open nabij de top die immers tegen de steen wordt geslagen, ook de columella breekt, waardoor de columellaspier, waarmee de slak zich terug kan trekken in de schelp, buiten werking wordt gesteld. Geen slak overleeft zo'n aanval van een zanglijster. Meestal is slechts een relatief kleine opening bij de top voldoende om de slak er geheel uit te halen en op te eten, de stevige mondrand van de schelp blijft intact. Uit maagonderzoek blijkt dat eksters een groot aantal soorten landslakken consumeren (overzicht in Mienis, 1992). Het lijkt me dat ook eksters meestal wel in staat zullen zijn een schelp te breken. Het is dus onwaarschijnlijk dat vogels als zanglijster en ekster de veroorzakers zijn van weer gerepareerde beschadigingen aan de mondrand van slakkehuizen.

Ook ratten en andere kleine knaagdieren zullen in de regel wel succesvolle predatoren zijn. In mijn tuin vind ik hele verzamelingen segrijn- en tuinslakken waarvan de top afgebroken is (zie fig. 3). Ik wijt dit aan een (bruine)rat: ze liggen veel in de nabijheid van een rattehol en komen goed overeen met afbeeldingen in Morris (1954) en Bang & Dahlstrom (1972) van door een rat geconsumeerde slakken. Ratten beginnen bij de top van de schelp te knagen en kunnen voor ze de laatste winding bereikt hebben het dier

er klaarblijkelijk al uithalen: je vindt meestal dat de laatste winding nog intact is. Volgens Morris (1954) lijken de door zanglijster gemaakte beschadigingen op door knaagdieren (ratten, grijze eekhoorn, konijn, diverse muizen) aangebrachte, alleen zijn de breukranden bij door knaagdieren geconsumeerde slakken onregelmatiger. Ook Wolda (1963) had geen probleem te onderscheiden of zanglijsters of ratten zijn tuinslakken hadden gegeten, hij gebruikte bovendien de plaats waar kapotte schelpen werden gevonden: nabij een "aanbeeld" van een zanglijster of in een rattegang. Ook knaagdieren vallen af als veronzijker van weer gerepareerde beschadigingen aan de mondrand van landslakkehuizen.

Mienis heeft enkele malen gerapporteerd over de loopkever *Carabus nemoralis* als predator op slakken (Mienis, 1984, 1989, 1992). Deze kever maakte volgens hem een 1-1.5 mm brede gleuf in de laatste winding (Mienis 1992) en consumeerde slechts tot 1 cm grote juveniele segrijnslakken (Mienis, 1989). Delkeskamp (1930) schrijft uitvoerig over de biologie van *Carabus nemoralis* en vermeldt ook slakken als hun voedsel, maar schrijft helaas niet of de slakkehuizen ook opengebroken worden met de kaken. Wel schrijft hij dat de kaken gebruikt worden om de prooi te verwonden en een verlamme vloeistof in te spuiten, waarna de prooi wordt leeggezogen. Het is mij nog niet gelukt afbeeldingen in de literatuur te vinden van door loopkevers opengebroken slakkehuizen. Wel las ik dat diverse soorten loopkevers slakken eten (Evans, 1975; Thiele, 1977), soms zonder de schelp te breken maar simpel door via de mondopening van de schelp naar binnen te dringen (Staphylinidae, glimwormen, larven van Carabiden). Greene (1975) vermeldt dat de meeste Carabiden die slakken eten de huisjes openbreken. Hij haalt ook Ingram (1950) aan die beschrijft dat *Calosoma* sp. geen moeite had de mondrand van juveniele slakken open te breken, maar de verstevigde mondrand van adulte slakken niet door kreeg: in dat geval werd alleen een deel van de voet van de slak gegeten. Hiermee zouden Carabide loopkevers dus wel eens de predatoren kunnen zijn die er niet altijd in slagen de schelp voldoende open te breken om de slak geheel te consumeren, waarna regeneratie van slak en schelp weer mogelijk is. Loopkevers spelen zo ten opzichte van landslakken dus misschien eenzelfde rol als krabben ten opzichte van mariene slakken.

Interessant is het om nu te zien dat net als bij de mariene gastropoden ook landslakken hun schelp proberen te wapenen tegen predatoren door een verdikte mondrand (bij bijvoorbeeld wijngaardslak, tuinslak, *Zebrina*), of een vernauwde en met tanden gewapende mondopening, zodat een loopkever en mogelijk andere predatoren er moeilijker in kunnen kruipen of hun kaken in zetten (bijvoorbeeld *Helicodonta obvoluta*, *Abida* spp., *Vertigo* spp., *Clausilia*). *Clausilia* vormt bovendien nog een sluitplaatje (*clausilium*): duidelijk een bescherming tegen binnendringen van kevers als de Staphylinidae en andere kleine insecten zoals Step (1945: p. 374) reeds schreef. Knobbels en stekels, bij mariene gastropoden een algemene bescherming tegen krabben, komen bij landslakken echter praktisch niet voor. Ook krachtige ribbels komen minder voor dan in zee (bijvoorbeeld bij *Discus rotundatus*). Waarschijnlijk kost het een landslak meer energie om aan de benodigde hoeveelheid kalk te komen dan een zeeslak. Bovendien kost het meeslepen van een zware dikke schelp op het land meer energie dan in het water.

Zou bij landslakken ook van een soort "bewapeningswedloop" met loopkevers gesproken kunnen worden, net zoals tussen krabben en mariene gastropoden? Dat is zeer wel mogelijk, Thiele (1977) ziet morfologische variatie en dus evolutie bij Carabide loopkevers vooral samenhangen met hun gespecialiseerde voedingswijze: de Cychrini zijn lang en smal en buigzaam, waardoor ze gemakkelijker slakkehuizen in kunnen kruipen. Naar het genus *Cychris* noemt men deze evolutielijn "cychrisatie". Schelpbrekende Carabide kevers als *Proceros* en *Mantichora* ontwikkelden tot grotere zwaardere kevers met een bredere kop. Naar het genus *Proceros* noemt men deze evolutielijn "procerisatie". *Carabus* en *Abax* behoren tot een groep van boorders die zowel levende als dode prooi eten. Zij produceren een gif om hun prooi te paralyseren. Ook grootte en gewicht spelen een belangrijke rol bij het overmeesteren van levende prooien. De vleugels zijn rudimentair geworden. Deze ontwikkeling heeft men "abacisatie" genoemd (Thiele, 1977).

De vraag in de titel kan bevestigend beantwoord worden: schelpreparatie komt veel voor bij landslakken, maar vertoont grote variatie van soort tot soort. De frequentie van gerepareerde schelpen is vergelijkbaar met die bij mariene gastropoden. In de Waddenzee vond ik bij wadslakje en alikruik gemiddeld zo'n 10% gerepareerde schelpen (Cadée, 1994). In tropische wateren loopt dit op tot gem. 40-60% (Vermeij et al. 1981; Vermeij, 1993).

Mocht iemand mij op literatuur opmerkzaam kunnen maken over predatoren en schelpreparatie bij landslakken, en over specifieke beschadigingen aan schelpen door predatoren, vooral loopkevers, dan houd ik mij aanbevolen.

Summary

Is shell repair frequent in landsnails? Some quantitative data are given on shell repair in land gastropods after an unsuccessful attack by a predator (probably Carabid groundbeetles). Frequency of shell repair in the last whorl varied from less than 10% in *Helix aspersa* from Texel and *Zebrina detrita* from Hungary, to approx. 40% in *Helix pomatia* and *Helicella obvia*, both from Hungary. It is suggested that shell structures like a narrow dentated mouth opening and a thickened aperture rim are defensive characters of the shell against small predators like groundbeetles, but it is unlikely that they will prevent predation by birds and small rodents. During evolution there might have been an "armsrace" on land between Carabid beetles and landsnails comparable to that in the sea between crabs and marine gastropods.

Literatuur

- Abolins-Krogis, A. 1968. Shell regeneration in *Helix pomatia* with special reference to the elementary calcifying particles. Symp. Zool. Soc. Lond. 22: 75-92.
- Bang, P. & P. Dahlstrom, 1972. Collins guide to animal tracks and signs. Collins, London, 239 pp.
- Cadée, G.C. 1994. Shell repair in gastropods of the Wadden Sea. Abstract, 64. Jahrestagung Paläont. Gesellschaft, 26-30 Sept. 1994, Budapest.

- Delkeskamp, K., 1930. Biologische Studien über *Carabus nemoralis* Müll. Z. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere, 19: 1-58.
- Evans, G., 1975. The life of beetles. George Allen & Unwin, London, 232 pp.
- Greene, A. 1975. Biology of five species of Cychrinae (Coleoptera: Carabidae) in the steppe region of Southeastern Washington (USA). *Melanderia* 19: 1-43.
- Ingram, W.M., 1950. Feeding of the beetle *Calosoma* on snails. *Nautilus*, 63: 142-143.
- Jeffreys, J.G. 1862. British Conchology, vol. I. Land and freshwater shells. Van Voorst, London, CXIV + 341 pp.
- Mienis, H.K. 1984. Een geval van predatie op *Helix aspersa* door *Carabus nemoralis*. C.B. Ned. Malac. Ver. 218: 1534.
- Mienis, H.K. 1989. Predatie op de Segrijnslak door een loopkever in Purmerend. *Ibid.* 249: 558.
- Mienis, H.K. 1992a. Predatie op *Candidula intersecta* door *Carabus nemoralis* in Den Helder. *Ibid.* 265: 963
- Mienis, H.K. 1992b. Een voorlopig overzicht van gevallen van predatie op land- en zoetwatermollusken door eksters. *Ibid.* 267: 1013-1016.
- Morris, D., 1954. The snail-eating behaviour of thrushes and blackbirds. *British Birds*, 47: 33-49.
- Réaumur, R. 1709. De la formation et de l'accroissement des coquilles des animaux tant terrestres qu'aquatiques, soit de mer, soit de rivière. *Mém. Acad. R. Sci. Paris*, 1709: 364-400.
- Saleuddin, A.S.M. & K.M. Wilbur, 1969. Shell regeneration in *Helix pomatia*. *Can. J. Zool.* 47: 51-53.
- Step, E., 1945. Shell life. F. Warne & Co, London, 443 pp.
- Thiele, H.-U. 1977. Carabid beetles in their environments. Springer-Verlag, Berlin, XVII + 369 pp.
- Vermeij, G.J. 1978. Biogeography and adaptation. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., XI + 332 pp.
- Vermeij, G.J. 1987. Evolution and escalation. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ. XV + 527 pp.
- Vermeij, G.J. 1993. A natural history of shells. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, VIII + 207 pp.
- Vermeij, G.J., D.E. Schindel & E. Zipser, 1981. Predation through geological time: evidence from gastropod shell repair. *Science* 214: 1024-1026.
- Watabe, N., 1983. Shell repair. In A.S.M. Saleuddin & K.M. Wilbur (eds.) *The Mollusca* vol. 4 Physiology part I; 289-316. Acad. Press, New York.
- Wilbur, K.M. 1964. Shell formation and regeneration. In: K.M. Wilbur & C.W. Yonge (eds.) *Physiology of Mollusca* I: 243-282. Acad. Press, New York.
- Wild, S.V. & A.K. Lawson, 1937. Enemies of the land and freshwater mollusca of the British Isles. *J. Conch.* 20: 351-361.
- Wolda, H. 1963. Natural populations of the polymorphic landsnail *Cepaea nemoralis* (L.). *Arch. Néerl. Zool.*, 15: 381-471.

Adres van de schrijver:
Waterweg 12
1791 LH Den Burg
Texel

soort	plaats	geen reparatie (n)	reparatie LW (n)	reparatie frequentie (%)
<i>Helix aspersa</i>	Texel	73	8	9.9
<i>Helix pomatia</i>	Tata (H)	9	5	35.7
<i>Helicella obvia</i>	Tata (H)	120	90	42.9
<i>Zebrina detrita</i>	Eger (H)	157	14	8.2

Tabel 1 Het voorkomen van schelpreparatie (in de laatste winding) bij 4 landslakkensoorten van 3 locaties (LW = laatste winding, H=Hongarije), verzameld op 29/30-9-94 (H) en 16-8-94 (Texel)

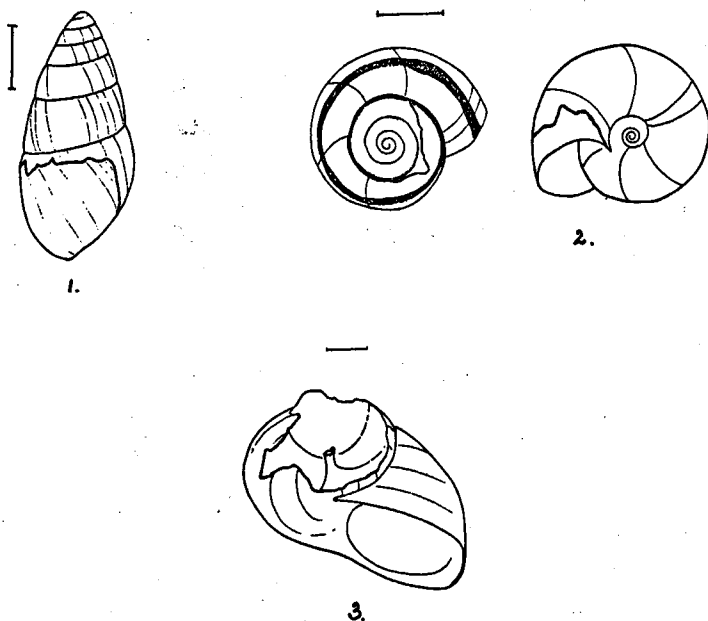


Fig. 1 *Zebrina detrita* met schelpreparatie, een groot deel van de laatste winding is open gebroken geweest, maar weer gerepareerd. Eger, Hongarije, streep = 0.5 cm

Fig. 2 Boven en onderaanzicht van *Helicella obvia* met schelpreparaties. Tata, Hongarije, streep = 0.5 cm

Fig. 3 Segrijnslak, *Helix aspersa* vermoedelijk door een rat geconsumeerd: een rat begint te knagen bij de top en laat de laatste winding intact. Texel, streep = 0.5 cm.