Bijlage bij het Correspondentieblad van de Nederlandse Malacologische Vereniging

INFORMATIEBLADEN, No. 7 1982
Redactie: H.J. Hopman

HET ONTSTAAN VAN DE SPIRAALBOUW BIJ DE MOLLUSCA

door J. Berkhout

SAMENVATTING

Het volgende dient om het ontstaan van de logaritmische spiraal aan de schelp te verklaren, uit verhoudingen die voorkomen bij de groei van de mantel. Daarnaast wordt een overzicht gegeven van de diverse schelpvormen die hierbij kunnen ontstaan.
Gaarne spreek ik mijn oprechte dank uit aan diegenen die mij met raad en daad terzijde hebben gestaan en wel met name: Prof. Dr. J. Lever, Dr. H.E. Coomans, Dr. C.C. ten Hallers-Tjabbes, Dr. B. Zoder, Michiel Stoutjesdijk en Mr. Annelies Trip.

MANTEL EN NUCLEUS

De schelp is het afscheidingsproduct van de mantel en ontstaat alleen daar, waar de mantel aanwezig is. Iedere toename van de schelp wordt vooraf gegaan door een bepaalde groei van de mantel en de vorm van de schelp is het resultaat van de wijze waarop de mantel groeit. De soortgebondenheid van de schelpvorm toont aan dat deze groeiwijze genetisch bepaald is.
De spiraal van de gewonden schelp is vele malen opgemeten en steeds blijkt dat aan deze vorm hetzelfde principe ten grondslag ligt. Wiskundig heet deze vorm de logaritmische spiraal. Omdat bij de Mollusca alleen deze vorm voorkomt, is in dit verband de aanduiding "spiraal" voldoende. De spiraal is een lijn die zodanig is gebogen om een middelpunt, dat elke raaklijn aan de spiraal een constante hoek maakt met de "voerstraal", de verbindingslijn tussen raaklijn en middelpunt. Zie figuur 1. De afmeting van deze hoek is bepalend voor de vorm van de spiraal.
Zoals zal blijken, is het middelpunt van de spiraal als regel buiten de schelpformatie gelegen. Hierdoor worden begrippen als de voerstraal en de constante hoek tot wiskundige abstracties, waarvan niet kan worden aangenomen dat zij in het genotype zouden zijn verankerd. Daarentegen zijn verhoudingen bij de groei algemeen voorkomend en zijn deze genetisch bepaald. De spiraal kan alleen ontstaan wanneer bestendige voorwaarden aanwezig zijn. Deze worden hier vertegenwoordigd door constante verhoudingen bij de groei van de mantel (Thompson, 1963: 283). Wijzigingen bij de groei worden hier niet behandeld. Is eenmaal een bepaalde verhouding bij de groei geconstateerd, dan wordt deze voor de gehele verdere schelp constant verondersteld. Zo ontstaat een theoretische schelp, waarvan we de vorm gaan onderzoeken. De symmetrisch- of planspiraal gewonden schelp waarvan de windingen in één vlak liggen, demonstreert de spiraal op duidelijke wijze en het ontstaan ervan zal aan de hand van voorbeelden worden aangetoond. De turbospirale of asymmetrische schelp, zoals van vele recente Gastropoda, kan worden beschouwd als het resultaat van een extra complicatie en komt hierbij niet

ter sprake. Figuur 2 geeft schematische voorstellingen van diverse symmetrische schelpvormen en hun benamingen.

Aan de spiraal kan de oorzaak van haar ontstaan niet worden afgelezen. Deze oorzaak moet worden gezocht in het eerste embryonale begin van de schelpvorming, daar waar nog geen spiraal aanwezig is. Dit gedeelte heeft de vorm van een diepe kom en wordt de "nucleus" genoemd. !n dit stadium is het embryo vrijwel kegelvormig. Als het embryo al een zekere afmeting heeft ontstaat de mantel, die dan nog een deel uitmaakt van het oppervlak van het embryo. Daar de mantel groeit vanuit een centraal punt, de "apex" genaamd" ligt de mantel als een kapje in dit oppervlak. De groei van de mantel verloopt ook in het oppervlak van het embryo, waarbij de mantel voor een snel toenemend percentage het epitheel vervangt. De toename in de omtrek van de mantelrand blijft hierbij in steeds toenemende mate vertraagd ten achter bij de groei van het oppervlak van de mantel. Hierdoor wordt de mantel uitgebogen. De nucleus, het afscheidingsproduct van de mantel, volgt deze kromming, zodat er een komvorm ontstaat die geleidelijk in diepte toeneemt en zich daarbij steeds verder om het embryo heen stulpt. De groei van de nucleus is geschetst in figuur 3. Dit proces kan niet ongewijzigd voortgang vinden, want anders zou het organisme worden ingekapseld door de schelp. Bij de voltooiïng van de nucleus maakt de mantelrand zich als een kraag vrij van het oppervlak van het embryo. Hieruit ontwikkelt zich de vrijliggende mantelplooi, die de mantelholte omvat.
Bij de vorming van de nucleus verloopt de toename van de schelp versneld, vergeleken bij de overeenkomstige groei van het organisme, door de snelle groei van het oppervlak van de mantel. Heeft zich een vrijliggende mantelplooi gevormd, dan blijft de versnelde toename van de schelp werkzaam, zonder het gevaar dat hierbij het dier in zijn groei wordt belemmerd. Aan het begin van de spiraalbouw neemt de versnelde schelpgroei geleidelijk af tot de juiste verhoudingen tussen dier en schelp zijn bereikt. Deze toestand blijft vervolgens gehandhaafd en de ontstane verhoudingen bij de groei van de mantel worden consequent toegepast bij de verdere groei. Deze verhoudingen hebben de vorming van de spiraal tengevolge (Huxley, 1932:154).
Zoals aangegeven in figuur 3 kan de groei van de mantel gedurende de vorming van de komvormige nucleus worden beschouwd als een toename in oppervlak. De groei kan daarbij gemeten worden langs twee coördinaten: de toename in de omtrek van de mantelrand en loodrecht daarop de toename in de lengte van de cirkelboog, die langs de schelpwand loopt tussen de apex en de mantelrand. De toename in de omtrek van de mantelrand is recht evenredig met de toename van de straal R ter plaatse en is aangegeven met dR in figuur 3. Evenzo is er de toename in de lengte dL. Voor elke fase in de ontwikkeling van de nucleus heeft de verhouding dR/dL een bepaalde waarde. De grootte van dR/dL bepaalt de waarde van de hoek alpha, die gevormd wordt door het vlak van de groeilijn met een raaklijn aan de schelpwand loodrecht op de groeilijn.
In figuur 4 is het verloop van de verhouding dR/dL tijdens de groei weergegeven in de vorm van een grafische lijn. Bij de aanvang, als slechts de apex bestaat, is de hoek alpha gelijk aan nul graden en heeft de verhouding dR/dL de waarde één. Tijdens de groei neemt de hoek in grootte toe terwijl dR/dL in waarde afneemt. Zou de nucleus doorgroeien tot alpha een waarde van 90 graden bereikt, dan is dR/dL gereduceerd tot nul. Voor grote waarden van alpha, nabij 90 graden, toont figuur 4 dat de

grafiek nagenoeg samenvalt met een rechte lijn. De verhouding dR/dL verandert dan snel en regelmatig, terwijl de bijbehorende hoek langzaam en regelmatig verandert. Dit heeft tot gevolg dat bij grote hoeken de hoek alpha met grote nauwkeurigheid bepaald wordt door de waarde van de verhouding tussen de groei in de omtrek en die in de lengte van de mantel. In de natuur blijkt de hoek alpha, bij voltooiing van de nucleus, een waarde aan te nemen tussen de 80 en de 88 graden. Deze hoek heet de basishoek. De laatste groeilijn van de nucleus wordt de basis genoemd. Bij verdere groei van de schelp zal de waarde van de hoek zich niet meer wijzigen.

CONCENTRISCHE GROEI

Wanneer de mate van groei aan de omtrek van de mantel gelijk is in alle richtingen, dan is de groeiwijze concentrisch. De groeilijnen aan de nucleus liggen in evenwijdige vlakken en hun projecties op één dezer vlakken vormen concentrische cirkels. Deze situatie is geschetst in figuur 3.
Bij de beëindiging van de nucleus is de definitieve afmeting van de basis bereikt en de waarde van de verhouding dR/dL welke hier is ontstaan bepaalt de afmeting van de basishoek. Bij de nu volgende bespreking van de hieruit voortvloeiende theoretische schelpvorm zal de basishoek als constant worden aangenomen .
Uitgaande van de basis wordt de schelpwand vervolgd in de richting van de "groeihoek", die gelijk is aan 180 graden minus de basishoek. Zie figuur 5. Omdat de groeihoek langs de omtrek van de basis constant is en de mate van groei in alle richtingen gelijk blijft, ontstaat een kegelvlak. Elk punt aan de omtrek van de mantelrand doorloopt tijdens de groei een rechte lijn. Een schelp van deze vorm heet "orthoconisch".
Het blijkt dat dergelijke kegelvormige schelpen in de natuur zijn voorgekomen. Ofschoon deze schelp niet bij recente mollusken voorkomt, worden bij vroegere vertegenwoordigers van de Cephalopoda wel kegelvormige schelpen aangetroffen. Zelfs zijn reuze vormen bekend zoals Cameroceras met een schelplengte van 12 meter, maar deze zijn binnen betrekkelijk korte tijd verdwenen. De kegelvorm wordt ook aangetroffen bij de schelp der Belemnoïdea nl. het phragmoconus, dat is het gekamerde deel van de schelp dat binnen in het rostrum is gelegen.
Twee factoren bepalen de vorm van de orthoconische schelp. De basis geeft de minimum diameter en de groeihoek bepaalt de vorm van het kegelvlak. Uitgaande van deze twee gegevens kon een theoretische schelpvorm worden gevonden. Daar deze vorm klopt met diverse fossielen blijkt dat ons uitgangspunt juist is.

EXCENTRISCHE GROEI

Wanneer langs de omtrek van de mantel de groei niet in alle richtingen even groot is, dan is het mogelijk dat op één punt een maximum bestaat en op het tegenover liggend punt een minimum, terwijl er tussenin de mate van groei gelijkmatig verloopt tussen deze uitersten. Naef (1913) stelt dat excentrische groei reeds aanwezig is in de nucleus.
Bij symmetrische schelpen liggen de punten van maximale- en minimale groei in het "mediane" vlak, dat is het vlak dat het dier dorsaal-ventraal in twee gelijke helften verdeelt, die elkaars spiegelbeeld

vormen. Daar de plaats van het punt van maximale groei geen invloed heeft op de vorm van de schelp, zal deze verder buiten beschouwing worden gelaten.
De verhouding van maximale- en minimale groei bepaalt de excentriciteit. Figuur 6 schetst de vorming van de nucleus bij verschillende waarden van de excentriciteit. Hierbij is aangenomen dat de excentriciteit gedurende de groei constant is. Excentrische groei heeft geen invloed op de vorm van de nucleus, mits de mate van groei geleidelijk verloopt tussen de punten van maximale en minimale groei. Zie figuur 6. Het is dan immers mogelijk voor ieder punt aan de omtrek een tegenover liggend punt te vinden, zo dat de gezamenlijke groei gelijk is aan de som van maximum plus minimum. Opvolgende groeilijnen blijven daarom gelijk in vorm, d.w.z. het blijven cirkels. Verder geldt dat de mate van groei het zelfde is voor de omtrek en de lengte van de mantel. Dus blijft de verhouding dR/dL ongewijzigd langs de mantelrand en is de hoek alpha constant en gelijk aan die bij concentrische groei. Daarom heeft de nucleus dezelfde bolvorm bij concentrische-, als bij excentrische groei.

De vlakken der groeilijnen lopen niet evenwijdig, maar doorsnijden de nucleus waaiervormig. Bij een sterkere mate van excentriciteit verloopt dit meer geprononceerd, zie figuur 6.
Na voltooiïng van de nucleus wordt de schelpwand vervolgd in de richting van de tijdens de verdere groei constante groeihoek. De onderlinge stand der groeilijnen is nu ook waaiervormig en zo wordt de kegelvorm, die we bij concentrische groei zagen ontstaan, gebogen. De groeihoek wordt nu gevonden tussen de raaklijn aan de schelpwand en het vlak van de groeilijn in het raakpunt. Twee elementen van de oorspronkelijke kegel blijven bij excentrische groei onveranderd, nl. de groeihoek en de groeilijnen. Voor beide geldt dezelfde redenering als werd gevolgd bij de nucleus. De afmeting der groeilijnen neemt toe evenredig met de gemiddelde toename in lengte. De lengte is dezelfde als zou worden verkregen bij de concentrische groei van een kegel, waarvan elke fase van de groei een toename geeft gelijk aan het gemiddelde tussen maximum- en minimum groei voor deze fase van de excentrische vorm. De onderlinge stand van de groeilijnen aan de schelp wordt bepaald door de excentriciteit. Bij concentrische groei doorloopt elk punt van de mantelrand een rechte lijn. Onder invloed van de excentrische groei worden de rechte lijnen van het oorspronkelijke kegelvlak gebogen als over een raamwerk van groeilijnen, waarbij de groeihoek constant blijft. Aan de hand van een constructie, die een doorsnede geeft over het mediane vlak, zal worden aangetoond dat deze lijnen gebogen worden in de vorm van spiralen. Figuur 7 geeft zo'n doorsnede. De buiging van de schelpwand is continu en dit kan niet direct worden geconstrueerd. In eerste instantie wordt in etappes gewerkt, waarbij korte stukken raaklijn worden toegepast. In de punten A en B in figuur 7, die behoren tot de schelpwand, worden de raaklijnen getrokken. In een volgend groeivlak liggen de punten C en D eveneens op de schelpwand. De raaklijnen snijden echter het groeivlak in de punten C' en D'. Met de constructie maken we dus een fout, de stukjes CC' en DD'. Hoe korter de raaklijnen, des te geringer is de afwijking van de schelpwand. Zeer kleine afmetingen zijn niet te tekenen en dit leidt tot een compromis.
In figuur 7 bedraagt de groeihoek 95 graden en de verhouding der excentriciteit is gelijk 7:3. De afwijking tussen raaklijn en schelpwand verhoudt zich aan de overeenkomstige zijden als de

excentriciteit. Dus DD':CC' = 7:3. Bij de constructie van figuur 7 is op beide uiteinden van de basis de groeihoek uitgezet. Dit legt de richting van de raaklijn vast. De lengtes van de raaklijnen, die behoren bij een fase in de groei, verhouden zich als de excentriciteit. In dit geval als 7:3 bij excentrische groei en als 1:1 bij concentrische groei. Tussen de eindpunten van de stukken raaklijn wordt een verbindingslijn getrokken, die aan de kant van de minimum groei iets wordt verlengd. Op deze verbindingslijn wordt de lengte van de groeilijn toegepast, zodanig dat de correcties ter weerszijden gelijk gericht zijn en dat ze zich verhouden als de overeenkomstige excentriciteit.
Vanuit de zo gevonden posities wordt de werkwijze herhaald voor elke volgende fase. Zo ontstaan twee series punten die de uiteinden van de diameters der groeilijnen weergeven. Twee strokende kromme lijnen door deze posities getrokken vormen een weergave van de doorsnede van de theoretische schelp in het mediane vlak. Op deze wijze is de constructie in figuur 8 tot stand gekomen. Om aan te tonen dat de verkregen gebogen lijnen logaritmische spiralen zijn, wordt uitgegaan van de veronderstelling dat het gelijkvormige spiralen zijn om het zelfde middelpunt. Bij evolute schelpen vallen de spiralen samen en hier zijn ze dus gelijk en hebben hetzelfde middelpunt. De gyroconische schelp doet hetzelfde vermoeden. Door toepassing van de groeihoek kan het middelpunt door constructie worden verkregen.

In figuur 8 zijn door het middelpunt de lijnen PQ en RS getrokken, in alle snijpunten met de gebogen lijnen worden raaklijnen getrokken. In alle snijpunten blijkt de hoek tussen de straal en de raaklijn constant te zijn. Hiermee is aangetoond dat gelijkvormige logaritmische spiralen ontstaan om een gemeenschappelijk middelpunt. De gegeven constructie is slechts een benadering. Het is echter wiskundig bewijsbaar dat wanneer wordt uitgegaan van een constante groeihoek, een constante excentriciteit en een bepaalde diameter van de basis, er gelijkvormige logaritmische spiralen ontstaan rond een gemeenschappelijk middelpunt, die in hun vorm en onderlinge positie bepaald zijn door genoemde factoren.

DE SCHELP IN DRIE DIMENSIES

Tot nu toe werd uitgegaan van een doorsnede van de schelp over het mediane vlak. Om de schelp als ruimtelijke figuur te beoordelen wordt de schelp doorsneden met vlakken, die alle loodrecht staan op het mediane vlak en door het middelpunt der spiralen gaan. De door het middelpunt lopende snijlijn van deze vlakken is de as der winding van de schelp. Uitgaande van de constructie in figuur 8, wordt in figuur 9 een doorsnede gegeven volgens een vlak gaande door de lijn RS.
De groeilijn blijft bij de groei gelijkvormig en omdat het vlak van de groeilijn een constante hoek maakt met de straal ter plaatse, zijn ook de doorsneden der windingen in deze vlakken steeds gelijkvormig. De afmetingen in deze doorsneden nemen toe volgens de eigenschappen van de spiraal en vertonen dus een bepaalde verhouding met hun afstand tot het middelpunt. Een lijn door het middelpunt, die aan één winding raakt, zal, als getekend in figuur 9, alle windingen raken aan één der zijden van het mediane vlak. In elk vlak door de as der winding kan de raaklijn worden herhaald en steeds blijkt de hoek die de raaklijn maakt met de as, constant te zijn. De raaklijnen vormen samen een kegelvlak om de as der windingen, welke de schelp aan beide zijden aan alle windingen raakt. De raaklijnen vormen

een spiraal langs dit kegelvlak en een projectie van deze spiraal op het mediane vlak is gelijkvormig aan de spiralen van maximum- en minimum groei.
Om de as der windingen kan een kegelvlak worden gedacht met een iets grotere tophoek dan die van de rakende kegel. Dit laatste kegelvlak doorsnijdt alle windingen volgens twee snijlijnen in de vorm van spiralen en hun projecties hebben weer de bekende vorm.
De zo verkregen raak- en snijlijnen zijn de oorspronkelijke rechte lijnen aan de kegelvormige schelp, die tot spiralen zijn gebogen onder invloed van de concentrische groei. Met uitzondering van de plan-spiralen van maximum- en minimum groei, volgt elk punt aan de symmetrische schelp bij de groei een ruimte-spiraal in een kegelvlak.

INVLOED VAN DE AFMETING VAN DE GROEIHOEK
Excentriciteit is aanwezig vanaf het ontstaan van de nucleus. We zullen aantonen dat schelpgroei alleen mogelijk is indien de groeihoek aan bepaalde voorwaarden voldoet.
De afmeting van de groeihoek zou kunnen variëren tussen 90 en 180 graden. Indien de groeihoek 90 graden zou zijn, dan ontstonden geen spiralen maar cirkels. Bij de voltooiing van de eerste winding zou de apertura worden afgesloten door de achterkant van de nucleus. Een groeihoek van 90 graden is dus niet mogelijk. De nucleus moet dus beëindigd worden voordat de vorm van een halve bol is bereikt, in de natuur blijkt de waarde van de groeihoek bij de gewonden schelp gewoonlijk tussen de 92 en de 100 graden te liggen.

Bij een grotere groeihoek ontstaat een pauci-spirale schelp, dus één met weinig windingen. Voor het ontstaan van de multi-spirale schelp (veel windingen) is een betrekkelijk kleine groeihoek vereist. Dat is een groeihoek die weinig groter is dan 90 graden. Bij een gekozen vaste waarde van de excentriciteit, laat figuur 10 zien dat:
a.bij een groeihoek van 97 graden een gyroconische schelp ontstaat,
b.bij een groeihoek van 95 graden de schelp evoluut is,
c.bij een groeihoek van 93 graden de schelp convoluut is.
Een gering verschil in de groeihoek blijkt een geheel verschillende schelpvorm te veroorzaken. Dit toont aan hoe belangrijk het is, dat de groeihoek met de grootst mogelijke nauwkeurigheid wordt bepaald en gehandhaafd om de juiste schelpvorm te doen resulteren.
De invloed van de afmeting van de groeihoek op de algemene vorm van de schelp wordt nog eens gedemonstreerd in figuur 11. Er is uitgegaan van een gelijke basis en excentriciteit, doch van verschillende groeihoek. Bij een grotere groeihoek loopt de schelp niet alleen sneller uit, maar de kromming van de schelpwand neemt ook sneller af. In de figuur zijn de vlakken der groeilijnen verlengd tot hun onderlinge snijpunten. Omdat de excentriciteit in beide gevallen gelijk is, worden de hoeken tussen de vlakken der groeilijnen bepaald door de mate van toename van de diameters der groeilijnen. Bij een grotere groeihoek nemen deze diameters sneller toe en dus neemt de hoek tussen de vlakken der groeilijnen sneller af. De snijpunten der vlakken liggen dan verder uiteen en de kromming van de schelpwand neemt sneller af.

INVLOED VAN MATE VAN EXCENTRICITEIT

In figuur 12 wordt gedemonstreerd welke invloed de mate van excentriciteit heeft op de vorm van de schelp. Daarbij wordt uitgegaan van een zelfde basis en groeihoek.

a. Bij een verhouding 4:3 wordt de kegel licht gebogen (cyrthoconisch) . De schelp wordt niet groot genoeg om windingen te doen ontstaan.

b. Bij een verhouding 8:3 ontstaat de gyroconische schelp.

c. Bij een verhouding 9:3 ontstaat de evolute schelp, bij de gekozen waarde van de groeihoek.

d. Bij een verhouding 10:3 ontstaat de convolute schelp.

Nadat de eerste winding is voltooid, treedt bij de convolute schelp een overlap op. Een deel van de schelpwand in de omgeving van het punt van minimum groei, eindigt tegen de achterwand van de nucleus en kan niet worden vervolgd wegens het aanwezige materiaal. Langs de omtrek van de groeilijn doorsnijdt de schelpwand de vorige winding op twee plaatsen. Hier hechten beide windingen zich aan elkaar. Deze aanhechting heet bij de Gastropoda de "sutuurlijn". Deze benaming heeft bij de Cephalopoda een andere betekenis. De verbindingslijn der windingen zal hier worden aangeduid als de "hechtlijn" en deze verloopt in een spiraal .

Bij een grotere mate van excentriciteit wordt de overlap groter, de hechtlijn vertoont een krappere winding, terwijl de umbilicale opening (dit is de ruimte die door de eerste winding wordt omvat) kleiner wordt.

De begrenzingen der excentriciteit zijn gelegen tussen 1 en maximum. Is de verhouding gelijk aan 1, dan ontstaat concentrische groei. De maximum excentriciteit is een uitzonderlijk geval en wordt in het volgende hoofdstuk apart behandeld.

MAXIMUM EXCENTRICITEIT

Wanneer de mate van minimum groei tot nul is gereduceerd, dan ontstaat de maximum excentriciteit. Zie figuur 6. In dit geval is alleen de groeihoek bepalend voor de vorm van de schelp. Aangezien in het nulpunt geen groei bestaat, gaan alle groeilijnen door deze positie en hier ligt tevens het middelpunt van de windingen en van de spiralen. De spiraal van de hechtlijn die bij toenemende excentriciteit steeds krapper gewonden bleek, is hier samen gekrompen tot in het nulpunt. De umbilicale opening die bij toenemende excentriciteit steeds kleiner werd, is hier tot in het nulpunt gereduceerd. Omdat alle groeilijnen in dit punt samen komen, is deze omgeving geheel met callus overdekt. Figuur 13 geeft een constructie weer van een spiraal van maximum groei, bij maximum excentriciteit en een groeihoek van 100,5 graden. Deze constructie komt nagenoeg overeen met een doorsnede van de schelp van <u>Nautilus pompilius</u> Linné.

Stenzel (1964:K89) merkt op dat bij deze soort de umbilicale opening althans in aanleg aanwezig kan zijn, hoewel deze later geheel met callus wordt bedekt. Dit betekent dat in een dergelijk geval de excentriciteit, hoewel zeer groot, toch niet maximaal is. Deze afwijking is echter zo gering dat de schelp als involuut kan worden beschouwd.

DE INVLOED VAN DE BASIS VAN DE NUCLEUS

De diameter van de basis van de nucleus heeft mede invloed op de gemiddelde diameter van de groeilijnen en dus op de totale inhoud van de schelp. Gezien de geringe afmeting van de nucleus, vergeleken met die van de gehele schelp, zal de invloed van eventuele verschillen slechts gering zijn. De basis van de nucleus zou dus, zoals gewoonlijk dan ook gebeurt, buiten beschouwing gelaten kunnen worden, ware het niet dat er zonder basis geen logaritmische spiralen kunnen ontstaan.
Bij de logaritmische spiraal is de hoek gevormd door straal en raaklijn constant. Naar het middelpunt toe worden de windingen sterker gebogen, maar het middelpunt zelf kan niet worden bereikt. Om het middelpunt te bereiken zou immers de spiraal, zij het maar voor één ogenblik, de richting van de straal moeten aannemen. Dit is echter in strijd met de definitie. In de richting van het middelpunt is de spiraal onbegrensd.
Gelijkvormige logaritmische spiralen om het zelfde middelpunt zijn identieke lijnen, die slechts in positie verschillen. Hun windingen liggen op onderlinge afstanden die een bepaalde verhouding tonen. Hieruit volgt dat gelijkvormige spiralen elkander niet kunnen snijden.
Zoals werd aangetoond, zijn het de oorspronkelijke rechte lijnen in het kegelvlak, die onder invloed van excentrische groei worden vervormd tot gelijkvormige spiralen. De rechte lijnen in het kegelvlak snijden elkaar alle in het toppunt van de kegel. Hieruit volgt dat de kegel onmogelijk kan worden gebogen op een wijze dat logaritmische spiralen ontstaan. Echter de spiraalbouw aan de schelp gaat uit van basis van de nucleus. Daarom is het niet een kegel, maar het vlak van een "afgeknotte kegel", dat gebogen wordt. Aangezien nu het toppunt van de kegel vervallen is en daarmee het snijpunt der rechte lijnen, kan het vlak van de afgeknotte kegel wel op zodanige wijze worden gebogen dat logaritmische spiralen ontstaan.
Spiraalbouw aan de schelp is alleen dan mogelijk, wanneer wordt uitgegaan van een vorm, die een bepaalde omtrek of diameter heeft. Dit kan de nucleus zijn, maar het kan ook op andere wijze tot stand komen, zoals bij de Pelecypoda en de Scaphopoda.

COMBINATIES DER FACTOREN

Theoretisch beschouwd zijn combinaties mogelijk van alle waarden der factoren binnen hun begrenzingen. In de praktijk blijken bepaalde combinaties veelvuldiger op te treden dan andere.
De gewonden schelp met gehechte windingen is meer toegepast dan de orthoconische of de cirthoconische vorm. De gyroconische schelp met losse windingen is ook wel toegepast (Crioceras duvalli), doch dergelijke schelpen behoren tot de uitzonderingen. Deze vorm is minder geslaagd, want bij gelijk gewicht en inhoud is de schelp minder sterk dan de convolute vorm. Bovendien wekken de losse windingen wervelingen op in beweging ten opzichte van water. De meest geslaagde combinaties zijn de convolute schelpen, met als extreme vormen de evolute- en involute schelp. Tot nu toe werd de ontwikkeling beschouwd als een continu proces. Echter treedt bij de ontwikkeling van convolute- en involute schelpen een discontinuïteit op. Na voltooiing van de eerste winding ontstaat een overlap en dit veroorzaakt een plotselinge vernauwing van de apertura of schelpopening. Wanneer de overlap gering is (licht convoluut), dan behoeft dit geen bezwaar te betekenen. Bij sterk convolute- of involute schelpen echter, moet de groeihoek voldoende afmeting hebben om bij passage van de nucleus de continuïteit bij groei mogelijk te maken. Doorsneden tonen aan dat juist in deze

omgeving soms een wijziging in de groeihoek wordt waargenomen (Stenzel, 1964: K89 ; Thompson, 1963 : 787-797) .
Bij Nautilus pompilius is een groeihoek van ruim 100 graden gemeten. De reductie veroorzaakt door overlap is hier ongeveer 12% en dit blijkt wel een maximum toelaatbare te zijn. Een kleinere groeihoek zou dan kennelijk bezwaren opleveren.
Zeer grote tot maximum excentriciteit kan alleen voorkomen in combinatie met een grote groeihoek en de vorm van de schelp is dus pauci-spiraal (weinig windingen). De multi-spirale schelp vereist een kleine groeihoek en deze kan aan de gewonden schelp alleen voorkomen in combinatie met een matige excentriciteit.
Deze regels gelden uiteraard alleen voor de gewonden symmetrische schelpen. Hoewel de asymmetrische schelpen buiten het bestek van dit informatieblad vallen, mag wel worden opgemerkt dat juist deze beperking van de mogelijkheden komt te vervallen bij toepassing van asymmetrie. De windingen liggen hier niet om elkaar, maar geheel of gedeeltelijk onder elkaar. De overlap wordt hierdoor gereduceerd of geëlimineerd. Het is geen wonder dat bij de asymmetrische schelp de combinatie van een kleine groeihoek met een grote tot maximum excentriciteit zoveel wordt toegepast. Bij maximum excentriciteit ontstaat de columella; bij grote excentriciteit ontstaat de umbilicus.

ENKELE TOEPASSINGEN VAN DE SPIRAALBOUW

De Monoplacophora hebben een protoconch, die gewonden is volgens een asymmetrische spiraal.
De schelp der Scaphopoda vertoont een spiraalvorm met een geringe excentriciteit en zeer kleine groeihoek.
Wanneer bij de Bivalvia spiraalbouw te herkennen is, dan kan aan elke klep afzonderlijk een combinatie worden gevonden van een grote groeihoek en een grote excentriciteit. Een overgang van de eerste aanzet van de schelp naar de spiraalbouw is hier vaak moeilijk te constateren.
Bij de Cephalopoda heeft de pelagische levenswijze (zwemmend) de kamervorming ten gevolge gehad. Het gewicht van de schelp wordt gecompenseerd door de opstuwende werking van het gas in de kamers. De overblijvende levensruimte van het dier moet echter voldoende diep zijn om bescherming te bieden. Bovendien moet de schelp een hydrodynamisch verantwoorde vorm hebben, teneinde niet teveel tegenstand te bieden bij het zwemmen. De schijfvormige evolute- of licht convolute schelp met een kleine groeihoek werd bij de Ammonoidea het meeste toegepast.
Recente Nautilus schelpen zijn sterk convoluut of involuut. De groeihoek is hier tamelijk groot, maar doordat de schelp is samengedrukt langs de laterale zijden, wordt toch een redelijk goede vorm verkregen. De schelp is dunwandig, dus licht van gewicht, zodat de inhoud der kamers niet groot behoeft te zijn. De beschikbare levensruimte heeft daardoor voldoende diepte.
Symmetrische schelpen behorende tot de Gastropoda, vertonen gewoonlijk weinig windingen. De benthische levenswijze houdt niet dezelfde restricties in, die kenmerkend zijn voor de Cephalopoda. Toch is hier de invloed van het milieu te herkennen.

Ondiep water betekent meer zuurstof, meer straling en warmte en gewoonlijk een betere voeding. Echter bestaat hier vaak het bezwaar van turbulentie, veroorzaakt door golfslag, deining, branding en stroom. De schijfvormige schelp is hier minder geschikt (Lever, 1975:83 ; 1979:20). Bij de latere Bellerophontacea wordt dan ook de involute, pauci-spirale schelp het meeste aangetroffen.
De asymmetrische schelp biedt mogelijkheden, die bij de symmetrische vormen beperkt bleken te zijn.

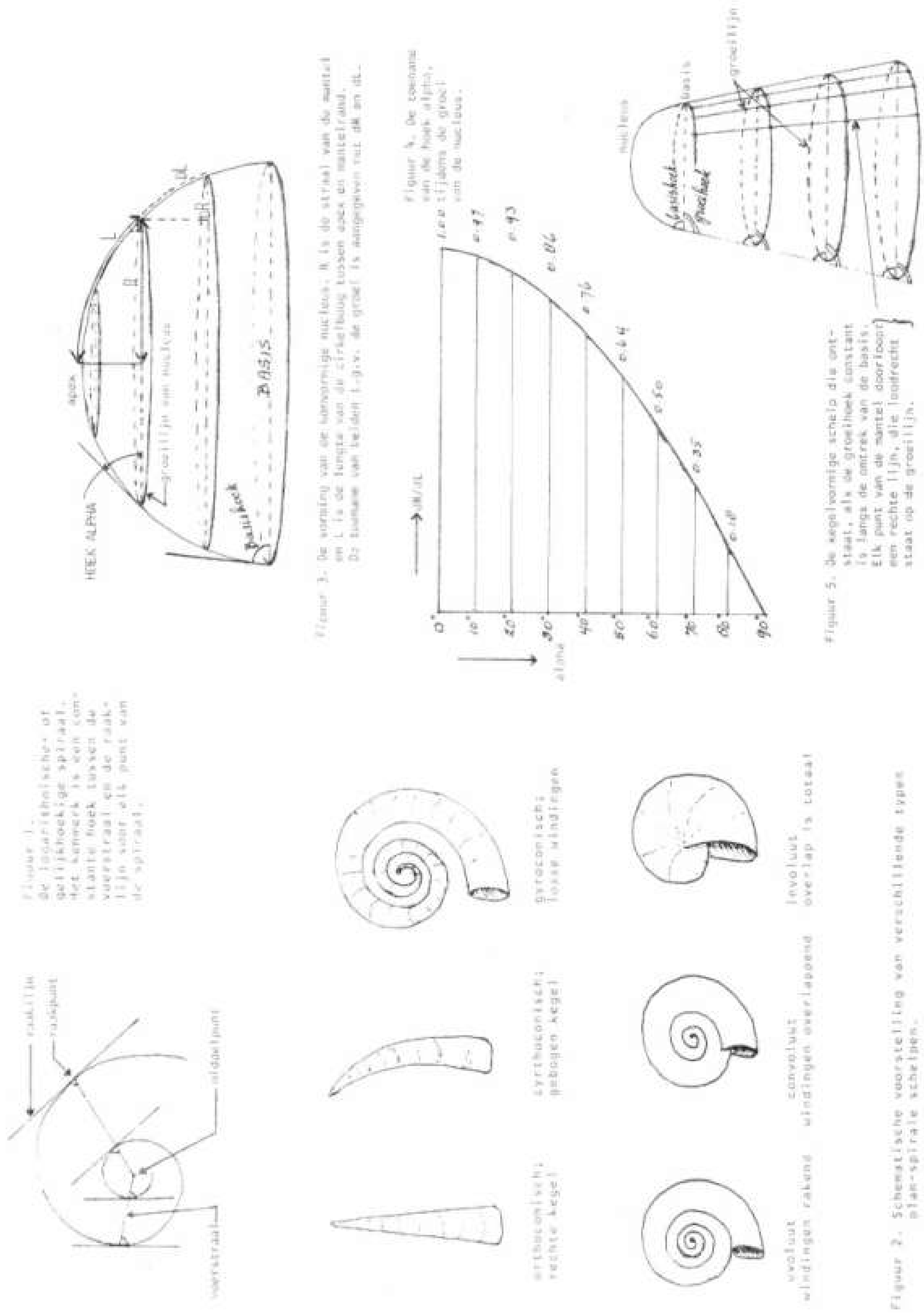
CONCLUSIE

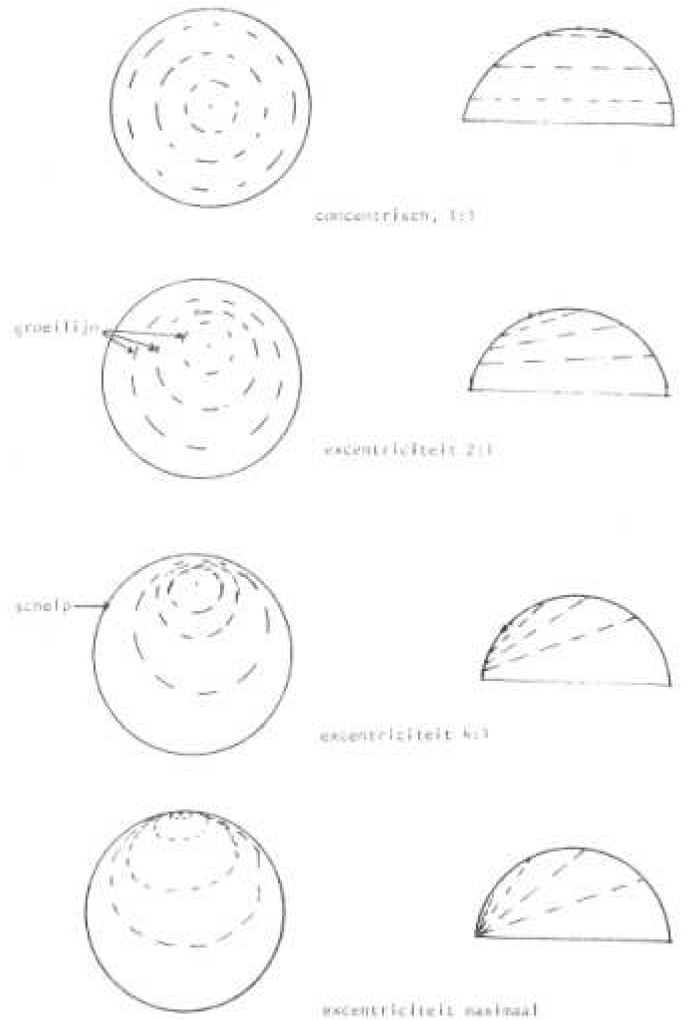
De spiraalbouw is slechts mogelijk nadat eerst een vorm is bereikt met een bepaalde diameter. Bij de Monoplacophora, de Cephalopoda en de Gastropoda wordt een nucleus gevormd. De groeiwijze van de nucleus is principieel verschillend van de spiraalbouw. Ofschoon de nucleus gewoonlijk klein is vergeleken met de gehele schelp, vormt het een op zich zelf staand geheel met een belangrijke invloed op de verdere ontwikkeling.
Gedurende de vorming van de nucleus is de groei in de omtrek van de mantelrand in toenemende mate vertraagd, vergeleken bij de groei van de lengte van de mantel. Wanneer de juiste verhouding tussen deze twee is bereikt, dan vormt zich de vrijliggende mantelplooi, waarna deze verhouding (en dus ook de groeihoek) constant blijft.
Bovengenoemde verhouding, in combinatie met de excentriciteit, resulteert in de spiraal gewonden schelp. Aangezien de excentriciteit vanaf de aanvang aanwezig is, is het de groeihoek die hierbij moet zijn aangepast om de juiste schelpvorm te doen ontstaan.
Ieder punt van de mantel doorloopt bij de groei een logaritmische spiraal. De vorm van de schelp is daarom opgebouwd te denken uit logaritmische spiralen. Spiralen nemen toe in gnomonen, dwz. de toegevoegde delen zijn steeds gelijkvormig, zodat het geheel in afmeting toeneemt maar zijn vorm behoudt. De schelp als combinatie van genoemde figuren, blijft bij de groei gelijkvormig.
De spiraalbouw heeft geen invloed op de vorm van de groeilijnen. Bij de theoretische schelp zijn alle groeilijnen gelijkvormig aan de basis van de nucleus. Een uitzondering vormt hierbij de reductie, die kan ontstaan bij een eventuele overlap der windingen. Wanneer periodieke sculpturen worden toegepast dan zijn deze ook op spiralen gelegen.
De toepassing van de asymmetrie opent de mogelijkheden, die bij de symmetrische schelp onbestaanbaar bleken.

LITERATUUR

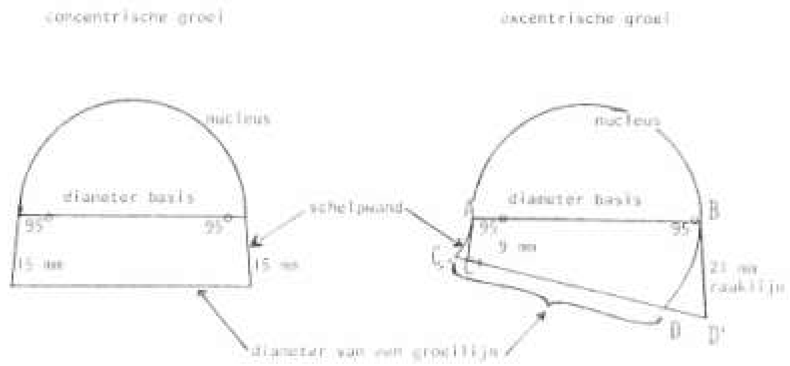
Huxley, J.S. (1932). Problems of Relative Growth, Methuen, London, p. 149-164.
Lever, J. (1975). Mollusca II Collegeklapper, Vrije Universiteit, Amsterdam.
Lever, J. (1979). Pathways in Malacology, S.v.d.Spoel, A.C.van Bruggen, J.Lever Eds., p. 5-23.
Moseley, R.H. (1938). Roy. Soc .Phil. Trans. 128, 351-370.
Naef, A. (1913). Ergebn. und Fortschr. der Zoölogie 3.
Pizarri, P. (1975). La Conchiglia 7, 3-5.
Raup, D.M. (1962). Science 138, 150-152.
Raup, D.M. (1965). Science 147, 1294-1295.
Raup, D.M. (1966). J. Paleontology 40, 1178-1190.

Stenzel, H.B. (1964) in Treatise on Invertebrate Paleontology, by R.C.Moore, Part K, p. K59-K93.
Thompson, D'Arcy W. (1963). On Growth and Form, Cambridge University Press.
Vermey, G.J. (1973). Systematic Zoology 22, 466-477.



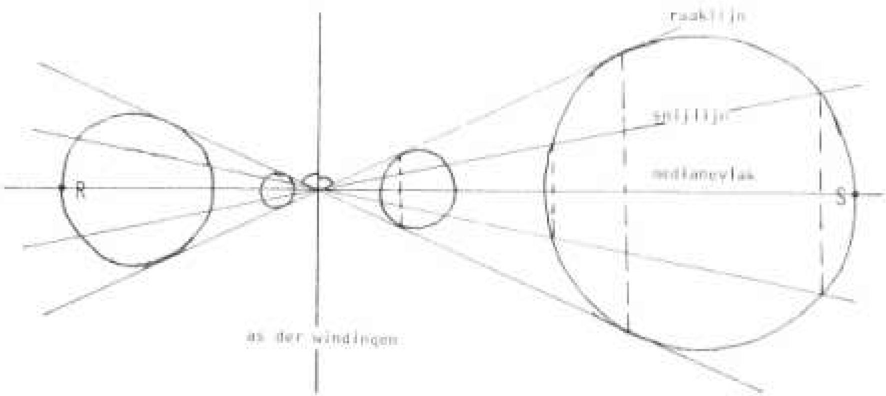


iguur 6. Aan de hand van getekende groeilijnen wordt getoond hoe de vorming van de nucleus verloopt bij verschillende maten van excentriciteit.

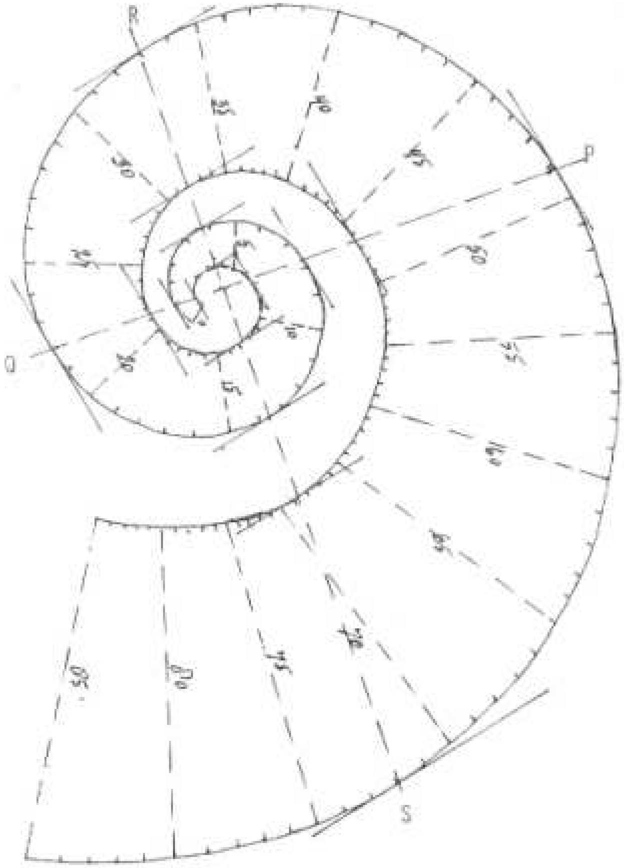


Figuur 7. Mediane doorsnede van twee schelpen, één met concentrische en één met excentrische groei. De correcties bedragen in het geval van de excentrische groei respectievelijk 1 mm aan de zijde van minimale groei en 2,3 mm aan de zijde van maximale groei.

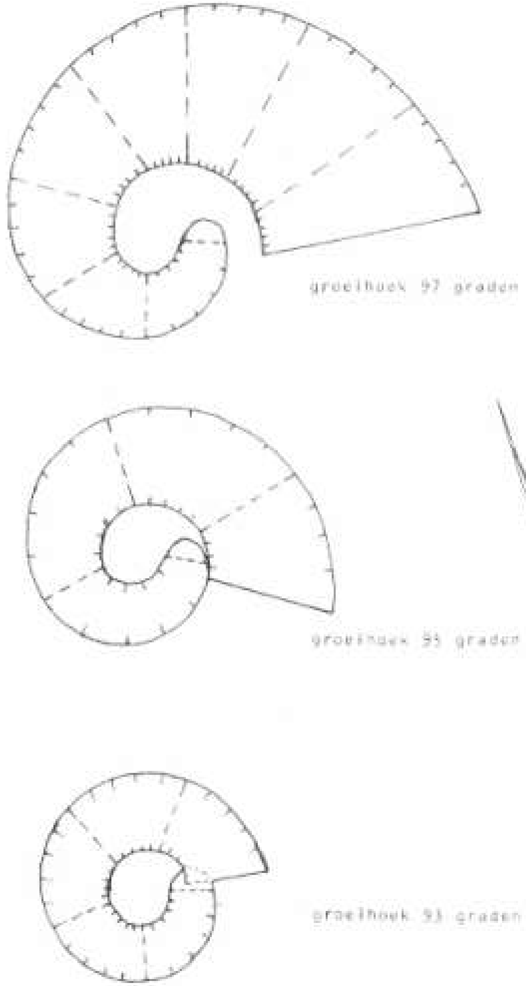
Figuur 8:
zie volgende blz.



Figuur 9. Doorsnede van een plan-spirale schelp met een vlak gaande door de as der winding en de lijn RS in figuur 8.

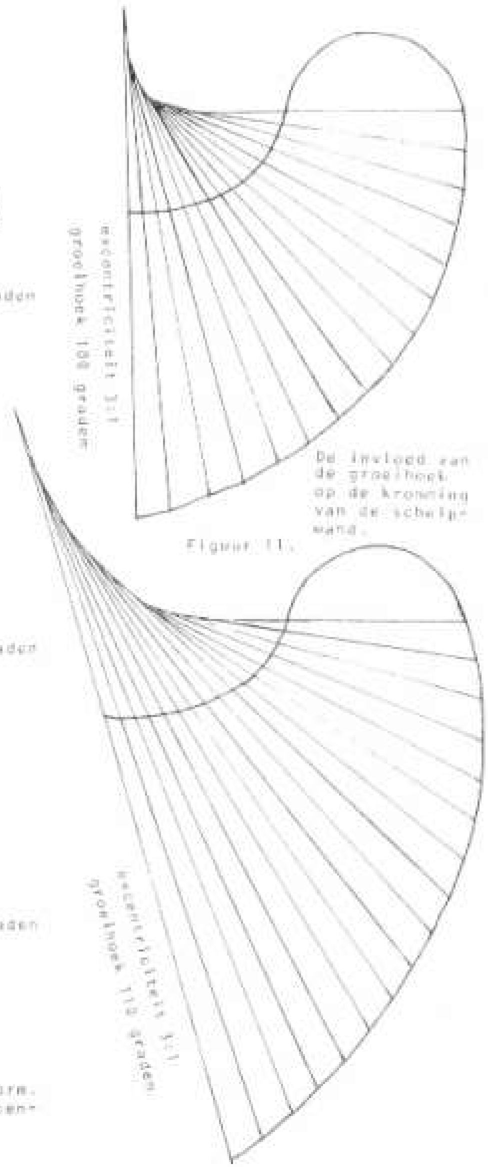


Figuur 8. De constructie van de theoretische schelp.
Gekozen zijn een groeihoek van 95 graden en een excentriciteit van 7:3.



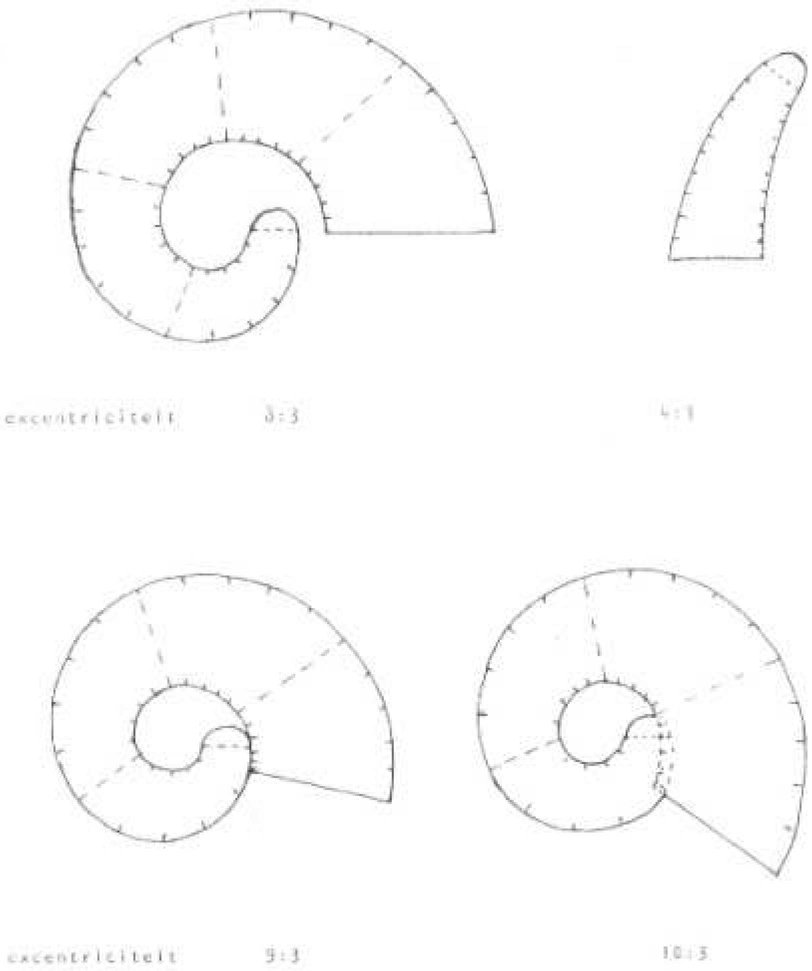
Figuur 10.

De invloed van de groeihoek op de schelpvorm. Alle schelpen hebben dezelfde mate van excentriciteit, gegeven door 3:1.

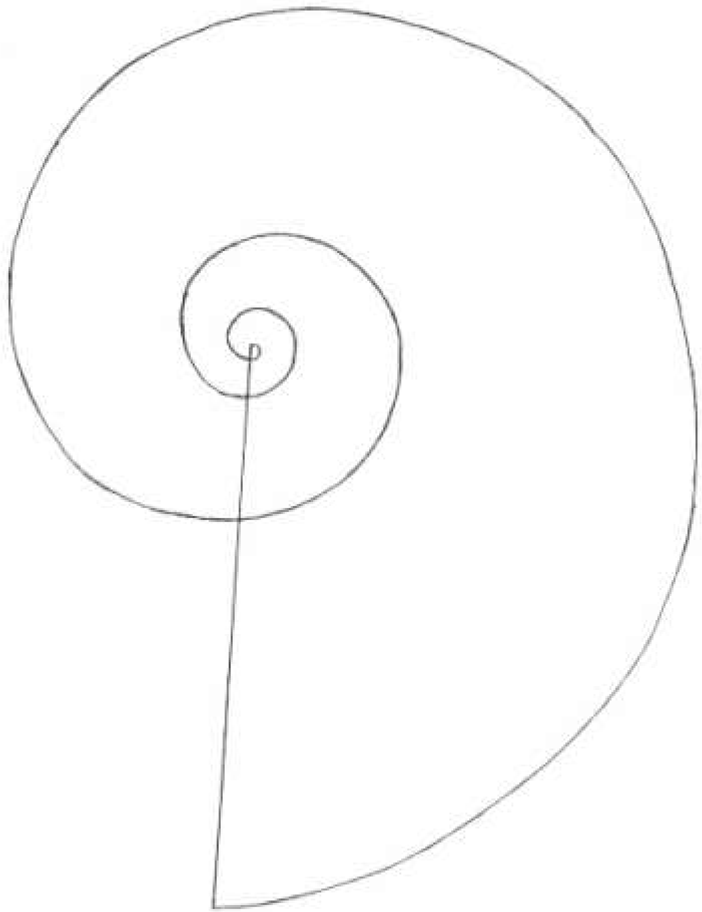


De invloed van de groeihoek op de kroning van de schelpwand.

Figuur 11.



Figuur 12. De invloed van de excentriciteit op de schelpvorm. De getekende vormen hebben een groeihoek van 95 graden.



Figuur 13. Maximum excentriciteit, groeihoek = 100°,5
Het middelpunt der spiralen ligt hier in het nul-punt van de schelp.
De groeilijnen vallen samen met de voerstralen.
Bij een constante groeihoek ontstaat een logarithmische spiraal.