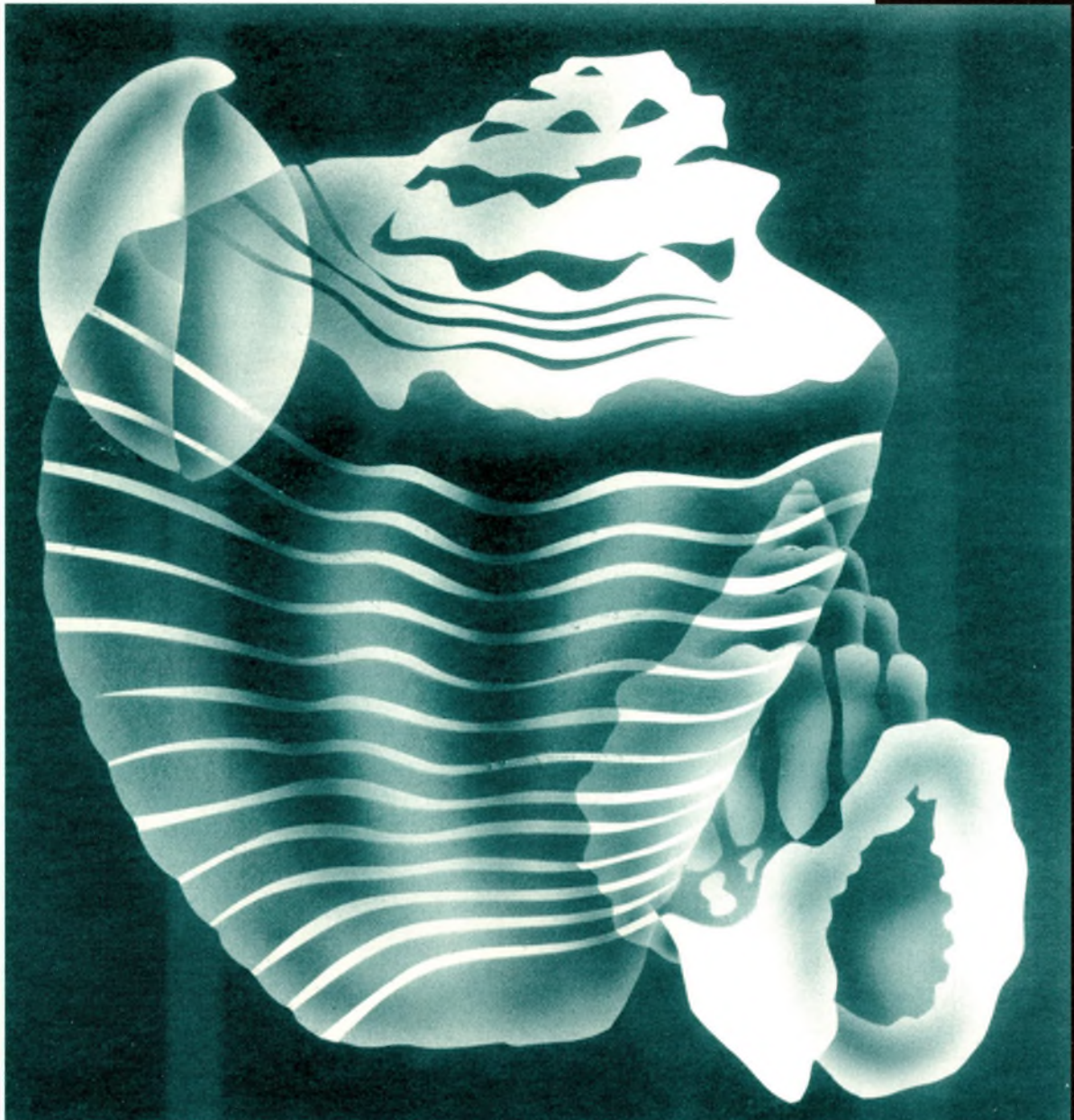


INTERNATIONAL MAGAZINE ON SEA AND SHELLS

VITA MARINA

An introduction to the living Brachiopoda
Pattern convergence in Nudibranchia and Polycladida
Rectification of nomenclature and notes on species of *Spondylus*
Strombidae in Art (2)
Re-evaluation of *Nassarius delicatus*
Callochiton schilfi, a new species
Description of *Pyrene morrisoni* sp. nov.



VOLUME 47 NO 4

MAY 2001

VITA MARINA

A magazine on marine Zoology, with emphasis
on molluscs

Een blad op het gebied van mariene zoölogie,
met nadruk op weekdieren.

EDITORIAL STAFF	Jan Paul Buijs Henk Dekker Willem Faber David Feld Dr. Theo Kemperman Gijs Kronenberg Freek Titselaar Dr. Tom Walker	REDACTIE
COVER PLATE	Leo Man in 't Veld	PLAAT OMSLAG
ADVISORY BOARD	Dr. A.C. van Bruggen Dr. H.E. Coomans Prof. Dr. E. Gittenberger Prof. Dr. L.B. Holthuis	REDACTIE ADVIESRAAD
PUBLISHER VITA MARINA AND SPIRULA	STICHTING BIOLOGIA MARITIMA	UITGEVER VITA MARINA EN SPIRULA
BOARD PRESIDENT SECRETARY TREASURER	Jan Paul Buijs Henk Dekker Gab Mulder Jeroen Goud	BESTUUR VOORZITTER SECRETARIS PENNINGMEESTER
ADDRESS	P.O. Box 64628 NL-2506 CA DEN HAAG The Netherlands	ADRES
TELEPHONE	+31(0)70-3551245 +31(0)70-3600434	TELEFOON
FAX	+31(0)70-3551245	FAX
E-MAIL WWW	spirula@wxs.nl http://home.wxs.nl/~spirula	E-MAIL WWW
GIRO BANK ACCOUNT	606100	POSTGIROREKENING
PRINTER	RIBBERINK VAN DER GANG ZOETERMEER The Netherlands	DRUKKER
	ISSN - 0165 - 8980	

Dear subscriber,

As you know already, this issue of the Vita Marina is the last one that the Biologia Maritima Foundation has published. It will not surprise you that the editorial staff regrets having to say good-bye to a magazine that developed over of a large number of years from a simple stencil issue through a loose-leaf edition into an international malacological magazine. The many reactions we received after announcing the discontinuation of the Vita Marina from all over the world give evidence of a great appreciation of its quality of the contents and the look. Although this appreciation did not attract a sufficient numbers of subscribers to secure the continuation of the publication, the board of the foundation and the editorial staff are very grateful for this praise.

We would like to take this opportunity to thank everybody whose support, effort and cooperation enabled us to perform this job in spite of many problems. In the first place of course our loyal subscribers for whom we did all this and also the authors from home and abroad who preferred to publish their papers in the Vita Marina. We also thank the members of the advisory board and the many reviewers for supporting us with their advice and reviews which contributed to the quality of the magazine. We are grateful to Leo Man in 't Veld who determined the special look of the Vita Marina by designing the contents into his paintings. Thanks also to our printer for his service during many years and his advice to make the best possible product within the financial room available.

We gratefully thank everybody, also those who are not mentioned in particular. We say now good-bye to you. In *Spirula* you can read about what is going to happen in the future. The only thing that we still are owing to you is an index on the last volume (47). You will receive this in due course.

Best regards,

The board of the Biologia Maritima Foundation,
the editorial staff of the Vita Marina

Geachte abonnee,

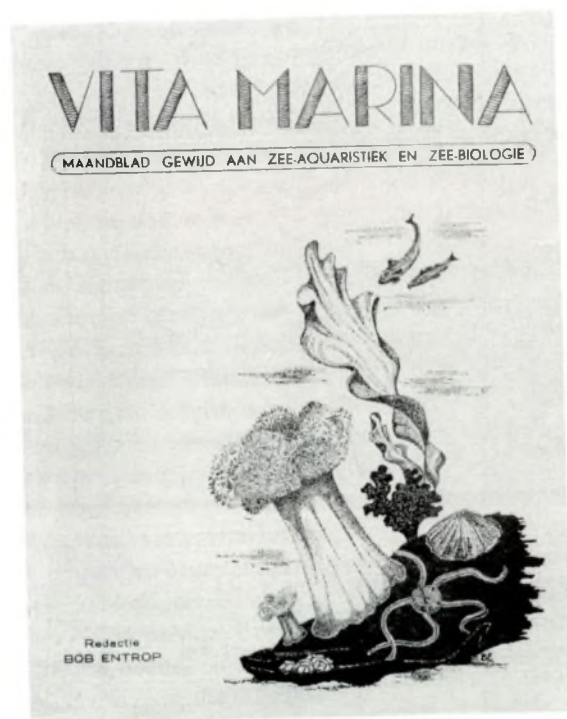
Zoals u al bekend is wordt met dit nummer van de Vita Marina de uitgifte van dit tijdschrift door de Stichting Biologia Maritima afgesloten. Het zal u niet verbazen dat de redactie met spijt afscheid neemt van een blad dat zich in de loop der jaren van een eenvoudige stenciluitgave via een losbladige uitgave heeft ontwikkeld tot een internationaal malacologisch tijdschrift. De vele reacties die wij naar aanleiding van het bericht om deze uitgave te beëindigen, hebben ontvangen, getuigen van een grote waardering die wereldwijd voor zowel de kwaliteit van de inhoud als de uitvoering van de Vita Marina heeft bestaan. Hoewel deze waardering zich niet heeft vertaald in een voldoende aantal abonnees om de voortzetting van de uitgave mogelijk te maken, zijn het bestuur en de redactie bijzonder erkentelijk voor de hun toegezwaaide lof.

Van deze gelegenheid maakt de redactie gaarne gebruik allen te bedanken die door hun steun, inzet en medewerking gedurende de afgelopen jaren ertoe hebben bijgedragen dat zij ondanks vele problemen met enthousiasme haar taak is blijven vervullen. In de eerste plaats uiteraard onze trouwe abonnees, voor wie het allemaal is gedaan. Maar evenzeer de auteurs uit binnen- en buitenland die voor de publicatie van hun artikelen de Vita Marina als medium hebben uitgekozen. Voorts bedanken wij de leden van de redactie-adviesraad en de vele reviewers die ons met raad en daad hebben bijgestaan en daarmee hebben bijgedragen aan de kwaliteit van de inhoud van de Vita Marina. Ook onze hartelijke dank aan Leo Man in 't Veld die door telkens op zijn eigen wijze de inhoud in een voorplaat samen te vatten mede het eigen gezicht van het blad heeft bepaald. Die dank geldt ook onze drukker die ons zo vele jaren van dienst is geweest en met ons heeft meegedacht om binnen de financiële ruimte een zo goed mogelijk product uit te brengen.

Allen, ook hen die niet met zoveel woorden zijn genoemd, zijn wij bijzonder erkentelijk. Wij nemen afscheid. Over hoe het nu verder moet gaan, wordt u via de *Spirula* op de hoogte gesteld. Het enige wat u als Vita-lezer nog te goed hebt, is een index op het laatste volume. Dit zal u te zijner tijd worden toegezonden.

Met vriendelijke groet,

Het bestuur van de Stichting Biologia Maritima,
de redactie van de Vita Marina.



VITA MARINA - 1951 - 1963

An Introduction to the living Brachiopoda.

Een inleiding tot de levende Brachiopoda.

Ron VOSKUIL

Houthaak 2-A, NL-2611 LE Delft, the Netherlands

E-mail: biosysm@cistron.nl

Key words: Lophophorata, Brachiopoda, introduction.

Introduction.....	107	Inleiding.....	107
What are brachiopods?.....	108	Wat zijn brachiopoden?.....	108
Fossil history.....	108	De groep in vroeger tijden.....	108
Shell morphology.....	111	Schelpkenmerken	111
Systematics.....	113	Systematiek.....	113
About the Recent brachiopods.....	114	Over de Recente brachiopoden.....	114
Acknowledgements.....	120	Dankwoord.....	120
References.....	120	Literatuur.....	120

INTRODUCTION

I remember finding my first living brachiopod, several years ago. When I was searching for molluscs with a hand dredge, in Cedar Key, western Florida, where some unknown animals popped up from the mud. The bivalved creatures with a long stalk immediately draw my attention and interest. Although I recognised them as being brachiopods, I remember the many difficulties I initially had with the identification. None of the books covering the Gulf of Mexico fauna that I had at hand figured the animal. Now, several years later, I know that the species is named *Glottidia pyramidata* (Stimpson, 1860).

This *Glottidia*, as well as some congeneric species and those belonging to the closely related genus *Lingula*, belong to the best-known shallow water brachiopods and are well documented in specialised literature. This anecdote is mentioned as an example to show how little information is available in generical literature about this interesting group of animals. I sincerely hope that this introduction, which is the first relevant paper on brachiopods in this magazine since that of Faber (1983), will provide the necessary basic information for anyone who encounters an occasional common living brachiopod. Anyone who has become more interested after reading this introduction will have to browse through an immense pile of specialised literature on the subject, as I started to do a few years ago. Good starting points for such a study are Kaesler (1997), Moore (1965a, 1965b) and Rudwick (1970).

Anyway, Brachiopoda (lampshells) belong to the best known as well as most poorly known groups of organisms. The comparatively well-known part of it is the fossil record, with fauna consisting of thousands of genera and species, documented in detail. The poorly known part, although a lot of work was undertaken in the past few years, is the phylogeny of the group as a whole and the classification of the extant

INLEIDING

Ik herinner me dat ik een aantal jaren geleden mijn eerste levende brachiopode vond. Ik was in Cedar Key, West-Florida, met een handdreg op zoek naar weekdieren toen er een aantal mij onbekende dieren uit de modder te voorschijn kwamen. De tweekleppige beestjes met een lange steel trokken meteen mijn aandacht. Ik herkende ze wel als brachiopoden, maar ik herinner me nog de moeite die ik had om ze op naam te brengen. Geen van de veldgidsen die ik toen bezat over de dieren van de Golf van Mexico bood een plaatje van het beestje. Nu, enkele jaren later, weet ik dat het diertje *Glottidia pyramidata* (Stimpson, 1860) moet heten.

Deze *Glottidia* behoort, samen met enkele andere soorten in dit geslacht en enkele behorend tot het nauw verwante geslacht *Lingula*, tot de meest bekende brachiopoden uit ondiep water en is goed gedocumenteerd in de vakliteratuur. De anekdote hierboven illustreert hoe weinig informatie over deze interessante groep dieren er in de algemene literatuur te vinden is. Ik hoop daarom dat deze inleiding, die de eerste relevante publicatie over brachiopoden in dit tijdschrift is sinds die van Faber (1983), toegang biedt tot de benodigde informatie voor diegene die een recente brachiopode tegen het lijf loopt. Wanneer uw interesse na het lezen van dit artikel gewekt is zult u, net als ik enige jaren geleden, moeten beginnen met het raadplegen van een grote stapel gespecialiseerde literatuur. Een goed begin voor zo'n leestocht zijn de werken van Kaesler (1997), Moore (1965a, 1965b) en Rudwick (1970).

Brachiopoda (de populaire Engelse benaming is "lamp shells") behoren zowel tot de meest bekende als de minst bekende organismen. Het bekende deel wordt gevormd door de uitgebreid gedocumenteerde fossielen; letterlijk duizenden geslachten en soorten zijn tot in detail beschreven. Hoewel er de laatste jaren veel werk verricht is, wordt het minder goed bekende deel gevormd door de fylogenie van de groep als geheel en de classificatie van de nog levende soorten van het

members of the phylum. The tremendous abundance of the phylum in many fossil deposits has ensured that most biologists, and certainly most palaeontologists, are aware of its existence. Only a few people, however, have ever seen more than a few species of living brachiopods. Around 350 (300 to 400 depending on whether you are a lumper or a splitter) living species are known to survive in modern times. Compared to the abundance of the group during earlier periods in geological history, that is a limited number. Although quite rare in most parts of the world, species may be abundant locally, especially at high latitudes of the southern as well as the northern hemisphere.

This paper gives some basic information on the phylum, and especially on its Recent representatives.

WHAT ARE BRACHIOPODS?

Brachiopods are small to medium sized marine bivalved animals. The animals are solitary, sessile and attached to the substrate by a flexible stalk (the pedicle), by cementation, or have a burrowing lifestyle. Although fossil brachiopods have been known since the early middle-ages, it was Linnaeus, in his 10th edition of the "*Systema Naturae*" of 1758, who grouped them with some bivalves under *Anomia* and introduced the first valid taxa of Recent (and fossil) brachiopods. Like many other invertebrates, Linnaeus grouped the brachiopods under his "*Vermes*", worms. In the late 18th century, Cuvier placed the brachiopods in the Mollusca, as a separate class: the Brachiopoda. It was not until the second half of the 19th century that Huxley (1869) rejected the molluscan affinity. At that time, two hypotheses as to brachiopod affinity existed: annelid versus molluscan. In 1892, Blochmann grouped the phoronids, brachiopods, ectoprocts and sipunculids together. The brachiopods are nowadays considered to be closely related to the Phoronida and to the Ectoprocta, together forming the phylum Lophophorata.

It was not until the end of the 19th century that specialised biologists and palaeontologists started working on the taxonomy of this group of animals. Before that happened, most students of the group were eminent British malacologists like the Sowerby's, Lovell Reeve, John Gwyn Jeffreys and, in the late 19th century, the American William Healy Dall.

FOSSIL HISTORY

For a serious study of the living representatives of the group, and a better understanding of the composition of the contemporary fauna, basic knowledge of Cretaceous (and to a lesser extent Jurassic) and Tertiary fauna is of great help. In this chapter we therefore briefly discuss the fossil history of the phylum.

Brachiopods are known from the Early Cambrian to recent times. Numerous fossil brachiopods are known and many are used as guide fossils. The largest recorded fossil brachiopod probably is *Gigantoproductus giganteus* (J. Sowerby, 1822)

fylum. De fantastische overdaad aan brachiopoden in sommige afzettingen met fossiel materiaal heeft er voor gezorgd dat de meeste biologen, en zeker de meeste palaeontologen, bekend zijn met het bestaan van de groep. Er zijn echter niet veel mensen die meer dan een klein aantal soorten recente brachiopoden bij elkaar gezien hebben. Er zijn ongeveer 350 (300 tot 400 afhankelijk van of u graag splitst of soorten op een hoop gooit) levende soorten bekend. Dit is een betrekkelijk klein aantal, zeker vergeleken met de rijkdom van de groep in vroegere perioden. Alhoewel brachiopoden over het algemeen vrij moeilijk te vinden zijn kunnen soorten algemeen voorkomen, in het bijzonder op hoge breedtegraden zowel van het zuidelijk als het noordelijk halfrond.

Dit artikel geeft basisinformatie over het fylum in het algemeen en in het bijzonder over de nog levende soorten.

WAT ZIJN BRACHIOPODEN?

Brachiopoden zijn kleine tot middelgrote, in zee levende tweekleppige dieren. De dieren leven over het algemeen solitair en vastzittend op het substraat door middel van een flexibele steel. Andere zitten vastgekit of leiden een ingegraven bestaan. Hoewel fossiele brachiopoden al sinds de middeleeuwen bekend zijn was het Linnaeus die, in de 10e editie van zijn "*Systema Naturae*" uit 1758, voor het eerst enkele soorten samenbracht met enkele tweekleppige weekdieren binnen het geslacht *Anomia*. Het was in dit werk dat de eerste recente (en fossiele) soorten officieel beschreven werden. Linnaeus deed de brachiopoden, net als veel andere groepen ongewervelden, in onder de "*Vermes*", wormen. In de tweede helft van de 18e eeuw bracht Cuvier de brachiopoden als een aparte klasse over naar de Mollusca: de Brachiopoda. Pas in de tweede helft van de 19e eeuw verwierp Huxley (1869) de verwantschap met de weekdieren. Op dat moment bestonden twee theorieën over de verwantschap van de brachiopoden: met de gesegmenteerde wormen (Annelida) of met de weekdieren. In 1892 opperde Blochmann dat de phoroniden (hoefijzerwormen), brachiopoden, ectoprocten (mosdiertjes) en sipunculiden aan elkaar verwant zouden zijn. Op dit moment worden de brachiopoden beschouwd als nauw verwant aan de Phoronida en Ectoprocta; de drie zouden samen een fylum vormen, de Lophophorata.

Aan het eind van de 19e eeuw begonnen gespecialiseerde biologen zich met de taxonomie van de groep te bemoeien. Daarvoor waren het steeds, meest eminente, Britse malacologen, zoals de verschillende leden van de Sowerby-familie, Lovell Reeve, John Gwyn Jeffreys, en tegen het einde van die eeuw de Amerikaan William Healy Dall.

DE GROEP IN VROEGER TIJDEN

Voor elke geïnteresseerde die zich in de recente brachiopoden wil verdiepen, is het van belang enige basiskennis te bezitten van het voorkomen van het fylum in het Krijt (en in mindere mate het Jura) en Tertiair. In dit hoofdstuk wordt iets verteld over het voorkomen van brachiopoden in vroeger tijden.

from the Lower Carboniferous of Great Britain, a species reaching a width of over 25 centimetres. Below, I briefly list the geological periods, at the same time giving the most important information about their respective brachiopod faunas. This chapter leans heavily on the excellent history of the phylum as given by Rudwick (1970). The boundaries (in time) of the various geological periods have been adopted from the "1999 Geological Time Scale" as issued on-line by the Geological Society of America (1999).

No brachiopods are documented from **pre-Cambrian** (> c 543 Ma, Proterozoic) strata, although fossils from that period have been found all over the world. The phylum may actually have been absent during those times and arisen in the early Cambrian, or members may have been entirely soft bodied, accounting for a low chance of fossilisation.

During the early **Cambrian** (543-490 Ma) the phylum shows its first major phase of evolutionary radiation. Except for the Trimerellida and the Craniida, all orders of the subphyla Linguliformea and Craniiformea are present and organophosphatic groups predominate in the fauna. Groups belonging to the subphylum Rhynchonelliformea also appear, some only showing rudimentary articulation. Although hardly relevant here, Walcott's monumental and invaluable work on the Cambrian Brachiopoda (1912a, 1912b) should be mentioned for its beauty alone.

A second and much greater phase of evolutionary radiation occurred during the early part of the **Ordovician** (490-443 Ma). The phylum became much more diverse and far more abundant and the Rhynchonelliformea soon outnumbered and overshadowed the Linguliformea and Craniiformea in number and variety. Of the Craniiformea, the Trimerellida and Craniida appear, the first probably having a free-lying mode of life, the latter developing a cemented mode of attachment. Altogether, groups with calcareous shells became the majority. Early in the Ordovician the expansion of the Rhynchonelliformea was most evident in some primitive Orthida and Pentamerida, both already occurring in Cambrian strata. Soon they were joined by the first Strophomenida. Punctate shells occurred for the first time among the Orthida, and were by the end of the Ordovician beginning to replace the impunctate, more primitive species. During the late Ordovician the Rhynchonellida and Atrypida appear, the first developing real crura, the second group developing spiral brachidia.

The **Silurian** (443-417 Ma) and the **Devonian** (417-354 Ma) were chiefly times of consolidation, with few spectacular changes in the fauna. By the late Devonian, however, the Linguliformea and Craniiformea had chiefly been reduced to the three (super-)families that persist today. The Strophomenida and Spiriferida were particularly abundant during the Devonian. The punctate Orthida continued to flourish and some of the more advanced Pentamerida became extremely abundant; the latter group seemingly having devel-

Brachiopoden zijn bekend van het Vroeg-Cambrium tot nu. Er zijn zeer veel soorten bekend en veel daarvan worden gebruikt als gidsfossielen. De grootste brachiopode die ooit geleefd heeft was waarschijnlijk *Gigantoproductus giganteus* (J. Sowerby, 1822) uit het Vroeg-Carboon van Groot-Brittannië, een soort die een breedte van meer dan 25 centimeter bereikte. Hieronder volgt een beknopte lijst van de geologische tijdvakken met daaraan gekoppeld informatie over het voorkomen van brachiopoden in die perioden. Dit hoofdstuk leunt zwaar op een uitstekend overzicht van de historie van het fylum zoals eerder gepubliceerd door Rudwick (1970). De begrenzingen in tijd tussen de verschillende geologische tijdvakken zijn overgenomen van de "1999 Geological Time Scale" die on-line beschikbaar wordt gesteld door de Geological Society of America (1999).

Er zijn geen brachiopoden bekend uit het **pre-Cambrium** (> c 543 Ma, Proterozoïcum), hoewel er over de hele wereld andere fossielen uit die periode gevonden zijn. Het fylum was toen dus ofwel afwezig of vertegenwoordigd door soorten zonder schelp waardoor de kans op fossilisatie gering was. Gedurende het vroege **Cambrium** (543-490 Ma) maakt het fylum zijn eerste bloeitijd door. Behalve de Trimerellida en de Craniida zijn alle ordes van de onderfyla Linguliformea en Craniiformea aanwezig en groepen met een organofosfatische schelp domineren deze fauna. Ook groepen behorend tot het onderfylum Rhynchonelliformea verschijnen. Deze vertonen een rudimentaire vorm van een slotstructuur. Vanwege het monumentale karakter en de fraaie uitvoering, wil ik hier graag het waardevolle werk van Walcott (1912a, 1912b) over de Cambrische brachiopoden niet onvermeld laten.

Een tweede periode waarin evolutionaire uitbreiding nog veel groter was, vond plaats gedurende het eerste deel van het **Ordovicium** (490-443 Ma). Het fylum begon meer diversiteit te vertonen en werd algemener. Spoedig werden de Rhynchonelliformea talrijker dan de Linguliformea en Craniiformea, die ze ook overtroffen in verschijningsvorm. Twee ordes van de Craniiformea, de Trimerellida en Craniida, verschijnen. Hiervan leidde de eerste waarschijnlijk een vrij-liggend leven en de ontwikkelde de laatste een vastgekit bestaan. Over het geheel genomen begonnen groepen met een kalkachtige schelp de hoofdmoot te vormen. Vroeg in het Ordovicium was de expansie van de Rhynchonelliformea het duidelijkst in sommige primitieve Orthida en Pentamerida, die beide al voorkwamen in Cambrische afzettingen. Spoedig werden ze vergezeld door de eerste Strophomenida. Punctate schelpen verschenen voor het eerst binnen de Orthida, en begonnen tegen het einde van het Ordovicium de primitievere impunctate vormen te vervangen. Gedurende het late Ordovicium verschijnen de Rhynchonellida en Atrypida, waarvan de eerste echte crura ontwikkelen en de tweede groep spiraalvormige brachidia.

Het **Siluur** (443-417 Ma) en het **Devoon** (417-354 Ma) vormden voornamelijk perioden van consolidatie met weinig spectaculaire veranderingen van de fauna. Tegen het einde van het Devoon waren de Linguliformea en Craniiformea echter vrijwel gereduceerd tot de drie (super-)families die heden ten

oped crura (see fig. 2) independently from the Rhynchonellida. During the late Silurian, the first Terebratulida appear. During probably the last 10 million years of the Upper Devonian, a relatively abrupt period of extinction occurred: the Pentamerida disappeared and many other groups that were numerically important completely disappeared or were considerably reduced.

During the late Paleozoic (**Carboniferous** (354-290 Ma) and **Permian** (290-248 Ma)) the three long ranging families belonging to the Linguliformea and Craniiformea continued with little change. Moreover, the Rhynchonellida and Spiriferida were little affected by the late Devonian period of extinctions and subsequently expanded in the early Carboniferous. During the early Carboniferous, probably quasi-infaunal Productida with spines for anchorage in soft substrates became more important. Spiriferida, Atrypida and Rhynchonellida were abundant too and the Terebratulida had survived the Late Devonian and began to expand again. Only few punctate Orthida remained. Later Carboniferous fauna are not well known, mainly because that time was characterised by extensive coal-swamps, a habitat hardly suitable for brachiopods. During the Lower Permian, essentially the same Carboniferous fauna re-appeared, different in generic composition but otherwise mainly unaltered. The Strophomenata, however, started to fill any niche available, resulting in the widest morphological range of characters (some even quite aberrant) seen among brachiopods in history. Extremely rich and diverse Permian faunas have been documented, of which that of West Texas, USA (Cooper & Grant, 1972-77) and southern Thailand (Grant, 1976) should be mentioned.

The Late Permian fauna was succeeded by that of the early **Triassic** (248-206 Ma) after having suffered the greatest crisis in history, from which it never fully recovered. The scale of extinction far outmatched that of the Late Devonian. Almost all forms belonging to the class Strophomenata disappeared completely. The last Orthida remaining in the Permian disappeared too, as did the last Pentamerida. The same applies to some important Spiriferida. Therefore, an almost completely different fauna re-appeared during the Middle Triassic. As previously, the three "die-hard" Linguliformea and Craniiformea lineages survived. The Triassic fauna mainly consisted of Rhynchonellida, Atrypida, Spiriferida and Terebratulida.

By the Middle **Jurassic** (206-144 Ma) most of the Strophomenata had disappeared and the Atrypida and Spiriferida had become extinct. The Terebratulida were now more numerous than the Rhynchonellida and these two orders formed almost the entire fauna.

Contrary to the case in many other phyla, there has been little change in supra-generic faunal composition of the brachiopods since the Cretaceous (155-65 Ma). Nevertheless, only very few genera belonging to the Rhynchonelliformea survived the Cretaceous/Tertiary turnover (for example *Argyrotheca* and *Megathiris*) but most superfamilies recognised in the Cretaceous still occur today. Since the Creta-

dage nog voorkomen. De Strophomenida en Spiriferida waren in het bijzonder zeer talrijk gedurende het Devoon. De punctate Orthida bleven een bloeiperiode doormaken en enkele van de meer geavanceerde Pentamerida werden buitengewoon algemeen; de laatste groep ontwikkelde schijnbaar onafhankelijk van de Rhynchonellida crura (zie fig. 2). Gedurende het late Siluur verschijnen de eerste Terebratulida. Waarschijnlijk de laatste 10 miljoen jaar van het Laat-Devoon vormden een vrij abrupte periode van uitsterven: de Pentamerida verdwenen en veel andere groepen die tot die tijd numeriek belangrijk waren, verdwenen compleet of werden ernstig gedeclineerd.

Gedurende het late Paleozoïcum (**Carboon** (354-290 Ma) en **Perm** (290-248 Ma)) bleven de drie al lang voorkomende families die behoren tot de Linguliformea en Craniiformea zonder veel veranderingen voortbestaan. Bovendien werden de Rhynchonellida en Spiriferida weinig beïnvloed door de periode van uitsterven in het late Devoon en breidden zich verder uit in het vroege Carboon. Gedurende het vroege Carboon werden de waarschijnlijk gedeeltelijk ingegraven Productida belangrijker. Deze verankerden zich met stekels in de zachte ondergrond, Ook waren Spiriferida, Atrypida en Rhynchonellida talrijk. De Terebratulida hadden het late Devoon overleefd en begonnen zich weer uit te breiden. Daarentegen bleven er maar enkele punctate Orthida over. De fauna van het latere Carboon is slecht bekend, vooral omdat die tijd gekarakteriseerd wordt door uitgestrekte koolmoerassen, die geen geschikt habitat voor brachiopoden vormden. Gedurende het vroege Perm komen we vrijwel dezelfde fauna tegen; wel verschillend in samenstelling op geslachtsniveau maar verder nauwelijks gewijzigd. De Strophomenata daarentegen, begonnen elke beschikbare niche op te vullen. Dat leidde tot een grote verscheidenheid in morfologische karakters in die groep die zijn weerga binnen de brachiopoden niet kent. Extreem rijke en gevarieerde Perm-faunas zijn tot in detail beschreven. Die van West Texas, USA (Cooper & Grant, 1972-77) en zuidelijk Thailand (Grant, 1976) wil ik hier graag expliciet noemen.

De fauna van het late Perm werd opgevolgd door die van het vroege **Trias** (248-206 Ma) nadat zich de grootste crisis aller tijden had voorgedaan, waarvan de fauna nooit echt herstelde. De mate van uitsterven was veel groter dan die aan het einde van het Devoon. Bijna alle vormen van de Strophomenata verdwenen geheel. De laatste Orthida, overgebleven uit het Perm, verdwenen ook, evenals de Pentamerida. Hetzelfde gebeurde met enkele belangrijke Spiriferida. Als gevolg hiervan verscheen een bijna compleet andere fauna gedurende het Midden-Trias. Maar, zoals telkens hiervoor, de drie "die-hard" groepen van de Linguliformea en Craniiformea bleven bestaan. De fauna van het Trias bestond voor het grootste deel uit Rhynchonellida, Atrypida, Spiriferida en Terebratulida.

Gedurende het Midden **Jura** (206-144 Ma) waren de meeste Strophomenata verdwenen en waren de Atrypida en Spiriferida uitgestorven. De Terebratulida waren talrijker dan de Rhynchonellida en deze twee ordes vormden bijna de complete fauna.

In tegenstelling tot wat we zien in andere fyla is er sinds het

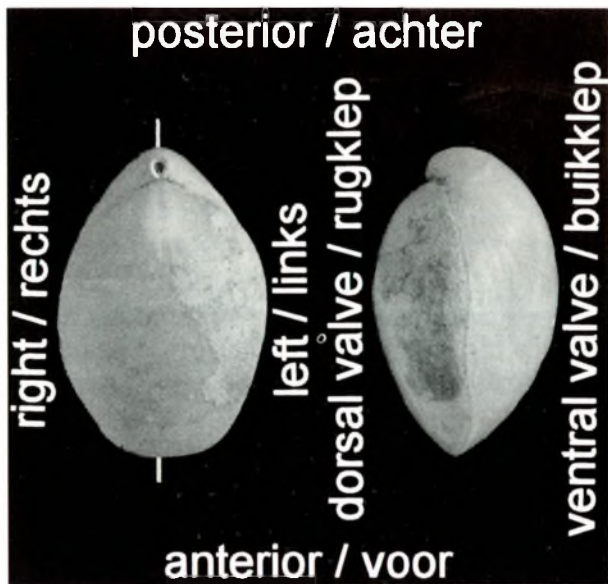


Fig. 1.
An brachiopod shell of a species belonging to the subphylum Rhynchonelliformea with some basic terminology, the line indicating the plane of symmetry.

Fig. 1.
Een schelp van een brachiopode behorend tot het subfylum Rhynchonelliformea met daarbij enkele basistermen, het lijntje geeft het vlak van symmetrie aan.

ceous, there has been an evolutionary diversification of the long-looped Terebratulida, which seems to be the most important change.

SHELL MORPHOLOGY

Identifying Recent brachiopods is often more of a problem than that of molluscs. Very few characters are of diagnostic value among the Linguliformea and Craniiformea. Species belonging to the genera *Lingula* and *Glottidia* have often been established on morphometric characters (width/length ratio etc.) of the shells alone. Among the Rhynchonelliformea, some species are easily recognisable, others can only be identified with certainty by investigating the internal morphology of the shell, and especially of the brachidium (see explanation below). The systematic placement of a specimen can only be ascertained by comparing the brachidium morphology with that of other genera. The brachidium, however, evolves through a series of stages during ontogeny. Therefore, juvenile specimens may be equipped with a loop belonging to the adult stage of a more primitive genus. Juvenile specimens are therefore very difficult to identify positively.

A complicating factor is the frequent occurrence of homeomorphs: species that are extremely similar to each other externally. Some of these homeomorphs even live sympatrically. An interesting case of homeomorphy can be found in two North Atlantic brachiopods, which were grouped together previously as *Dallina septigera* (Lovén, 1846). It was not until 1960 that it was recognised that two species were involved, resulting in the introduction of a new species and genus: *Fallax dalliniformis* Atkins, 1960. The two can only be separated by studying the details of the brachidium.

As in bivalves, the shell is secreted by the mantle. The shell is either organophosphatic (Linguliformea) or calcitic (Craniiformea).

Krijt (155-65 Ma) weinig verschil in samenstelling van de brachiopodenfauna op de niveaus boven het geslacht van die tijd en die van nu. Niettemin overleefden slechts enkele geslachten van de Rhynchonelliformea de overgang van het Krijt naar het Tertiair (bijvoorbeeld *Argyrotheca* en *Megathiris*) maar de meeste superfamilies die in het Krijt bestonden bestaan nu nog steeds. Sinds het Krijt is er wel een duidelijke diversificatie van de Terebratulida met een lang brachidium. Dit lijkt de belangrijkste verandering sinds die tijd.

SCHELPKENMERKEN

Recente brachiopoden zijn vaak moeilijker op naam te brengen dan weekdieren. Er zijn slechts enkele kenmerken geschikt om als karakteristiek te gelden binnen de Linguliformea en de Craniiformea. Soorten behorend tot de geslachten *Lingula* en *Glottidia* zijn vaak beschreven aan de hand van morfometrische kenmerken (bijvoorbeeld breedte/lengthe verhouding enz.) van de schelpen. Binnen de Rhynchonelliformea zijn sommige soorten makkelijk te herkennen terwijl andere soms alleen te determineren zijn door de inwendige kenmerken van de schelpen, en in het bijzonder het brachidium, te bestuderen (zie de verklaring hieronder). De systematische plaats van een soort kan vaak alleen bepaald worden door het brachidium te vergelijken met dat van verscheidene geslachten. Een bijkomend probleem is echter dat het brachidium een serie verschijningsvormen doorloopt voor dat van het volwassen stadium. Daarom zijn juveniele exemplaren vaak zeer moeilijk op naam te brengen. Zij bezitten immers vaak nog niet het kenmerkende volwassen brachidium of hebben een brachidium gelijkend op het volwassen stadium van een primitiever geslacht.

Een complicerende factor is het voorkomen van zogenaamde homeomorfen: soorten die extreem veel op elkaar. Enkele van deze homeomorfen leven zelfs sympatrisch. Een interessant geval van homeomorfie vinden we bij twee Noord-Atlantische brachiopoden die in het verleden beide *Dallina septigera* (Lovén, 1846) genoemd werden. Pas in 1960 werd onderkend dat het twee soorten zijn, met als resultaat een nieuwe soort en een nieuw geslacht: *Fallax dalliniformis* Atkins, 1960. De twee kunnen eigenlijk alleen gescheiden worden door het brachidium te bestuderen.

De schelp van een brachiopode wordt opgebouwd door de mantel, net als bij tweekleppige weekdieren. De schelp is organofosfatisch (Linguliformea) of kalkachtig (Craniiformea en Rhynchonelliformea). Recente Craniiformea en Rhynchonellata (behalve de Rhynchonellida) hebben schelpen met punctae, dat zijn kanaaltjes die dwars door de schelp lopen. In

formea and Rhynchonelliformea). Recent Craniiformea and Rhynchonellata (not the Rhynchonellida) show punctate shells, e.g. with channels through the shell. Instead of having a left and a right valve (like bivalves), brachiopods have a dorsal (brachial) and a ventral (pedicle) valve (see fig. 1), and therefore the plane of symmetry runs through both valves instead of between both valves. Usually, the shells are unequal in depth, the dorsal one being the shallower, except in the burrowing lingulids, which show more equally shaped shells.

The articulation of the Rhynchonelliformea is quite simple: two hinge teeth in the ventral valve fitting in two sockets in the dorsal valve. The ventral valve is the one through which the pedicle (if present) usually emerges. The pedicle is a stalk-like structure used to anchor into/onto the substrate. The dorsal valve contains the support (if present) for the lophophore (a complex filtering apparatus). The lophophore is absent in molluscs but is also found in other phyla, the Phoronida (horseshoe worms) and the Entoprocta (part of the former Bryozoa). These three groups are also referred to as "lophophorates" and may well prove to be classes of one single phylum (see: Systematics).

Features that may be of importance when identifying brachiopods are the anterior and lateral commissure (the line of junction between the margins of the valves). Especially the anterior commissure is informative when it comes to identification. The commissure may be straight, or folded in a number of ways in dorsad or ventrad direction.

The Linguliformea and Craniiformea differ from the Rhynchonelliformea by an absence of articulation between the valves of all living and the majority of fossil species. Furthermore, the lophophore is never supported by a shelly outgrowth from the posterior margin of the brachial valve. These shelly outgrowths, named brachidia, occur in all living Rhynchonelliformea. The four main forms of brachidia found in the extant Rhynchonelliformea are illustrated in fig. 2.

plaats van een linker en een rechterschelp (zoals in tweekleppigen) hebben brachiopoden een dorsale (brachiale) en een ventrale (steel-) klep (zie fig. 1), en daarom loopt het vlak van symmetrie dwars door beide kleppen in plaats van tussen de kleppen door. Gewoonlijk zijn de twee kleppen niet even diep maar is de dorsale klep iets ondieper. Dit geldt echter niet voor de gravende linguliden die kleppen hebben die veel meer gelijkvormig zijn.

De articulatie van de Rhynchonelliformea is vrij simpel: de twee slottanden in de ventrale klep passen in twee holtes in de dorsale klep. De ventrale klep is de klep waardoor de steel (voor zover aanwezig) naar buiten komt. De steel is een stengelachtige structuur die dient om het dier in of aan de ondergrond te verankeren. De dorsale klep bevat de ondersteuning (voor zover aanwezig) van de lofofoor (een ingewikkeld filterapparaat). De lofofoor is afwezig in weekdieren maar wordt ook aangetroffen in andere fyta zoals de Phoronida (hoefijzerwormen) en de Entoprocta (een deel van wat we vroeger de Bryozoa noemden). Deze drie groepen worden ook we "lofoforaten" genoemd en zouden best wel eens klassen van een enkel fyllum kunnen zijn (zie: Systematiek).

Kenmerken die verder van belang zijn bij het determineren van brachiopoden zijn de commissuren (raakvlakken tussen de twee kleppen) aan de voor- en zijkanten. In het bijzonder informatief bij het determineren is de commissuur aan de voorzijde. Deze commissuur kan recht zijn of op verschillende manieren geplooid in dorsale of ventrale richting.

De Linguliformea en Craniiformea verschillen van de Rhynchonelliformea doordat een slotconstructie tussen de kleppen afwezig is. Dit geldt voor alle nog levende en de meeste fossiele soorten. Bovendien wordt de lofofoor bij deze twee groepen nooit ondersteund door een uitgroei van de achterste schelprand van de brachiale klep. Deze schelpachtige uitgroeisels, genaamd brachidia, zijn aanwezig in alle levende Rhynchonelliformea. De vier hoofdtypen brachidia die voorkomen in de nog levende Rhynchonelliformea ziet u in fig. 2.

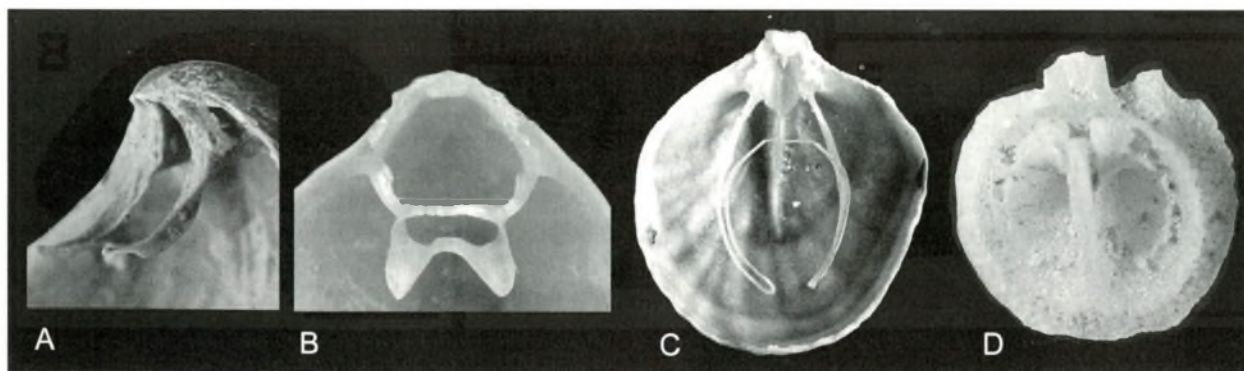


Fig. 2. The four main forms of brachidia found in brachiopods of the subphylum Rhynchonelliformea. A, a pair of crura, typical for all Rhynchonellida. Genus *Hemithiris*; B, a short loop. Genus *Terebratulina*; C, a long loop. Genus *Magellania*; D, brachial grooves in inner surface of dorsal valve. Genus *Thecidellina*.

Fig. 2. De vier hoofdvormen brachidia zoals die voorkomen in brachiopoden van het subphylum Rhynchonelliformea. A, een paar crura, kenmerkend voor alle Rhynchonellida. Genus *Hemithiris*; B, een kort armskelet. Genus *Terebratulina*; C, een lang armskelet. Genus *Magellania*; D, brachiale groeven in het inwendige van de dorsale klep. Genus *Thecidellina*.

The simplest form of a brachidium, a pair of crura (**A**), is characteristic for the order Rhynchonellida, with even the earliest forms showing this type of brachidium. Several types of crura are recognised; these types being important for classification on family level within the order.

The order Terebratulida is characterised by having a loop. In this type of brachidium, descending branches are attached to the crura and either with an anterior transverse connecting band to form a short loop (**B**), or with ascending branches and a transverse connecting band more posteriorly, to form a long loop (**C**). The fused crural processes (forming a second more posteriorly positioned connecting band) as figured in B are not typical for a short-looped terebratulid, but only for the genus *Terebratulina*. Long loops come in a variety of forms, some not even remotely similar to the *Magellania* type loop figured here.

An aberrant type of brachidium is found in the order Thecideida (**D**). The brachidium consists of brachial grooves in the inner surface of the dorsal valve.

Most Recent brachiopods are quite dullly coloured. Some others, however, show an extremely vivid and characteristic coloration, which even may be of diagnostic value in some cases. In those cases where coloration is present, the prevailing colour among the extant Rhynchonelliformea, however, always seems to be reddish, as can be observed in pl. 3. Curry (1999) discussed colouration occurring in a Pleistocene population of the New Zealand species *Terebratella inconspicua* (Sowerby, 1846). The reddish colouration found in that species proved to be caroteno-protein, also responsible for colouring carrots and tomatoes. The mantle canal system, which in reality is a feature of the living animal, may show through the shell of a preserved specimen (see pl. 3F-G, K-L) by having a different coloration or hue (compared with the rest of the shell). Usually, the mantle canal system is only visible as impressions on the interiors of both valves, if at all.

SYSTEMATICS

In most modern textbooks, the Brachiopoda is considered to be a phylum, of equal rank to the Mollusca. The phylum is characterised by possessing a lophophore, a character shared with some other phyla. The Brachiopoda were previously divided into two classes, the Inarticulata (without a hinge) and the Articulata (with a hinge). Recent phylogenetic analysis based on nuclear ribosomal RNA gene sequences (Cohen & Gawthrop, 1997), however, has shown that the phylum Brachiopoda is probably polyphyletic and that the forms previously included in the Inarticulata are more closely related to the Phoronida (horseshoe worms) than to the Articulata. The Phoronida were hitherto considered to be a separate phylum consisting of very few living species in one single family with two genera. Several authors have over the past decades suggested joining the Brachiopoda, Phoronida and Entoprocta

De simpelste vorm van een brachidium (een paar crura (**A**)) is kenmerkend voor de orde Rhynchonellida. Zelfs de vroegste vormen van deze orde laten al een dergelijk armskelet zien. Er worden verschillende typen crura onderscheiden; deze typen zijn van belang bij de indeling van de orde op familieniveau. De orde Terebratulida wordt gekenmerkt door een zogenaamde "loop", een gesloten hoefijzervormig brachidium. Bij dit type vinden we afdalende banden vanaf de crura en een verbindende band tussen die twee, zodat een korte "loop" ontstaat (**B**), of met opstijgende banden en een verbindende band die zich meer naar achteren bevindt, zodat een zogenaamde lange "loop" ontstaat (**C**). De met elkaar verbonden crurale uitsteeksels (die een tweede, zich meer naar achteren bevindende verbinding vormen) zoals we die zien in figuur B, zijn niet typisch voor de terebratuliden met een korte "loop" maar alleen voor het geslacht *Terebratulina*. Lange brachidia bestaan er in verschillende gedaanten waarbij sommige zelfs niet lijken op die van *Magellania* zoals hier afgebeeld.

Een afwijkend type brachidium is dat van de soorten van de orde Thecideida (**D**). Dat brachidium bestaat uit brachiale groeven in het inwendige van de dorsale klep.

Recente brachiopoden zijn meestal vrij saai gekleurd. Enkele soorten laten echter een levendig en karakteristiek kleurpatroon zien dat in sommige gevallen zo kenmerkend is dat de soort er onmiddellijk aan te herkennen is. Als een kleurpatroon aanwezig is, is de meest prominente kleur bijna altijd roodachtig, hetgeen kenmerkend is voor de levende Rhynchonelliformea. Dit zien we op pl. 3. Curry (1999) besprak de kleur van exemplaren van een Pleistocene populatie van *Terebratella inconspicua* (Sowerby, 1846) uit Nieuw-Zeeland. De roodachtige kleur van deze soort bleek te worden veroorzaakt door careno-proteïne. Dezelfde stof is ook verantwoordelijk voor de kleur van worteltjes en tomaten. Het systeem van mantelkanalen, dat een kenmerk is van het levende dier, kan soms door de schelp heen waargenomen worden (zie pl. 3F-G, K-L). Dit komt omdat het anders gekleurd is of donkerder of lichter is (vergeleken met de rest van de schelp). Gewoonlijk is het systeem van mantelkanalen echter alleen te zien als afdrucken aan de binnenkant van de kleppen.

SYSTEMATIEK

De Brachiopoda wordt in de meeste leerboeken gezien als een fylum van gelijke rang als de Mollusca. Het fylum wordt gekarakteriseerd door het bezit van een lofofoor, een kenmerk dat gedeeld wordt met enkele andere fylya. In het verleden werden de Brachiopoda verdeeld in twee klassen, de Inarticulata (zonder slot) en de Articulata (met een slot). Recent fylogenetisch onderzoek aan genensequenties van het nucleair ribosomaal RNA (Cohen & Gawthrop, 1997), heeft echter laten zien dat de Brachiopoda waarschijnlijk polyfyletisch zijn en dat de vormen die voorheen Inarticulata genoemd werden waarschijnlijk meer verwant zijn aan de Phoronida (hoefijzerwormen) dan aan de Articulata. De Phoronida werden tot voor kort beschouwd als een zelfstandig fylum met slechts een paar levende soorten in een enkele familie met twee geslachten. Verschillende auteurs hebben de afgelopen decennia

into a new phylum, the Lophophorata.

The following list reflects the currently accepted systematic layout of the classes formerly included in the Brachiopoda. The layout is based on Williams et al., 1996, and will largely be used in the forthcoming volumes of the revised brachiopod part of the "Treatise on Invertebrate Paleontology". The symbol † following an order listed means that the order has become extinct and has no Recent representatives.

In previous classifications, the Linguliformea and Craniiformea were considered to belong to the "Inarticulata", whereas the Rhynchonelliformea were previously named 'Articulata'.

gesuggereerd dat de Brachiopoda, Phoronida en Entoprocta samen in één nieuw fylum horen, de Lophophorata.

De lijst hieronder geeft de op dit moment geaccepteerde systematische lay-out weer van de klassen die oorspronkelijk tot de Brachiopoda gerekend werden. De lay-out is gebaseerd op die van Williams et al., 1996, en zal grotendeels gebruikt worden in de nieuwe delen van het compleet herziene brachiopodendeel van "Treatise on Invertebrate Paleontology", die binnenkort zullen verschijnen. Het symbool † achter de ordes geeft aan dat de betreffende groep uitgestorven is en geen recente vertegenwoordigers kent.

In vroegere classificaties vielen de Linguliformea en Craniiformea onder de "Inarticulata", en de Rhynchonelliformea werden voorheen 'Articulata' genoemd.

- Subphylum Linguliformea Williams, Carlson, Brunton, Holmer & Popov, 1996
 - ◆ Class Lingulata Gorjansky & Popov, 1985
 - Order Lingulida Waagen, 1885
 - Order Siphonotretida Kuhn, 1949 †
 - Order Acrotretida Kuhn, 1949 †
 - ◆ Class Paterinata Williams, Carlson, Brunton, Holmer & Popov, 1996
 - Order Paterinida Rowell, 1965 †
- Subphylum Craniiformea Popov, Basset, Holmer & Laurie, 1993
 - ◆ Class Craniata Williams, Carlson, Brunton, Holmer & Popov, 1996
 - Order Craniopsida Gorjansky & Popov, 1985 †
 - Order Craniida Waagen, 1885
 - Order Trimerellida Gorjansky & Popov, 1985 †
- Subphylum Rhynchonelliformea Williams, Carlson, Brunton, Holmer & Popov, 1996
 - ◆ Class Chileata Williams, Carlson, Brunton, Holmer & Popov, 1996
 - Order Cheleida Popov & Tikhonov, 1990 †
 - Order Dictyonellida Cooper, 1956 †
 - ◆ Class Obolellata Williams, Carlson, Brunton, Holmer & Popov, 1996
 - Order Obolellida Rowell, 1965 †
 - Order Naukatida Popov & Tikhonov, 1990 †
 - ◆ Class Kutorginata Williams, Carlson, Brunton, Holmer & Popov, 1996
 - Order Kutorginida Kuhn, 1949 †
 - ◆ Class Strophomenata Williams, Carlson, Brunton, Holmer & Popov, 1996
 - Order Strophomenida Opik, 1934 †
 - Order Productida Sarytcheva & Sokolskaya, 1959 †
 - ◆ Class Rhynchonellata Williams, Carlson, Brunton, Holmer & Popov, 1996
 - Order Orthida Woodward, 1852 †
 - Order Pentamerida Schuchert & Cooper, 1931 †
 - Order Rhynchonellida Kuhn, 1949
 - Order Atrypida Rzhonsnitskaya, 1960 †
 - Order Spiriferida Waagen, 1883 †
 - Order Spiriferinida Ivanova, 1972 †
 - Order Athyridida Boucot, Johnson & Staton, 1964 †
 - Order Terebratulida Waagen, 1883
 - Order Thecideida Elliot, 1958

ABOUT THE RECENT BRACHIOPODS

Recent brachiopods are found all over the world. Species are known to occur from the Arctic to Antarctica, living in tropical, temperate as well as cold-water conditions. In the tropics, brachiopods are usually rare, with some exceptions. Only in Japanese waters, New Zealand and Antarctica do brachiopods form an important part of the macro-fauna.

OVER DE RECENTE BRACHIOPODEN

Recente brachiopoden worden over de hele wereld gevonden. Er komen soorten voor van de Noord- tot de Zuidpool, in tropische, gematigde en koud-water regionen. In de tropen zijn brachiopoden gewoonlijk zeldzaam, enkele uitzonderingen daargelaten. Alleen in de wateren rond Japan, Nieuw-Zeeland en Antarctica komen brachiopoden in zulke grote hoeveelheden voor dat ze een belangrijk deel van de fauna uitmaken.

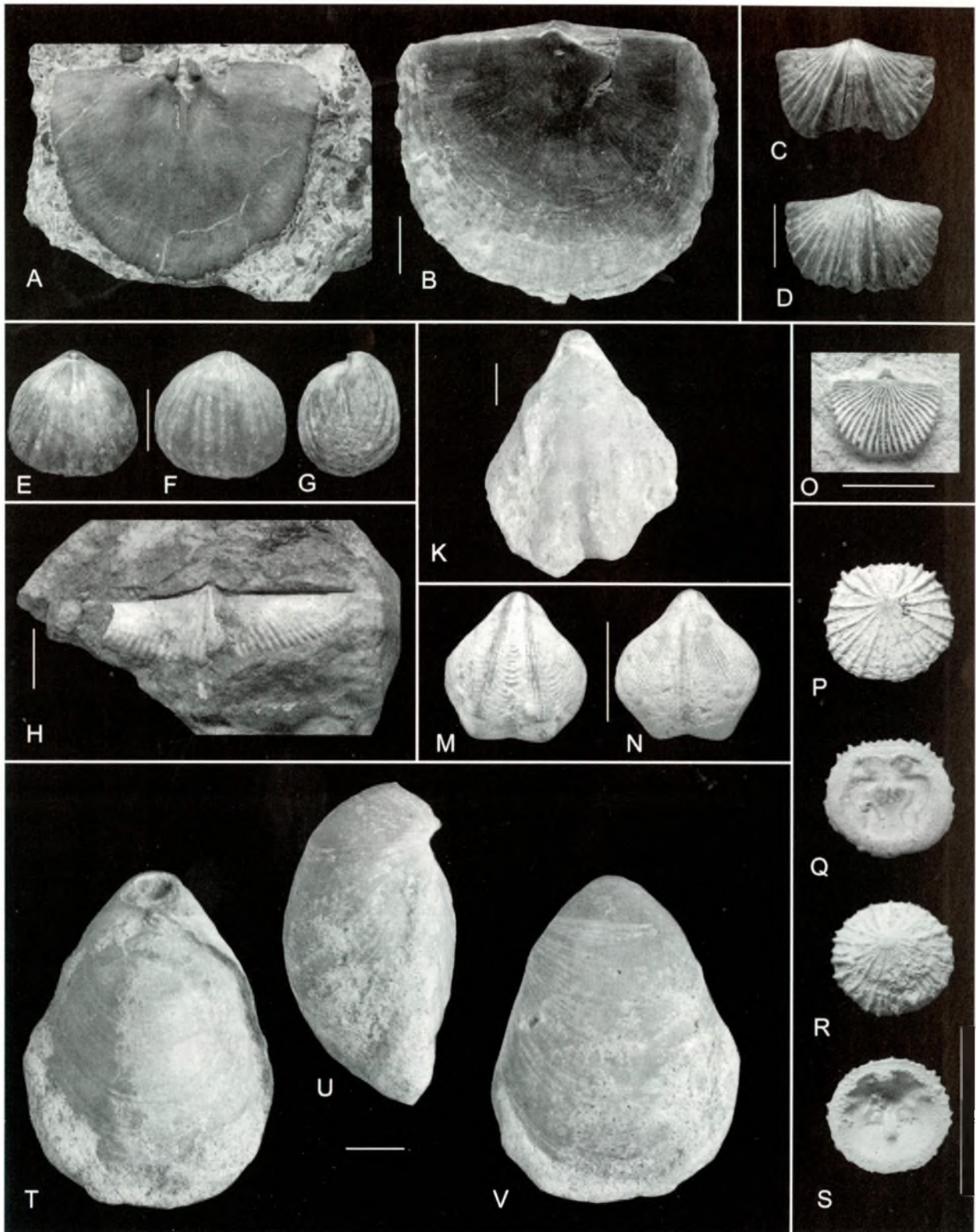


PLATE 1

Fossil brachiopods. A-B. *Rafinesquina ponderosa* (Emmons, 1842). Strophomenida. Ordovician. USA, Ohio, Camden, Hueston Woods State Park. A. interior of a dorsal valve. RV 2000143a. B. dorsal view. RV 2000143b. C-D. *Platystrophia clarksvillensis* (Foerste, 1885). Orthida. Ordovician. USA, Ohio, Camden, Hueston Woods State Park. C. ventral view. D. dorsal view. RV 200141a. E-G. *Hiscobeccus capax* (Conrad, 1842). Rhynchonellida. Ordovician. USA, Ohio, Camden, Hueston Woods State Park. E. dorsal view. F. ventral view. G. lateral view. RV 200142. H. *Mucrospirifer mucronatus* (Conrad, 1841). Spiriferida. Middle Devonian. USA, New York, Rosendale. Dorsal view. RV 200160. K. *Morrisithyris phillipsi* (Morris, 1847). Terebratulida. Jurassic. France, Normandy, Bretteville. Dorsal view. RV 200093. M-N. *Dictyothis coarctata* (Parkinson, 1811). Terebratulida. Jurassic. France, Normandy, Calvados, Lue sur Mer. M. ventral view. N. dorsal view. RV 200094a. O. *Trigonosemus pectiniformis* (Von Schlotheim, 1813). Terebratulida. Cretaceous. Netherlands, Zuid-Limburg, Maastricht, St. Pietersberg, ENCI quarry. Loose dorsal valve "in situ". RV 200009. P-S. *Isoerantia costata* (Sowerby, 1823). Craniida. Cretaceous. Netherlands, Zuid-Limburg, Maastricht, St. Pietersberg, ENCI quarry. P. exterior of ventral valve. Q. interior of the same ventral valve. RV 200003a. R. exterior of dorsal valve. S. interior of the same dorsal valve. RV 200003b. T-V. *Terebratula scillae* Seguenza, 1871. Terebratulida. Pleistocene. Italy, Reggio di Calabria. T. dorsal view. U. lateral view. V. ventral view. RV 200150a. Scale bars are 1 cm.

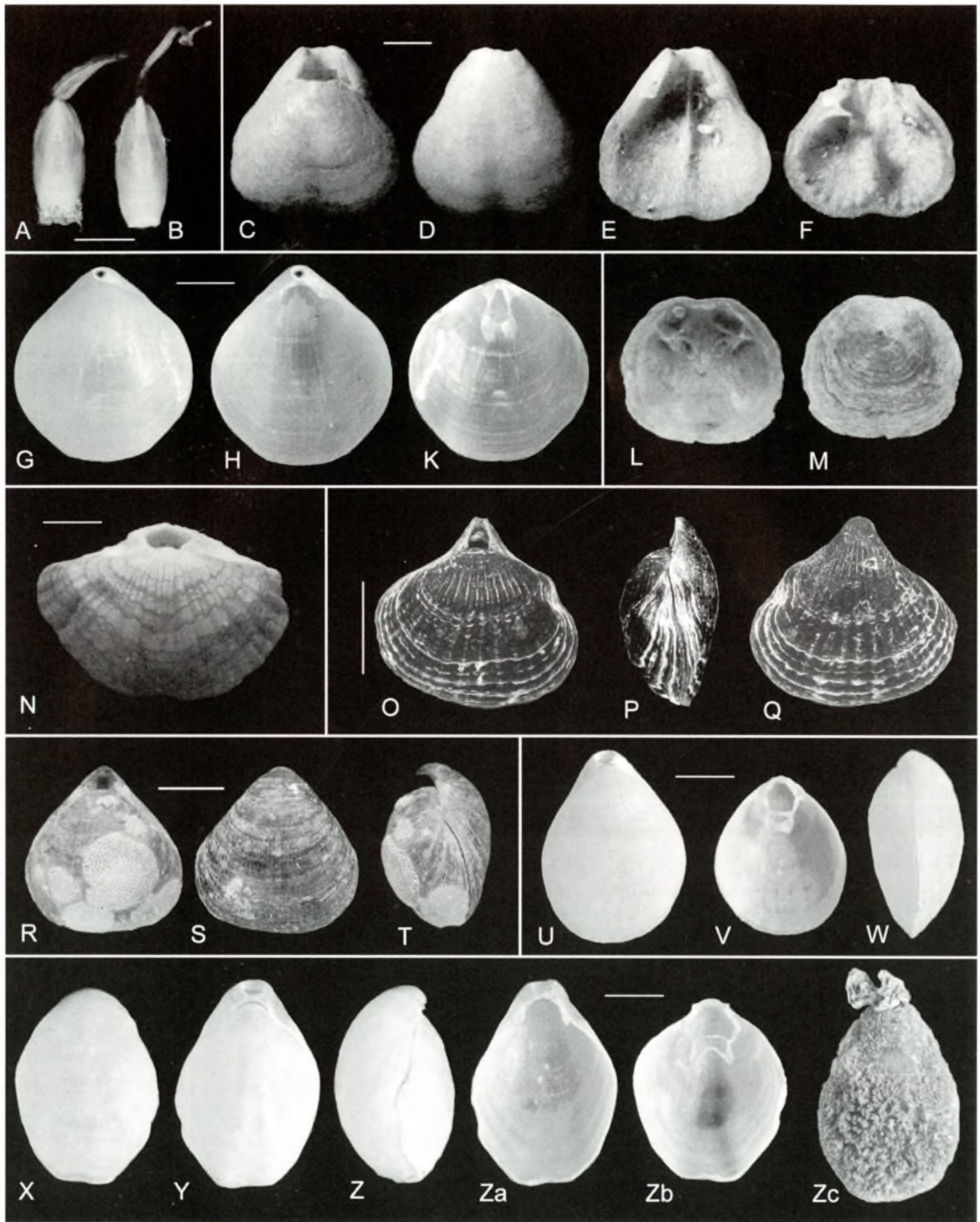


PLATE 2

Common Recent Brachiopoda. A-B, *Glottidia pyramidata* (Stimpson, 1860). Lingulata, Lingulidae. USA, Florida, Levy County, Cedar Key, hand dredge, depth 0.2-1 m, coarse muddy sand. A, dorsal view. RV 100016a. B, ventral view. RV 100016b. C-F, *Argyrotheca cordata* (Risso, 1826). Terebratulida, Megathyrididae. Croatia, Kornati Archipelago, SW Mali Obručan Island, depth 50 m. C, dorsal view. D, ventral view. E, interior of ventral valve. F, interior of dorsal valve. RV 100218a. G-K, *Gryphus vitreus* (Born, 1778). Terebratulida, Terebratulidae. Italy, Sardinia, S of Capo Carbonara, trawled, depth 600 m. G, dorsal view. H, interior of ventral valve. K, interior of dorsal valve. RV 100138a. L-M, *Neocrania anomala* (Müller, 1776). Craniata, Craniidae. Sweden, Gullmarfjorden. L, interior of dorsal valve. M, exterior of same dorsal valve. RV 100098a. N, *Terebratalia transversa* (Sowerby, 1846). Terebratulida, Terebrataliidae. USA, California, La Jolla, on rocks, depth 72 m. Dorsal view. RV 100135a. O-Q, *Notosaria nigricans* (Sowerby, 1846). Rhynchonellida, Hemithyrididae. New Zealand, Stewart Island. O, dorsal view. P, lateral view. Q, ventral view. RV 100110. R-T, *Hemithiris psittacea* (Cme4lin, 1791). Rhynchonellida, Hemithyrididae. Canada, Labrador, 1-1.5 km out of Nain, trawled, depth 36-40 m. R, dorsal view. S, ventral view. T, lateral view. RV 100244a. U-W, *Terebratulina hataiana* Cooper, 1973. Terebratulida, Cancellothyrididae. Philippines, Cebu Island, Catmon, on shell rubble bottom, depth 72 m. U, dorsal view. V, interior of dorsal valve. W, lateral view. RV 100079a. X-Zc, *Terebratulina hedleyi* (Finlay, 1927). Terebratulida, Cancellothyrididae. X-Zb, Australia, Western Australia, 200 km S of Perth, Busselton Jetty, attached to pylons, depth 5-8 m. X, ventral view. Y, dorsal view. Z, lateral view. Za, interior of ventral valve. Zb, interior of dorsal valve. RV 100234a. Zc, Australia, Victoria, outside Port Philip Bay, on wall of cave and wreck, depth 33 m. Sponge covered specimen. Dorsal view. RV 100240a. All scale bars are 1 cm, except C-E, scale bar is 1 mm.

The **Linguliformea** have organophosphatic, inarticulated shells. At present, only two families have extant representatives: the family Lingulidae and the family Discinidae. The former are confined to tropical and subtropical waters in the Indo-Pacific region (the genus *Lingula*) (pl. 3P-S) and along both the East and West coasts of the Americas and tropical West Africa (the genus *Glottidia*) (pl. 2A-B). Species belonging to this family live in U-shaped burrows and are usually found intertidally or in very shallow water. The latter family is more widely spread, lives attached by a short pedicle, and contains species of the relatively shallow water (from lower shore to about 350 metres in depth) genera *Discina*, *Discinisca* (pl. 3T) and *Discradisca*, as well as the cosmopolitan abyssal *Pelagodiscus atlanticus* (King, 1868).

The **Craniiformea** have calcitic, inarticulated shells. One single family is present in modern times: the Craniidae. This family nowadays contains several species belonging to the genus *Neocrania* and a single species belonging to the genus *Craniscus*: *C. japonicus* (A. Adams, 1863). Furthermore, it includes the monotypic genera *Valdiviathyris* and *Neoancistrocrania*, the first one documented only by a single juvenile dorsal valve of the type species *V. quenstedti* Helmcke, 1940, the latter only by the type material of its type species *N. norfolki* Laurin, 1992. Species belonging to the Craniiformea are cemented to the substrate by all or part of the ventral valve. Some species of *Neocrania* have almost completely lost the calcified ventral valve, leaving a parchment-like film on the substrate. The genus *Isocrania* (pl. 1P-S), which lived in the Cretaceous of Western Europe, was either cemented to the substrate by the apical tip of the ventral valve or lived freely on the sea floor (Ernst, 1984). The most common Recent representative of this group (although almost always only dorsal valves) in collections is probably *Neocrania anomala* (Müller, 1776), from northwestern Europe (pl. 2L-M).

The **Rhynchonelliformea** have calcitic, articulated shells. All living representatives belong to the class Rhynchonellata. The order Rhynchonellida contains the most primitive living articulate brachiopods, characterised by a pair of crura as brachial support (fig. 2A). Except for two species belonging to the family Hemithyrididae, the mainly Arctic *Hemithyris psittacea* (Gmelin, 1791) (pl. 2R-T) and *Notosaria nigricans* (Sowerby, 1846) (pl. 2O-Q) from New Zealand, species belonging to this group are uncommonly encountered in collections. The order Terebratulida contains by far the biggest number of species, with short-looped species (fig. 2B) and long-looped species (fig. 2C). The Recent short-looped brachiopods are in this paper represented by species belonging to the families Terebratulidae (pl. 2G-H) and Cancellothyrididae (pl. 2U-Zc). The Recent long-looped brachiopods are here represented by species belonging to the families Laqueidae

De **Linguliformea** hebben organofosfatiese schelpen zonder slot. Op dit moment komen er maar twee families voor: de Lingulidae en de Discinidae. De eerste wordt gevonden in de tropische en subtropische wateren van de Indo-Pacific (het geslacht *Lingula*) (pl. 3P-S) en langs zowel de oost- als westkust van de beide Amerika's en tropisch West-Afrika (het geslacht *Glottidia*) (pl. 2A-B). Soorten die tot deze familie behoren leven in U-vormige gangen en worden gewoonlijk in het getijdengebied of in zeer ondiep water gevonden. De tweede familie heeft een groter verspreidingsgebied, leeft vastgehecht met een korte steel, en omvat soorten uit relatief ondiep water (van laag in het litoraal tot een diepte van ongeveer 350 meter) behorend tot de geslachten *Discina*, *Discinisca* (pl. 3T) en *Discradisca*, en de kosmopolitische *Pelagodiscus atlanticus* (King, 1868) uit diep water.

De **Craniiformea** hebben kalkachtige schelpen zonder slot. Er komt in onze tijd maar één familie voor: de Craniidae. Deze familie omvat verschillende soorten van het geslacht *Neocrania* en een enkele behorend tot het geslacht *Craniscus*: *C. japonicus* (A. Adams, 1863). Bovendien omvat het de monotypische geslachten *Valdiviathyris* en *Neoancistrocrania*, waarbij opgemerkt moet worden dat de eerste slechts gedocumenteerd is door één juveniele dorsale klep van de type-soort *V. quenstedti* Helmcke, 1940, terwijl de tweede alleen bekend is van het type-materiaal van zijn type-soort *N. norfolki* Laurin, 1992. Soorten die behoren tot de Craniiformea leven vastgehecht aan de ondergrond. Dit kan zijn met slechts een deel of met het gehele oppervlak van de ventrale klep. Enkele soorten van het geslacht *Neocrania* hebben bijna de hele kalkachtige ventrale klep verloren en in deze gevallen is alleen een perkamentachtig vlies op het substraat zichtbaar. Het geslacht *Isocrania* (pl. 1P-S), dat gedurende het Krijt in West-Europa leefde, was ofwel slechts met het apicale deel van de ventrale klep aan het substraat vastgehecht of leefde geheel vrij op de zeebodem (Ernst, 1984). De meest algemeen verzamelde recente vertegenwoordiger behorend tot deze groep (in bijna alle gevallen dorsale kleppen) is waarschijnlijk *Neocrania anomala* (Müller, 1776), uit noordwest Europa (pl. 2L-M).

De **Rhynchonelliformea** hebben kalkachtige schelpen met een slot. Alle levende vertegenwoordigers behoren tot de klasse Rhynchonellata. De orde Rhynchonellida omvat de meest primitieve levende brachiopoden met een slot en wordt gekarakteriseerd door het bezit van een paar crura als ondersteuning van de lofofoor (fig. 2A). Op twee uitzonderingen na, de grotendeels Arctische *Hemithyris psittacea* (Gmelin, 1791) (pl. 2r-t) en *Notosaria nigricans* (Sowerby, 1846) (pl. 2o-q) uit Nicuw-Zeeland, worden soorten behorend tot deze groep weinig aangetroffen in verzamelingen. Beide bovengenoemde soorten behoren tot de familie Hemithyrididae. De orde Terebratulida omvat verreweg de meeste soorten, zowel met een korte "loop" (fig. 2B) als met een lange "loop" (fig. 2C). De recente soorten met een korte loop behoren voor het overgrote deel tot de families Terebratulidae (pl. 2G-H) en Cancellothyrididae (pl. 2U-Zc). De Recente soorten met een



PLATE 3

Common Recent Brachiopoda. **A-E.** *Terebratalia occidentalis* Dall, 1871. Terebratulida, Terebrataliidae. USA, California, off San Diego, Nine Mile Bank, dredged, depth 120-180 m. A. dorsal view. B. posterior view. C. lateral view. D. anterior view. E. ventral view. **F-H.** *Laqueus californianus* (Koch, 1848). Terebratulida, Laqueidae. USA, California, San Diego, from local fisherman. F. dorsal view. G. ventral view. H. lateral view. RV 100179a. **K-L.** *Plectothyris pictus* (Dillwyn, 1817). Terebratulida, Laqueidae. Japan, Kochi, Tosa Bay. K. dorsal view. L. ventral view. RV 100118. **M-O.** *Kraussina rubra* (Pallas, 1766). Terebratulida, Kraussinidae. Malformed specimen. South Africa, Cape Province, East London, West Bank. M. dorsal view. N. ventral view. O. interior of dorsal valve. RV 100010a. **P-S.** *Lingula lingua* (Lightfoot, 1786). Lingulata, Lingulidae. Indonesia, E Sumatra, Belawan, in mud, low tide. P. exterior of dorsal valve. Q. interior of dorsal valve. R. exterior of ventral valve. S. interior of ventral valve. RV 100125a. **T.** *Discinisca lamellosa* (Broderip, 1834). Lingulida, Discinidae. Peru, Lima, Callao, under rocks. Cluster of specimens. RV 100080a. All scale bars are 1 cm.



Fig. 3. *Terebratulina septentrionalis* (Couthouy, 1838). A short-looped species belonging to the order Terebratulida, family Cancellothyrididae. Two living specimens photographed in the Gulf of Maine, USA, at a depth of around 30 metres, covered by the demosponge *Iophon pattersoni* (Bowerbank, 1858). In the uppermost specimen, which is viewed from the anterior, part of the coiled lophophore can be observed. [Photograph Timothy E. Miller]

Fig. 3. *Terebratulina septentrionalis* (Couthouy, 1838). Een soort met een korte "loop" van de orde Terebratulida, familie Cancellothyrididae. De twee levende exemplaren werden gefotografeerd in de Golf van Maine, USA, op een diepte van ongeveer 30 meter, en zijn overdekt met de spons *Iophon pattersoni* (Bowerbank, 1858). Bij het bovenste exemplaar, dat we van voren af bekijken, kunnen we de opgerolde lofofoor zien. [Foto Timothy E. Miller]

(pl. 3F-H, K-L), Terebrataliidae (pl. 3A-C), Megathyrididae (pl. 2C-F) and Kraussinidae (pl. 3M-O). The third order, the Thecideida, is characterised by brachial grooves in the inner surface of the dorsal valve (fig. 2D). It contains two families, the Thecideidae, with much-divided brachial interiors, and the Thecidellinidae, with bilobed brachial interiors. The former contains the genera *Lacazella* and *Pajaudina*, the latter only the genus *Thecidellina*.

lange loop die we hier afbeelden behoren tot de families Laqueidae (pl. 3F-H, K-L), Terebrataliidae (pl. 3A-C), Megathyrididae (pl. 2C-F) en Kraussinidae (pl. 3M-O). De derde orde, de Thecideida, wordt gekenmerkt door brachiale groeven aan de binnenkant van de dorsale klep (fig. 2D). Hieronder vallen twee families, de Thecideidae, met veel vertakkingen van de brachiale groeven, en de Thecidellinidae, met in twee delen verdeelde brachiale groeven. De eerste familie omvat de geslachten *Lacazella* en *Pajaudina*, de tweede familie alleen het geslacht *Thecidellina*.

ACKNOWLEDGEMENTS

Many thanks are due to Timothy E. Miller, who most generously donated two colour slides of *Terebratulina septentrionalis*, of which one is used in this paper. Numerous other people, whom I will not mention here by name, helped me over the past few years by supplying specimens, literature and information. To all those people I wish to express my gratitude.

REFERENCES

- BLOCHMANN, F., 1892. Über die Anatomie und die Verwandtschaftlichen Beziehungen der Brachiopoden. Archiv des Vereins der Freunde der Naturgeschichte in Mecklenburg, 46: 37-50.
- COHEN, B.L., & GAWTROP, A.B., 1997. The brachiopod genome. In: R.L. Kaesler, ed., Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda (Revised), Vol. 1: 189-211. Boulder/Lawrence.
- COOPER, G.A. & GRANT, R.E., 1972-77. Permian brachiopods of West Texas. I-VI. Smithsonian Contributions to Paleobiology, 12, 14, 15, 19, 21, 24: 3370 pp.
- CURRY, G.B., 1999. Original shell colouration in Late Pleistocene terebratulid brachiopods from New Zealand. Palaeontologia Electronica, 2(2): not paginated. [This electronic document does not constitute publication according to the rules of the ICZN.]
- ERNST, H., 1984. Ontogenie, Phylogenie und Autökologie des Inarticulaten Brachiopoden Isocrania in der Schreibkreidefazies NW-Deutschlands (Coniac bis Maastricht). Geologisches Jahrbuch, Abt. A, 77: 1-105.
- FABER, W., 1983. Armpotigen of Brachiopoda. Vita Marina, Armpotigen section: 1-8.
- GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA, 1999. 1999 Geological Timescale. (may be downloaded from <http://www.ucmp.berkeley.edu/fosrec/TimeScale.html>)
- GRANT, R.E., 1976. Permian brachiopods from southern Thailand. Paleontological Society, Memoir 9 (Journal of Paleontology, 50(3) supplement): 1-269.

DANKWOORD

Veel dank ben ik verschuldigd aan Timothy E. Miller, die zo vrijgevig was mij twee kleurendia's van *Terebratulina septentrionalis* te schenken, waarvan er een in dit artikel gebruikt wordt. Een groot aantal andere mensen, die ik hier niet bij naam noem, hielpen mij de afgelopen jaren door materiaal, literatuur en informatie ter beschikking te stellen. Ik wil hier ook al die mensen bedanken.

- HUXLEY, T.H., 1869. An introduction to the classification of animals: 1-147. London.
- KAESLER, R.L., 1997 (Editor). Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda (revised). 1: i-xx + 1-539. Boulder/Lawrence.
- LINNAEUS, C., 1758. Systema Naturae, per Regna tria Naturae secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Ed. 10, Vol. 1. 1-823. Holmiae (Stockholm).
- MOORE, R.C., 1965a. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda, Vol. 1: 1-521. Boulder/Lawrence.
- MOORE, R.C., 1965b. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda, Vol. 2: 523-927. Boulder/Lawrence.
- RUDWICK, M.J.S., 1970. Living and fossil brachiopods: 1-199. London.
- WALCOTT, C.D., 1912a. Cambrian Brachiopoda. Monographs of the United States Geological Survey, 51(1): 1-872
- WALCOTT, C.D., 1912b. Cambrian Brachiopoda. Monographs of the United States Geological Survey, 51(2): 1-363, Pls. 1-104.
- WILLIAMS A., CARLSON S.J., BRUNTON, H.C., HOLMER L.E. & POPOV, L., 1996. A supra-ordinal classification of the Brachiopoda. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, (B)351: 1171-1193.
- WINKLER PRINS, C.F., 1989-91. Brachiopoden. Gea, sept. 1989, dec. 1989, june 1990, dec. 1990, june 1991: B1-B36.

All photographs are copyright © by R.P.A. Voskuil, except fig. 3, which is © Timothy E. Miller.

Alle foto's zijn copyright © R.P.A. Voskuil, behalve fig. 3, welke copyright © Timothy E. Miller is.

Pattern convergence in Nudibranchia of the genus *Chromodoris* Alder & Hancock, 1855 (Opisthobranchia) from the Red Sea and Polycladida (Platyhelminthes) from the Mediterranean Sea

Convergentie van kleurpatronen bij Nudibranchia van het genus *Chromodoris* Alder & Hancock, 1855 (Opisthobranchia) uit de Rode Zee en Polycladida (Platyhelminthes) uit de Middellandse Zee

Antonio S. PERRONE

Via Palermo, 7 - I-73014 Gallipoli (LE) Italy

Mauro DONEDDU

Via Palau, 5 - I-07029 Tempio Pausania (SS) Italy

e-mail: maurodo@tiscalinet.it

Key words: Opisthobranchia, Nudibranchia, *Chromodoris*, Polycladida, *Prostheceraeus*, Red Sea, Mediterranean, Mimicry.

SUMMARY SAMENVATTING

Pattern convergence involving the nudibranch *Chromodoris* cf. *decora* (Pease, 1860) from the northern Red Sea and two polyclads, *Prostheceraeus moseley* Lang, 1884 and *Acotylea* sp. from the Mediterranean Sea is reported upon here.

De overeenkomst in kleurpatroon tussen de naaktslak *Chromodoris* cf. *decora* (Pease, 1860) uit de noordelijke Rode Zee en twee platwormen, *Prostheceraeus moseley* Lang, 1884 en *Acotylea* sp. uit de Middellandse Zee wordt hier beschreven.

INTRODUCTION INLEIDING

Opisthobranchs owe their defence mechanisms to a complicated whole (Ros, 1976, 1977) which encompasses passive defence (shell, spicules), the use of colours in order to pass unobserved or on the contrary to be striking (Ros, 1984), the production of substances disagreeable for potential predators or the use of antifeedants for the same aim (Avila, 1995). However, recent views consider the possible existence of casual colours (Cattaneo-Vietti, 1990) or tend to refute or to restrict (Edmunds, 1991) the warning coloration.

In many cases nudibranch patterns blend in with their natural environment, due to the solar radiation absorption and to the fact that surrounding habitats may appear as variegated as the nudibranchs; evidence for *Phyllidia rosans* Bergh, 1873 supports this view (Bertsch, 1988). Definite chromatic groups or recurrent patterns for brightly coloured species bearing evidence of pattern convergence have been reported by Rudman (1982, 1987) and Ortea, Valdes & Espinosa (1994). These patterns, having in many cases an apparently warning significance, suggest the definition of Müllerian circles (Perrone, 1988), though confirming experimental studies are still lacking (Edmunds, 1987a, 1987b, 1991) or are in progress (Aguado et al., 1995).

Many marine organisms mimic opisthobranchs with striking patterns, especially during their juvenile stage: there are evi-

Opisthobranchia danken hun verdedigingssysteem aan een ingewikkeld geheel (Ros, 1976, 1977) dat passieve verdediging (schelp, stekels), het gebruik van kleuren om zich ongezien voort te bewegen of juist om op te vallen (Ros, 1984), het afscheiden van onaangename stoffen tegen mogelijke vijanden of het gebruik van antistoffen voor hetzelfde doel (Avila, 1995) omvat. Nieuwe inzichten houden echter rekening met de mogelijkheid van toevallige kleuren (Cattaneo-Vietti, 1990) of neigen ertoe om de betekenis van kleuren als waarschuwing te verwerpen of te beperken (Edmunds, 1991). In vele gevallen vormt de kleurtekening van naaktslakken een geheel met de natuurlijke omgeving tengevolge van de absorptie van zonnestrallen en van het feit dat de omgeving er even gevarieerd kan uitzien als de naaktslakken zelf; bewijsmateriaal voor *Phyllidia rosans* Bergh, 1873 ondersteunt deze opvatting (Bertsch, 1988). Van bepaalde kleurgroepen of zich herhalende tekeningen die voor fel gekleurde soorten het bewijs aandragen voor convergentie is melding gemaakt door Rudman (1982, 1987) en Ortea, Valdes & Espinosa (1994). Deze patronen die dikwijls een duidelijke waarschuwing-functie hebben, doen denken aan de Mülleriaanse cirkels (Perrone, 1988) hoewel experimentele studies die dit bevestigen nog ontbreken (Edmunds, 1987a, 1987b, 1991) of voortduren (Aguado et al., 1995). Vele mariene organismen bootsen Opisthobranchia na met opvallende kleuren, in het bijzonder tijdens hun juveniele stadium: er bestaan voorbeelden van

dences of mimicry for fishes (Randall & Emery, 1971), holothurians (Gosliner & Behrens, 1990), crustaceans (Goddard, 1984), gastropods and polyclads. Shelled prosobranchs of the families Triviidae and Ovulidae mimic dorid nudibranchs of the genera *Doriopsilla* and *Rostanga* (Liltved, 1989) and *Ovula ovum* (L., 1758) mimics *Phyllidia varicosa* Lamarck, 1801 and/or *Phyllidia madangensis* Brunckhorst, 1993 (or the similarly patterned *Phyllidia carlsonhoffi* Brunckhorst, 1993) during its juvenile stage, when the shell is not fully developed, later changing the mantle pattern to the adult phase (Johnson, 1991; Gosliner, Behrens & Williams, 1996). Polyclads, especially those families with free-living species (Chromoplanidae, Pseudocerotidae and Euryleptidae) often show off with lively colours and contrasting patterns on dorsal surface. According to Prudhoe (1985) lively colours may be natural or acquired from ingested preys and perhaps they are helpful to adapt the animal to the nature of the substratum. After all the sense of showy colourings in polyclads is not completely clear and currently available literature is very poor in this subject but, on the analogy of nudibranchs, Hyman (1951) suggested to explain this as a warning significance.

Many polyclad species, especially in the family Pseudocerotidae, developed towards a close resemblance with phaneric nudibranchs, both in colours and in movements, and also for the tentacles carriage (Perrone, 1989). *Pseudoceros* sp. from Australia arches its thin flat body to give a rounded three-dimensional effect like *Phyllidia nobilis* (= *Phyllidiella pustulosa* Cuvier, 1804), besides having similar colours and patterns (Loch, 1978). Moreover, polyclads protect themselves with defensive rhabdites, highly acid secretions (Thompson, 1965), distasteful or toxic secretions (Hyman, 1951); tetrodotoxins containing acetylcholine have been reported by Halstead (1978) and Miyazawa et al. (1986) and the existence of toxins in Mediterranean polyclads was demonstrated by Arndt (1943). Young specimens of the two fish species *Platax pinnatus* and *Plectorhynchus chaetodontoides* protect themselves with a pattern mimicking a polyclad and a nudibranch, respectively (Randall & Emery, 1971) and this supports the hypothesis of a possible mimicry or evolutionary convergence (co-evolution) in the two groups (Colin & Arneson, 1995).

Recently several cases of likeness (pattern convergence) between brightly coloured polyclads and sympatric species of Phyllidiidae and Chromodorididae have been reported from Indo-Pacific province (Brunckhorst, 1988, 1989; Gosliner & Behrens, 1990; Newman, Cannon & Brunckhorst, 1994; Gosliner, Behrens & Williams, 1996). However further convergence reports are to be studied as the opisthobranch models (Table 1) in many cases are not known: polyclad species as *Pseudoceros pardalis* Verrill, 1900 and *Pseudoceros scintillatus* Newman & Cannon, 1994 from West Pacific appear like phyllidiid nudibranchs and virtually all the Pseudocerotidae have a general chromodorid nudibranch appearance.

mimicry bij vissen (Randall & Emery, 1971), stekelhuidigen (Gosliner & Behrens, 1990), kreeftachtigen (Goddard, 1984), buikpotigen en platwormen. Schelpdragende Prosobranchia van de families Triviidae en Ovulidae bootsen naaktslakken van de doride genera *Doriopsilla* en *Rostanga* (Liltved, 1989) na en *Ovula ovum* (L., 1758) bootst *Phyllidia varicosa* Lamarck, 1801 en/of *Phyllidia madangensis* Brunckhorst, 1993 (of *Phyllidia carlsonhoffi* Brunckhorst, 1993 met een soortgelijke kleurtekening) na gedurende hun juveniele stadium wanneer de schelp nog niet volledig ontwikkeld is, terwijl later de kleurtekening van de mantel in die van een volwassene verandert (Johnson, 1991; Gosliner, Behrens & Williams, 1996). Platwormen en speciaal de families met vrij-levende soorten (Chromoplanidae, Pseudocerotidae en Euryleptidae) vertonen dikwijls levendige kleuren en contrasterende patronen aan de rugzijde. Volgens Prudhoe (1985) kunnen levendige kleuren natuurlijk zijn dan wel zijn verkregen van verorberde prooidieren en wellicht helpen zij het dier om zich aan te passen aan de aard van het substraat. Toch is de betekenis van de opvallende kleuren bij de platwormen niet geheel duidelijk en de thans beschikbare literatuur is op dit punt zeer mager; Hyman (1951) suggereert het in vergelijking met de naaktslakken als een waarschuwingstekening uit te leggen.

Vele soorten platwormen, in het bijzonder van de familie Pseudocerotidae, ontwikkelen wat kleur en beweging als ook het dragen van tentakels betreft grote gelijkenis met naaktslakken (Perrone, 1989). *Pseudoceros* sp. uit Australië kromt zijn dunne, platte lichaam om het daarmee een driedimensionale indruk te geven zoals *Phyllidia nobilis* (= *Phyllidiella pustulosa* Cuvier, 1804), terwijl hij al een soortgelijke kleurtekening heeft (Loch, 1978). Bovendien beschermen de platwormen zich met verdedigingsuitsteeksels, sterk zuurhoudende afscheidingen (Thompson, 1965), onsmakelijke of giftige afscheidingen (Hyman, 1951); tetrodotoxines met acetylcholine worden vermeld door Halstead (1978) en Miyazawa et al. (1986) en het bestaan van gifstoffen bij platwormen uit de Middellandse Zee is aangetoond door Arndt (1943). Jeugdige exemplaren van twee vissoorten, *Platax pinnatus* en *Plectorhynchus chaetodontoides* beschermen zich door een kleurpatroon dat lijkt op respectievelijk een platworm en een naaktslak (Randall & Emery, 1971) en dit biedt steun voor de hypothese van een mogelijke mimicry of evolutionaire convergentie bij twee groepen (Colin & Arneson, 1985).

Recentelijk is melding gemaakt van verschillende gevallen van gelijkenis (convergentie van kleurtekening) tussen fel gekleurde platwormen en soorten van Phyllidiidae en Chromodorididae uit hetzelfde gebied van de Indo-Pacific (Brunckhorst, 1988, 1989; Gosliner & Behrens, 1990; Newman, Cannon & Brunckhorst, 1994; Gosliner, Behrens & Williams, 1996). Verdere meldingen van convergentie verdienen echter nadere studie aangezien in vele gevallen de modellen (Tabel 1) voor de achterkieuwige slakken niet bekend zijn: platwormsoorten zoals *Pseudoceros pardalis* Verrill, 1900 en *Pseudoceros scintillatus* Newman & Cannon, 1994 van de westelijke Grote Oceaan lijken op naaktslakken van de familie Phyllidiidae en eigenlijk vertonen de Pseudocerotidae een algemene gelijkenis met de Chromodorididae.

The occurrence of a further pattern convergence between two polyclad species from the Mediterranean Sea, *Prosthecleraeus moseley* Lang, 1884 and *Acotylea* sp. and a chromodorid from the Red Sea, *Chromodoris* cf. *decora* (Pease, 1860) is here reported.

In dit artikel wordt melding gemaakt van het voorkomen van nog een convergentie van kleurtekening tussen platwormen uit de Middellandse Zee, *Prosthecleraeus moseley* Lang, 1884 en *Acotylea* sp., en een soort van de Chromodoridae uit de Rode Zee, *Chromodoris* cf. *decora* (Pease, 1860).

Chromodoris cf. *decora* (Pease, 1860)

(Pl. I, figs. C-D)

Synonymy. - *Chromodoris maculosa* (Pease, 1871) - Eliot, 1908:108-109 (misidentification)
Chromodoris cf. *decora* (Pease, 1860) - Yonow, 1989: 294, plate 4.

Synonymie. - *Chromodoris maculosa* (Pease, 1871) - Eliot, 1908: 108-109 (foutieve determinatie)
Chromodoris cf. *decora* (Pease, 1860) - Yonow, 1989: 294, plaat 4

Material. - Egypt: (1) Naama Bay, Sharm El Sheikh, 1.5 m depth, under a stone, 9.X.1993, 1 specimen, colour transparencies.

Materiaal. - Egypte: (1) Naama Bay, Sharm El Sheikh, 1,5 m diep, onder een steen, 9.X.1993, 1 exemplaar, kleurendia's.

Pattern description. - The notum, pinkish on the central part and white on the edge, is longitudinally striped with several thin opaque white streaks. The streaks are mostly interrupted and only a few run unbroken from the rhinophores to the gills area. Among the stripes there are some irregular conjunctions. Two bands run around the edge of the notum, the inner one is large and opaque white coloured, the marginal is orange coloured and broken by a row of large white spots (mantle glands = mantle dermal formations MDFs), oval or roughly quadrangular in shape. The body has many little spots, magenta in colour and oval or round in shape, scattered between the dorsal stripes. On the dorsum the notum is darker in the central part, because of the evidence of the interior organs. The rhinophores are translucent white in colour, with the tips opaque white. The six or seven gills are white, coloured on their edge and top with orange pigment.

Beschrijving kleurpatroon. - Het notum, roze-achtig in het midden en wit aan de rand, is overlans gestreept met verscheidene dunne, onduidelijke witte strepen. Deze worden veelal onderbroken en slechts enkele lopen ononderbroken van de rinoforen tot de kieuwen. Tussen de strepen bevinden zich enkele onregelmatige verbindingen. Twee banden lopen rond de rand van het notum, de binnenste is groot en dofwit gekleurd, de buitenste is oranje en wordt onderbroken door een rij grote witte vlekken (mantelklieren = mantelhuidformaties MDF's), ovaal en ongeveer vierhoekig van vorm. Het lichaam heeft vele kleine vlekjes, magenta van kleur en ovaal of rond van vorm, verspreid tussen de rugstrepen. Aan de rugzijde is het notum in het midden donkerder wegens de aanwezigheid van de inwendige organen. De rhinoforen zijn doorzichtig wit met dofwitte punten. De zes of zeven kieuwen zijn wit, aan de randen en de top gekleurd met oranje pigment.

Remarks. - Identification of this form is uncertain. The first known specimen of the species (Eliot, 1908) was found in the Sudanese Red Sea. Eliot (1908) probably reported in full Crossland's field note and identified this form with *Chromodoris maculosa* Pease, 1871 but himself was doubtful of his identification (page 109) and hypothesised it could be a chromatic form of a species previously described from the Red Sea by ancient authors, as Rüppell & Leuckart or Ehrenberg. Rudman (1986) considered the form described by Eliot in the range of *Hypselodoris maculosa* (Pease, 1871) and mentioned a specimen from the Red Sea in the Australian Museum collection. A second specimen from "Creek", Northern Red Sea, was found by Yonow (1989) who considered it the first report of *Chromodoris decora* (Pease, 1860) from the Red Sea if correctly identified and a range extension from Western Pacific that it could be a subspecies or a chromatic phenotype endemic of the Red Sea. In the description Yonow states the rhinophores are orange but in the photographic picture such coloration does not appear. The anatomy was not studied and the radular preparation was accidentally destroyed.

Opmerkingen. - Determinatie van deze soort is twijfelachtig. Het eerste bekende exemplaar ervan (Eliot, 1908) werd aangetroffen in de Rode Zee bij Soedan. Eliot (1908) maakte waarschijnlijk melding van een veldnotitie van Crossland en determineerde de soort als *Chromodoris maculosa* Pease, 1871, maar twijfelde zelf al aan de juistheid hiervan (blz. 109) en veronderstelde dat het een kleurvorm zou kunnen zijn van een soort uit de Rode Zee die eerder is beschreven door oudere auteurs, zoals Rüppell & Leuckart of Ehrenberg. Rudman (1986) beschouwt de door Eliot beschreven soort in de reeks van *Hypselodoris maculosa* (Pease, 1871) en vermeldt een exemplaar uit de Rode Zee in de collectie van het Australisch Museum. Een tweede exemplaar van "Creek", noordelijke Rode Zee, werd gevonden door Yonow (1989) die dit beschouwde als de eerste melding van *Chromodoris decora* (Pease, 1860) uit de Rode Zee, mits juist gedetermineerd, en een uitbreiding van het voorkomen in de westelijke Pacific maar dat het ook een ondersoort of gekleurd fenotype, endemisch in de Rode Zee, kan zijn. In haar beschrijving zegt Yonow dat de rinoforen oranje zijn maar op de foto is een dergelijke kleuring niet te zien. De anatomie is niet bestudeerd en het radula-preparaat is per ongeluk vernietigd.

However it is a matter of course that we can draw the following conclusions:

- The description by Eliot of the first specimen precisely coincides with our specimen and with the Yonow one in external morphology, in size and in chromatic pattern: therefore we can consider the three nudibranchs as probably belonging to the same phenotype.
- All three known specimens are from the northern Red Sea.
- The specimen described by Eliot is not a *Hypselodoris*, because it has the labial armature formed by curved and bifid constituents; in addition radular structure and other external morphological features are quite different (see Rudman, 1986: 346) hence it cannot be identified with *Hypselodoris maculosa* (Pease, 1871).

Throughout its entire range, particularly the Pacific Ocean, *Chromodoris decora* has an inconsistent colour pattern, specimens existing with a typical pattern or with very short white lines or with purple spots in a Y shaped white pattern on the back (Rudman, 1986). However the colour pattern of the Red Sea specimens is unique in the *C. decora* pattern range and is unknown from further Indo-Pacific regions.

Niettemin kunnen we met zekerheid de volgende conclusie trekken:

- De beschrijving van het eerste exemplaar door Eliot stemt wat betreft de grootte en de kleurtekening overeen met ons exemplaar en met de externe morfologie van het exemplaar van Yonow; daarom kunnen we de drie naaktslakken waarschijnlijk beschouwen als te behoren tot hetzelfde fenotype.
- De drie bekende exemplaren zijn afkomstig uit de Rode Zee.
- Het door Eliot beschreven exemplaar is geen *Hypselodoris* omdat het de labiale versterking heeft, gevormd door gebogen en gevorkte componenten; daarenboven zijn de structuur van de radula en andere uitwendige morfologische kenmerken totaal verschillend (Rudman, 1986: 346), zodat dit exemplaar niet kan worden gedetermineerd als *Hypselodoris maculosa* (Pease, 1871).

Chromodoris decora heeft in zijn gehele verspreidingsgebied, in het bijzonder de Grote Oceaan, geen constant kleurpatroon aangezien er exemplaren zijn met een typisch patroon of met zeer korte witte lijntjes of met purperen vlekjes in een Y-vormig patroon op de rug (Rudman, 1986). Het kleurpatroon van de exemplaren uit de Rode Zee is echter uniek binnen de patroonvariatie van *C. decora* en onbekend elders in de Indo-Pacific.

***Prostheceraeus moseley* Lang, 1884**

(Pl. 1, figs. A-B, E)

Lang, 1884: 116, 560-561, plate 7, fig. 4, plate 9, fig. 4.

Material. - Italy: Gulf of Taranto (1) Torre Inserraglio, Nardò, 1 m depth, under a stone, 9.V.1991, 1 specimen, Perrone Polycladida coll. no. 26, colour transparencies. (2) Torre Inserraglio, Nardò, 1 m depth, under a stone, 23.VI.1991, 1 specimen, Perrone Polycladida coll. no. 28, colour transparencies. North-Western Sardinia (3) Porto Conte, Alghero, 2 m depth, under a stone, 28.VI.1993, 1 specimen, colour transparencies. (4) Porto Conte, Alghero, 1 m depth, under a stone, 31.V.1993, 2 specimens, colour transparencies. (5) Stintino, 2 m depth, on rock, 10.VII.1994, 1 specimen, colour transparencies. North-Eastern Sardinia (6) Porto San Paolo, 1 m depth, under a stone, 21.II.1998, 1 specimen, colour transparencies.

Pattern description. - Length of the two living specimens from the Gulf of Taranto are 11 mm and 18 mm. The dorsal surface ranges from translucent white to very light ash-coloured, or sometimes to violet (Lang, 1884). The longitudinal dorsal stripes are opaque white and vary in number according to specimen size, they appear irregularly fragmented, being constituted of rows of spots. The standard pattern (Lang, 1884) comprehends a not consistent central streak and two fragmented lateral ones, which are very fragmented in the larger specimen (2), consequently they appear most discontinuous and irregular. Among the stripes there are many little round spots, which tend to lengthen while crawling, claret red to purple coloured, seldom unlike in tonality to one another;

Lang, 1884: 116, 560-561, plaat 7, fig. 4, plaat 9, fig. 4.

Materiaal. - Italië: Golf van Taranto (1) Torre Inserraglio, Nardò, 1 m diep, onder een steen, 9.V.1991, 1 exemplaar, Perrone Polycladida coll. nr. 26, kleurtransparantie. (2) Torre Inserraglio, Nardò, 1 m diep, onder een steen, 23.VI.1991, 1 exemplaar, Perrone Polycladida coll. nr. 28, kleurtransparantie. Noordwestelijk Sardinië (3) Porto Conte, Alghero, 2 m diep, onder een steen, 28.VI.1993, 1 exemplaar, kleurtransparantie. (4) Porto Conte, Alghero, 1 m diep, onder een steen, 31.V.1993, 2 exemplaren, kleurtransparantie. (5) Stintino, 2 m diep, op rots, 10.VII.1994, 1 exemplaar, kleurtransparantie. Noordoostelijk Sardinië (6) Porto San Paolo, 1 m diep, onder een steen, 21.II.1998, 1 exemplaar, kleurendia's

Beschrijving kleurpatroon. - De twee levende exemplaren uit de Golf van Taranto zijn 11 mm en 18 mm. De kleur van de rugzijde loopt van doorschijnend wit tot zeer licht askleurig en soms tot violet (Lang, 1884). De overlangse rugstrepen zijn dof wit en variëren in aantal naar gelang de afmeting van het exemplaar; zij zien er gefragmenteerd uit aangezien zij bestaan uit rijen vlekken. Het standaardpatroon (Lang, 1884) omvat een niet constante middenstreep en twee uit brokstukken gevormde zijstrepen die bij grotere exemplaren (2) een groter aantal stukken heeft, zodat zij er zeer onderbroken en onregelmatig uitzien. Tussen de strepen zijn er vele kleine ronde vlekjes die tijdens het kruipen de neiging hebben langer te worden, wijnrood tot purper, in tint zelden op elkaar

in the larger specimen (2) all the spots are magenta coloured. The dorsum edge is transparent, but there is a deep golden yellow submarginal band. This band fades towards the inner side, forming a further very thin ochre coloured band. Around the rounded cephalic region the submarginal band is yellow in its central part for a breadth of a few millimetres but is white on both sides for two millimetres in width. The tentacles are coloured deep purple. In the parenchyma relating to the yellow band there are several glands, evident with little magnification. The ventral surface is colourless and it shows part of the intestinal trunk in transparency. Many eyes are present on the tentacles and in two cerebral clusters. *P. moseley* does not swim in captivity but it crawls on the ground and does not wave the body side that is rarely lifted up.

lijkend; bij de grotere exemplaren (2) zijn alle vlekjes magenta gekleurd. De rand van de rugzijde is doorschijnend maar er is een diep gele submarginale band. Deze band verflauwt naar binnen toe en ontwikkelt zich verder tot een zeer dunne, oker gekleurde band. Om de afgeronde kopstreek is de submarginale band geel in het midden over een breedte van een paar millimeter maar wit aan beide zijden over een de breedte van twee millimeter. De tentakels zijn diep purper gekleurd. In het parenchym (sponsachtig weefsel) in verband met de gele band bevinden zich verschillende klieren die men met een kleine vergroting kan zien. De ventrale zijde is kleurloos en zo doorzichtig dat een deel van de maagzak is te zien. Vele ogen zijn aanwezig op de tentakels en de beide hersendelen. *P. moseley* zwemt niet in gevangenschap maar kruipt over de bodem zonder dat de zijanten van het lichaam dat nauwelijks wordt opgetild, een golvende beweging maken.

Acotylea sp.

(Pl. 1, fig. F)

Material. - Italy: North-Western Sardinia Alghero, 8.II. 1993, 1 specimen, colour transparencies.

Materiaal. - Italië: noordwestelijk Sardinië Alghero, 8.II. 1993, 1 exemplaar, kleurendia's.

Pattern description. - The dorsal surface is light yellowish-beige, longitudinally striped with irregular white streaks. Among the stripes there are many little round spots, greater and more regular along the edge than in the central part of the dorsum; they are dark red or rust in colour. The dorsal edge has a very thin mustard coloured marginal band, and a larger submarginal one white in colour. The cephalic tentacles are blackish in colour in the lower two thirds, have a large orange band in the upper third, and the tips are white.

Beschrijving kleurpatroon. - De rugzijde is lichtgeel-beige, overlangs gestreept met onregelmatige strepen. Tussen de strepen bevinden zich vele kleine ronde vlekjes, groter en regelmatiger langs de rand dan in het midden van het dorsum; zij zijn donkerrood of roestkleurig. De dorsale rand heeft een zeer dunne, mosterdkeurige band en submarginaal een forsere witte. Het onderste derde gedeelte van de kop tentakels zijn zwartachtig, het bovenste derde deel heeft een flinke oranje band en de toppen zijn wit.

DISCUSSION

Amongst many chromodorid nudibranchs the same colour pattern is possessed by unrelated sympatric species (Rudman, 1982, 1987 Ortea, Valdes & Garcia-Gomez, 1996), mostly with propensity towards development in geographically discrete or relatively disjunct regions (Rudman, 1991). This is in accordance with the classic definition of Müllerian mimicry (Wickler, 1991), that is, a warning signal needs a pattern stable within the species and a number of sympatric species with the same aposematic pattern for make it locally known to the predators. However Rudman (1991) has suggested the widespread species with sparse populations are ignored by most predators because they are startlingly different - thus not seen or considered novelty - in comparison with a 'searching image' involved in the predator.

While opisthobranchs appear to be good models of mimicry according to Field (1974) for their abundance, the existence of striking colours and repugnance for predators, data on mimicry and unpalatability in polyclads are virtually lacking. In the natural habitat "mimicking" polyclads are rare whereas converging opisthobranchs are comparatively common; there-

BESPREKING

Van de vele chromodoride naaktslakken bezitten niet-verwante soorten uit hetzelfde gebied eenzelfde kleurpatroon (Rudman, 1982, 1987; Valdes & Garcia-Gomez, 1996), meestal met de neiging naar een bepaalde ontwikkeling in geografisch afzonderlijke en nogal afgelegen gebieden (Rudman, 1981). Dit is in overeenstemming met de klassieke definitie van de Mülleriaanse mimicry (Wickler, 1991), hetgeen wil zeggen dat een waarschuwingssignaal een vast patroon vereist binnen de soort en een aantal sympatrische soorten met hetzelfde waarschuwingssignaal om het plaatselijk bekend te maken bij de vijanden. Rudman (1991) heeft evenwel geopperd dat soorten met een grote verspreiding en kleine populaties door de meeste predatoren worden genegeerd omdat zij verrassend anders zijn - dus niet gezien of beschouwd als nieuwigheid - in vergelijking met een 'zoekbeeld' van het roofdier.

Terwijl Opisthobranchia volgens Field (1974) goede voorbeelden van mimicry lijken te zijn wegens hun dichte populaties, de felle kleuren en weerzin voor predatoren, ontbreken eigenlijk aanwijzingen voor mimicry en onsmakelijkheid bij platwormen. In hun natuurlijke habitat zijn 'nabootsende'

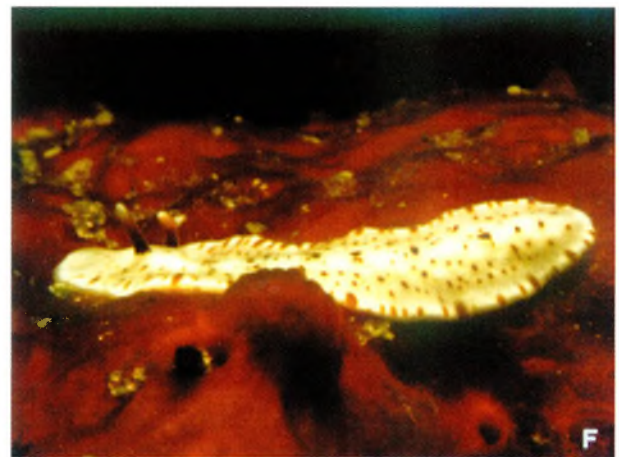
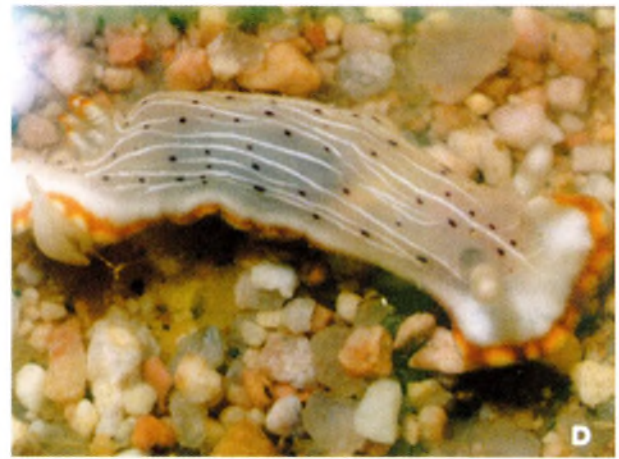


PLATE 1

- Fig. A. *Prostheceraeus moseleyi*. Torre inserraglio, Gulf of Taranto, 25 mm long, alive. Photo A.S. Perrone.
 Fig. B. *Prostheceraeus moseleyi* Stintino, North-Western Sardinia, 18 mm long, alive. Photo M. Doneddu.
 Figs. C-D. *Chromodoris cf. decora*: Naama Bay, Sharm El Sheikh, 8 mm long, alive. Photos M. Doneddu.
 Fig. E. *Prostheceraeus moseleyi*: Porto San Paolo, North-Eastern Sardinia, 4 mm long, alive. Photo: M. Doneddu.
 Fig. F. *Acotylea* sp.: Alghero, North-Western Sardinia, 5 mm long, alive. Photo: M. Doneddu.

PLAAT 1

- Fig. A. *Prostheceraeus moseleyi*. Torre inserraglio, Golf van Taranto, 25 mm lang, levend. Foto A.S. Perrone.
 Fig. B. *Prostheceraeus moseleyi* Stintino, noordwestelijk Sardinië, 18 mm lang, levend. Foto M. Doneddu.
 Figs. C-D. *Chromodoris cf. decora*: Naama Bay, Sharm El Sheikh, 8 mm lang, levend. Foto's M. Doneddu.
 Fig. E. *Prostheceraeus moseleyi*: Porto San Paolo, noordoostelijk Sardinië, 4 mm lang, levend. Foto: M. Doneddu.
 Fig. F. *Acotylea* sp.: Alghero, noordwestelijk Sardinië, 5 mm lang, levend. Foto: M. Doneddu.

TABLE 1

OPISTHOBRANCH MODELS	IMITATOR POLYCLADS
<i>Phyllidiella pustulosa</i> (Cuvier, 1804)	<i>Pseudoceros imitatus</i> Newman, Cannon & Brunckhorst, 1994 New Guinea and Australia Ref.: Newman, Cannon & Brunckhorst, 1994 Gosliner, Behrens & Williams, 1996
<i>Phyllidia nobilis</i> Bergh, 1869 = <i>Phyllidiella pustulosa</i> (Cuvier, 1804)	<i>Pseudoceros</i> sp. Australia Ref.: Loch, 1978
<i>Chromodoris geometrica</i> (Risbec, 1928)	<i>Pseudoceros</i> sp. 9 = "unidentified polyclad" New Guinea and Philippines Ref.: Gosliner & Behrens, 1990 Gosliner, Behrens & Williams, 1996
<i>Navanax inermis</i> (Cooper, 1862) <i>Hypselodoris ghiselini</i> Bertsch, 1973	<i>Pseudoceros baja</i> Hyman, 1953 Gulf of California Ref.: Gosliner & Behrens, 1990
<i>Chromodoris preciosa</i> (Kelaart, 1858)	<i>Pseudoceros</i> sp.1 New Guinea and Australia Ref.: Gosliner, Behrens & Williams, 1996
<i>Chromodoris elizabethina</i> Bergh, 1877	<i>Pseudoceros</i> sp. New Guinea Ref.: Gosliner, Behrens & Williams, 1996
<i>Chromodoris magnifica</i> (Quoy & Gaimard, 1832)	<i>Pseudobiceros</i> sp.6 Philippines Ref.: Gosliner, Behrens & Williams, 1996
<i>Chelidonura varians</i> Eliot, 1903 <i>Phyllinopsis gardineri</i> (Eliot, 1903)	"unidentified polyclad" Ref.: Gosliner & Behrens, 1990
? <i>Hexabranchnus marginatus</i> (Quoy & Gaimard, 1832)	<i>Pseudoceros kentii</i> Graff in Saville-Kent, 1893 Australia Ref.: Hedley, 1909
<i>Chromodoris</i> cf. <i>decora</i> (Pease, 1860) Red Sea	<i>Prostheceraeus moseley</i> Lang, 1884 <i>Acotylea</i> sp. Mediterranean Ref.: present paper
<i>Phyllidiella granulatus</i> Brunckhorst, 1993 and <i>Phyllidiella cooraburrana</i> Brunckhorst, 1993 appear to be models of <i>Pseudoceros imitatus</i> . <i>Phyllidiopsis fissuratus</i> Brunckhorst, 1993 and <i>Phyllidiopsis krempfi</i> Pruvot-Fol, 1957 resemble <i>Phyllidiella pustulosa</i> .	<i>Phyllidiella granulatus</i> Brunckhorst, 1993 en <i>Phyllidiella cooraburrana</i> Brunckhorst, 1993 lijken als voorbeeld te dienen voor <i>Pseudoceros imitatus</i> . <i>Phyllidiopsis fissuratus</i> Brunckhorst, 1993 en <i>Phyllidiopsis krempfi</i> Pruvot-Fol, 1957 lijken op <i>Phyllidiella pustulosa</i> .
<i>Chromodoris conchylia</i> Yonow, 1984 and <i>Chromodoris hintuanensis</i> Gosliner & Behrens, 1998 are similarly patterned as <i>Chromodoris geometrica</i> .	<i>Chromodoris conchylia</i> Yonow, 1984 en <i>Chromodoris hintuanensis</i> Gosliner & Behrens, 1998 hebben eenzelfde patroon als <i>Chromodoris geometrica</i> .
<i>Chromodoris annae</i> (Bergh, 1877) and <i>Chromodoris</i> sp. cf. <i>africana</i> (Rudman, 1982) are similarly patterned as <i>Chromodoris elizabethina</i> . <i>Chromodoris lochi</i> Rudman, 1982, <i>Chromodoris boucheti</i> Rudman, 1982 and <i>Chromodoris willani</i> Rudman, 1982 resemble <i>Chromodoris elizabethina</i> but without the marginal orange band.	<i>Chromodoris annae</i> (Bergh, 1877) en <i>Chromodoris</i> sp. cf. <i>africana</i> (Rudman, 1982) hebben hetzelfde patroon als <i>Chromodoris elizabethina</i> . <i>Chromodoris lochi</i> Rudman, 1982, <i>Chromodoris boucheti</i> Rudman, 1982 en <i>Chromodoris willani</i> Rudman, 1982 lijken op <i>Chromodoris elizabethina</i> maar zonder de oranje band langs de rand.

fore in all known cases of opisthobranchs-polyclads chromatice convergence the opisthobranch was arbitrarily considered as the model and the polyclad as the imitator. Many opisthobranchs are unpalatable to predatory fishes (Thompson, 1960; Rosenberg, 1989; Edmunds, 1991 etc.). However we know that the rhinophores of opisthobranchs may be missing, presumably nipped off by predatory fishes (Willan, 1983) and attempts of predation (non fatal predation) as bite marks, pieces missing from the mantle margin or gills, may be observed under experimental conditions (Crozier, 1916) and in the field (Brunckhorst, 1991). Also polyclads are often seen damaged in their natural habitat (Johnson, 1983; Newman, Cannon & Brunckhorst, 1994) as consequence of predatory attempts. Thus we suggest - for the brightly coloured or opisthobranch resembling species - the existence of Batesian mimicry but we have not enough data to establish a priority and it appears that a more rational position should be to consider the opisthobranchs-polyclads convergence as the result of a co-evolution. The search and interpretation of pattern convergence needs specimens similar in size: in most cases patterns vary according to the age and following the size. The imitator can match its model only in the juvenile phase, when the selective pressure is more important, whereas when it is at the utmost size its pattern becomes different from the model one. Recent studies presented numerous examples of mimicry circles involving both nudibranchs and polyclads (Gosliner & Newman, 1998; Ono, 1999); Some members of these complexes represent intermediate conditions between Batesian and Müllerian mimicry, having differing unpalatability depending on the predator involved (Gosliner & Newman, 1998). Whereas a few cases of colour pattern convergence between sympatric species of polyclads and opisthobranchs are reported in literature (table 1) there is no geographical connection between *Chromodoris cf. decora* and *Prostheceraeus moseley* or *Acotylea* sp. Although living in two formerly disjointed sea basins they evolved the same scheme of pattern, the nudibranch having a number of similarly patterned chromodorid species in the Indo-Pacific, while the polyclads have no known Mediterranean "imitator". The nudibranch and the polyclads studied here cannot be considered to belong to the same circle because they are allopatric with no geographical contact points. As Endler (1981) recommends we have to interpret functionally the phenomena related to mimicry in each case, and to carefully watch the risk of generalisations which regularly include border-line cases (Edmunds, 1981) and apparent paradoxes which question the interpretations or the definite models (e.g. question about the special resemblance of Cott (1940)). Although the schemes of chromatic patterns are theoretically infinite, the brightly coloured opisthobranchs evolved patterns based on a restricted range of widespread pigments. This is explainable in that some pigments (yellow and red carotenoids in nudibranchs) are economically cheaper to evolve because they are easily sequestered from the food (Edmunds, 1991), therefore widespread in species of opisthobranchs and causing the existence of casual pattern convergence in geographically unrelated species. These cases may be considered convergent evolution,

platwormen zeldzaam terwijl convergerende achterkieuwige slakken betrekkelijk algemeen zijn; daarom werd in alle bekende gevallen waarin sprake is van overeenkomst in kleurpatroon tussen deze slakken en platwormen willekeurig aangenomen dat de slak het voorbeeld is en de platworm de imitator. Vele Opisthobranchia zijn niet te eten voor roofvissen (Thompson, 1960; Rosenberg, 1989; Edmunds, 1991 enz.). Niettemin is bekend dat de rhinoforen van achterkieuwige slakken kunnen ontbreken, waarschijnlijk omdat ze door roofvissen zijn afgebeten (Willan, 1983), bijtonden vertonen, terwijl het ontbreken van stukjes van mantelrand en kieuwen als gevolg van aanvallen (zonder fatale afloop) kunnen worden waargenomen zowel bij proeven (Crozier, 1916) als in het veld (Brunckhorst, 1991). Ook gewonde platwormen worden in hun natuurlijke habitat dikwijls aangetroffen (Johnson, 1983; Newman, Cannon & Brunckhorst, 1994) als gevolg van aanvallen door predatoren. Daarom denken wij - voor de felgekleurde of op Opisthobranchia gelijkende soorten - aan het bestaan van de Batesiaanse mimicry maar we hebben onvoldoende gegevens om een prioriteit vast te stellen en het lijkt erop dat een meer rationele opstelling is om de convergentie tussen achterkieuwige slakken en platwormen te beschouwen als het gevolg van een parallelle evolutie. Het onderzoek naar en de interpretatie van overeenkomst in kleurpatroon vereist exemplaren van gelijke grootte; in de meeste gevallen variëren patronen naar leeftijd en grootte. De imitator kan zich alleen aanpassen aan zijn voorbeeld in het juveniele stadium wanneer het selectief vermogen belangrijker is, terwijl zijn kleurpatroon bij het bereiken van de volle wasdom anders wordt dan die van het voorbeeld. Recente studies geven talrijke voorbeelden van mimicry cycli zowel bij naaktslakken als bij platwormen (Gosliner & Newman, 1998; Ono, 1999). Sommige vertegenwoordigers van deze groepen vertonen omstandigheden die liggen tussen de Batesiaanse en Mülleriaanse mimicry omdat zij een verschillende onsmakelijkheid hebben afhankelijk van de betrokken vijand (Gosliner & Newman, 1998). Terwijl in de literatuur slechts een paar gevallen van convergentie van kleurpatroon tussen in eenzelfde gebied levende platwormen en Opisthobranchia worden genoemd (Tabel 1) is er geen geografische verbinding tussen *Chromodoris cf. decora* en *Prostheceraeus moseley* of *Acotylea* sp. Hoewel levend in twee vroeger gescheiden zeeën hebben zij hetzelfde soort kleurpatroon ontwikkeld, waarbij de naaktslak in de Indo-Pacific een aantal soorten met een gelijk kleurpatroon kent en de Polycladida geen bekende 'imitator' hebben in de Middellandse Zee. De hier bestudeerde naaktslakken en platwormen kunnen niet worden beschouwd als te behoren tot dezelfde kring omdat zij leven in verschillende streken (allopatrisch) zonder geografische aanrakingspunten. Op aanbeveling van Endler (1981) moeten we in elk geval de verschijnselen die verband houden met mimicry functioneel uitleggen en zorgvuldig waken tegen generaliseren waaronder geregeld grensgevallen vallen (Edmunds, 1981) alsmede duidelijke tegenstrijdigheden die aan de interpretatie en de omschreven voorbeelden doen twijfelen (b.v. twijfel over de bijzondere gelijkenis door Cott (1940)). Hoewel de schema's van kleurpatronen theoretisch oneindig zijn,

that is to say two species develop independently the same useful strategy (for example a pattern having warning significance).

hebben de felgekleurde Opisthobranchia patronen ontwikkeld volgens een beperkt scala van verspreide pigmenten. Dit is verklaarbaar omdat sommige pigmenten (gele en rode pigmenten bij naaktslakken) economisch voordeliger zijn aangezien zij gemakkelijk aan het voedsel kunnen worden onttrokken (Edmunds, 1991), daardoor wijdverbreid bij soorten van de Opisthobranchia voorkomen en verantwoordelijk zijn voor de toevallige convergentie van kleurpatronen bij soorten die geografisch geen relatie met elkaar hebben. Deze gevallen kunnen worden beschouwd als parallelle evolutie, hetgeen wil zeggen dat twee soorten onafhankelijk van elkaar eenzelfde nuttige strategie ontwikkelen (bijvoorbeeld een patroon dat een waarschuwingfunctie heeft).

REFERENCES

- AGUADO, F., G. CIMINO, F. GIMENEZ, & A. MARIN, 1995. Aposematism in the nudibranch molluscs from genus *Hypselodoris* (Stimpson, 1855): learning and memorising in the marine fish *Thalassoma pavo* (Linné, 1758). Abstracts Twelfth International Malacological Congress. Vigo. p. 503.
- ARNDT, W., 1943. Polycladen und maricole Tricladen als gifträger. — *Memorias e Estudos do Museu Zoologico* 148: 1-14.
- AVILA, C., 1995. Natural products of opisthobranch molluscs: a biological review. — *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 33: 487-559.
- BERTSCH, H., 1988. A review of Tahitian opisthobranchs: faunal diversity and observations on color. — *The Western Society of Malacologists Annual Report* 20: 25.
- BRUNCKHORST, D.J., 1988. Amazing aposematic phyllidiid nudibranchs - some interdisciplinary perspectives. — *Proceedings of the Australian Marine Science Association Jubilee Conference*. Sidney, December 1988. p. 88.
- BRUNCKHORST, D.J., 1989. Fabulous finds of phyllidiids. — *Hawaiian Shell News* 37 (6) New Series 354: 7.
- BRUNCKHORST, D.J., 1991. Do phyllidiid nudibranchs demonstrate behaviour consistent with their apparent warning coloration? - some field observations. — *Journal of Molluscan Studies* 57 (4): 481-483.
- CATTANEO-VIETTI, R., 1990. Colore e mimetismo negli Opistobranchi. — *Lavori S.I.M.* 23: 217-228.
- COLIN, P.L. & C. ARNESON, 1995. *Tropical Pacific Invertebrates*. Coral Reef Press. Beverly Hills. 296 pp.
- COTT, H.B., 1940. *Adaptive Colouration in Animals*. Methuen, London. 508 pp.
- CROZIER, W.J., 1916. On the immunity coloration of some nudibranchs. — *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2 (12): 672-675.
- EDMUNDS, M., 1981. On defining "mimicry". — *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 9-10.
- EDMUNDS, M., 1987a. Color in opisthobranchs. — *The Western Society of Malacologists Annual Report* 19: 24.
- EDMUNDS, M., 1987b. Color in opisthobranchs. — *American Malacological Bulletin* 5 (2): 185-196.
- EDMUNDS, M., 1991. Does warning coloration occur in nudibranchs? — *Malacologia* 32 (2): 241-255.

LITERATUUR

- ELIOT, C., 1908. Reports on the marine biology of the Sudanese Red Sea. II. Notes on a collection of Nudibranchs from the Red Sea. — *Journal of the Linnean Society of London, Zoology* 31: 86-122.
- ENDLER, J.A., 1981. An overview of the relationships between mimicry and crypsis. — *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 25-31.
- FIELD, L., 1974. A description and experimental analysis of Batesian mimicry between a marine gastropod and an amphipod. — *Pacific Science* 28: 439-447.
- GODDARD, J., 1984. Presumptive Batesian mimicry of an aeolid nudibranch by an amphipod crustacean. — *Shells and Sea Life* 16 (12): 220-222.
- GOSLINER, T.M. & D.W. BEHRENS, 1990. Special Resemblance, Aposematic Coloration and Mimicry in Opisthobranch Gastropods. In: Wicksten M. (compiler) *Adaptive Coloration in Invertebrates*. — *Proceedings of a Symposium Sponsored by the American Society of Zoologists*. pp. 127-138, pls. 8-11.
- GOSLINER, T.M., D.W. BEHRENS & G.C. WILLIAMS, 1996. *Coral Reef Animals of the Indo-Pacific*. Sea Challenger, Monterey. 314 pp.
- GOSLINER, T.M. & L. NEWMAN, 1998. Toxic deception: mimicry complexes of nudibranchs and polyclad flatworms. Abstracts of the world congress of malacology, Washington DC 25-30 July 1998. 376 pp.
- HALSTEAD, B.W., 1978. *Poisonous and Venomous Marine Animals of the World*. Vol. 1. The Darwin Press. Princeton. (not seen).
- HEDLEY, C., 1909. Mollusca from the Hope Islands, North Queensland. — *The Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 34: 420-466, pls. XXXVI-XLIV.
- HYMAN, L. H., 1951. *The Invertebrates: Vol. II Platyhelminthes and Rhynchocoela, the Acoelomate Bilateria*. McGraw-Hill. New York. 572 pp.
- JOHNSON, S., 1983. The colourful flatworms. — *Sea Frontiers* 29: 2-10.
- JOHNSON, S., 1991. Grow Your Own Egg. — *Hawaiian Shell News* 39 (6) New Series 378: 3.
- LANG, A., 1884. *Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte*. Eine Monographie. Fauna und Flora Golfes von Neapel. Leipzig. 11. 688pp.

- LILTVED, W.R., 1989. Cowries and their relatives of Southern Africa. A study of the Southern African Cypraeacean and Velutinacean gastropod fauna. Seacomber Publications. 208 pp.
- LOCH, I., 1978. Bizarre opisthobranch defences. — Australian Natural History 19 (5): 158-163.
- MIYAZAWA, K., J.K. JEON, J. MARUYAMA, T. NACUCHI, K. ITO & K. HASIMOTO, 1986. Occurrence of tetrodotoxin in the flatworm *Planocera multitentaculata*. — Toxicon 24: 645-650.
- NEWMAN, L.J., L.R.G. CANNON & D.J. BRUNCKHORST, 1994. A new flatworm (Platyhelminthes: Polycladida) which mimics a phyllidiid nudibranch (Mollusca, Nudibranchia). — Zoological Journal of the Linnean Society 110: 19-25.
- ONO, A., 1999. Opisthobranchs of Kerama Islands. TBS-Britannica Co. Tokyo. 184 pp.
- ORTEA, J., A. VALDES & J. ESPINOSA, 1994. North Atlantic nudibranchs of the *Chromodoris clenchi* colour group (Opisthobranchia: Chromodoridae). — Journal of Molluscan Studies 60 (3): 237-248.
- ORTEA, J., A. VALDES & J.C. GARCÍA-GÓMEZ, 1996. Revision de las especies atlánticas de la familia Chromodoridae (Mollusca: Nudibranchia) del grupo cromático azul. — Avicennia Suplemento 1: 1-165.
- PEASE, W.H., 1860. Descriptions of new species of Mollusca from the Sandwich Islands. — Proceedings of the Zoological Society of London 18: 18-37.
- PEASE, W.H., 1871. Descriptions of new species of nudibranchiate Mollusca inhabiting Polynesia. No. 2 American Journal of Conchology 7(1): 11-19, pls. 3-9.
- PERRONE, A.S., 1988. Convergenza filogenetica nella ornamentazione cromatica di aeolidie oplofaghe: "circolo di Baba" (Opisthobranchia: Nudibranchia). — Bollettino Malacologico 24 (9-12): 231-236.
- PERRONE, A., 1989. Le relazioni biologiche tra molluschi e polycladi (nota preliminare). — Rivista di Idrobiologia 28 (3): 289-295.
- PRUDHOE, S., 1985. A monograph on Polyclad Turbellaria. British Museum. Oxford University Press. 259 pp.
- RANDALL, J. E. & A.R. EMERY, 1971. On the resemblance of the young of the fishes *Platax pinnatus* and *Plectorhynchus chaetodontoides* to flatworms and nudibranchs. — Zoologica 56 (3): 115-119.
- ROS, J., 1976. Sistemas de defensa en los opisthobranchios. — Oecologia aquatica 2: 41-77.
- ROS J., 1977. La defensa en los opisthobranchios. — Investigación y Ciencia 12: 48-60.
- ROS J., 1984. Les Nudibranches en tant que sémaphores: messages vrais et messages faux dans la communication visuelle d'un groupe de mollusques benthiques. — Publ. Univ. Autonoma de Barcelona et Soc. Franc. Etude de Compor. Animal. pp. 325-335.
- ROSENBERG, G., 1989. Aposematism evolves by individual selection: evidence from marine gastropods with pelagic larvae. — Evolution 43 (8): 1811-1813.
- RUDMAN, W.B., 1982. The Chromodoridae (Opisthobranchia: Mollusca) of the Indo-West Pacific: *Chromodoris quadricolor*, *C. lineolata*, and *Hypselodoris nigrolineata* colour groups. — Zoological Journal of the Linnean Society 76 (3): 183-241.
- RUDMAN, W.B., 1986. The Chromodoridae (Opisthobranchia: Mollusca) of the Indo-West Pacific: *Noumea purpurea* and *Chromodoris decora*, colour groups. — Zoological Journal of the Linnean Society 86: 309-533.
- RUDMAN, W.B., 1987. The Chromodoridae (Opisthobranchia: Mollusca) of the Indo-West Pacific: *Chromodoris epicuria*, *C. aureopurpurea*, *C. annulata*, *C. coi* and *Risbecia tryoni* colour groups. — Zoological Journal of the Linnean Society 90: 305-407.
- RUDMAN, W.B., 1991. Purpose in pattern: the evolution of colour in chromodorid nudibranchs. — Journal of Molluscan Studies 57: (4) Supplement: 5-21.
- THOMPSON, T.E., 1960. Defensive adaptations in opisthobranchs. — Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 39: 123-134.
- THOMPSON, T.E., 1965. Epidermal acid-secretion in some marine Polyclad Turbellaria. — Nature 206: 954-955.
- WICKLER, W., 1991. Mimetismo animale e vegetale. Muzzio ed Padova. 220 pp.
- WILLAN R., 1983. Encore les nudes! — Underwater 6: 12-14.
- YONOW, N., 1989. Red Sea Opisthobranchia 2: The family Chromodoridae (Mollusca, Nudibranchia). — Fauna of Saudi Arabia 10: 290-309.

Rectification of nomenclature and notes on species of *Spondylus* Linnaeus (Bivalvia: Pectinoidea: Spondylidae) from the Indo-Pacific

Rectificatie van de naamgeving en notities voor soorten van *Spondylus* Linnaeus (Bivalvia: Pectinoidea: Spondylidae) uit de Indo-Pacific

Kevin L. LAMPRELL

Queensland Museum, P.O. Box 3300, South Brisbane, Queensland 4101, Australia.
Email: K.Lamprell@uq.net.au

Henk DEKKER

Zoölogisch Museum Amsterdam, dep. of Malacology, P.O. Box 94766, 1090 GT Amsterdam, The Netherlands.
Email: H-Dekker@quicknet.nl

Key words: Taxonomy, Indo-Pacific Ocean, Bivalvia, Spondylidae, *Spondylus*, Linnaeus, Chemnitz, type designation.

SUMMARY SAMENVATTING

This study is a follow up of a previous paper dealing with the *Spondylus* species depicted in Chemnitz' Conchylien-Cabinet (Lamprell & Willan, 2000). The specimens of three other well-known widely distributed Indo-Pacific *Spondylus* species, depicted in Chemnitz' Conchylien-Cabinet of 1784, have been isolated from the Spengler and Moltke collections. At present these are stored in the Zoological Museum, University of Copenhagen. Both *Spondylus croceus* Schreibers, 1793 and *Spondylus nicobaricus* Schreibers, 1793 were based on specimens figured by Chemnitz. For these species lectotypes are herein designated and they are redescribed and refigured.

The third species figured by Chemnitz, and here treated, is *Spondylus regius* Linnaeus, 1758. A type specimen of *Spondylus regius* Linnaeus, 1758 is not present in the Linnean collection in London, but is present in Uppsala, Sweden. This Linnean specimen is designated as lectotype herein and is in agreement with the present use of this name.

Deze studie is een vervolg op een eerder artikel dat handelde over de *Spondylus* soorten afgebeeld in Chemnitz's Conchylien-Cabinet (Lamprell & Willan, 2000). De exemplaren van drie andere goed bekende in de Indo-Pacific wijd verspreide *Spondylus*-soorten, afgebeeld in Chemnitz's Conchylien-Cabinet uit 1784, zijn teruggevonden in de Spengler en Moltke collecties. Deze bevinden zich nu in het Zoölogisch Museum, Universiteit van Kopenhagen. Zowel *Spondylus croceus* Schreibers, 1793 en *Spondylus nicobaricus* Schreibers, 1793 zijn gebaseerd op exemplaren afgebeeld door Chemnitz. Voor deze soorten worden hierin lectotypen aangewezen en ze worden beschreven en afgebeeld.

De derde soort afgebeeld door Chemnitz, en hierin behandeld, is *Spondylus regius* Linnaeus, 1758. Een type-exemplaar van *Spondylus regius* Linnaeus, 1758 is niet aanwezig in de Linnaeus collectie in Londen, maar wel in Uppsala, Zweden. Dit type van Linnaeus wordt hierin als lectotype aangewezen en is in overeenstemming met het huidige gebruik van deze naam.

ABBREVIATIONS AFKORTINGEN

BMNH - The Natural History Museum, London, United Kingdom
ZMUC - Zoological Museum, University of Copenhagen, Denmark

BMNH - The Natural History Museum, Londen, Verenigd Koninkrijk
ZMUC - Zoölogisch Museum, Universiteit van Kopenhagen, Denemarken

SYSTEMATICS SYSTEMATIEK

Family Spondylidae Gray, 1826

Spondylus Linnaeus, 1758

Type species *Spondylus gaederopus* Linnaeus, 1758,
by subsequent designation of Schmidt, 1818.

Spondylus croceus Schreibers, 1793

Pl. I, figs. 1-4

Spondylus croceus Schreibers, 1793: 154 (based on Chemnitz, 1784: pl. 45, fig. 463)

Spondylus aurantiacus Röding, 1798: 195, sp. 445 (based on Chemnitz, 1784: pl. 45, fig. 463)

Type material studied:

Sole syntype (= lectotype here designated) of *Spondylus croceus* Schreibers, in ZMUC (Spengler collection), not registered.

Description of lectotype of *Spondylus croceus* Schreibers, 1793. - Length 56.4 mm, width 52.4 mm, depth of paired valves 37.3 mm. Valves unequal, lower valve the deeper, auricles moderately narrow. Sculpture of 5-6 principle ribs, with numerous interstitial ribs of varying strength. Spines on principal ribs broad, raised, moderately long, hollow under. Spines on interstitial ribs obsolete. Hinge typical for genus; inner margin strongly, evenly, narrowly crenulated. Colour externally orange; internally dull white with orange margins. Shell fixed by approximately 1/3 of lower surface.

Type locality: East Indian Ocean (Chemnitz).

Discussion. - *Spondylus croceus* Schreibers is distributed in the Indo-Pacific, from Singapore, Indonesia and the Philippines to Australia, central to north Queensland. *S. croceus* can be best compared with orange coloured specimens of *Spondylus foliaceus* Schreibers, 1793 (Lamprell & Willan, 2000: 4) but can be separated from that species by its smaller adult size and more numerous interstitial ribs and longer interstitial spining. Compared with *Spondylus multimuricatus* Reeve (Lamprell, 1986: 32, pl. 9 figs. 2a-b [non Reeve, 1856]) which is similarly in outline, *S. croceus* can be separated by the longer, broad spines (short irregular and squamate spining in that species) and colour, brick-orange in *S. croceus*, deep red-orange with purple areas at umbos in *S. multimuricatus* [sensu Lamprell, 1986; non Reeve, 1856].

Spondylus croceus Chemnitz; Lamarek 1819: 190, sp. 17; Anton,

1838: 20, sp. 746; Sowerby 1847: 419, sp. 5, pl. 87, fig. 31; Reeve 1856: pl. 5, sp. 19; Lamprell 1986: 32, pl. 9, figs. 4a-b.

Onderzocht type materiaal:

Een syntype (= lectotype hierbij aangewezen) van *Spondylus croceus* Schreibers, in het ZMUC (Spengler collectie), niet genummerd.

Beschrijving van het lectotype van *Spondylus croceus* Schreibers, 1793. - Lengte 56,4 mm, breedte 52,4 mm, dikte van beide kleppen 37,3 mm. Kleppen ongelijk, de onderste dieper, oren vrij small. De sculptuur bestaat uit 5-6 primaire ribben met talrijke tussenliggende ribben van variërende sterkte. Stekels op de primaire ribben breed, verheven, vrij lang, hol van onder. Stekels op de tussenliggende ribben onduidelijk. Slot kenmerkend voor het genus; binnenrand sterk, gelijkmatig maar smal geërenuleerd. Kleur buitenzijde oranje; inwendig vuil wit met oranje rand. Schelp vastgehecht met ongeveer 1/3 deel van de onderste klep.

Typelocatie: Oostelijke Indische Oceaan (Chemnitz).

Discussie. - *Spondylus croceus* Schreibers komt voor in de Indo-Pacific, vanaf Singapore, Indonesië en de Filippijnen tot Australië, centraal tot noord Queensland. *S. croceus* kan het beste worden vergeleken met oranje gekleurde exemplaren van *Spondylus foliaceus* Schreibers, 1793 (Lamprell & Willan, 2000: 4) maar kunnen hiervan worden onderscheiden door de kleinere volwassen afmetingen, de talrijkere tussenliggende ribben en de langere secundaire bestekeling. Vergeleken met *Spondylus multimuricatus* Reeve (Lamprell, 1986: 32, pl. 9 figs. 2a-b [non Reeve, 1856]) die vergelijkbaar is van vorm, kan *S. croceus* worden onderscheiden door de langere en bredere stekels (korte onregelmatige en schubbige stekels bij de eerste) en kleur, steenrood in *S. croceus*, diep rood-oranje met purperen gebiedjes bij de top in *S. multimuricatus* [sensu Lamprell, 1986; non Reeve, 1856].

Spondylus nicobaricus Schreibers, 1793

Pl. I, figs. 5-8

Spondylus nicobaricus Schreibers, 1793: 156 (based on Chemnitz, 1784: pl. 45, fig. 469); Habe, 1977: 93; Lamprell, 1986: 32, pl. 7, figs. 1a-d; Lamprell, 1998: 55, pl. 3 figs. 4-5.

Spondylus pseudochama Schreibers, 1793: 156 (based on Chemnitz, 1784: 7, pl. 45, fig. 470)

Spondylus hystrix Röding, 1798: 195 (based on Chemnitz, 1784: pl. 45, fig. 470); Morris, 1984: pl. 45 figs. 10, 10a-c; Oliver, 1992: pl. 15, fig. 6; Oliver, 1995: No. 1015.

Spondylus radians Lamarek, 1819: 192, sp. 19 (cites Chemnitz, 1784: pl. 45, figs. 469-470)

Spondylus aculeatus Broderip, 1833: 5

Spondylus ciliatus Sowerby, 1847: 429, sp. 29, pl. 89 fig. 52 (nomen novum for *Spondylus aculeatus* Broderip, 1833, non *S. aculeatus* "Chemnitz, 1784")

Spondylus coccineus Lamarek; Sowerby, 1847: 430, sp. 34, pl. 88, fig. 47; Reeve, 1856: pl. 12, fig. 44 [non Lamarek, 1819]

Spondylus nicobaricus Chemnitz; Sowerby 1847: 428, sp. 28, pl. 88, fig. 48; Reeve, 1856: pl. 14, sp. 50.

Spondylus igneus Fulton, 1915: 354, sp. 51.

Spondylus serratissimus Dall, Bartsch & Rehder, 1938: 97.

Spondylus lindea Iredale, 1939: 376

Spondylus pervea Iredale, 1939: 376

Type material studied:

Sole syntype (= lectotype here designated) of *Spondylus nicobaricus* Schreibers, in ZMUC (Spengler collection), not registered.

The type of *Spondylus pseudochama* Schreibers, 1793 has not been isolated but the illustration of it by Chemnitz (fig. 470) leaves no doubt about its conspecificity.

Onderzocht type materiaal:

Een syntype (= lectotype hierbij aangewezen) van *Spondylus nicobaricus* Schreibers, in het ZMUC (Spengler collectie), niet genummerd.

Het type van *Spondylus pseudochama* Schreibers, 1793 is niet teruggevonden, maar de illustratie hiervan in Chemnitz (afb. 470) laat geen twijfel bestaan dat het dezelfde soort betreft.

Spodylus igneus Fulton, 1915: holotype BMNH 1919.12.31.8.

The type specimens of *Spodylus lindea* Iredale, 1939 and *S. percea* Iredale, 1939 have been examined in the type collection of the Australian Museum, Sydney and are inseparable from *S. nicobaricus*.

Description of lectotype of *Spodylus nicobaricus* Schreibers, 1793. - Length 24.9 mm, width 24.4 mm, depth of paired valves 11.5 mm. Valves approximately equal, auricles moderately narrow. Sculpture of numerous ribs, interstices smooth with some remote spining. Spines on principal ribs numerous, strong, slightly depressed ventrally. Hinge typical for genus. Inner margin strongly, evenly, widely crenulated. Colour externally white with blood-red and black spotting in interstices extending down the full length of the interstices, becoming obsolete towards the margin in some interstices. Internally, glossy white. Shell fixed to approximately half area of the lower valve.

Type locality: Nicobar Islands.

Discussion. - Both *S. nicobaricus* and *S. pseudochama* were published in the same work and acting as First Reviser (I.C.Z.N., 1999, Article 24.2), we herein select the well known name *S. nicobaricus* to take precedence.

S. nicobaricus Schreibers is very widely distributed in the tropical Indo-West Pacific: recorded from Mozambique, South Africa, Red Sea to Japan, northwestern Australia, north Queensland and from one valve from the Mediterranean. It can be often found living on the underside of dead coral pieces in the lower littoral zone. *S. nicobaricus* is the most common member of the genus throughout its range. It is extremely variable in sculpture and colouration: usually white with dark spotting at the umbo; white with radial purple-red rays (= form *radians*); all white or deep purple-red (= form *igneus*); with white umbonal area and purple-red spotting. While the ribs are usually ornamented with dense, short spines, younger specimens often have very long, thin, slightly recurved spines.

Spodylus igneus Fulton, 1915: holotype BMNH 1919.12.31.8.

De type exemplaren van *Spodylus lindea* Iredale, 1939 en *S. percea* Iredale, 1939 zijn onderzocht in de type collectie van het Australisch Museum, Sydney en zijn niet te onderscheiden van *S. nicobaricus*.

Beschrijving van het lectotype van *Spodylus nicobaricus* Schreibers, 1793. - Lengte 24,9 mm, breedte 24,4 mm, dikte van beide kleppen 11,5 mm. Kleppen ongeveer gelijk, oren vrij smal. Sculptuur bestaat uit talrijke ribben, tussenruimtes glad met wat zwakke stekels. Stekels op de primaire ribben talrijk, sterk en licht afgeplat aan de buikzijde. Slot kenmerkend voor het genus. Binnenrand sterk, gelijkmatig en breed gecreneleerd. Kleur uitwendig wit met bloedrode en zwarte vlekken in de tussenruimtes, die tot aan de rand reiken, in sommige tussenruimtes worden ze vaag. Binnenzijde glanzend wit. Schelp vastgehecht met ongeveer de helft van de onderste klep.

Typelocatie: Nicobaren.

Discussie. - Zowel *S. nicobaricus* als *S. pseudochama* werden gepubliceerd in hetzelfde werk en optredend als "First Reviser" (I.C.Z.N., 1999, Artikel 24.2), selecteren wij hierbij de goed bekende naam *S. nicobaricus* om prioriteit te krijgen. *S. nicobaricus* Schreibers is zeer wijd verspreid in de tropische Indo-West-Pacific: gemeld van Mozambique, Zuid-Afrika, Rode Zee tot Japan, noordwestelijk Australië, noord Queensland en van één klep uit de Middellandse Zee. Deze soort wordt vaak levend gevonden onder dode koraalblokken in de lagere littorale zone. *S. nicobaricus* is de meest algemene soort van het genus in zijn gebied. Hij is extreem variabel in sculptuur en van kleur: gewoonlijk wit met donkere vlekjes bij de top; met radiale purperrode stralen (= vorm *radians*); geheel wit of purperrood (= vorm *igneus*); met wit gebied bij de top en met purperrode stippen. De ribben zijn gewoonlijk voorzien van dichte korte stekels, jonge exemplaren hebben vaak zeer lange en dunne licht gekromde stekels.

Spodylus regius Linnaeus, 1758

Pl. 2, figs. 1-4; textfig. 1

Spodylus regius Linnaeus, 1758: 690, sp. 128; Linnaeus, 1767: 1136, sp. 152 (In India); Chemnitz, 1784: 46, fig. 471; Schröter, 1786: 205, sp. 2 (cites Chemnitz 1784: fig. 471; Schreibers, 1793 (cites Chemnitz, 1784: fig. 470); Lamarek, 1819: 187, sp. 9; Anton, 1838: sp. 739 (cites Chemnitz, 1784: fig. 471); Hanley, 1844: 291 (cites Chemnitz: fig. 471); Sowerby, 1847: 424, sp. 18, pl. 87, fig. 30; Reeve, 1856: pl. 5, sp. 20; Habe, 1977: 94; Dance, 1974: 238; Abbott & Dance, 1986: 316; Springsteen & Leobrera, 1986: pl. 91, fig. 1; Lamprell, 1986: pl. 21, figs. 1a-b.

Type material studied:

The specimen from the Museum Ludovicae Ulricaе, now stored in the Museum of Evolution, Uppsala, Sweden, is a syntype of *Spodylus regius* Linnaeus, 1758 and is herein designated lectotype (textfig. 1).

The type of *Spodylus cumingi* Sowerby, 1847 is in the BMNH, reg. nr. 1950.8.28.2, and has Java, Indonesia as type locality.

The specimen from the Indian Ocean figured by Chemnitz, 1784: pl. 46, fig. 471 and now housed in the ZMUC (Spengler collection), not registered, was also studied.

Spodylus cumingi Sowerby, 1847: 425, fig. 62; Reeve, 1856: figs. 35a-b; Fulton, 1915: 335, sp. 27; Lamprell, 1986: pl. 21, figs. 2a-b.

Onderzocht type materiaal:

Het exemplaar uit het Museum Ludovicae Ulricaе, nu gehuisvest in het Museum of Evolution, Uppsala, Zweden, is een syntype van *Spodylus regius* Linnaeus, 1758 en wordt hierbij aangewezen als lectotype (textfig. 1).

Het type van *Spodylus cumingi* Sowerby, 1847 is in het BMNH, reg. nr. 1950.8.28.2, en heeft Java, Indonesië als type-localiteit.

Het exemplaar uit de Indische Oceaan afgebeeld door Chemnitz, 1784: pl. 46, afb. 471 en nu aanwezig in het ZMUC (Spengler collectie), niet genummerd, werd tevens bestudeerd.



PLATE 1

Figs 1-4. *Spondylus croceus* Schreibers, 1793. Lectotype herein selected, figured by Chemnitz (1784: fig. 463), length 56.4mm. 1. external lv; 2. internal rv. 3 ventral view paired valves; 4. original labels. **Figs. 5-8.** *Spondylus nicobaricus* Schreibers, 1793. Lectotype herein selected, figured by Chemnitz (1784: fig. 469), length 24.9mm. 5. External lv, 6. Internal rv, 7. Ventral view paired valves, 8. original label.

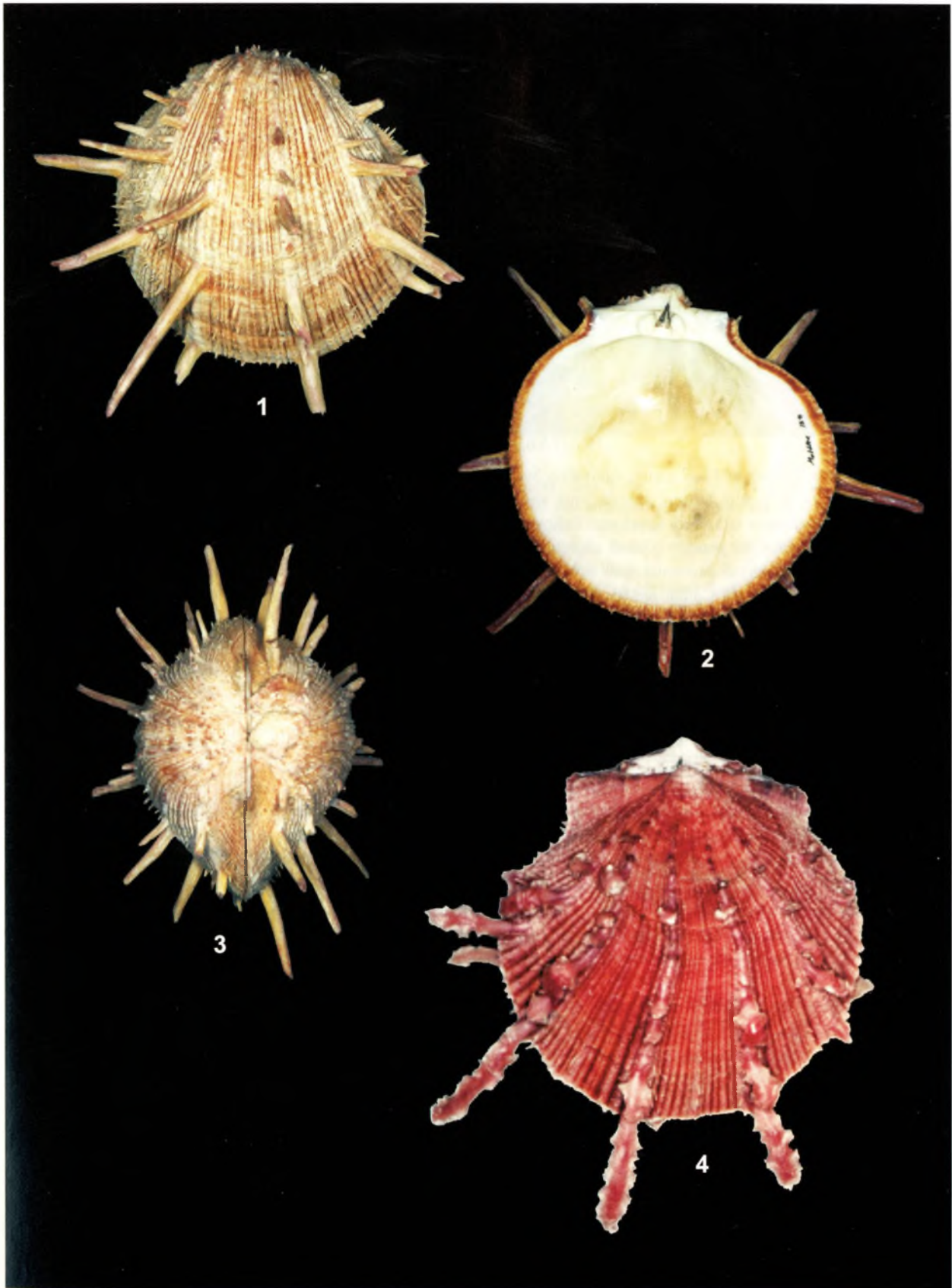


PLATE 2

Figs 1-4. *Spondylus regius* Linnaeus, 1758. 1-3. Specimen figured by Chemnitz (1784: fig. 471). Length 108.4mm. 1. External lv, 2. internal rv, 3. ventral view. 4. Holotype of *Spondylus cumingi* Sowerby, 1847, BMNH 1950.8.28.2. Java.

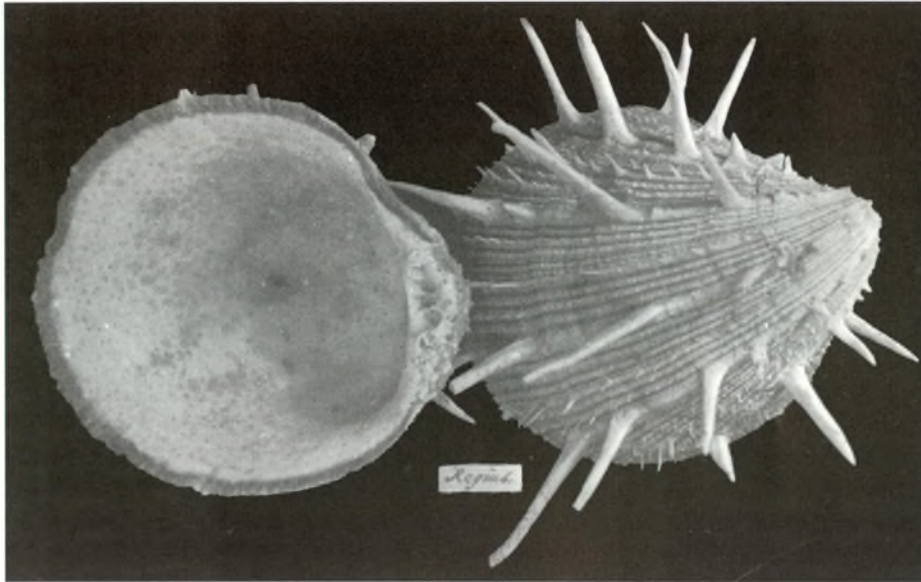


Fig. 1.
Lectotype of *Spondylus regius* Linnaeus, 1758 from the Museum Ludovicae Ulricaе collection. Photo N. Odhner, 1953. Lower valve (left) length 128 mm, width 120 mm.

Fig. 1.
Lectotype van *Spondylus regius* Linnaeus, 1758 uit de Museum Ludovicae Ulricaе collectie. Foto N. Odhner, 1953. Onderste klep (links) lengte 128 mm, breedte 120 mm.

Description. - Shell ovate, gibbous, nearly equivalve. Sculpture of 6 principal ribs with strong, sparse, long spines, slightly curved. Interstices with six or seven well defined ribs with smaller, fine spines, the center rib bears slightly longer spines (in many specimens the interstitial areas between these ribs have fine hairlike spines). Colour red-brown, spines and principal ribs usually mauve or purple coloured. Internally blue-white, with a coloured crenulated margin. Area of attachment small. Habitat: among coral debris. Distribution: Indo-West Pacific, Philippines to Japan.

Discussion. - *Spondylus regius* is not represented in the Linnean Collection in London. Few authors previously studied the specimens from the Museum Ludovicae Ulricaе collection (Linnaeus, 1764) which is now stored in the Museum of Evolution, Uppsala, Sweden. For more information on this see Dijkstra, 1999, who designated types for the Pectinidae described by Linnaeus. This collection contained one specimen of *S. regius*, a syntype, as it is not clear that Linnaeus only had this one specimen before him. This specimen is clearly a typical specimen of the species known as *S. regius*.

As shown in the synonymy, early authors have all accepted the specimen figured in the Chemnitz Conchylien-Cabinet as representing the *Spondylus regius* of Linnaeus. *S. regius* is discussed by Dodge, 1952: 126-127: "The *S. regius* of Chemnitz (1780-1795, vol.7, pl. 46, fig. 471), which is cited as of Linnaeus, agrees with the ampler language of the 'Museum Ulricaе' and has usually been cited as the type figure. It would however, be difficult to identify *S. regius* Linnaeus with the *S. regius* of authors from the description in the 'Systema' alone". Dodge further comments that the Chemnitz figure is not accurate in that the colour is shown in various shades of brown while the spines are much exaggerated. However, this specimen here examined and figured is in excellent condition and is accurately depicted by Chemnitz, both in colour and spining.

Beschrijving. - Schelp ovaal, dik en bijna gelijkkleppig. Sculptuur bestaande uit 6 primaire ribben met spaarzame sterke licht gebogen stekels. Tussenruimtes met zes of zeven duidelijke ribben met kleinere fijne stekels, de centrale rib draagt iets langere stekels (bij vele exemplaren zijn de tussenruimtes bezet met haarachtige stekeltjes). Kleur roodbruin, stekels en primaire ribben gewoonlijk geligbruin of purper getint. Binnenzijde blauwwit met een gekleurde gecrenelde rand. Aanhechtingsvlak klein. Habitat: tussen koraalgruis. Verspreiding: Indo-West-Pacific, Filippijnen tot Japan.

Discussie. - *Spondylus regius* is niet aanwezig in de Linnean Collection in Londen. Slechts weinig auteurs hebben in het verleden de exemplaren uit de Museum Ludovicae Ulricaе collectie (Linnaeus, 1764), die nu is gehuisvest in het Museum of Evolution, Uppsala, Zweden, bestudeerd. Zie voor meer informatie hierover Dijkstra, 1999, die typen heeft aangewezen voor de door Linnaeus beschreven Pectinidae. Deze collectie bevat één exemplaar van *S. regius*, een syntype, daar het niet duidelijk is of Linnaeus slechts dit ene exemplaar voor zich had. Dit exemplaar is duidelijk een kenmerkend exemplaar van de soort bekend als *S. regius*.

Zoals aangeduid in de synonymie hebben vroegere auteurs alle het exemplaar afgebeeld in het Chemnitz Conchylien-Cabinet geaccepteerd als voorstellende de *Spondylus regius* van Linnaeus. *S. regius* werd bediscussieerd door Dodge, 1952: 126-127: "De *S. regius* uit Chemnitz (1780-1795, vol.7, pl. 46, fig. 471) die werd geciteerd als van Linnaeus, komt overeen met de uitvoeriger beschrijving in de 'Museum Ulricaе' en is gewoonlijk geciteerd als het typefiguur. Het zou echter moeilijk zijn om *S. regius* Linnaeus te identificeren met de *S. regius* auct. van alleen de beschrijving in de 'Systema' ". Dodge ging verder met commentaar dat de afbeelding uit Chemnitz niet accuraat is in het weergeven van de kleur met gevarieerde tinten bruin terwijl de stekels sterk overdreven zijn. Echter, dit exemplaar hier bekeken en afgebeeld is in uitstekende conditie en is wel accuraat afgebeeld door Chemnitz, zowel wat de kleur als de stekels betreft.

ACKNOWLEDGEMENTS

Mr. Tom Schiøtte, Zoological Museum, University of Copenhagen, is thanked for his work in isolating the type material from the Spengler and Moltke collections, and for permitting the loan of some of the specimens to the Queensland Museum for this study. Mr. Mats Eriksson, Museum of Evolution, Uppsala University is thanked for sending a photograph of the Linnaean type from the Museum Ludovicae Ulrica collection, made by N. Odhner in 1953, and for permitting publication of it herein. We are also indebted to the Natural History Museum, London for permission to view material and photograph type specimens. The Queensland Museum is acknowledged for the use of facilities necessary for this research.

REFERENCES

- ABBOTT, R.T. & S.P. DANCE, 1986. *Compendium of Seashells*. 3rd ed. E.P. Dutton. New York. i-x, 1-411.
- ANTON, H.E., 1838. Verzeichniss der Conchylien welche sich in der Sammlung von Hermann Eduard Anton befinden. Halle. xvi, 110 pp.
- BRODERIP, W.J. 1833. New species of shells contained in the Collection on the Western Coast of South America, and among the Islands of the South Pacific Ocean. — *Proc. Zool. Soc. Lond.*: 82-87.
- CHEMNITZ, J. H., 1784. Neues systematisches Conchylien-Cabinet. Vol. 7. G.N. Raspe, Nürnberg. 1-356, pls. 37-69.
- DALL, W.H., P. BARTSCH & H.A. REHDER, 1938. A manual of the recent and fossil marine pelecypod molluscs of the Hawaiian Islands. — *Bernice P. Bishop Museum Bulletin* 153: 233 pp., 58 pls.
- DANCE, S.P., 1974. *The encyclopedia of shells*. Blandford Press, London. 1-288.
- DODGE, H., 1952. A historical review of the mollusks of Linnaeus. — *Bulletin of the American Museum of Natural History* 100: 242-260.
- DIJKSTRA, H.H., 1999. Type specimens of Pectinidae (Mollusca: Bivalvia) described by Linnaeus (1758-1771). — *Zoological Journal of the Linnean Society* 125: 383-443.
- FULTON, H.C., 1915. List of the Recent species of *Spondylus* Linné with some notes and descriptions of six new forms. — *Journal of Conchology* 14: 331-360.
- HABE, T. 1977. Systematics of Mollusca in Japan. Bivalvia and Scaphopoda. *Zukan-no-Hokuryukan*, Tokyo. 1-xiii, 1-372.
- HANLEY, S. 1844 in 1842-1856. *An Illustrated and Descriptive Catalogue of Recent Bivalve Shells*. London.
- INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1999. International code of zoological nomenclature, fourth edition, adopted by the International Union of Biological Sciences. International Trust for Zoological Nomenclature. London. i-xxix, 1-306.
- IREDALE, T., 1939. Mollusca, Part I. Great Barrier Reef Expedition 1928-29 scientific reports 5(6): 209-425.
- LAMARCK, J.B.P., 1819. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. Volume 6, 1e partie. Paris.
- LAMPRELL, K.L., 1986. *Spondylus*, spiny oyster shells of the world. E.J. Brill-Dr. W. Backhuys. Leiden. 1-84.

DANKWOORD

Dhr. Tom Schiøtte, Zoologisch Museum, Universiteit van Copenhagen, wordt bedankt voor zijn werk om het typemateriaal uit de collecties van Spengler en Moltke op te sporen en voor zijn toestemming om enige van deze voor studie uit te lenen aan het Queensland Museum. Dhr. Mats Eriksson, Museum of Evolution, Uppsala Universiteit wordt bedankt voor het sturen van een foto van het type van Linnaeus uit de Museum Ludovicae Ulrica collectie, gemaakt door N. Odhner in 1953, en voor het toestaan tot publiceren hiervan. We zijn ook dank verschuldigd aan het Natural History Museum, Londen, voor toestemming om materiaal te zien en type-exemplaren te fotograferen. Het Queensland Museum wordt bedankt voor het beschikbaarstellen van faciliteiten nodig voor dit onderzoek.

LITERATUUR

- LAMPRELL, K.L., 1998. Recent *Spondylus* species from the Middle East and adjacent regions, with the description of two new species. — *Vita Marina* 45(1-2): 41-60.
- LAMPRELL, K.L. & R.C. WILLAN, 2000. Rectification of nomenclature for three species of *Spondylus* Linnaeus (Bivalvia: Pectinoidea: Spondylidae) from the Indo-Pacific based on re-examination of type specimens. — *Vita Marina* 47(1): 1-8.
- LINNAEUS, C., 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, etc.* Tomus I. 10th ed. Holmiae.
- LINNAEUS, C., 1764. *Museum S:ae R:ae M:tis Ludovicae Ulricae Regina Svecorum*. Gothorum, Vandalorumque, etc. Holmiae.
- LINNAEUS, C., 1767. *Systema naturae per regna tria naturae, etc.* Tomus I. 12th ed. Holmiae.
- MORRIS, S., 1984. Bivalvia. pp. 38-49. In: D. Sharabati (ed.). *Red Sea shells*. KPI. London, Boston, Melbourne & Henley. 1-128.
- ODHNER, N., 1953. Identifications of Linnaean shells in Museum Ludovicae Ulrica. [mimeographed]. Uppsala University, Museum of Evolution. 27 pp.
- OLIVER, P.G., 1992. *Bivalved Seashells of the Red Sea*. Verlag Christa Hemmen & National Museum of Wales. Wiesbaden, Cardiff. 1-330.
- OLIVER, P.G., 1995. Bivalvia. In: S.P. Dance (ed.). *Seashells of Eastern Arabia*. Motivate Publishing. Dubai, Abu Dhabi, London. 1-296.
- REEVE, L.A., 1856. *Monograph of the genus Spondylus*. *Conchologia Iconica* or illustrations of the shells of molluscous animals. Reeve. London. Vol. 9. Pls. 1-18.
- RÖDING, P. F., 1798. *Museum Boltenianum sive Catalogus cimeliorum e tribus regnis naturae. Pars secunda, Conchylia sive Testacea Univalvia, Bivalvia & Multivalvia*. J.C. Trappii. Hamburg. i-viii, 1-199.
- SCHREIBERS, K., 1793. Versuch einer Vollständigen Conchylien-Kenntniss nach Linné's System. Vol. 2. Vienna. pp. 151-171.
- SCHRÖTER, J.S., 1786. *Einleitung in die Conchylien-Kenntniss, nach Linné*. 3 vols. Illustrated.
- SOWERBY II, G.B., 1847. *Monograph of the genus Spondylus*. pp. 417-433, pls. 84-89. In: *Thesaurus conchyliorum or monographs of genera of shells*. Vol. 1. Sowerby. London.
- SPRINGSTEEN, F.J. & F.M. LOBRERA, 1986. *Shells of the Philippines*. Carfel Seashell Museum. Manila. 1-377.



VITA MARINA - 1964 - 1990

Strombidae in Art

Part 2

Strombidae in de kunst

Deel 2

C.J.H.M TAX

Kempkeshoeve 55, NL-5262 NV Vught, the Netherlands

1.2. *Strombus gigas*.

Strombus gigas inhabits the Caribbean, with corridors leading to Veracruz on the Gulf of Mexico, Bermuda in the Atlantic and the northeast coast of Brazil. As a result the shell was much easier to obtain for Mexican and Guatemaltec peoples than the related species *Strombus galeatus* was for their Peruvian counterparts. It nevertheless remains enigmatic why the latter species was so rarely utilized in Meso-America. This can only be the result of a lack of availability, for the Meso-American peoples do not seem to have made a fundamental distinction between the various large species of conchs and used and depicted them indiscriminately: besides *Strombus gigas* and *Strombus galeatus* they exploited *Pleuroploca gigantea* and *Turbinella angulata*, species that were derived from the Gulf of Mexico. In two-dimensional representations,

1.2. *Strombus gigas*.

Strombus gigas kent als verspreidingsgebied de Caribische Zee, met uitlopers tot Veracruz aan de Golf van Mexico, Bermuda in de Atlantische Oceaan en de noordoostkust van Brazilië. Dit betekent dat de Mexicaanse en Guatemalteekse volken de schelp met aanmerkelijk minder moeite moeten hebben weten te bemachtigen dan hun Peruviaanse tegenhangers de verwante soort *Strombus galeatus*. Het blijft echter een vraag, waarom deze laatste soort in Meso-Amerika zo zelden werd benut. Dit kan bijna alleen een kwestie van geringe beschikbaarheid zijn, omdat de Meso-Amerikaanse volkeren geen principieel onderscheid lijken te hebben gemaakt tussen de verschillende grote soorten kinkhoorns, en deze door elkaar hebben gebruikt en afgebeeld: naast *Strombus gigas* en *Strombus galeatus* ook *Pleuroploca gigantea* en

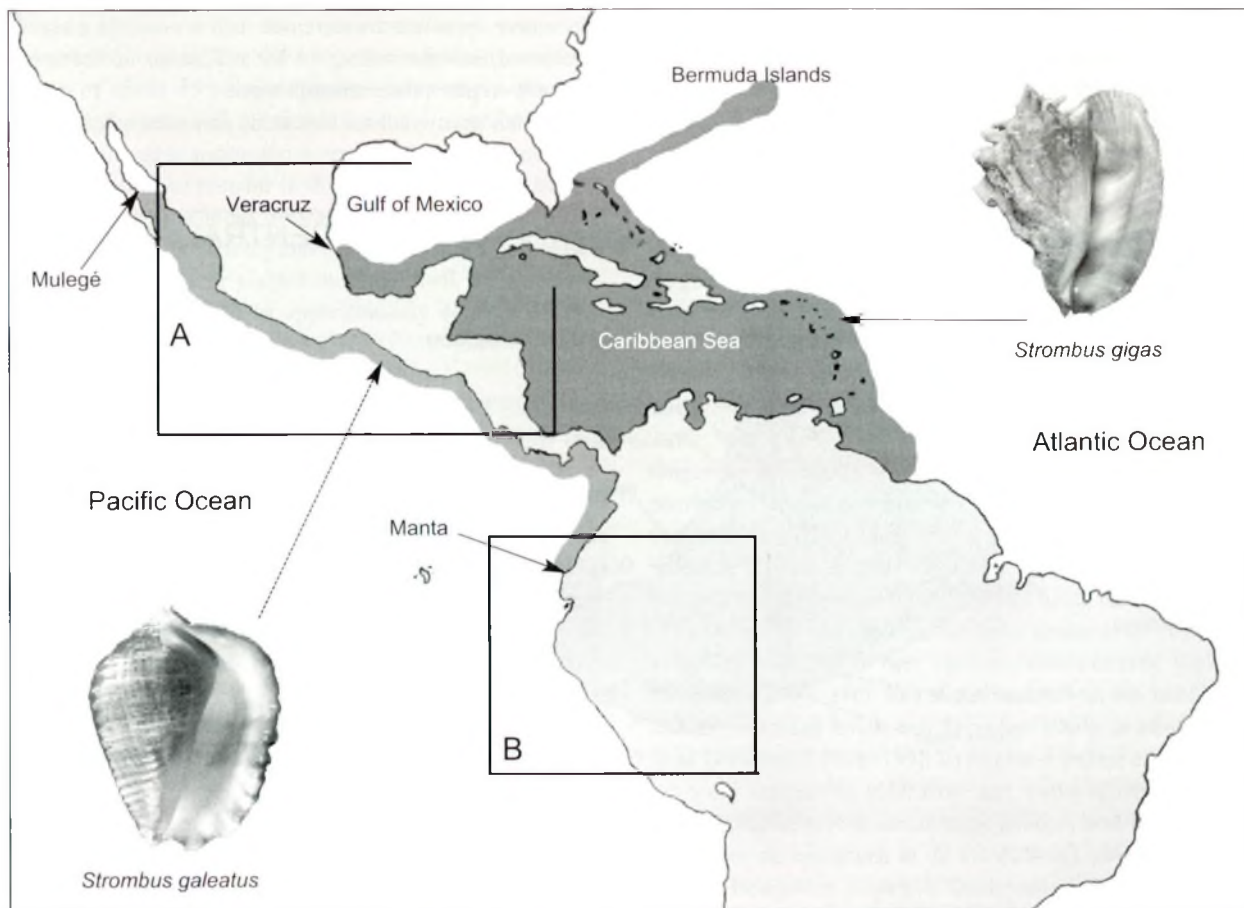


Fig. 1. Range of distribution of *Strombus galeatus* and *Strombus gigas*. A. See fig. 2. B. In part 1.

Fig. 1. Verspreidingsgebied van *Strombus galeatus* en *Strombus gigas*. A. Zie fig. 2. B. In deel 1.

often characterized by a large degree of stylization, unequivocal identification is not always possible. The reader must keep in mind, that among the examples discussed in the following paragraphs shells other than *Strombus* may be mentioned.

1.2.1. The Civilizations of Mexico (except for the Maya).

In the northern cultures of Meso-America, *Strombus gigas* plays a part which is comparable to that of *Strombus galeatus* in the Andean civilizations, especially in its function as a signal horn. It was in use with all peoples and in each language there was a special word to designate it. The Aztecs in the Valley of Mexico, who spoke Nahuatl, called this instrument *atecocolli* or *tecciztli*, the Tarascans in Michoacan (Western Mexico) spoke of *puuaqua* and the Zapotecs in the Valley of Oaxaca (Southern Mexico) of *paataotocuecheni*. The conch was not only the attribute of the moon god Tecuciztecatl, but of the wind god Quetzalcoatl-Ehecatl as well, because the sound of the horn imitated the voice of the wind that carried the rainbearing clouds. However, while in Peru *Strombus* was considered to be the symbol of the male principle, in Mexico it seems to have been the other way round and the conch was obviously thought of as the symbolic counterpart of the womb, filled with amniotic fluid, like a cloud filled with rain. The sea, from which the shell originated, was like all surface water thought of as a female element, as opposed to the fertilizing rain, which was masculine.

Although I do not know of any finds of real *Strombus* shells from the days of the Olmecs, whose civilization flourished between 1500 and 600 B.C. in Veracruz and Western Tabasco on the Gulf of Mexico, this people nevertheless was acquainted with the genus, as proven by some of their artefacts. These include a sceptre of mottled serpentine found in Guerrero, the

Turbinella angulata, soorten die rijkelijk voorkomen in de gehele Golf van Mexico. In twee-dimensionale uitbeeldingen, die vaak gekenmerkt worden door een hoge mate van stilering, is een eenduidige identificatie in veel gevallen niet mogelijk. De lezer dient dan ook in gedachten te houden, dat onder de hiernavolgende voorbeelden soms andere schelpen bedoeld kunnen zijn dan *Strombus*.

1.2.1. De Mexicaanse beschavingen (m.u.v de Maya's).

Strombus gigas speelt in het noordelijke deel van Meso-Amerika een vergelijkbare rol als *Strombus galeatus* in de Andes-beschavingen, met name in zijn functie als signaalhoorn. Zij was bij alle volkeren in gebruik en in elke taal bestond er een apart woord voor. De Azteken in de Vallei van Mexico, die Nahuatl spraken, noemden dit instrument *atecocolli* of *tecciztli*, de Tarasken in Michoacan (West-Mexico) spraken van een *puuaqua* en de Zapoteken in Oaxaca (Zuid-Mexico) van *paataotocuecheni*. De kinkhoorn was het attribuut van de maangod Tecuciztecatl, maar vooral ook van de windgod Quetzalcoatl-Ehecatl, omdat de klank van de hoorn het geluid van de wind nabootste, die de regendragende wolken aanvoerde. Waar echter in Peru de *Strombus* als symbool van het mannelijke principe werd beschouwd, lijkt in Mexico het tegenovergestelde het geval te zijn geweest en werd de kinkhoorn beschouwd als het symbolische equivalent van de baarmoeder, die met vruchtwater is gevuld, zoals de wolk met regen. De zee, waaruit de schelp afkomstig was, werd evenals alle andere oppervlaktewateren als een vrouwelijk element beschouwd, in tegenstelling tot het vruchtbaar makende hemelwater - regen -, dat mannelijk was.

Hoewel mij geen vondsten van echte *Strombus*-schelpen bekend zijn uit de cultuur van de Olmeken, was dit volk, dat

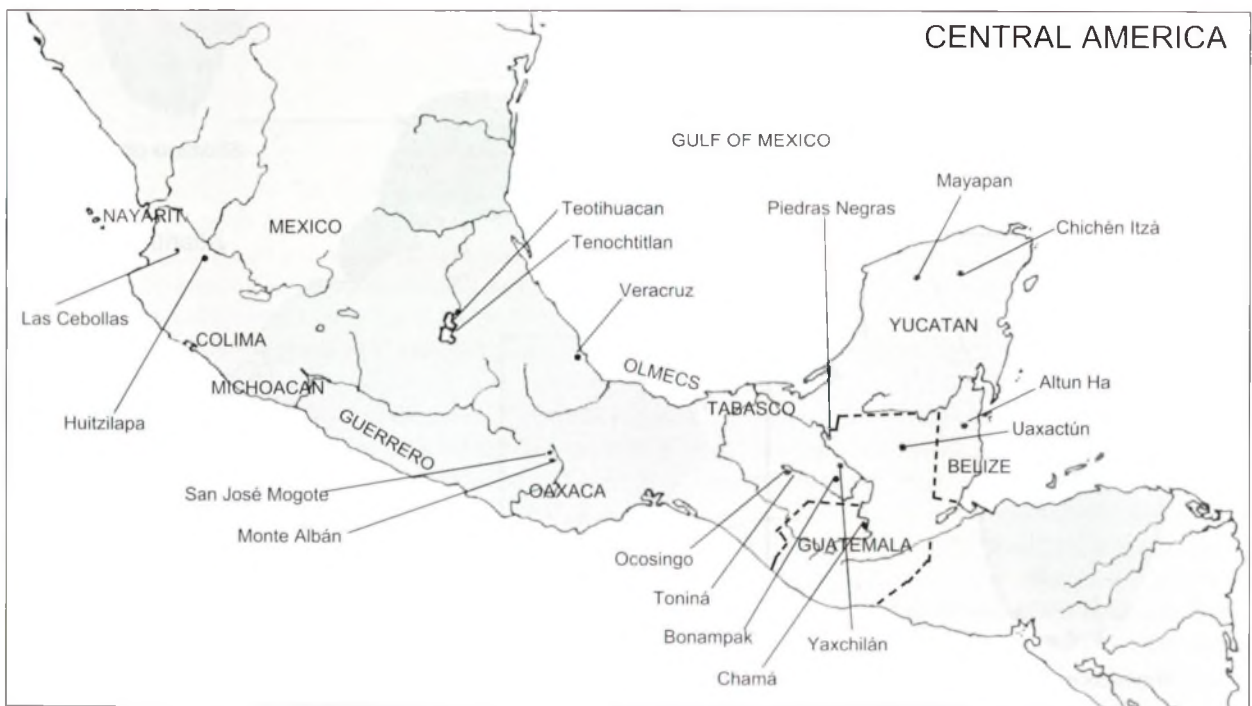


Fig. 2. Map of Central America: archaeological sites, mentioned in the text.

Fig. 2. Kaart van Midden-Amerika: in de tekst genoemde archeologische vindplaatsen.

Fig. 3.

Sceptre (Olmec), 900-600 B.C., mottled serpentine, height 34 cm, found in Guerrero. Private collection.



upper part of which is clearly inspired by a *Strombus* shell [Kerr & White 1996: 285 no. 196]. Its shape has many traits in common with *Strombus costatus*, but could also be derived from a juvenile *Strombus gigas*. On many Olmec vases and stone axes there appear whole and half-figures, or even detached arms, with hands clasping an object in the likeness of a knuckle-duster. According to the American archaeologist W. Wyllys Andrews these objects, which clearly constitute symbols of authority, were made of shells of *Strombus costatus* [Kerr & White 1996: 107].

The oldest conch trumpets from Mexico were found in San José Mogote in the Valley of Oaxaca and date from the period between approximately 1350 and 1000 B.C. [Fagan 1991: 143]. They are followed by *Strombus* shells from a Late Formative (300 B.C.-300 A.D.) shaft grave in Huitzilapa in Western Mexico, which had two subterranean rooms with three skeletons each. The most important interment concerned a man of about 45 years of age in the northern chamber, whose high status was confirmed by the presence of a large number of shell bracelets and complete shells that were found among his skeletal remains in the course of the 1993 excavations. Several specimens of *Strombus costatus* were placed beside the skull, the left leg and the right side of the deceased. The southern chamber yielded only one shell, which accompanied an interment of an approximately 40-year old man [Townsend 1998: 53-87].

Elsewhere in Western Mexico, in the province of Colima, potters created a class of rather characteristic red terracotta statues, that include a number of figures associated with *Strombus* shells. The most extraordinary is the statue of a seated warrior, armed with a staff or a bat and a helmet in the shape of a *Strombus gigas* with very pronounced tubercles [Townsend 1998: 190], but other statuettes represent chieftains [Townsend 1998: 193] or lesser men that hold *Strombus* shells in either their left or their right hand, which can sometimes be recognized as trumpets by the holes in their spires [Anton & Dockstader 1980: 84; Azteken 1987: II, no. 77]. As in other parts of the Americas, people in Colima not only used real shells as trumpets, but lifelike pottery imitations as well. Ceramic shells can be found in the collections of Barbara and Justin Kerr in New York [Townsend 1998: 195] and of the Museum of Ethnography in Antwerp, Belgium [Holsbeke & Arnaut 1998: 106 no. 39]. According to the American archaeologist Peter Furst such conch trumpets, which were found in

Fig. 3.

Scepter (Olmecs), 900-600 v.Chr., serpentinsteen, hoogte 34 cm, gevonden in Guerrero. Privé-verzameling.

tussen 1500 en 600 v.Chr. in Veracruz en westelijk Tabasco aan de Golf van Mexico woonde en alle latere Mexicaanse beschavingen sterk heeft beïnvloed, blijktens zijn nagelaten artefacten al wel met soorten van dit genus vertrouwd. Zo werd in Guerrero een scepter gevonden van gevlekte serpentinsteen, waarvan het bovenste deel duidelijk geïnspireerd is op een *Strombus*-schelp [Kerr & White 1996: 285 no. 196]. De vorm vertoont nog de meeste overeenkomst met die van *Strombus costatus*, maar kan ook van een juveniele *Strombus gigas* zijn afgeleid. Op veel Olmeekse vazen en stenen bijlen komen ook hele of halve figuren voor, of zelfs losse armen, waarvan de handen een voorwerp omklemmen, dat gelijkenis vertoont met een boksbeugel. Volgens de Amerikaanse archeoloog E. Wyllys Andrews zouden deze voorwerpen, die duidelijk machtssymbolen voorstellen, gemaakt zijn van schelpen van *Strombus costatus* [Kerr & White 1996: 107].

De oudste vondsten van schelptrumpetten in Mexico dateren uit de periode tussen circa 1350 en 1000 v.Chr. en werden gevonden in San José Mogote in de Vallei van Oaxaca, vlakbij het latere Zapoteekse cultuscentrum Monte Albán [Fagan 1991: 143]. Hierop volgen in ouderdom *Strombus*-schelpen uit de Laat-Formatieve periode (300 v.Chr.-300 n.Chr.). Uit deze periode stamt een in 1993 in Huitzilapa in West-Mexico opgegraven graf, dat bestond uit een schacht en twee ondergrondse kamers. In elke kamer werden drie skeletten aangetroffen en een groot aantal bijgaven. De voornaamste bijzetting was die van een ongeveer 45-jarige man in de noordelijke kamer, wiens hoge status bleek uit het grote aantal uit schelp vervaardigde armbanden en complete schelpen die op en langs zijn skelet werden aangetroffen. Daartussen bevonden zich meerdere exemplaren van *Strombus costatus*, onder meer naast zijn schedel, linkerbeen en bij zijn rechterzijde. De enige andere bijzetting met een schelp behoorde toe aan een ongeveer 40-jarige man in de zuidelijke kamer [Townsend 1998: 53-87].

Ongeveer gelijktijdig werden elders in West-Mexico, in de provincie Colima, zeer kenmerkende rode terracotta beelden vervaardigd, die personen weergegeven die soms *Strombus*-schelpen bij zich dragen. Zeer opmerkelijk is het beeld van een zittende mannelijke figuur, die met beide handen een staf of een slaghout vasthoudt en een helm draagt in de vorm van een *Strombus gigas* met zeer geprononceerde stekels [Townsend 1998: 190]. Een ander beeldje van een hoofdmans in kleermakerszit houdt een *Strombus*-schelp in zijn linkerhand [Townsend 1998: 193], terwijl twee andere exemplaren, eveneens mannen in kleermakerszit, zulke schelpen in hun linker-, respectievelijk rechterhand houden, waarbij deze ditmaal door de openingen in de top duidelijk gekarakteriseerd zijn als trompetten [Anton & Dockstader 1980: 84; Azteken 1987: II, no. 77]. Ook blijken reeds natuurgetrouwe navolgingen van de echte schelp voor dit doel te zijn gebruikt, zoals

exceptionally large numbers in tombs in Western Mexico (grave I in Las Cebollas in the state of Nayarit alone held as much as 125 either undamaged or fragmentary conchs), should be interpreted as the attributes of shamans, who used them to make contact with the supernatural world [Holsbeke & Arnaut 1998: 39].

Frescoes and representations in low relief in the important cultural and religious metropolis of Teotihuacan, which flourished between 150 and 750 A.D., demonstrate that these trumpets were often adorned with feathers of the Resplendent Quetzal (*Pharomachrus mocinno*) [Townsend 1998: 196-198], and that they were used in pairs during religious ceremonies, human sacrifices and the chastisement of priests. Such pairs adorn the facade of the Palacio de los Caracoles Emplumados (Palace of the Feathered Snails) from the Tlamimilolpa-phase (250-450 A.D.), where the conchs are painted red and have been provided with a green mouthpiece (fig. 4) [Matos Moctezuma 1990: 84, 144, Plate 53]. Other fine images can be found in murals in Tetitla, where the conchs are being carried by birds (vultures?) [Ferguson & Rohn 1990: 31], and in the Patio de los Jaguares from the next phase (Xolalpan, 450-650 A.D.), in which rows of feline creatures blow conch trumpets [Matos Moctezuma 1990: 156, Plate 69; Berrin & Pasztory 1994: 78; Fuente, Falcón, Ruiz Gallut, Solís, Staines Cicero & Uriarte 1999: 48, fig. 18]. These too are provided with a distinct mouthpiece and can almost certainly be identified as *Strombus gigas* by reason of the sinuous spiral whorls and the tubercles on the shoulder of the body whorl. Above the jaguars there is a frieze with alternating feathered head-dresses and heads of the Rain God Tlaloc. The latter are surrounded by star-shaped motifs, which are probably based on the cross sections of *Strombus gigas* [Matos Moctezuma 1990: 156, Plate 69-70].

As an attribute of the god Quetzalcoatl the conch appears in large numbers on the facade of that god's temple in Teotihuacan, together with images of *Spondylus* and *Pecten* shells. This facade bears the characteristic elements of Teotihuacan temple architecture, the talud-tablero. The narrow cornicelike taluds are decorated with long, undulating feathered serpents, the sloping tablero fields with large stone masks of Tlaloc and of the God of Wind himself. The shells, which appear in both construction elements, are executed in low relief [Berrin & Pasztory 1994: 52].

Quetzalcoatl, however, is not only associated with complete conchs but is also often depicted with a pendant or chest ornament, consisting of a polished cross section of a *Strombus* shell, the so-called "wind jewel" or *ehcailacacoatzatl* (Codex Borbonicus, Codex Borgia (fig. 8), Codex Magliabecchianus, Codex Vaticanus B) [Azteken 1987: I, 133; II, no. 300; Prem & Dyckerhoff 1987: 255]. In the Codex Florentinus the cross section is placed on the shield of the deity. The remnants of older whorls visible in the section symbolize the whirling patterns of a storm.

exemplaren in de collecties van Barbara en Justin Kerr te New York [Townsend 1998: 195] en van het Ethnografisch Museum te Antwerpen [Holsbeke & Arnaut 1998: 106 no. 39] aantonen. Volgens de Amerikaanse archeoloog Peter Furst waren dergelijke schelptrompetten, die in grote aantallen gevonden zijn in graven in West-Mexico (maar liefst 125 deels complete, deels fragmentarische kinkhoorns in graf I te Las Cebollas in de staat Nayarit), attributen van sjamanen, die hen gebruikten om in contact te treden met de bovennatuurlijke wereld [Holsbeke & Arnaut 1998: 39].

Fresco's en uitbeeldingen in vlak reliëf in de belangrijke culturele en religieuze metropool Teotihuacan, waarvan de bloei-periode viel tussen 150 en 750 n.Chr., laten zien, dat de trompetten vaak versierd waren met inlegwerk of veren, in het bijzonder van de quetzal (*Pharomachrus mocinno*) [Townsend 1998: 196-198], en dat zij in paren werden gebruikt bij godsdienstige ceremonies, mensenoffers en de kastijding van priesters. Dergelijke paren sieren de gevel van het Palacio de los Caracoles Emplumados (Paleis van de gevederde slakken) uit de Tlamimilolpa-fase (250-450 n.Chr.), waar de schelpen een rode beschildering hebben en voorzien zijn van een groen mondstuk (fig. 4) [Matos Moctezuma 1990: 84, 144, plaat 53]. Andere fraaie afbeeldingen zijn te vinden op de muurschilderingen in Tetitla, waar vogels (gieren?) de kinkhoorns dragen [Ferguson & Rohn 1990: 31], en in de Patio de los Jaguares uit de volgende fase (Xolalpan, 450-650 n.Chr.), waarop in processie lopende katachtige wezens blazen op kinkhoorns [Matos Moctezuma 1990: 156, plaat 69; Berrin & Pasztory 1994: 78; Fuente et al. 1999: 48, fig. 18]. Ook deze zijn voorzien van een duidelijk mondstuk en kunnen vrijwel zeker geïdentificeerd worden als *Strombus gigas*, op grond van de golvende topwindingen en de knobbels op de schouder van het windingenlichaam. Boven de jaguars bevindt zich een fries met afwisselend verenkronen en koppen van de regengod Tlaloc, welke laatste omgeven worden door stervormige motieven, die eveneens duidelijk geïnspireerd zijn op de schouderstekels van *Strombus gigas* [Matos Moctezuma 1990: 156, Plate 69-70].

Als attribuut van de god Quetzalcoatl komt de kinkhoorn, samen met *Spondylus*- en *Pecten*-uitbeeldingen, massaal voor op de façade van de aan deze god gewijde tempel in Teotihuacan. Deze gevel bestaat uit elkaar afwisselende lage taludstroken en hogere tablero-velden. Eerstgenoemde zijn versierd met lange, kronkelende gevederde slangen, de andere met grote stenen maskers van de regengod Tlaloc en de windgod zelf. De in beide bouwelementen voorkomende schelpen zijn uitgevoerd in laag reliëf [Berrin & Pasztory 1994: 52].

Quetzalcoatl wordt overigens niet alleen geassocieerd met complete kinkhoorns, maar hij wordt ook veelvuldig afgebeeld met een hanger of borstornament, dat bestaat uit een geslepen dwarsdoorsnede van een *Strombus*-schelp (Codex Borbonicus, Codex Borgia (fig. 8), Codex Magliabecchianus, Codex Vaticanus B) [Azteken 1987: I, 133; II, no. 300; Prem & Dyckerhoff 1987, 255]. In de Codex Florentinus is de doorsnede aangebracht op het schild van de godheid. De in een doorsnede zichtbare oudere windingen van de schelp symboliseren de wervelende patronen van de storm.

In a mural from Teotihuacan (650-750 A.D.) in the Fine Art Museums in San Francisco one sees a richly dressed figure with a very profuse feathered headdress, who wears a necklace of linked *Strombus* segments [Berrin & Pasztory 1994: 197]. Large numbers of comparable objects were discovered, among other places, at Veracruz on the Gulf of Mexico and a Postclassic stela from this region carries a representation in relief of a priest wearing just this type of ornament on his breast [Prem & Dyckerhoff 1987: 337]. Conspicuous in this context is a drawing by the modern scientific illustrator Keith Henderson, in which the Aztec Emperor Motecuhzoma II (1502-1520) extends a smoke offering to the god Ehecatl; the latter is wearing a chain with a complete shell of *Lambis chiragra* [Tsouras 1996: 148] (fig. 28), a species that was totally unknown to the ancient peoples of Mexico.

Conchs, especially in their function as a signal horn, regularly appear in the rare Mixtec and Aztec "Manuscripts" from the final centuries before the coming of the Conquistadores. Representations in the Codex Nuttall (pp. 2, 5, 17 and 19) [Nuttall 1975], Codex Borgia (p. 14) [Anders & Jansen 1988: fig. 45] and Codex Vindobonensis (p. 13) [Anders & Jansen 1988: fig. 110] of a slenderly built shell with a long siphonal canal, probably depict a *Pleuroploca gigantea*, a painted specimen of this species having been found in Teotihuacan [Berrin & Pasztory 1994: 205 no. 53]. But the illustration in the Codex Magliabecchianus of the "Lesser Feast of the Lords" (Tecuilhuitli), in which a horn-blowing herald precedes the Maize God on his palanquin, definitely depicts a *Strombus gigas* [Townsend 1993: 188]. Stylized *Strombus* shells also appear in the codices in connection with the Mountain God Tepeyollotl [Codex Borbonicus - Azteken 1987: I, 89; Ms Tonalamatl Aubin - Anders & Jansen 1988: fig. 40].

All these representations, however, are completely outshone by a group of five monumental stone sculptures of *Strombus gigas*, one of which - of unknown provenance - has been preserved for a long time in the Philadelphia Museum of Art, while a second one was found in 1975-76 during works on the foundations of the cathedral of Mexico City and the remaining three were found in excavations at the site of the Templo Mayor on the Zocalo, the large square to the south east of the cathedral [Azteken 1987: II, no. 274]. These colossal conchs (fig. 6) have a length of 92-101 cm and a breadth of 75-80 cm, are hewn out of a coarse-grained red stone and retain traces of blue pigmentation. As this colour scheme appears in many objects that are connected to the cult of the Rain God, it should not come as a surprise that the three shells were found in the part of the double pyramid, dedicated to Tlaloc. The sculptures are extremely naturalistic representations of the shell, as judged by the shape of the crown, by the shoulder with its blunt tubercles and by the cords on the body whorl.

The Templo Mayor at Tenochtitlan, the capital of the Aztec Empire buried beneath the centre of Mexico City, was first built around 1325 at the time of the settlement of the Aztec

Op een muurschildering uit Teotihuacan (650-750 n.Chr.) in de Fine Art Museums in San Francisco ziet men een rijk geklede figuur met een uitbundige veren hoofdtooi, die een halssnoer draagt dat uit aaneengeschakelde *Strombus*-segmenten bestaat [Berrin & Pasztory 1994: 197]. Grote aantallen van dergelijke voorwerpen werden onder meer aange troffen in Veracruz aan de Golf van Mexico en een post-klas sieke stèle uit dit gebied is versierd met een reliëfvoorstelling van een priester, die een dergelijk sieraad op zijn borst draagt [Prem & Dyckerhoff 1987: 337]. Opmerkelijk in dit verband is, dat in een compositie van een moderne wetenschappelijke illustrator, Keith Henderson, waarin de Azteekse vorst Motecuhzoma II (1502-1520) een rookoffer brengt aan de god Ehecatl, deze laatste een halsketting draagt met daaraan een complete schelp van *Lambis chiragra* [Tsouras 1996, 148] (fig. 28), een soort die de oude volkeren van Mexico nooit hebben gekend. Een typisch geval van de klok en de klepel!

Schelpen, vooral in hun functie als signaalhoorn, komen met zekere regelmaat voor in de schaarse Mixteekse en Azteekse "handschriften" uit de laatste eeuwen voor de komst van de Conquistadores. Uitbeeldingen in de Codex Nuttall (pp. 2, 5, 17 en 19) [Nuttall 1975], de Codex Borgia (p. 14) [Anders & Jansen 1988: Abb. 45] en de Codex Vindobonensis (p. 13) [Anders & Jansen 1988: Abb. 110] geven, gezien de slanke vorm van de schelp en het lange rostrum, misschien eerder een *Pleuroploca gigantea* weer, waarvan een beschilderd exemplaar gevonden werd in Teotihuacan [Berrin & Pasztory 1994: 205 no. 53]. Maar de illustratie in de Codex Magliabecchianus van het "Kleine Herenfeest" (Tecuilhuitli), waarbij de op een met aren versierde draagstoel gezeten maisgod wordt voorafgegaan door een hoornblazer, laat er geen twijfel aan bestaan dat de trompet in kwestie een grote *Strombus gigas* is [Townsend 1993: 188]. Gestileerde *Strombus*-schelpen komen in de codices ook voor in samenhang met de berggod Tepeyollotl [Codex Borbonicus - Azteken 1987: I, 89; Ms Tonalamatl Aubin - Anders & Jansen 1988: Abb. 40]. Al deze uitbeeldingen zinken echter volkomen in het niet bij een groep van vijf monumentale uit natuursteen gehakte sculpturen van *Strombus gigas*, waarvan een exemplaar met onbekende herkomst sinds lange tijd bewaard wordt in het Philadelphia Museum of Art, een tweede exemplaar in 1975-76 gevonden werd bij werkzaamheden aan de fundamenten van de kathedraal van Mexico City en drie andere exemplaren bij de opgravingen van de Templo Mayor op de Zocalo, het grote plein ten zuidoosten van de kathedraal [Azteken 1987: II, no. 274]. Deze kolossale schelpen (fig. 6) hebben een lengte van 92-101 cm bij een breedte van 75-80 cm, zijn gehouwen uit een korrelige rode steen en vertonen ten dele nog sporen van blauwe beschildering. Deze kleurcombinatie komt voor bij veel voorwerpen die een binding hebben met de cultus van de regengod Tlaloc, en het wekt dan ook geen verwondering dat de drie schelpen gevonden zijn in dat gedeelte van de dubbele pyramide, dat aan deze god was gewijd. De sculpturen zijn bijzonder natuurgetrouwe weergaven van de schelp, getuige de vorm van de kroon, de van stompe stekels voorziene schouder en de koorden over het windingenlichaam.

people. It was enlarged six times, allowing for seven different building stages to be identified. While the seventh version was almost completely demolished by the Spaniards and the oldest remains now lie beneath the groundwater level, the intermediate stages II-VI were fairly well to exquisitely preserved, thanks to the fact that each preceding temple was completely encased within its successor, complete with its statues and caches with offerings. The excavation, which took place between 1978 and 1989, revealed more than a hundred offerings in and around the temple, which included large amounts of both artificial and natural objects. The latter category included serpents' skins, crocodiles' skulls, corals, parts of jaguars and fish (for instance the saws of sawfish), but above all many thousands of shells. Besides one species of terrestrial snail, two species of fresh water snail and one species of chiton, there were 55 species of bivalves and more than 73 species of marine gastropods. The last group included large numbers of conchs, belonging to the species *Strombus gigas*, *Pleuroploca gigantea*, *Charonia variegata* and *Turbinella angulata*. Publications on the excavations also mention the presence of several smaller species of *Strombus*, namely *S. alatus*, *S. gracilior*, *S. pugilis* and *S. raninus* [López Luján 1994: 469]. In photographs specimens of *Strombus gigas* figure most prominently, but it is also possible to identify *S. raninus* and, in my opinion, *S. costatus* as well [Matos Moctezuma 1988: 88, 89, 90, 103].

1.2.2. The Maya.

The Maya, a people that during the Classic Period (300-900 A.D.) created a flourishing civilization in Guatemala and the neighbouring states of Mexico, and during the Postclassic (900-1541) on the Yucatec Peninsula, made a comparable use of *Strombus gigas* as their Mexican neighbours.

In Yucatec Maya the conch was called *u hub*. Painted friezes on Maya beakers reveal that conch trumpets were blown during the ritual ball-games, which played such a distinguished part in Meso-American culture [Schmidt, Garza & Nalda 1998: 286-287], during or after the hunt [Conner Johnston & Dersin 1993: 110], at funerary rituals [Prem & Dyckerhoff 1987: 328-330] and during self-chastisements at court [Die Welt der Maya 1992: 143], whereas in the famous murals at Bonampak from 790-792 A.D. musicians put in an appearance at the namegiving ceremony of an heir to the throne. Among preserved specimens one may encounter a *Pleuroploca gigantea* from Uaxactún in Guatemala (200-900 A.D.) [Guatemala City, National Museum of Archaeology and Ethnology] [Schmidt, Garza & Nalda 1998: 164, 605 no. 345], a *Turbinella angulata* [Schele & Miller 1992: 308-309, Pl. 121] and a *Cassis madagascariensis* [Schatten 1992: 235, fig. 193], that were actually used as trumpets. Of these specimens the last two are richly adorned with figurative scenes and hieroglyphs. The second object is decorated in such a way, that, turned upside down, it assumes the shape of the face and headdress of God Y of the Maya manuscripts (Dresden Codex, p. 13). This god is identified with the Postclassic

De Templo Mayor van Tenochtitlan, de hoofdstad van het Aztekenrijk die thans schuil gaat onder het centrum van de Mexicaanse hoofdstad, dateert in oorsprong van circa 1325, het tijdstip van de vestiging van de Azteken, maar werd tot zesmaal toe vergroot en telt dus zeven bouwfasen. De zevende versie werd grotendeels door de Spanjaarden afgebroken en de oudste resten liggen beneden het huidige peil van het grondwater, maar de tussenliggende fasen II-VI bleven redelijk goed tot zeer goed bewaard, dankzij het feit, dat iedere voorafgaande tempel steeds compleet met zijn beelden en offercomplexen werd omsloten door zijn opvolger. Tijdens de opgravingscampagnes, die plaats vonden van 1978 tot 1989, werden in en rond de tempel meer dan honderd offercomplexen gevonden, waarin zowel artefacten als naturalia rijkelijk vertegenwoordigd zijn. Tot de laatste categorie behoren slangenhuiden, krokodillenkoppen, korallen, delen van jaguars en vissen (o.a. zagen van zaagvissen), maar vooral ook vele duizenden schelpen. Behalve één soort landslak, twee soorten zoetwaterslakken en één soort keverslak werden zo'n 55 soorten tweekleppigen en meer dan 73 soorten zeeslakken aange troffen. De laatste groep omvatte grote aantallen kinkhoorns, behorende tot de soorten *Strombus gigas*, *Pleuroploca gigantea*, *Charonia variegata* en *Turbinella angulata*. Publicaties over de opgravingen vermelden bovendien het voorkomen van verschillende kleinere *Strombus*-soorten, namelijk *S. alatus*, *S. gracilior*, *S. pugilis* en *S. raninus* [López Luján 1994: 469]. Op foto's zijn vooral exemplaren van *S. gigas* prominent aanwezig, maar ook *S. raninus* en, naar mijn mening, *S. costatus* kunnen geïdentificeerd worden [Matos Moctezuma 1988: 88, 89, 90, 103].

1.2.2. Maya's.

De Maya's, een volk dat tijdens de Klassieke Periode (300-900 n.Chr.) een bloeiende beschaving opbouwde in Guatemala en de aangrenzende staten van Mexico en in de Post-Klassieke Periode (900-1541) op het schiereiland Yucatan, maakten een vergelijkbaar gebruik van *Strombus gigas* als hun Mexicaanse buurvolkereen.

De kinkhoorn heette in de Maya-taal van Yucatan *u hub*. Geschilderde friezen op Maya-bekers laten zien, dat de kinkhoorn geblazen werd tijdens de rituele balspelen, die zo'n kenmerkend onderdeel vormen van de Meso-Amerikaanse cultuur [Schmidt, Garza & Nalda 1998: 286-287], tijdens of na de jacht [Conner Johnston & Dersin 1993: 110], bij begrafenisritten [Prem & Dyckerhoff 1987: 328-330], en bij zelfkastijdingsceremoniën aan het hof [Die Welt der Maya 1992: 143], terwijl op de beroemde fresco's te Bonampak uit 790-792 n.Chr. muzikanten acte de présence geven bij de naamgevingsceremonie van een troonopvolger. Bewaard bleven onder meer een *Pleuroploca gigantea* uit Uaxactún in Guatemala (200-900 n.Chr.) [Guatemala City, Museo Nacional de Arqueología y Etnología], [Schmidt, Garza & Nalda 1998: 164, 605 no. 345] een *Turbinella angulata* [Schele & Miller 1992: 308-309, Pl. 121] en een *Cassis madagascariensis* [Schatten 1992: 235, afb. 193], die daadwerkelijk deze functie hebben gehad. Van deze exemplaren zijn de twee laatstgenoemde rijkelijk met figuratieve voorstellingen en hiëro-

hunting deity Uc-Zip, who sometimes emerges from a serpentlike monster, while blowing a conch to announce visions. On the body whorl there are two rows of hieroglyphs, one of which opens with the name-glyph of the god, which consists of his portrait and a *Strombus* shell. Only recently a *Strombus gigas* trumpet has appeared on the art market, which is said to originate from Ocosingo in the Mexican state of Chiapas and has been dated to between 850 and 950 A.D., at the end of the Classic. The body whorl is painted with a scene in vivid red, yellow and blue against a black background, representing Xbalanque (in red), surrounded by the rain god Chac, an octopus (or jellyfish) and a giant serpent (in blue) and lots of smaller water creatures and shells (in red and yellow) (fig. 7). Xbalanque is one of the Hero Twins from the Popol Vuh, the most important sacred book of the Quiché Maya, and is said to have defeated with his brother Hunahpu the false sun and the gods of the underworld, to clear the way for the creation of humanity from corn. The unique character of the object and the absence of material for comparison from scientifically documented excavations or known museum collections should, however, stand as a warning against an all too ready acceptance of its authenticity, unless it be accompanied by a thorough verification of the provenance data and a stylistic and physical study of the object itself. Ocosingo is located on the westernmost boundary of Maya territory, in close proximity to the Maya town of Toniná, which for some time survived all other Classic Period Maya towns, as indicated by a stela bearing a date equivalent to 909 A.D.

Besides with God Y, the Maya also associated *Strombus* with the old, toothless God N (Pauhtun), who was probably the god of writing and art and one of the four gods who stood at the four corners of the earth to keep it suspended above the underworld. In Maya iconography this god often emerges from a large *Strombus gigas*, but in other instances from a turtle carapace and sometimes he is even depicted as a complete human figure. In this last case he wears a cross section of the shell on a chain around his neck [Schele & Miller 1992: 54].

Such pendants, composed of one and a half whorl of the shell and equipped with distinct tubercles, have, among others, been found in structure 19 at Yaxchilan. These date from the Late Classic (500-900 A.D.) and accompanied the dead in the grave [Maya-Metropolen 1994: II, 29 no. 44]. As in Teotihuacan so with the Maya, the pendant was an attribute of the Wind God Ehecatl, a transformation of Quetzalcoatl, who according to legend had fled from Tula to Maya territory and there was worshipped as the hero Kukulcan. One such ornament can also be seen in a relief from Chichén Itzá [Sabloff 1994: 188-189], where it is being worn by a player of the losing team of ball-players, who are about to be killed by their winning opponents, while another one adorns an anthropomorphic smoking urn from Mayapan in the Anthropological Museum in Mérida [Mehling 1998: 207]. A warrior on a Late Classic beaker from Chama, a town on the Atlantic side of the highland of Guatemala, wears cross sections both as a chest ornament and as an ear pendant [Anton & Dockstader 1980:

gliefen versierd. Het tweede exemplaar is zodanig bewerkt, dat hij, op zijn top gezet, het gelaat en het hoofddeksel vormt van god Y van de Maya-handschriften (Dresden Codex, p. 13). Deze wordt geïdentificeerd met de post-klassieke jachtgod Uc-Zip, die soms tevoorschijn komt uit een slangachtig monster, terwijl hij op een schelp blaast en op deze wijze op handen zijnde visioenen aankondigt. Op het windingenlichaam zijn twee kolommen met hiërogliefen aangebracht, waarvan er één opent met de naam-glied van de god, die bestaat uit zijn portret en een *Strombus*-schelp. Kort geleden verscheen echter ook een *Strombus gigas*-trompet op de kunstmarkt, die gevonden zou zijn in Ocosingo in de Mexicaanse provincie Chiapas en gedateerd wordt tussen circa 850 en 950 n.Chr., dus geheel op het einde van de Klassieke periode. Het windingenlichaam, met inbegrip van de vleugel, is voorzien van een zeer bonte beschildering in de kleuren rood, geel en blauw tegen een zwarte achtergrond, met een voorstelling van Xbalanque (rood), omgeven door de watergod Chac, een octopus (of kwal) en een reuzenslang (blauw) en tal van kleinere waterdieren en schelpen (rood en geel) (fig. 7). Xbalanque is één van de heldentweeling uit de Popol Vuh, het belangrijkste bewaard gebleven heilige boek van de Quiché Maya's, en zou met zijn broer Hunahpu de valse zon en de goden van de onderwereld hebben verslagen, zodat de weg vrij kwam voor de schepping van de uit maïs geschapen mensheid. Het unieke karakter van het voorwerp en het ontbreken van vergelijkingsmateriaal uit wetenschappelijk gedocumenteerde opgravingen of bekende museale collecties vormt echter een waarschuwing tegen een al te gereede aanvaarding van de echtheid ervan, indien deze niet gepaard zou gaan met een zorgvuldige controle van de herkomstgegevens en stilistische en natuurwetenschappelijke bestudering van het voorwerp zelf. Ocosingo ligt aan de uiterst westelijke rand van het Maya-gebied, dichtbij het Maya-stadje Toniná, dat langer dan andere klassieke Maya-steden bewoond bleef, getuige een stèle die nog in 909 werd opgericht.

Behalve met god Y werd de *Strombus* door de Maya's ook geassocieerd met de oude, tandeloze God N (Pauhtun), die waarschijnlijk de god was van het schrift en de kunst en bovendien één van de vier goden die op de vier hoeken van de aarde stonden en deze boven de onderwereld verhieven. Deze god komt in de Maya-iconografie dikwijls tevoorschijn uit een grote *Strombus gigas*, maar in andere gevallen ook wel uit een schildpadpantser en zelfs wordt hij soms als volledige menselijke figuur uitgebeeld. In dit laatste geval draagt hij een doorsnede van de schelp aan een ketting om zijn nek [Schele & Miller 1992: 54].

Zulke hangers, bestaande uit circa anderhalve winding van de schelp en voorzien van duidelijke stekels, zijn onder meer gevonden in gebouw 19 te Yaxchilan. Deze dateren uit de Laat-Klassieke Periode (600-900) en werden als geschenk meegegeven in het graf [Maya-Metropolen 1994: II, 29 no. 44]. Evenals in Teotihuacan was de hanger ook bij de Maya's een attribuut van de Windgod Ehecatl, een gedaanteverwisseling van Quetzalcoatl, die volgens de legende gevlucht was van Tula naar het Mayaland en daar als de held Kukulcan werd vereerd. Zo'n sieraad is ook zichtbaar op een reliëf uit



Fig 4



Fig 5

Fig 6

Fig 7



Fig. 4. Reliëf met gevederde *Strombus*-trompet, 250-450 n. Chr. Teotihuacan, Paleis van de gevederde slakken.

Fig. 5. Mictlantecuhtli en Ehecatl, pagina uit de Codex Borgia, herenhuid. Vaticaanstad, Bibliotheca Apostolica Vaticana.

Fig. 6. *Strombus gigas*, beschilderde steen, hoogte 92 cm, Azteek (1400-1520 n.Chr.), gevonden in de Templo Mayor (Mexico City). Mexico, Museo Nacional de Antropologia.

Fig. 7. *Strombus*-trompet. Maya, 850-950 n.Chr., gevonden te Ocosingo (?). Nederland, Kunsthandel.



Fig. 4. Reliëf met gevederde *Strombus*-trompet, 250-450 n. Chr. Teotihuacan, Paleis van de gevederde slakken.

Fig. 5. Mictlantecuhtli en Ehecatl, pagina uit de Codex Borgia, herenhuid. Vaticaanstad, Bibliotheca Apostolica Vaticana.

Fig. 6. *Strombus gigas*, beschilderde steen, hoogte 92 cm, Azteek (1400-1520 n.Chr.), gevonden in de Templo Mayor (Mexico City). Mexico, Museo Nacional de Antropologia.

Fig. 7. *Strombus*-trompet. Maya, 850-950 n.Chr., gevonden te Ocosingo (?). Nederland, Kunsthandel.

136]. The figure on Stela 35 from Piedras Negras (Guatemala), dating from 662, wears a valuable chest collar with five cross-sections [Die Welt der Maya 1992: 498-500 no. 161].

Not content to confine themselves to making these cross sections, Maya artists were equally skilful in the application of all sorts of fragments of *Strombus* shells, both the flat variety, that originate from the dorsal or ventral sides, and the more capricious parts of the outer lip. The flat parts were cut to form all kinds of geometric or natural (vegetal, animal or human) shapes or were used as background for engravings, as done in an example in the Cleveland Museum of Art with a representation of a nobleman, who is smoking a cigar, wears a helmet in the shape of a deer-head and stares at a shell, possibly *Pleuroploca gigantea*, from which a snake's head emerges [Schele & Miller 1992: 155, Plate 59].

The more fickle shaped parts demanded a far greater creative talent and ingenuity of the artisan. A splendid example was discovered in the region of Usumacinta in Mexico and is shaped like a bird, that was obviously used as a pendant (fig. 8). The ornament is made from the lower part of the wing including the stromboid notch and the spatula, while the round pellets along the neck of the bird have been saved from the folds on the outside of the wing [Schmidt, Garza & Nalda 1998: 566 no. 190].

The Maya appear to have known and collected other species of *Strombus* as well. In tomb A-1/2 in the Maya town of Altun Ha in Belize a specimen of *Strombus pugilis* was found, with a length of 43 mm. The presence of a hole along the edge suggests that it might have been worn as an ornament [Prendergast 1979: 49 no. 215/5].

1.2.3. Hispaniola.

The island of Hispaniola, which is part of the Greater Antilles, belonged to the domain of the Taíno, who were the first American nation to come into contact with Columbus. This people descended from the South-American Arawaks, who from about 500 B.C. onwards spread all over the Caribbean by way of the Lesser Antilles. Like all American peoples they quickly decreased in numbers following the arrival of the Europeans.

The Taíno were obsessed with death. They perceived death as the end of the corporeal existence and the start of the life of the soul. They believed that the souls of the dead took on the appearance of animals that freely moved among the living. In their art they put special emphasis on ghostlike figures. Within the framework of this study it is especially the amulets in the form of skulls that are most interesting, since they were often made of shells of *Strombus costatus* (fig. 9). The amulets represented both human and animal skulls. The former symbolized the deceased ancestors, the latter Opiyeguobirán, a ghost in the guise of a dog that watched over the spirits of the dead. In both skull types incisions mark details of the teeth as well as a decorative headband, while the eyes

Chichén Itzá [Sabloff 1994: 188-189], waar het gedragen wordt door een speler uit het verliezende team van balspelers, die door hun zegevierende tegenstanders zullen worden gedood, alsmede op een anthropomorfe rookurn uit Mayapan in het Museo de Antropología te Mérida [Mehling 1998: 207]. Een krijger op een laat-klassieke beker uit Chama, een stad aan de Atlantische zijde van het hoogland van Guatemala, draagt een doorsnede zowel als borstsierraad alsook aan zijn oor [Anton & Dockstader 1980: 136]. De figuur op de uit 662 daterende stèle 35 uit Piedras Negras (Guatemala) draagt een kostbare borstkraag waaraan vijf doorsneden zijn bevestigd [Die Welt der Maya 1992: 498-500 no. 161].

De Maya-kunstenaars beperkten zich echter niet tot deze schelpdoorsneden, maar waren ook uiterst behendig in het gebruik van allerhande andere fragmenten van *Strombus*-schelpen, zowel vlakke, afkomstig van de rug- of buikzijde, als de meer grillig gevormde delen van de lip. De vlakke delen werden in allerlei geometrische of natuurlijke (plantaardige, dierlijke en menselijke) vormen gesneden of dienden als ondergrond voor gravures, zoals op een voorbeeld in het Cleveland Museum of Art met een afbeelding van een sigaar rokende edele, die een helm draagt in de vorm van een hertenkop en tuurt naar een schelp, mogelijk *Pleuroploca gigantea*, waaruit een slangenkop tevoorschijn komt [Schele & Miller 1992: 155, Plate 59].

De grilliger gevormde delen daarentegen vereisten een aanzienlijk grotere creativiteit en inventiviteit van de handwerker. Een uitmuntend voorbeeld hiervan kwam aan het licht in de streek rond Usumacinta in Mexico en heeft de vorm van een vogel, die klaarblijkelijk als hanger werd gebruikt (fig. 8). Het sieraad is vervaardigd uit het onderste deel van de vleugel met inbegrip van de strombuskerf en de spatel, terwijl de ronde kogeltjes langs de hals van de vogel zijn uitgespaard uit de plooiën op de buitenzijde van de vleugel [Schmidt, Garza & Nalda 1998: 566 no. 190].

Tot slot dient nog te worden vermeld, dat in graf A-1/2 in de Maya-stad Altun Ha in Belize een exemplaar van *Strombus*



Fig. 8. Bird, made from a *Strombus* shell, height 10 cm, found at Usumacinta, Villahermosa, Regional Museum of Anthropology "Carlos Pellicer".

Fig. 8. Vogel, vervaardigd uit een *Strombus*-schelp, hoogte 10 cm, gevonden te Usumacinta, Villahermosa, Museo Regional de Antropología "Carlos Pellicer".



Fig. 9.
Amulet, Dominican Republic,
height 75 mm. Miami Lakes
(Florida), J.I.Kislak Foundation.

Fig. 9.
Amulet, Dominicaanse Repu-
blik, hoogte 75 mm. Miami
Lakes (Florida), J.I.Kislak Foun-
dation.

(or eye sockets) were made by completely cutting away the shell material. The skull of *Opiyelguobirán* is characterized by large round eyes and great dogteeth, whereas in the human skulls the eyes are smaller and oval in shape and the rendering of the teeth between slim withdrawn lips gives the face a grinning expression [Bercht, Brodsky, Farmer & Taylor 1997: 114-115, 128, 131].

2. WEST-INDIAN STROMBIDAE IN EUROPE

The discovery and partial conquest of the New World during the first forty years after 1492 heralded the demise of the high civilizations in Meso-America and the Andes. At the same time, however, the scope of action of the *Strombus* species from this part of the world was significantly enlarged. The first shells may still have reached only the humble dwellings of curious sailors, but as curiosities they must soon have come to the attention of collectors, scientists and artists in Europe, and not just the larger species but the smaller ones as well. The earliest depiction known to me by a European artist of a West-Indian *Strombus* shell appears on a triptychon with a representation of *Saint John the Evangelist on Patmos* [Munich, Alte Pinakothek], which was painted in 1518 by the Augsburg master Hans Burgkmair (1473-1531). It contains, in the foreground, a perfect *Strombus pugilis*. *Strombus gigas* (as *Murex marmoreus*) is first depicted and described in the

pugilis werd aangetroffen. De schelp had een lengte van 43 mm en was voorzien van een perforatie nabij de liprand, zodat zij mogelijk als sieraad is gedragen [Prendergast 1979: 49 no. 215/5].

1.2.3. Hispaniola.

Het eiland Hispaniola, dat deel uitmaakt van de Grote Antillen, behoorde tot het domein van de Taíno, die als eerste Amerikaanse natie in contact kwamen met Columbus. Dit volk stamde af van de Arawaks, die zich vanaf circa 500 v.Chr. vanuit Zuid-Amerika via de Kleine Antillen over het gehele Caribische gebied verspreidden. Zoals alle Amerikaanse volkeren namen ook zij na de komst van de Europeanen snel in aantal af.

De Taíno waren geobsedeerd door de dood. Zij zagen de dood als het einde van het lichamelijke leven en het begin van het leven van de ziel. De zielen van de overledenen namen in hun gedachtenwereld de vorm aan van dieren die zich vrijelijk bewegen te midden van de levenden. In hun kunst legden zij een bijzondere nadruk op spookachtige figuren. In het kader van deze studie zijn vooral de amuletten in schedelvorm interessant, omdat deze vaak vervaardigd werden uit schelpen van *Strombus costatus* (fig. 9). De amuletten stelden zowel menselijke als dierlijke schedels voor. De eerste symboliseerden overleden voorouders, de andere *Opiyelguobirán*, een geest in hondengedaante die waakte over de geesten van de overledenen. Bij beide schedeltypen zijn de details van het gebit en een decoratieve hoofdband door incisie aangeduid, terwijl op de plaats van de ogen (of oogkassen) het schelpmateriaal volledig is weggesneden. De schedel van *Opiyelguobirán* wordt gekarakteriseerd door grote ronde ogen en forse hoektanden, terwijl bij de menselijke schedels de ogen kleiner en ovaal van vorm zijn en de uitbeelding van het gebit tussen dunne weggetrokken lippen aan het gezicht een grijnzende uitdrukking geeft [Bercht, Brodsky, Farmer & Taylor 1997: 114-115, 128, 131].

2. WEST-INDISCHE STROMBIDAE IN EUROPA

De ontdekking en gedeeltelijke verovering van de Nieuwe Wereld in de eerste vier decennia na 1492 betekenden het einde van de hoge culturen in Meso-Amerika en het Andesgebied. Tegelijkertijd werd hierdoor evenwel het werkingsgebied van de *Strombus*-soorten uit dit deel van de wereld aanmerkelijk uitgebreid. De eerste schelpen kwamen misschien alleen nog maar terecht in de schamele woningen van nieuwsgierige matrozen, maar al spoedig zullen zij als curiositeiten onder de aandacht zijn gekomen van verzamelaars, wetenschappers en kunstenaars in Europa. Dit geldt niet alleen voor de grote soorten, maar ook voor de kleinere. De vroegste mij bekende afbeelding van een West-Indische *Strombus*-schelp door een Europese kunstenaar komt voor op een drieluik met voorstelling van *Johannes de Evangelist op Patmos* [München, Alte Pinakothek], dat in 1518 werd geschilderd door de Augsburgse meester Hans Burgkmair (1473-1531). Op de voorgrond ligt een perfect weergegeven *Strombus pugilis*. *Strombus gigas* wordt (als *Murex marmoreus*) afgebeeld en beschreven in de *Universae aquatiliū historiae pars altera*

Universae aquatiliū historiae pars altera (Leyden 1555) by the professor of anatomy at the University of Montpellier, Guillaume Rondelet (1507?-1563) [Dance 1986: 46].

2.1. Representations in painting.

Shells were late additions to the repertory of the European painter. At first, they played only an insignificant part, as with Burgkmair or the Flemish master Hugo van der Goes (about 1440-1482), who in his *Fall of Man* (Vienna, Kunsthistorisches Museum) depicted a *Haliotis*, though in Italy they might reach quite extraordinary dimensions (Botticelli, Piero di Cosimo). During the sixteenth century they were still confined to paintings with historical, religious or mythological connotations, but at the turn of the century they began to appear in works of art, in which collectors and collectors' cabinets were the main theme. They next invaded the flower still life, from which eventually still lives evolved with shells and little else.

Of the seven West-Indian species of *Strombus*, six were represented in sixteenth- and seventeenth-century painting: *Strombus pugilis*, *S. raninus*, *S. gallus*, *S. costatus*, *S. goliath* and of course *S. gigas*. For each of these species I will give some examples.

Strombus pugilis appeared, after Burgkmair, not just once but twice in a painting by Cornelis Cornelisz van Haarlem (1562-1638), in which the famous Haarlem collector Jan Govertsen van der Aar was portrayed amidst six male and two female figures, who personify the arts and sciences. In this *Allegory of the Arts in time of Peace*, Govertsen is sitting at a table on which part of his shell collection is displayed, including the two specimens of the West-Indian Fighting Conch. One of them can also be seen on another painting by Cornelis with a representation of Poseidon and Amphitrite (Amsterdam, Foundation P. & N. de Boer), a theme that was pre-eminently suited for the portrayal of exotic shells.

Strombus pugilis seems to have done well in European collections. It is depicted (fig. 10) on a leaf from the Albums of Anselmus de Boodt, the court physician of the Emperor Rudolph II (1576-1612), which is based on a drawing by Joris Hoefnagel (1542-1600), and again in a double portrait of John Tradescant and his friend Zythepso by Emmanuel de Critz as well as in one of the compartments of a painted Collector's Cabinet by Georg Hinz, in which the orange colour of the parietal callus is expressed extremely well. Jan Davidsz de Heem (1606-1683/4) painted the shell in several of his sumptuous still lives, among them the large canvas in the John and Mable Ringling Museum of Art in Sarasota (Florida), where the shell is somewhat precariously balanced on the edge of a side table, together with a large polished *Turbo marmoratus* and an even larger *Strombus gigas* [Kenseth 1991: 230-232 no. 11, Plate 1].

Strombus raninus is only rarely represented in art. Two specimens are depicted on one of the many painted art cabinets of

(Leiden 1555) van de hoogleraar anatomie aan de universiteit van Montpellier. Guillaume Rondelet (1507?-1563) [Dance 1986: 46].

2.1. Afbeeldingen in de schilderkunst.

Schelpen worden pas laat toegevoegd aan het repertoire van de Europese schilders. Aanvankelijk spelen zij nog een zeer ondergeschikte rol, zoals bij Burgkmair of de Vlaamse meester Hugo van der Goes (ca. 1440-1482), die in zijn *Zondeval* (Wenen, Kunsthistorisches Museum) een *Haliotis* afbeeldt, al kunnen zij in Italië al wel prominent in beeld worden gebracht (Botticelli, Piero di Cosimo). In de zestiende eeuw nog beperkt tot schilderijen met historische, religieuze en mythologische voorstellingen, verschijnen zij rond de eeuwwisseling ook in werken, waarin verzamelaars en verzamelkabinetten centraal staan, vervolgens in bloemstillevenen en uiteindelijk ontstaan zelfs zuivere schelpenstillevenen.

Van de zeven West-Indische *Strombus*-soorten worden er in de zestiende- en zeventiende-eeuwse schilderkunst zes afgebeeld: *Strombus pugilis*, *S. raninus*, *S. gallus*, *S. costatus*, *S. goliath* en uiteraard *Strombus gigas*. Voor elk van deze soorten zal ik enige voorbeelden geven.

Strombus pugilis komt, na Burgkmair, meteen al in duplo voor op een schilderij van Cornelis Cornelisz. van Haarlem (1562-1638), waarop deze de bekende Haarlemse verzamelaar Jan Govertsen van der Aar afbeeldt te midden van zes mannelijke en twee vrouwelijke personen, die de kunsten en wetenschappen personifiëren. Govertsen zit in deze *Allegorie van de Kunsten in Vredestijd* aan een tafel, waarop een aantal van zijn schelpen zijn uitgebeeld, waaronder dus ook twee maal de West-Indische Vechtschelp. Een exemplaar hiervan is ook te zien op een ander schilderij van Cornelis met een voorstelling van Poseidon en Amphitrite (Amsterdam, Stichting P. & N. de Boer), een bij uitstek geschikt onderwerp voor de uitbeelding van exotische schelpen.

Strombus pugilis schijnt het heel goed te hebben gedaan in Europese verzamelingen. Wij zien de schelp uitgebeeld (fig. 10) op een blad uit de Albums van Anselmus de Boodt, de lijfarts van keizer Rudolf II (1576-1612), dat overigens teruggaat op een tekening van Joris Hoefnagel (1542-1600), en voorts op het dubbelportret van John Tradescant en zijn vriend Zythepso door Emmanuel de Critz en in een van de vakken van een geschilderd kunstkabinetje van Georg Hinz, waarop de oranje kleur van het pariëtaal callus uitstekend uit de verf komt. Jan Davidsz. de Heem (1606-1683/84) beeldde de schelp af op verschillende van zijn pronkstillevenen, onder meer op het grote doek in het John and Mable Ringling Museum of Art in Sarasota (Florida), waar de schelp ietwat gevaarlijk balanceert op de rand van een bijzettafeltje, waarop ook een grote gepolijste *Turbo marmoratus* en een nog grotere *Strombus gigas* liggen [Kenseth 1991: 230-232 no. 11, plaat 1].

Strombus raninus blijft in de schilderkunst eerder een zeldzame verschijning. Twee exemplaren zijn weergegeven op één van de talrijke geschilderde kunstkabinetjes van Frans Francken II (1581-1642), waar zij zijn uitgesteld op een tafel, die geplaatst is tegen een wand met schilderijtjes (Wenen,

Frans Francken II (1581-1642), where they are laid out on a table, which is placed against a wall that is hung with little paintings (Vienna, Kunsthistorisches Museum). One specimen lies on the right-hand rear corner of the table, partly obscured by a Chinese porcelain bowl, while the other one is placed in the medial axis of the painting, between the two small panels of the *Adoration of the Magi* and the *Still Life with a basket of fruit and dead birds*. The table contains many other art objects and wonders of nature, shells being the most prominent ones. They include not only a *Conus marmoreus*, *Mitra mitra* and *Cittarium pica*, but a small *Strombus gigas* and a *Strombus gallus* as well, the former placed on the front right corner, the other one between the *Conus* and the *Mitra* [Schneider 1989: 156]. Other specimens of *Strombus gallus* can be seen on the most extensive shell still life of Willem Kalf (1619-1693), which used to be part of an English private collection, and on two still lives of the somewhat enigmatic painter Karel Lux.

Strombus costatus is another undervalued shell on paintings. It can probably be recognized on a large canvas by Frans Ykens, representing *A salesman of exotic shells and fish on a beach*, which was auctioned at Antwerp on 25 May 1999, and of which I will come to speak again later on. A less doubtful specimen, or rather its spire, is visible in a *Sumptuous Still Life* (Prague, National Gallery) by Willem Claesz. Heda (1594-ca. 1680), but this shell can hardly match the other objects in the painting: a *Nautilus* Cup and a Coconut Cup, a *Nautilus pompilius*, *Cypraea rufa*, but especially a majestic *Strombus gigas*, which belongs to the finest specimens ever to be painted.

Quite conspicuous is the occurrence of *Strombus goliath*, the largest *Strombus* species, in a work by the Antwerp painter Frans Floris (1519/20-1570), representing a *Banquet of the gods of the Sea* (Stockholm, National Museum). The specimen is part of the belt of the male god in the lower right corner of the painting (fig. 11), which contains other shells as well, including a *Strombus aurisdianae*. The presence of *Strombus goliath* is remarkable, because the distribution of this species, which can reach a length of 38 cm, is restricted to the coastal regions of Brazil and the species only started to reach the market in large numbers during the past ten years. When Floris decided to paint it, it must have been a very rare sight in Europe indeed. Brazil in those days was a colony of Portugal and it is therefore to be assumed that the shell had reached Antwerp through the local Portuguese factory. The only other representation of this shell that I know of from the time preceding the scientific description of it in 1805 occurs in a water colour on parchment by Joris Hoefnagel, showing *A seal and a beaver*, in the Kupferstichkabinett at Berlin-Dahlem. Since Hoefnagel was principally employed by the Hapsburg Emperor Rudolph II at Vienna and by his brother the Archduke Ferdinand II of Tyrol (died 1595) at Innsbruck, it is not improbable that this specific specimen was once part of the huge collection either of the Emperor or of the Archduke and that one of them had obtained it from one of their

Kunsthistorisches Museum). Eén exemplaar ligt op de rechterachterhoek van de tafel, gedeeltelijk schuilgaand achter een Chinees porseleinen kom, terwijl het andere zichtbaar is in de middenas van het schilderij, in de hoek tussen twee kleine paneeltjes, die respectievelijk een *Aanbidding der Wijzen* en een *Stilleven met fruitmand en dode vogels* weergeven. Op de tafel staan en liggen nog talloze andere kunstvoorwerpen en naturalia, waaronder schelpen de belangrijkste categorie vormen. Naast onder meer een *Conus marmoreus*, *Mitra mitra* en *Cittarium pica* kan men ook nog een kleine *Strombus gigas* en een *Strombus gallus* onderscheiden, de eerste op de hoek rechts vooraan, de andere tussen de *Conus* en de *Mitra* [Schneider 1989: 156]. Andere voorbeelden van *Strombus gallus* treft men aan op het meest uitgebreide schelpenstilleven van Willem Kalf (1619-1693), dat zich voorheen in een Engelse privé-verzameling bevond, en op een tweetal stilleven van de wat raadselachtige schilder Karel Lux.

Strombus costatus is evenmin een veel voorkomende schelp op schilderijen. Hij is misschien te zien op een groot doek van Frans Ykens, voorstellende *Een verkoper van exotische schelpen en vissen op een strand*, dat op 25 mei 1999 te Antwerpen werd geveild, en waarover ik later nog zal komen te spreken. Een duidelijker exemplaar, althans de top ervan, is zichtbaar op een Pronkstilleven (Praag, Národní Galerie v Praze) van Willem Claesz. Heda (1594-ca. 1680), maar de schelp valt in het niet bij de overige voorwerpen op het doek: een *Nautilus*- en een kokosnootbeker, een *Nautilus pompilius*, *Cypraea rufa*, maar vooral een majestueuze *Strombus gigas*, die tot de fraaiste exemplaren behoort die ooit geschilderd zijn.

Opmerkelijk is de verschijning van *Strombus goliath*, de grootste *Strombus*-soort, op een werk van de Antwerpse schilder Frans Floris (1519/20-1570), voorstellende een *Banquet van de Zeegoden* (Stockholm, Nationaal Museum). De schelp maakt deel uit van de gordel van de mannelijke godheid in de rechterbenedenhoek van het schilderij (fig. 11). In deze gordel zitten ook andere schelpen verwerkt, waaronder *Strombus aurisdianae*. De aanwezigheid van *Strombus goliath* is bijzonder, omdat het leefgebied van deze soort, die een lengte van 38 cm kan bereiken, beperkt is tot de kusten van Brazilië en de schelp eigenlijk pas in de afgelopen tien jaren in grotere hoeveelheden op de markt begint te komen. Toen Floris hem schilderde moet het een bijzonder zeldzame verschijning zijn geweest in Europa. Brazilië was in die dagen een kolonie van Portugal en het is daarom aan te nemen dat de schelp Antwerpen heeft bereikt via de Portugeze factorij ter plaatse. De enige andere mij bekende afbeelding van deze schelp voorafgaand aan de wetenschappelijke beschrijving in 1805 komt voor op een aquarel op perkament van Joris Hoefnagel, voorstellende *een zeehond en een bever*, in het Kupferstichkabinett te Berlin-Dahlem. Aangezien Hoefnagel hoofdzakelijk werkzaam was voor de Habsburgse keizer Rudolf II te Wenen en voor diens broeder aarts Hertog Ferdinand II van Tyrol (overleden 1595) te Innsbruck, is het niet onwaarschijnlijk, dat dit specifieke exemplaar deel uitmaakte van de omvangrijke verzameling van ofwel de keizer ofwel de aarts Hertog en dat een van beiden haar gekregen had van zijn Spaanse verwanten, die sedert 1580 ook over Portugal en dus over

Spanish relatives, who from 1580 onwards also ruled Portugal and consequently Brazil (until 1640).

However, none of the afore-mentioned shells has ever been able to compete with *Strombus gigas*, which was so often represented in art, that it is impossible to make a selection that is even vaguely representative. Some quite remarkable depictions have already been mentioned in the previous paragraphs, but these are certainly not the only ones worthy of note.

An early example, and possibly the finest representation ever, occurs in a large canvas from about 1610 by Jacques de Gheyn II (1565-1629), depicting *Neptune and Amphitrite* (Cologne, Wallraf-Richartz-Museum), where the shell rests between a *Charonia tritonis* and a polished *Turbo marmoratus* (fig. 12). The singular placement of the shell is an inheritance of Mannerism, an art style in which special attention was called to the representation of objects from different, sometimes very unusual perspectives. This tendency is quite evident in a painting from 1611 by the Utrecht master Joachim Wtewael (1566-1638), depicting *Perseus and Andromeda* (Paris, Louvre) and showing a beach, that is completely littered with many species of shells, some of them represented more than once. This is especially true of *Strombus gigas*, which is painted thrice, each time from a different angle, ventral, apical and basal. The first one is placed beneath the left foot of Andromeda, the second one along the right margin of the canvas beneath a large *Charonia tritonis*, the third one to the right of Andromeda on the surfline [Masters of Light 1997, 286-289]. Wtewael obviously used drawings of existing shells to make this painting, since the first specimen occurs in an identical fashion in a *Judgment of Paris* from 1615 (London, National Gallery), as do a *Cassis cornuta* and a *Turbo marmoratus* from the afore-mentioned painting [ibidem, 282-286].

An indication for the popularity of *Strombus gigas* is the already discussed canvas of Ykens. A heap of shells in the left part of the painting contains no less than 7 specimens of it, which are for the most part painted from a ventral view and together afford an insight into the great variation evident in this species.

Outside the Netherlands *Strombus gigas* was glorified by, among others, Georg Hinz (fig. 13), Bartolomeo Bimbi (1648-1723) (fig. 14) [Chiarina 1998: 70-71], Paolo Porpora (1617-1673) and Giuseppe Recco (1634-1695). A most unusual view is borne out by a canvas of Filippo d'Angelo (1587-1629), in which *Strombus gigas* and *Cassis cornuta* are painted at approximately the size of life against a vague, dark background (Florence, Palazzo Pitti) (fig. 15). The *Cassis* is positioned with its spire downwards, whereas the *Strombus* rests on the large tubercles of the body whorl, so that the aperture points upwards. As a result of the opposition light-dark, the subtly painted colours of both shells come out extremely well. In the *Strombus* this is particularly manifest in the delicate pink of the aperture and the parietal region and in the

Brazilië heersten (tot 1640).

Geen van de voornoemde schelpen heeft echter ooit kunnen wedijveren met *Strombus gigas*, die zo vaak op schilderijen werd uitgebeeld, dat het ondoenlijk is om zelfs maar een representatieve selectie samen te stellen. Enkele bijzonder afbeeldingen zijn in de voorafgaande alinea's reeds de revue gepasseerd, maar dit zijn zeker niet de enige die het verdienen vermeld te worden.

Een vroeg voorbeeld, en misschien wel de fraaiste afbeelding ooit, komt voor op een groot doek uit circa 1610 van Jacques de Gheyn II (1565-1629), voorstellende *Neptunus en Amphitrite* (Keulen, Wallraf-Richartz-Museum), waarop de schelp zichtbaar is tussen een *Charonia tritonis* en een gepolijste *Turbo marmoratus* (fig. 12). De opmerkelijke plaatsing van de schelp is een erfenis van het Maniërisme, een kunststijl waarin een bijzondere aandacht bestond voor de uitbeelding van voorwerpen vanuit verschillende, soms zeer ongewone gezichtshoeken. Deze tendens treedt heel duidelijk op de voorgrond in een werk uit 1611 van de Utrechtse schilder Joachim Wtewael (1566-1638), voorstellende *Perseus en Andromeda* (Parijs, Louvre), waarop een strand is weergegeven, dat bezaaid is met een groot aantal schelpen, waarvan verschillende meermaals zijn uitgebeeld. Dit geldt niet in de laatste plaats voor *Strombus gigas*, die driemaal telkens vanuit een ander perspectief is geschilderd, respectievelijk in een ventraal, een apicaal en een basaal aanzicht. De eerste ligt onder de linkervoet van Andromeda, de tweede langs de rechterkant van het doek onder een grote *Charonia tritonis*, de derde rechts van Andromeda op de vloedlijn [Masters of Light 1997, 286-289]. Wtewael maakte voor dit schilderij duidelijk gebruik van eigen tekeningen van bestaande schelpen, want het eerste exemplaar komt op identieke wijze voor op zijn *Oordeel van Paris* uit 1615 (Londen, National Gallery), evenals trouwens een *Cassis cornuta* en een *Turbo marmoratus* uit het eerder genoemde schilderij [ibidem, 282-286]. Een indicatie voor de populariteit van *Strombus gigas* vormt het reeds ter sprake gekomen doek van Ykens. De schelpenhoop in het linkergedeelte van het schilderij bevat maar liefst 7 exemplaren, die doorgaans vanuit een ventraal aanzicht zijn geschilderd en gezamenlijk een goed beeld geven van de diversiteit die optreedt binnen de soort.

Buiten de Nederlanden werd *Strombus gigas* onder meer vereeuwigd door Georg Hinz (fig. 13), Bartolomeo Bimbi (1648-1723) (fig. 14) [Chiarina 1998: 70-71], Paolo Porpora (1617-1673) en Giuseppe Recco (1634-1695). Een uiterst onconventionele visie spreekt echter uit een doek van Filippo d'Angelo (1587-1629), waarop *Strombus gigas* en *Cassis cornuta* op nagenoeg natuurlijke grootte zijn afgebeeld tegen een onbestemde, donkere achtergrond (Florence, Palazzo Pitti) (fig. 15). De *Cassis* is op zijn top geplaatst, de *Strombus* daarentegen steunt op de stekels van het windingenlichaam, zodat de apertura naar boven is gericht. Als gevolg van de tegenstelling licht-donker, komen de subtiel weergegeven kleuren van de beide schelpen bijzonder goed tot hun recht. Dit komt bij de *Strombus* vooral tot uiting in het frêle roze van de apertura en van het pariëtaal en in de donkergele band op de grens van het callus. Het exemplaar heeft juist de volwassenheid be-

dark yellow belt along the edge of the callus. The specimen has only just reached adulthood, as proven by the thinness of the wing, that allows the light to filter through [Chiarina 1998: 142].

Strombus gigas remained a popular shell during the eighteenth, nineteenth and twentieth centuries. One encounters beautiful specimens on paintings by Georgius Jacobus Johannes van Os (1782-1861) (fig. 16), Odilon Redon (1840-1916) and James Ensor (1860-1949), among others. Jan Brusselmans (1884-1953) depicts the shell in a large number of Still Lives, Harbour pieces and paintings of Nudes, but reduced to its barest essence, almost comparable to an icon in a modern computer programme.

2.2. *Strombus gigas* in the silversmiths' trade.

From the later Middle Ages onwards, large shells were fitted with mounts of precious metal for use as sacred or profane plate. The bulk of the used shells consisted of *Nautilus pompilius* and - to a lesser degree - *Turbo marmoratus*, but incidentally other species were used as well, like *Tonna*, *Murex*, *Melo* and *Achatina*. During the seventeenth century *Strombus gigas* was included within this group.

At present, I know of only one specimen of a cup with the shell of *Strombus gigas* that has come down to us unaltered. It is preserved in the Green Vaults in Dresden (inv. nr. III 263), once the property of the Electors of Saxony, who owned a large collection of Nautilus Cups and Ostrich Egg Cups. The cup in question is the work of the Dresden goldsmith Martin Borisch (1583-1646), who worked as an independent master from 1613 onwards. The mounts have been marked with his personal mark as well as with the city mark of Dresden (fig. 17).

In designing the mounts the goldsmith has closely followed the contours of the shell. The bell-shaped foot is hexagonal and completely embossed with a decoration in which shell-shaped motifs dominate. The stem is smooth and short and ends in a fanciful calyx, perfectly designed to clasp the large tubercle on the shoulder of the shell. From this point sprout the narrow strips that wind between the smaller tubercles of the penultimate whorls and are joined in a frill around the spire. Along the outer and inner edge of the aperture runs a continuous lip which perfectly follows the curve of the stromboid notch and converts into a spout at the base of the aperture. On the upper side of the venter there is a statuette of the goddess Fortuna, standing on a winged globe and holding a pennon. Comparable statuettes often adorn the curl of Nautilus Cups, as shown by a large number of paintings by father and son Heda.

Two other Strombus Cups are represented on a painting in Norwich Castle Museum, in which the silverware of Sir Robert Paston (1631-1683), Viscount (1673) then Earl (1679) of Yarmouth has been immortalized [Glanville 1990: 314-315, fig. 185]. This nobleman appears to have had a special preference for shell cups. Alongside the Strombus Cups one

reikt, zoals blijkt uit de dunwandigheid van de vleugel, die het licht gedeeltelijk doorlaat [Chiarina 1998: 142].

Strombus gigas bleef ook in de achttiende, negentiende en twintigste eeuw een populaire schelp. Fraaie voorbeelden treft men onder meer aan op schilderijen van Georgius Jacobus Johannes van Os (1782-1861) (fig. 16), Odilon Redon (1840-1916) en James Ensor (1860-1949). Bij Jan Brusselmans (1884-1953) figureert de schelp op een groot aantal stillevens, havenstukken en schilderijen van naakten, maar hij is daarbij gereduceerd tot zijn meest essentiële vorm, haast vergelijkbaar met een icon in een modern computerprogramma.

2.2. *Strombus gigas* in de edelsmeedkunst.

Sinds de late Middeleeuwen werden grote schelpen voorzien van een montuur uit edele metalen voor gebruik als gewijd of profaan vaatwerk. Het leeuwendeel van de gebruikte schelpen werd gevormd door *Nautilus pompilius* en - in mindere mate - *Turbo marmoratus*, maar incidenteel werden ook andere soorten gebruikt, zoals *Tonna*, *Murex*, *Melo* en *Achatina*. In de zeventiende eeuw werd ook voor *Strombus gigas* een plaats binnen deze groep ingeruimd.

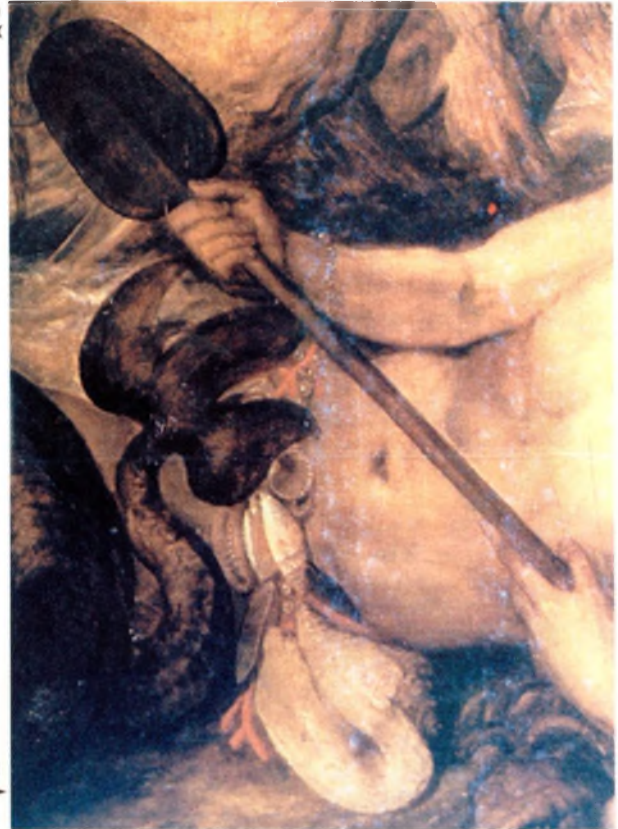
Voor zover mij bekend is slechts één exemplaar bewaard gebleven van een beker met de schelp van *Strombus gigas*. Dit bevindt zich thans in het Grünes Gewölbe in Dresden (Inv.-Nr. III 263), oorspronkelijk de verzameling van de keurvorsten van Saksen, die bijzonder rijk was (en is) aan schelp- en struisvogeleibekers. De beker in kwestie is een werkstuk van de Dresdense edelsmid Martin Borisch (1583-1646), die vanaf 1613 zelfstandig als meester werkzaam was. Het montuur is behalve met zijn meesterteken ook getooid met het stadskeur van Dresden (fig. 17).

In de samenstelling van het montuur heeft de zilversmid zich bijzonder goed laten leiden door de vormen van de schelp. De klokvormige voet is in omtrek een zespas en is over zijn gehele oppervlakte versierd met drijfwerk waarin schelpmotieven overheersen. De stam is glad en kort en aan de bovenzijde voorzien van een grillige calyx, waarin de grote knobbel op de schouder van de schelp heel goed past. Dit is het beginpunt van enkele smalle strips, die tussen de kleinere knobbels van de topwindingen doorlopen en samenkomen in een kraagje rondom de spits van de schelp. Rondom de buiten- en de binnenrand van de opening is een doorlopende lip aangebracht, die perfect de bocht van de strombuskerf volgt en overgaat in een schenktuit aan het uiteinde van de mondopening. Aan het boven-einde van de buikzijde prijkt nog een beeldje van de godin Fortuna, dat op een gevleugelde globe staat en een wimpelzeil vasthoudt. Dergelijke beeldjes sieren ook regelmatig de krul van Nautilusbekers, zoals op een groot aantal schilderijen van vader en zoon Heda.

Twee andere Strombusbekers staan afgebeeld op een schilderij in het Norwich Castle Museum, waarop het zilverwerk van Sir Robert Paston (1631-1683), burggraaf (1673) en later graaf (1679) van Yarmouth is vereeuwigd [Glanville 1990: 314-315, fig. 185]. Deze bleek een bijzondere belangstelling aan de dag te leggen voor schelpbekers. Naast de Strombusbekers ziet men nog drie Nautilusbekers (waarvan twee exemplaren zich thans bevinden in respectievelijk het Rijksmu-



10



11



12



14



15

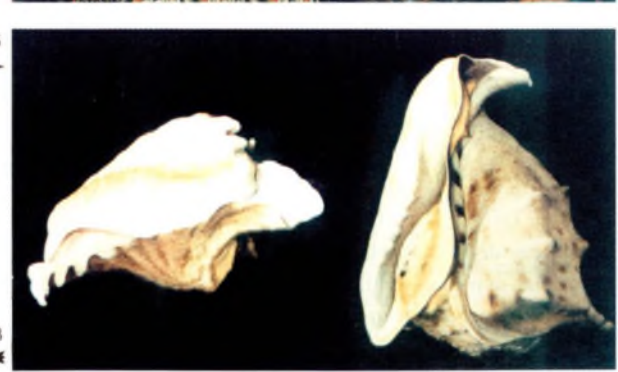


Fig. 10. Johann Walther, *Branch of Orange Tree in Bloom, Oranges and Shells*, 1661, gouache on vellum. Paris, National Library. (*Tak van een sinaasappelboom en schelpen*)

Fig. 11. Frans Floris, *Banquet of the Sea Gods*, 1561. Stockholm, National Museum. (*Banket van Zeegoden*)

Fig. 12. Jacques de Gheyn II, *Neptune and Amphitrite* (detail), about 1610. Cologne, Wallraf-Richartz-Museum. (*Neptunus en Amphitrite*)

Fig. 13. Georg Hinz, *Art Cabinet* (detail), 1666. Rychnov, Statni Zamek Castle. (*Kunstkabinet*)

Fig. 14. Bartolomeo Bimbi, *Still Life with Shells*, oil on canvas, 97.5x120 cm. Siena, Palazzo della Provincia. (*Schelpenstillevon*)

Fig. 15. Filippo d'Angelo (Napolitano), *Two shells*, 1st quarter of 17th century. Florence, Palazzo Pitti. (*Twee schelpen*)

may discern three Nautilus Cups (two of which now being preserved in the Rijksmuseum in Amsterdam [Frederiks 1961: 52 no. 103, Plate 117] and the Municipal Museum in Delft [Frederiks 1961: 9-10 no. 16, Plate 20]), a Turbo Cup, a Turbo Jug, a Cypraeacassis Cup, a flask with Cypraea shells, a flagon with strips of mother-of-pearl and a lidded tankard with chased scallop shells (New York, Metropolitan Museum of Art, Untermyer Collection) [Hackenbroch 1969: 10-11 no. 16], as well as various other pieces of precious silverware. Of the two Strombus Cups the hindmost is standing on a foot in the shape of a naturalistically fashioned eagle's claw, like the ones that can be seen in two Nautilus Cups in the British Museum and the Green Vaults [Tait 1991: 68-87, Plate V]. The body whorl is decorated with an engraved scene. The second cup, which in the painting is lying prostrate, is more interesting, since it is (in part) preserved, also in Norwich Castle Museum.

In the painting only the round, richly enamelled foot with a decor of flowers against a green background, and the shell can be discerned. Though the ventral part of the body whorl has been removed, thereby creating a wide, rather deep drinking bowl, the said parts make it clear, that the shell is in reality a specimen of *Strombus gigas*, although curiously enough the object has not been preserved in the shape in which it was portrayed. Inasmuch as the shell of the Paston Nautilus Cup in the Rijksmuseum has been exchanged for another (undecorated) one, so the original shell of the Strombus Cup must have been broken for one reason or another, unknown to us, making replacement inevitable. Whosoever was entrusted with the repair did not use some other specimen of the same species, but one of the largest *Strombus* species, *Strombus goliath*.

How and when this rare shell happened to be available in Yarmouth or Norwich is not so easy to decide and may well remain an unsolved mystery. The person, responsible for the replacement nevertheless remained quite faithful to the representation in the painting. He removed the ventral part of the shell to create a true drinking bowl. Only in the upper part of the spire may one still discern remnants of the walls of the older whorls.

Three other *Strombus*-vessels are only known from paintings. Unique is the representation in an *Adoration of the Magi* in the Erasmus Chapel in the Church of Saint-Leonard in Zoutleeuw, Belgium, a rather mediocre work of an anonymous, possibly German, artist from the first quarter of the seventeenth century [Vandeput 1986: 56]. In this extremely conventional depiction of the theme the black king patiently awaits the moment when his turn will come to present his gift to the newborn King of the Jews, who with a gesture of benediction welcomes the distinguished company while sitting on his mother's lap. The cup has a rather austere form, in which the shell probably rests on a balustershaped stem - hidden from our view by the gloved hand of the donor -, whereas the round foot has a smooth edge and a curvature decorated with fishlobes. The shell seems to be positioned on its left side,

seum te Amsterdam [Frederiks 1961: 52 no. 103, Plate 117] en het Stedelijk Museum Het Prinsenhof te Delft [Frederiks 1961: 9-10 no. 16, plaat 20]), een Turbobeker, een Turbokan, een Cypraeacassisbeker, een flesje met Cypraeaschelpen, een fles met stroken paarlemoer en een flapkan met gedreven Sint-Jacobsschelpen (New York, Metropolitan Museum of Art, Untermyer Collection) [Hackenbroch 1969: 10-11 no. 16], alsmede enkele stuks ander kostbaar vaatwerk. Van de beide Strombusbekers staat het achterste exemplaar op een voet in de vorm van een natuurgetrouw nagebootste adelaarspoot, zoals die ook kan worden aangetroffen bij twee bewaard gebleven Nautilusbekers in respectievelijk het British Museum en het Grünes Gewölbe [Tait 1991: 68-87, plaat V]. Op het windingenlichaam is een gegraveerde voorstelling aangebracht. Het andere exemplaar, dat op het schilderij voorover is gevallen, is belangwekkender, omdat het (ten dele) bewaard is gebleven, eveneens in het Norwich Castle Museum. Op het schilderij ziet men van deze beker eigenlijk alleen de ronde, rijkelijk met email versierde voet met een decor van bloemen tegen een groene achtergrond, en de schelp, waarvan de buikzijde en de top goed zichtbaar zijn. Hoewel het buikgedeelte van het windingenlichaam is verwijderd, waardoor een brede, redelijk diepe drinkschaal ontstaat, maken de genoemde onderdelen duidelijk, dat het hier wel degelijk een specimen van *Strombus gigas* betreft. Maar vreemd genoeg is het voorwerp niet bewaard gebleven in de vorm waarin het werd geportretteerd. Zoals ook de schelp van de nu in het Rijksmuseum bewaarde Nautilusbeker in de tussengelegen tijd door een ander (onversierd) exemplaar is vervangen, zo moet de oorspronkelijke schelp van de Strombusbeker om een of andere, ons niet bekende reden onherstelbaar zijn beschadigd, wat vervanging noodzakelijk maakte. Daarbij werd niet uitgegaan van een ander specimen van dezelfde soort, maar van een exemplaar van de grootste *Strombus*-soort, *Strombus goliath*.

Maar hoe en wanneer een van de zeldzame specimina van deze soort in Yarmouth dan wel Norwich terecht kwam is uiteraard niet zo eenvoudig te verklaren en zal mogelijk wel onbekend blijven. De persoon, die verantwoordelijk was voor de verwisseling, heeft zich overigens wel zorgvuldig laten leiden door de afbeelding op het schilderij. Ook bij de huidige schelp is de buikwand verwijderd, zodat een echte drinkschaal is ontstaan. Alleen in de top van de kegel zijn nog restanten zichtbaar van de wanden van de oudere windingen.

Nog drie andere *Strombus*-vaten zijn uitsluitend bekend uit de schilderkunst. Uniek is de afbeelding op een *Aanbidding der Wijzen* in de Erasmuskapel in de Sint-Leonarduskerk te Zoutleeuw, België, een nogal middelmatig werk van een anonieme, mogelijk Duitse, kunstenaar uit het eerste kwart van de zeventiende eeuw [Vandeput 1986: 56]. Op deze zeer traditionele uitbeelding van het thema wacht de zwarte koning geduldig het moment af, waarop hij zijn gave mag aanbieden aan de pas geboren koning der Joden, die vanaf de schoot van zijn moeder het illustere gezelschap met een zegenend gebaar begroet. Het is een beker van een vrij eenvoudig model, waarbij de schelp rust op een vermoedelijk balustervormige stam - deze wordt vrijwel volledig aan het gezicht onttrokken door

thereby showing the aperture. As such the vessel may have contained only a negligible amount of a liquid or solid matter - probably grains of frankincense -, making it a somewhat clumsy construction. The cup resembles both the Dresden Cup and the preserved specimen from the Paston-treasure.

The second cup is depicted in a *Sumptuous Still Life* by Adriaen van Utrecht (1599-1651/52) in the Rijksmuseum in Amsterdam [Chong & Kloek 1999: 200-201]. The shell is encased by a cage construction of narrow bands and clamps and rests on a stem with a baluster surrounded by four nude figures. In the middle of the columella there is a cast statuette of a seated warrior with a round shield. This object too has certain traits in common with the cup in Dresden.

The most recent representation of a Strombus Cup can be seen on a portrait by Julius Hübner (1806-1882) of his spouse Pauline Hübner, born Bendemann (fig. 18). The cup is standing on a small table and is composed of the shell, a silver foot and a stem, which ends in a calyx with protruding petals. The shell is filled with soil, from which two red lilies have sprouted. Such a prosaic use of the shell would not have been contemplated during the seventeenth century, but seems to have been considered quite feasible two hundred years later, as shown by representations in French paintings of *Nautilus* shells in use as flower vases.

2.3. Shell grottoes.

The ever increasing supply of exotic shells from the West and the East Indies as a result of the voyages of discovery and especially of the profitable undertakings of several late sixteenth- and early seventeenth-century trade companies (notably the Dutch VOC and WIC), soon gave rise to a new phenomenon: the shell grottoes and galleries near aristocratic mansions. These constructions abounded in Italy, France and England, but also in the Dutch Republic. Astronomical numbers of shells, ranging in size from very small to large, were used to decorate entire walls and vaults with quite artistically, though not always very tastefully, executed patterns and figures, which often included masks inspired by the paintings of Giuseppe Arcimboldo. *Strombus gigas* also played a prominent part in these art forms. In Holland "grottoes" and galleries like these have survived in Rozendaal near Arnhem, in Zutphen, in Apeldoorn (Palace Het Loo), and in Leek.

In the shell grotto at Leek, actually an oblong eighteenth-century summer-house belonging to the estate The Nienoord, the walls are articulated with niches. The entrance wall and the one opposite it both have two small niches, whereas the side walls each have a large niche between two smaller ones. Within the niches there are mainly medallions with letter-monogrammes, which in the small niches are being held by feminine figures. Above the smaller niches there are modelled mermaids, mermen and vases and above the larger niches garlands of shells. Shells of *Strombus gigas* appear in these garlands ('rollers') and as "keystones" of the arches of the niches, but especially in the compositions on the pilasters to both

de gehandschoende hand van de schenker - en een ronde voet met gladde rand en een welving die met visblazen is versierd. De schelp lijkt op zijn linkerkant te zijn geplaatst, waardoor de aan de buikzijde gelegen opening naar voren wijst. Op deze wijze kan het vat hooguit een verwaarloosbare hoeveelheid bevatten van een vloeibare of vaste materie - te denken is aan wicrrookkorrels -, zodat het een onhandige constructie lijkt. De beker vertoont enige gelijkenis met zowel de Dresdense bokaal als het bewaard gebleven exemplaar uit de Paston-schat.

Een tweede beker is afgebeeld op een pronkstilleven van Adriaen van Utrecht (1599-1651/52) in het Rijksmuseum te Amsterdam [Chong & Kloek 1999: 200-201]. De schelp is omsloten door een kooiconstructie van smalle randen en beugels en rust op een stam, waarvan de baluster omgeven wordt door vier naakte figuren. Midden op de columella is een gegoten beeldje aangebracht van een zittende krijger met een rond schild. Ook dit exemplaar heeft bepaalde trekken gemeen met de beker in Dresden.

De laatste mij bekende afbeelding van een Strombusbeker prijkt op een door Julius Hübner (1806-1882) geschilderd portret van zijn echtgenote Pauline Hübner, geboren Bendemann (fig. 18). De beker staat op een tafeltje, waaraan de jonge vrouw gezeten is, en bestaat uit de schelp en een zilveren voet en stam, die uitloopt in een volplastische bladkelk met uitstaande blaadjes. De schelp is gevuld met teelaarde, waarin twee rode lilies zijn geplant. Een dergelijk laag-bij-de-gronds gebruik zou men in de zeventiende eeuw uiteraard niet hebben aangetroffen, maar schijnt in de negentiende eeuw gewoon te zijn gevonden, zoals ook voorstellingen van als bloemenvaas gebruikte *Nautilus*-schelpen op Franse schilderijen lijken aan te tonen.

2.3. Schelpengrotten.

De steeds toenemende aanvoer van exotische schelpen uit zowel West- als Oost-Indië als gevolg van de ontdekkingsreizen en vooral van de lucratieve ondernemingen van verschillende in de late zestiende en vroege zeventiende eeuw opgerichte handelscompagnieën (waaronder niet in de laatste plaats de Nederlandse VOC en WIC), riep al spoedig een nieuw fenomeen in het leven: de schelpengrotten en -galerijen bij adellijke buitenverblijven. Deze kwamen vooral in Italië, Frankrijk en Engeland, maar ook in de Republiek der Zeven Verenigde Provinciën tot ontwikkeling. Astronomische aantallen schelpen, variërend van zeer klein tot zeer groot formaat, werden gebruikt om hele wanden en gewelven te versieren met vaak zeer kunstig, hoewel niet altijd even smaakvol, uitgevoerde patronen en figuren, waarin vaak ook door de schilderijen van Giuseppe Arcimboldo geïnspireerde maskers waren verwerkt. Ook in deze kunstuitingen speelde *Strombus gigas* een allesbehalve onbelangrijke rol. In Nederland zijn dergelijke "grotten" en galerijen onder meer bewaard gebleven in Rozendaal bij Arnhem, Zutphen, Paleis Het Loo en Leek.

Bij de schelpengrot te Leek, in feite een rechthoekige achttiende-eeuwse tuinkoepel behorende bij het landgoed De Nienoord, zijn de wanden geleed met nissen met schelp-



Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 18.



Fig. 19.

Fig. 16. Georgius Jacobus Johannes van Os, *Flower Still Life with Shells*, panel, 62x47 cm. Haarlem, Teylers Museum.

Fig. 17. Martin Borisch, *Strombus Cup*, about 1625, height 40 cm. Dresden, Green Vaults.

Fig. 18. Julius Hübner, *Portrait of Pauline Hübner-Bendemann* (detail), 1829. Berlin, National Gallery at the Zoological Garden.

Fig. 19. Leek (Groningen), Shell grotto, detail: wall panel with *Strombus gigas*, 18th century.

Fig. 16. Georgius Jacobus Johannes van Os, *Bloemstillevan met schelpen*, paneel, 62 x 47 cm. Haarlem, Teylers Museum.

Fig. 17. Martin Borisch, *Strombusbeker*, circa 1625, hoogte 40 cm. Dresden, Grünes Gewölbe.

Fig. 18. Julius Hübner, *Portret van Pauline Hübner-Bendemann* (detail), 1829. Berlijn, Nationalgalerie am Tiergarten.

Fig. 19. Leek (Groningen), Schelpengrotto, detail: wandpaneel met *Strombus gigas*, 18de eeuw.

sides of the window, where some ten or more specimens can be counted (fig 19). These are usually - like the "keystones" - embedded in the plaster with the aperture facing the beholder, though in some instances it is the spires that point outward.

The shell pavillion in Zutphen was built in 1697 by the Swedish architect J. Horleman and forms the - though usually closed - entrance to the garden of what now is known as the Hotel 's-Gravenhof (Kuiperstraat 11).

Far more impressive is the layout near Castle Rozendael. It consists of a shell gallery with grottoes and fountains on both sides of a cascade and of the wall alongside the so-called 'fraudulent ones'. Both came into being after the castle had passed into the hands of Lubbert Adolf Torck in 1722, but were still executed in Louis XIV-fashion. In both parts extensive use was made of *Strombus gigas*. At the 'fraudulent ones' these were embedded in the walls to both sides of the central niche and in curving patterns in the adjoining lower walls. At the gallery, however, compositions are much more profound. The construction consists of straight-ended walls with niches and arched walls with benches placed against them. The niches are rimmed with almost endless rows of *Strombus gigas*, while against the back wall of the niches and to both sides of the cascade eight-petalled rosettes have been created, in which each petal has been composed of one of these shells. Above the benches illusionary flowers have been applied with long stems, in which the calyx is always composed of a *Strombus* shell. In the open pavillions at both ends of the gallery benches have also been placed against the walls, which are bordered in the same manner as the niches. In all these cases the shells have been applied to the walls with their backs, thereby turning their apertures to the beholder.

3. WEST INDIAN AND INDO-PACIFIC STROMBIDAE IN OTHER ART FORMS

3.1. Sculpted shells.

In the previous section we have already encountered the phenomenon of the 'garland of shells'. In its most elementary form it must have been composed of real shells, which on special occasions were lashed up with a cord or a rope to be hung on the walls of representational rooms such as dining rooms or reception rooms. A modern reconstruction can nowadays be seen above a doorway in the upper storey of the Aquarium in Artis, Amsterdam, which itself is decorated on the outside with some nineteenth-century examples. In the shell grottoes, however, a more permanent version was created, in which the shells were embedded in the wall.

The growing popularity of tropical shells during the Golden Age resulted in the wish to apply comparable garlands to the facades and the interiors of public buildings, but the fragile nature of the shells and the fact that in the open air they were also exposed to erosive action by wind and water made them less appropriate. A solution to this problem was found in a garland made completely from durable materials like marble.

vormige afsluitingen. De ingangswand en de tegenoverliggende, van een venster voorziene wand hebben elk twee kleine nissen, de zijwanden daarentegen één grote nis tussen twee kleine. In de nissen bevinden zich hoofdzakelijk medaillons met lettermonogrammen, die in de kleine nissen door vrouwenfiguren worden vastgehouden. Boven de kleine nissen zijn meermannen, meermannen en vazen gemodelleerd en boven de grote nissen schelpenguirlandes. Exemplaren van *Strombus gigas* komen voor in deze guirlandes ('rollers') en als "sluitstenen" van de bogen van de nissen, maar vooral in de composities op de pilasters ter weerszijden van het venster, waar toch al gauw zo'n tien of meer exemplaren kunnen worden geteld (fig. 19). Deze zijn meestal - net als de "sluitstenen"- met de apertura naar de beschouwer gericht op de wand bevestigd, maar een enkele maal steekt de top naar buiten.

De schelpenkoepel te Zutphen werd in 1697 gebouwd door de Zweedse architect J. Horleman en vormt de - weliswaar meestal afgesloten - toegang tot de tuin van wat nu Hotel 's-Gravenhof is (Kuiperstraat 11).

Veel grootschaliger is de opzet bij Kasteel Rozendael. Deze bestaat uit een schelpengalerij met grot- en fonteinwerken ter weerszijden van een cascade en de wand langs de zogenaamde 'bedriegertjes'. Beide kwamen tot stand nadat het kasteel in 1722 was overgegaan in de handen van Lubbert Adolf Torck, maar zijn nog wel in Lodewijk XIV-stijl uitgevoerd. Bij beide elementen is gebruik gemaakt van grote aantallen *Strombus gigas*. Bij de 'bedriegertjes' zijn deze aangebracht ter weerszijden van de centrale nis en in golvende lijnen op de aansluitende muurdammen. Bij de galerij daarentegen zijn de composities veel doordachter tot stand gekomen. Het bouwsel bestaat uit recht afgesloten muurdelen met nissen en boogvormig afgesloten muurdelen, waartegen banken zijn geplaatst. De nissen worden omrand door schier eindeloze rijen van exemplaren van *Strombus gigas*, terwijl tegen de achterwand van de nissen en aan beide zijden van de waterval achtbladige rozetten zijn gecreëerd, waarbij ieder blaadje gevormd wordt door een van deze schelpen. Boven de banken zijn illusionistische bloemen aangebracht met lange stelen, waarbij de bloemkelk telkens gevormd wordt door *Strombus*-schelpen. Ook in de open paviljoens aan de beide uiteinden van de galerij zijn tegen de wanden banken geplaatst, die op de zelfde wijze omlijst worden als de nissen. In al deze gevallen zijn de schelpen met de rug ingemetseld in de wand, zodat steeds de apertura zichtbaar is.

3. WEST-INDISCHE EN INDO-PACIFISCHE STROMBIDAE IN ANDERE KUNSTUITINGEN

3.1. Gebeeldhouwde schelpen.

In het voorafgaande zijn wij reeds het fenomeen 'schelpenguirlande' tegengekomen. In zijn meest elementaire vorm zal deze hebben bestaan uit echte schelpen die aan een koord of touw werden geregen om bij bepaalde gelegenheden de muren van representatieve ruimten zoals eet- of ontvangtzalen te versieren. Een moderne reconstructie valt sinds enkele jaren te bewonderen op de verdieping van het aquariumgebouw in Artis, dat zelf aan de buitenzijde ook met enkele negen-

In the Netherlands stone and marble garlands have been employed on a large scale in the new City Hall in Amsterdam, the present Palace on the Dam, especially on the facades, but also beneath the windows in the large Citizens' Hall on the upper storey, where they alternate with garlands composed of flowers and plants. A total of 184 garlands, as well as all other sculptural decorations, were designed by the Flemish sculptor Artus Quellin the Elder (1609-1668), who worked for fourteen years to complete them (1650-1664) with the help of a large staff of assistants.

The Citizens' Hall contains eight garlands of shells, in which one can effortlessly discern specimens of *Strombus gigas*, both adult and juvenile ('rollers'), of *Strombus costatus* and *Lambis chiragra*. Sculpted shells can also be found in the relief, representing *The Element Water*, in the northwestern corner of the Great Hall and in sculptures in the southeastern and the northwestern corner of the Gallery. In a small festoon in the southeastern corner one recognizes *Strombus pugilis*, *Strombus costatus* and *Lambis chiragra*, whereas in the northwestern corner the large relief of Venus draws attention to itself, being the work of Rombout Verhulst [Goossens 1996:

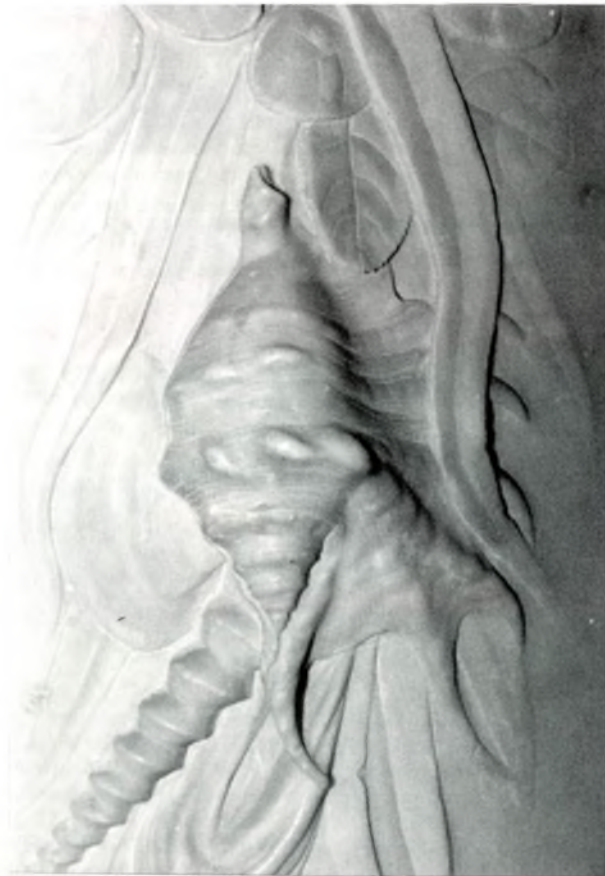


Fig. 20. Artus Quellin the Elder (atelier), detail of the sculptural decoration of the Great Gallery of the Royal Palace on the Dam (Amsterdam), marble, 1650-1664.

Fig. 20. Artus Quellin de Oude (werkplaats), detail van het beeldhouwwerk in de grote galerij van het Koninklijk Paleis op de Dam te Amsterdam, marmer, 1650-1664.

tiende-eeuwse voorbeelden is versierd. In de schelpengrotten werd een meer permanente versie gecreëerd, waarbij de schelpen werden ingemetseld in de muur. De toenemende populariteit van tropische schelpen in de Gouden Eeuw had tot gevolg, dat men dergelijke guirlandes ook wilde aanbrengen op gevels en in overheidsgebouwen, maar het breekbare karakter van de schelpen en het feit dat zij in de buitenlucht bovendien nog waren blootgesteld aan de eroderende werking van wind en water maakte hen hiervoor minder geschikt. De oplossing werd gevonden in een volledig uit duurzaam materiaal zoals marmer gebeeldhouwd festoen.

In Nederland is de stenen of marmeren guirlande op grote schaal toegepast in het nieuwe stadhuis te Amsterdam, het huidige Paleis op de Dam, vooral aan de buitengevels, maar ook onder de vensters in de grote Burgerzaal op de eerste verdieping, waar zij afwisselen met festoenen die uit bloemen en planten zijn samengesteld. De in totaal 184 festoenen werden, evenals de overige sculpturale decoratie, ontworpen door de Vlaamse beeldhouwer Artus Quellin de Oudere (1609-1668), die veertien jaar werkte aan de voltooiing ervan (1650-1664) en zich hiertoe bediende van een grote schare van medewerkers.

In de Burgerzaal treft men acht schelpenslingers aan, waarin men probleemloos exemplaren kan herkennen van *Strombus gigas*, zowel adult als juveniel ('rollers'), *Strombus costatus* en *Lambis chiragra*. Gebeeldhouwde schelpen komen ook voor in het reliëf, voorstellende *Het Element Water*, in de zwijk op de noordwestelijke hoek van de Burgerzaal en in beeldhouwwerk in de zuidoostelijke en de noordwestelijke hoek van de Galerij. In een klein festoen in de zuidoostelijke hoek verschijnen *Strombus pugilis*, *Strombus costatus* en *Lambis chiragra*, terwijl in de noordwestelijke hoek het grote reliëf van Venus de aandacht trekt, dat het werk is van Rombout Verhulst [Goossens 1996: 54]. In de omlijsting van dit paneel treft men exemplaren aan van *Strombus canarium* en *Lambis millepeda*. Het portaal rechts hiervan wordt geflankeerd door twee panelen met schelpentrofeeën, waarin bijzonder fraaie exemplaren van *Lambis lambis* en *Lambis chiragra* (subadult) zijn opgenomen (fig. 20). De sublieme vormgeving van al deze schelpen doet er mijns inziens geen twijfel aan bestaan, dat de beeldhouwers gebruik hebben gemaakt van afgietsels van echte schelpen.

De guirlandes in en aan het stadhuis van Amsterdam hebben stellig invloed uitgeoefend op andere beeldhouwers en architecten, mede gezien het feit, dat een groot aantal van Quellin's ontwerpen voor beelden en reliëfs in boekvorm werden uitgebracht [H. Quellinus, Van de voornaemste statuen ende ciraten, vant konstrijck Stadthuys van Amstredam, tmeeste in maermer gemaect, door Artus Quellinus beelthouwer des voorsejde stadt, 2 delen, Amsterdam 1665-69 (Editio princeps 1655)]. Men treft ze dan ook aan aan gevels van particuliere en openbare gebouwen in diverse steden in de kustprovincies (Zeeland, Zuid- en Noord-Holland en Friesland) (fig. 21) en Utrecht. Als voorbeeld geef ik twee schelpenguirlandes aan de buitenmuren van de Oostkerk in Middelburg. Het ene festoen bevat exemplaren van *Strombus gigas* (juveniel), *Strombus aurisdianae*, *Lambis lambis*, Lam-



Strombus gigas and the righthand figure has another one of these shells hanging from his neck. Still other specimens as well as some of *Strombus costatus*, *Strombus tricornis* and *Lambis lambis* are part of the swag.

Shells were also sculpted in wood, as in the festoons on the pulpit in the reformed church in Bolsward, which contain several specimens of *Lambis lambis* and *Strombus latus* (fig. 22), but the most impressive examples in this medium can be found in the pulpit of Saint Andrew's in Antwerp, made by J.F. Van Geel and J.B. Van Hool in 1821. Its main motif consists of an *Unexpected Catch of Fish*, composed of an isolated figure of Christ and a rowing boat with a seated disciple and a second apostle who has already left it. Their nets are filled with a multitude of fish and crayfish, but between the boat and the actual base of the pulpit lie some naturalistically carved and life-sized shells on a rocky beach. They include an adult and a juvenile *Strombus gigas*, as well as one other member of the genus.

3.2. Small *Strombus*-species, *Lambis* and *Tibia*.

It is undeniably true that the West Indian Strombidae - and especially *Strombus gigas* - have been immortalized more often than any other members of this family by painters and sculptors. And yet it may have become clear from the preceding paragraphs, that several species of the genus *Lambis* have drawn attention to themselves on account of their spectacular appearances. Tibias are decidedly more rare in paintings and various smaller species of *Strombus* may have been depicted only once. A large number of small species have even remained beyond the scope of the artists, which isn't very strange, considering the fact that they have been known to science for less than two centuries.

Lambis lambis is first encountered in the *Neptune and Amphitrite* of Jacques de Gheyn II. By that time this species was already imported on a regular basis by ships of the Dutch East India Company. In the wreck of the White Lion, sunk on the homeward voyage from Batavia after an encounter with Portuguese ships in 1613 near the isle of Saint Helen, divers discovered six specimens of this shell, as well as one specimen of *Strombus canarium*.

As a result *Lambis* shells became popular items in seven-

Fig. 22.

Bolsward (the Netherlands), detail of pulpit in Saint Martin's Church, wood, 1660-1662.

Fig. 22.

Bolsward (Nederland), detail van de preekstoel in de Martini-kerk, hout, 1660-1662.

guirlandes op de preekstoel in de N.K. kerk te Bolsward, waarin verschillende exemplaren van *Lambis lambis* en *Strombus latus* zijn verwerkt (fig. 22). De fraaiste voorbeelden in deze techniek treft men aan in de preekstoel van de Sint-Andrieskerk te Antwerpen, die in 1821 werd vervaardigd door J.F. Van Geel en J.B. Van Hool. Het hoofdmotief wordt gevormd door een *Wonderbare Visvangst*, die bestaat uit een losstaande Christusfiguur en een rociboot, waarin één van de apostelen gezeten is, terwijl een tweede reeds van boord is gestapt. De netten zijn gevuld met een menigte vis en schaaldieren, maar tussen de boot en de eigenlijke basis van de preekstoel liggen op het rotsachtige strand enkele natuurgetroouw en op ware grootte weergegeven schelpen. Hieronder bevinden zich zowel een volwassen als een juveniele *Strombus gigas*, alsmede nog een ander lid van het geslacht.

3.2. Kleine *Strombus*-soorten, *Lambis* en *Tibia*.

Het is ontgezeneglijk waar, dat de West-Indische Strombidae - en in het bijzonder *Strombus gigas* - aanmerkelijk vaker door schilders en beeldhouwers zijn vereeuwigd dan andere soorten uit deze familie. Toch mag uit de voorafgaande paragraaf reeds duidelijk zijn geworden, dat ook verscheidene vertegenwoordigers van het geslacht *Lambis* door hun opvallende uiterlijk de aandacht hadden getrokken. Tibia's zijn aanmerkelijk zeldzamer op schilderijen en verschillende kleinere *Strombus*-soorten zijn bij mijn weten slechts éénmaal uitgebeeld. Een groot aantal kleine soorten zijn zelfs altijd buiten het bereik van de beeldende kunstenaar gebleven, wat niet zo vreemd is, omdat zij ook pas in de afgelopen 100 à 200 jaar door de wetenschap zijn ontdekt.

Lambis lambis komt reeds voor op de *Poseidon en Amphitrite* van Jacques de Gheyn II. De schelp werd toen al met zekere regelmaat aangevoerd door schepen van de Vereenigde Oost-Indische Compagnie. In het wrak van de Witte Leeuw, die in 1613 op de terugreis van Batavia tijdens een ontmoeting met Portugese schepen bij het eiland Sint-Helena tot zinken werd gebracht, werden zes exemplaren van deze soort aangetroffen, evenals trouwens één exemplaar van *Strombus canarium*.

Bijgevolg vormden *Lambis*-schelpen in de zeventiende eeuw reeds geliefde voorwerpen in verzamelingen. In die van de Oxfordse wetenschapper John Tradescant de Jongere, die - deels geërfd van zijn vader - aan de basis staat van de collectie van het huidige Ashmolean Museum, kwamen blijkens het reeds eerder ter sprake gekomen, door Emmanuel de Critz omstreeks 1645 geschilderde portret in ieder geval zowel een mannelijke als een vrouwelijke schelp van *Lambis chiragra* voor. Deze liggen bovenaan op de stapel schelpen in het linker gedeelte van het schilderij. Of de trotse eigenaar zich bewust is geweest van het feit, dat beide geslachten van deze soort in zijn collectie aanwezig waren, is maar de vraag. Waarschijnlijker is, dat hij hen voor twee verschillende soorten versleet.



Fig. 23.



Fig. 24.



Fig. 25



Fig. 26.



Fig. 27.

Fig. 23.
Adriaen Coorte, *Five shells on a stone table*, 1696, paper on panel, 155 x 220 cm. Paris, Louvre.

Fig. 24.
Henricus Franciscus Wiertz, *Shells and sea fans* (detail), 1809. Amsterdam, Rijksmuseum.

Fig. 25.
Margaretha de Heer, *Shells and insects*, 1644, panel, 27,5 x 20 cm. Leeuwarden, Fries Museum.

Fig. 26.
Georg Flegel, *Still Life with Blue Tit, Shells, Fruit, and Insects*, 1629, water colour on paper, 154 x 196 cm. Formerly: Berlin, Kupferstichkabinett.

Fig. 27.
Lambis-Turbo-Cup, about 1620-1625, Lauenburg, Stuttgart, Württembergisches Landesmuseum.

Fig. 23.
Adriaen Coorte, *Vijf schelpen op een stenen tafel*, 1696, papier op paneel, 155 x 220 cm. Parijs, Louvre.

Fig. 24.
Henricus Franciscus Wiertz, *Schelpen en zeevauiers* (detail), 1809. Amsterdam, Rijksmuseum.

Fig. 25.
Margaretha de Heer, *Schelpen en insecten*, 1644, paneel, 27,5 x 20 cm. Leeuwarden, Fries Museum.

Fig. 26.
Georg Flegel, *Stilleven met pimpelmees, schelpen, vruchten en insecten*, 1629, aquarel op papier, 154 x 196 cm. Voorheen: Berlijn, Kupferstichkabinett.

Fig. 27.
Lambis-Turbo-Cup, circa 1620-1625, Lauenburg, Stuttgart, Württembergisches Landesmuseum.

teenth-century collections. That of the Oxford scientist John Tradescant the Younger, which - partly inherited from his father - stands at the basis of the collection of the present Ashmolean Museum, included according to the portrait by Emmanuel the Critz from around 1645 at any rate both a male and a female specimen of *Lambis chiragra*. They can be seen on top of the heap of shells in the left part of the painting. Whether the proud owner might have been aware of the fact that both sexes of this species were present in his collection cannot be resolved. He probably considered them to be two different species.

Another impressive painting (Vienna, KHM) from approximately the same period, by the hand of an anonymous Italian artist, depicts no less than five *Lambis*-shells in various stages of development. *Lambis lambis* appears twice, both in adult form and with developing fingers that are still hollow. The specimen of *Lambis chiragra* too has not yet reached its fully adult form, in contrast to the *Lambis scorpius scorpius* to the left of the subadult *L. lambis*. The fifth specimen is a *Lambis crocata crocata*, but with ten fingers instead of six. So it appears that 'freaks' had already found their way into the seventeenth-century collections in Europe. Amidst the many shells in this painting, which belong to almost every important family, one may recognize two further specimens of *Strombus gigas*, two *Strombus pugilis*, a *Strombus bulla*, *Strombus raninus* and *Strombus araturum* f. *melanostomus*.

In the output of the most famous Dutch painter of Shell Still Lives, Balthasar van der Ast (1593/94-1657), there can also be found several species of *Lambis*, which sometimes appear in different paintings. This is the case, among others, with *Lambis scorpius* and *Lambis lambis*, the latter in a painting in Museum Boymans-van Beuningen in Rotterdam still having its anterior canal, while lacking it in another one from the former collection Wetzlar. This specimen has the well-known creamy colour, but in a work in Pasadena there is a beautiful congener with undulating black patterning on a white background. In a large painting in Hartford (Conn.) one recognizes a *Lambis chiragra* with extremely long and slender fingers. In a total of nineteen paintings by Van der Ast there are 21 representations of *Lambis*-shells in the following numbers: *Lambis lambis* (10), *Lambis scorpius/Lambis scorpius scorpius* (6), *Lambis scorpius indomaris* (1), *Lambis chiragra* (2 adult, 2 juvenile). Other fine images of *Lambis lambis* can be found in a drawing that has been ascribed to Bartholomeus Assteyn (Paris, Fondation Custodia), in which the shell - called "Little yellow-stained Crab" in the caption - is hanging from a piece of string tied around the anterior canal, and in a small painting by another important painter of shells from the Golden Age, Adriaen Coorte (active ca. 1683-1707), now in the Paris Louvre (fig. 23). In this latter piece we encounter a beautiful juvenile, which is on the brink of forming its fingers.

Tibias only hit the spotlight two centuries ago. The depictions I know of all concern *Tibia insulaechorab* and date from

Een ander indrukwekkend schilderij (Wenen, KHM) uit ongeveer dezelfde tijd, van de hand van een anonieme Italiaanse kunstenaar, beeldt maar liefst vijf *Lambis*-schelpen uit in verschillende stadia van ontwikkeling. *Lambis lambis* komt tweemaal voor, zowel in volgroeide vorm als met zich nog ontwikkelende, aan de onderzijde open vingers. Ook het exemplaar van *Lambis chiragra* heeft nog niet de volgroeide vorm bereikt, dit in tegenstelling tot de *Lambis scorpius scorpius* links van de subadulte *L. lambis*. Het vijfde exemplaar is een *Lambis crocata crocata*, maar met tien vingers in plaats van zes. Ook 'freaks' vonden in de zeventiende eeuw al hun weg naar verzamelingen in Europa. Temidden van de vele, tot bijna alle belangrijke families behorende schelpen op het schilderij, herkent men verder ook nog twee exemplaren van *Strombus gigas*, tweemaal *Strombus pugilis*, *Strombus bulla*, *Strombus raninus* en *Strombus araturum* f. *melanostomus*.

In het oeuvre van de beroemdste Noord-Nederlandse schilder van schelpenstilleven, Balthasar van der Ast (1593/94-1657) komen eveneens verschillende *Lambis*-soorten voor, die soms in meerdere schilderijen terugkeren. Dit is bijvoorbeeld het geval met *Lambis scorpius* en *Lambis lambis*, welke laatste op een schilderij in Museum Boymans-van Beuningen te Rotterdam nog wel zijn sifokanaal heeft, maar deze op een schilderij uit de vroegere collectie Wetzlar kwijt is. Dit exemplaar heeft de welbekende crème kleur, maar op een werkje in Pasadena ligt een prachtige soortgenoot met golvende zwarte patronen op een witte ondergrond. Op een groot schilderij in Hartford (Conn.) herkent men een *Lambis chiragra* met bijzonder lange en slanke vingers. In totaal komen op een negentiende eeuwse schilderijen van Van der Ast 21 afbeeldingen van *Lambis*-schelpen voor in de volgende aantallen: *Lambis lambis* (10), *Lambis scorpius/Lambis scorpius scorpius* (6), *Lambis scorpius indomaris* (1), *Lambis chiragra* (2 adult, 2 juveniel). Andere fraaie afbeeldingen van *Lambis lambis* treft men aan op een aan Bartholomeus Assteyn toegeschreven tekening (Parijs, Fondation Custodia), waarop de in het onderschrift als "Cleijne Geelghepleckte Krab" aangeduide schelp aan een om het sifokanaal gebonden touwtje is opgehangen, en op een werkje van een andere belangrijke schelpenschilder uit de Gouden Eeuw, Adriaen Coorte (werkzaam ca. 1683-1707), in het Parijse Louvre (fig. 23). Op dit laatste werk is een fraai juveniel exemplaar geschilderd, dat op het punt stond met de vorming van de vingers te beginnen.

Tibia's treden pas laat in het voetlicht. De mij bekende afbeeldingen zijn alle van *Tibia insulaechorab* en dateren van kort na de wetenschappelijke beschrijving door Röding in 1798. Eén exemplaar verschijnt op een bijzondere tekening uit 1803 van Alexandre-Isidore Leroy de Barde (1777-1828), waarop deze deels in gouache- en deels in aquareltechniek een groot aantal schelpen heeft vereeuwigd, die samen met enkele koralen, zee-egels en zelfs een brachiopode uitgesteld zijn in een door planken van verschillend formaat onderverdeelde kast (Parijs, Louvre). De wankel op zijn sifokanaal balancerende *Tibia* deelt zijn sectie van de kast onder meer met een *Lambis chiragra* en een *Strombus tricornis* met een nog broze buitenlip.

shortly after the scientific description by Röding in 1798. One specimen appears in a special drawing from 1803 by Alexandre-Isidore Leroy de Barde (1777-1828), in which the artist immortalized a large number of shells, together with some corals, sea urchins and even a brachiopod, arranged in a cabinet with several shelves (Paris, Louvre). The *Tibia* precariously rests on its anterior canal and shares its section of the cabinet with, among others, a *Lambis chiragra* and a *Strombus tricornis* with a still rather brittle outer lip.

The other representation of the same species of *Tibia* figures in an unusually large *Shell Still Life* by Henricus Franciscus Wiertz (1784-1858), who finished this painting just before he left Amsterdam to settle in Nimweghe in 1810 (1809; Amsterdam, Rijksmuseum) (fig. 24). The shell lies on its venter in the immediate vicinity of a *Strombus fasciatus* and in close proximity to a *Strombus bulla*. Somewhat higher on the rock one can see a *Lambis chiragra*.

Finally I would like to mention some last species of *Strombus*, thereby confining myself to naming the species in question as well as one painting (often the only one in existence) in which it can be found.

* *Strombus canarium*: Georg Hinz, canvas, 1666 (Rychnov [Czechia], Statni Zamek Castle).

* *Strombus lentiginosus*: Jacques de Claeuw (Jacques Grief, ca. 1620-1687?), canvas, 1651 (formerly: Amsterdam, Art Dealer P. de Boer).

* *Strombus latus*: Herman Verelst (ca. 1643-ca. 1695), canvas, 1664 (New York, Christie's, 31 May, 1979).

* *Strombus urceus urceus*: Margaretha de Heer (active 1636-1657), panel, 1644 (Leeuwarden, Fries Museum) (fig. 25).

* *Strombus urceus urceus* f. *ustulatus*: Jacob Gerritsz. Cuyp (1594-1651/52), 1638 (Cologne, Wallraf-Richartz-Museum).

* *Strombus gibberulus gibberulus*: Georg Flegel (1566-1638), water colour on paper, 1629 (formerly: Berlin, Kupferstichkabinett) (fig. 26).

4. A LAMBIS-TURBO CUP

The preceding pages offer only a selection from the complete gamut of paintings, sculptures and objects in which shells of the family of the Strombidae have been incorporated. There remains, however, one special unique object that must not be excluded from this survey.

It concerns a cup in the Württembergisches Landesmuseum in Stuttgart, which may have been made in Lauenburg. In this cup the calyx consists of a polished *Turbo marmoratus* and the stem is a silver-gilt Triton. As this god is seated on a sea monster which greatly resembles a dragon, the cup has many features in common with five Nautilus Cups from the Northern Netherlands, three of them from Delft, as well as a *Turbo* Cup from Utrecht, all of which were made between 1595 and 1621. However, while the dragons in the other cups have a shield of silver or silver-gilt, made in one piece with the animal, the monster in the Stuttgart cup has one made from the shell of a *Lambis chiragra chiragra* (fig. 27). The maker of the cup had a subadult specimen at his disposal, which made

Een andere afbeelding van dezelfde *Tibia*-soort prijkt op een ongewoon groot *Schelpenstilleven* van de te Amsterdam geboren schilder Henricus Franciscus Wiertz (1784-1858), dat deze nog net voor zijn vertrek in 1810 naar Nijmegen voltooide (1809; Amsterdam, Rijksmuseum) (fig. 24). De schelp ligt in dit geval op zijn buikzijde onmiddellijk naast een *Strombus fasciatus* en in de nabijheid van een *Strombus bulla*. Wat hoger op de rots prijkt wederom een *Lambis chiragra*.

Tot slot wil ik hier nog kort melding maken van enige nog niet ter sprake gekomen *Strombus*-soorten, waarbij ik mij zal beperken tot het noemen van de naam van de desbetreffende soort en een schilderij (in de regel het enige mij bekende) waarop men deze schelp kan aantreffen.

* *Strombus canarium*: Georg Hinz, doek, 1666 (Rychnov [Tsjechië], Kasteel Statni Zamek).

* *Strombus lentiginosus*: Jacques de Claeuw (Jacques Grief, ca. 1620-1687?), doek, 1651 (voorheen: Amsterdam, Kunsthandel P. de Boer).

* *Strombus latus*: Herman Verelst (ca. 1643-ca. 1695), doek, 1664 (New York, Christie's, 31 mei 1979).

* *Strombus urceus urceus*: Margaretha de Heer (werkzaam 1636-1657), paneel, 1644 (Leeuwarden, Fries Museum) (fig. 25).

* *Strombus urceus urceus* f. *ustulatus*: Jacob Gerritsz. Cuyp (1594-1651/52), 1638 (Keulen, Wallraf-Richartz-Museum).

* *Strombus gibberulus gibberulus*: Georg Flegel (1566-1638), aquarel op papier, 1629 (voorheen: Berlijn, Kupferstichkabinett) (fig. 26).

4. EEN LAMBIS-TURBOBEKER

Het voorafgaande biedt slechts een selectie uit het complete scala aan afbeeldingen en reproducties van en gebruiksvoorwerpen vervaardigd uit of met behulp van schelpen behorende tot de familie der Strombidae. Toch mag één uitzonderlijk, want uniek, voorwerp in dit overzicht beslist niet ontbreken.

Het betreft hier een bokaal in het Württembergisches Landesmuseum te Stuttgart, die wellicht in Lauenburg werd vervaardigd. Bij deze beker wordt de kelk gevormd door een gepolijste *Turbo marmoratus*-schelp en de stam door een verguld zilveren Triton. Deze is gezeten op een zeemonster dat veel gelijkenis vertoont met een draak. Tot zover bestaan er aanzienlijke overeenkomsten met drie Delftse en twee Noord-Nederlandse Nautilusbekers en één Utrechtse Turbobeker, die tussen 1595 en 1621 tot stand kwamen. Het bijzondere aan de beker in Stuttgart is echter, dat het schild van de draak ditmaal geen deel uitmaakt van het drijf- of gietwerk, maar gevormd wordt door het huisje van *Lambis chiragra chiragra* (fig. 27). De maker van de beker heeft een nog niet tot volle wasdom gekomen schelp tot zijn beschikking gehad, wat hem in staat stelde om de poten van de draak met de nog niet met schelpmateriaal opgevulde eerste, derde, vierde en zesde vinger te laten samenvallen. De staart van het fabeldier komt uiterst geraffineerd uit de tussen de vierde en vijfde vinger gelegen strombuskerf te voorschijn en buigt om de vijfde vinger heen naar boven, zodat de Triton hem met zijn linker-

it possible for him to align the legs of the dragon with the still hollow first, third, fourth and sixth finger. The tail of the mythical animal protrudes very cunningly from the stromboid notch between the fourth and fifth finger and bends around the fifth finger in an upward direction, so that the Triton can grasp it with his left hand. As the foot is fully rooted in a Dutch tradition and no convincing German parallels appear to exist, I can only come to the conclusion that some Dutch goldsmith, possibly originating from Delft or Utrecht, came to be settled in Lauenburg, where he fashioned this cup sometime before 1625 at the latest.

A FINAL WORD

The mainstream of artistic expression surrounding shells from the family of the Strombidae was clearly confined to the Americas and Western Europe. But this does not imply that no artistic use of any kind was made of these species in other parts of the world. A fine artefact from Hawaii consists of sixteen specimens of *Strombus mutabilis mutabilis*, which had been strung together during the late eighteenth century to form a simple but tasteful necklace (University of Göttingen) [Hauser-Schäublin & Krüger 1998: 328 no. 263a]. Today there is again an increase in the utilization of *Strombus*- and *Lambis*-shells in many parts of the world, but the resulting produce hardly ever deserves some other predicate than "kitsch" (lamps, animal figures, etc.), though they are willingly bought by tourists, who unfortunately have only in very rare instances been blessed with any aesthetic sense.



hand kan vastgrijpen. Op grond van het feit, dat de voet volledig wortelt in een Nederlandse traditie en er geen overtuigende Duitse parallellen bekend zijn, meen ik te moeten concluderen, dat een Nederlandse zilversmid van mogelijk Delftse of Utrechtse afkomst zich in Lauenburg heeft gevestigd en aldaar uiterlijk omstreeks 1625 deze beker heeft vervaardigd.

BESLUIT

Het zwaartepunt van de kunstuitingen rond schelpen uit de familie der Strombidae ligt zonder enige twijfel in Amerika en Europa. Dit houdt echter niet in, dat in andere delen van de wereld geen artistiek gebruik werd gemaakt van deze soorten. Een mooi voorbeeld uit Hawaïi omvat zestien exemplaren van *Strombus mutabilis mutabilis*, die in de late achttiende eeuw aaneengeregen zijn tot een eenvoudige, maar smaakvolle ketting (Universität Göttingen) [Hauser-Schäublin & Krüger 1998: 328 no. 263a]. Heden ten dage wordt op tal van plaatsen in de wereld weer een groot gebruik gemaakt van *Strombus*- en *Lambis*-schelpen, maar de hieruit voortvloeiende producten verdienen doorgaans hooguit het predikaat "kitsch" (lampen, dierfiguurtjes, etc.), hoewel zij grif door de talloze, maar helaas op esthetisch gebied ternauwernood gevormde toeristen worden gekocht.

Fig. 28.
Keith Henderson, *Moteczuhzoma II* (1502-1520) bringing a smoke offering to the god Ehecatl. This god is wearing a chain with a complete shell of *Lambis chiragra*, a species that was totally unknown to the ancient people of Mexico.

Fig. 28.
Keith Henderson, *Moteczuhzoma II* (1502-1520) brengt een rookoffer aan de god Ehecatl. Deze god draagt een halsketting met daaraan een complete schelp van *Lambis chiragra*, een soort die de oude volkeren van Mexico nooit hebben gekend.

REFERENCES

LITERATUUR

- ANDERS, F. & M. JANSEN, 1988. - Schrift und Buch im alten Mexiko. 1-231. Graz.
- ANTON, F. & F.J. DOCKSTADER, 1980. - Das alte Amerika. 1-286. München.
- Azteken (De). Kunstschatten uit het Oude Mexico, 2 delen. Mainz am Rhein 1987. 1-238, [239]-586.
- BEEK, M. & E. KURPERSHOEK, 1983. - De Nieuwe Kerk te Amsterdam. 1-64. Amsterdam.
- BERCHT, F., E. BRODSKY, J.A. FARMER & D. TAYLOR (ed.), 1997. - Taíno. Pre-Columbian Art and Culture from the Caribbean. 1-189. New York.
- BERESTEYN, E.A. VAN, 1938. - Grafmonumenten en grafzerken in de Oude Kerk te Delft. Assen.
- BERRIN, K. & E. PASZTORY (ed.), 1994. - Teotihuacán. Art from the City of the Gods. 1-288. London.
- CHIARINA, M., 1998. - La natura morta a palazzo e in villa. Le collezioni dei Medici e dei Lorena. 1-191. Livorno.
- CHONG, A. & W. KLOEK, 1999. - Het Nederlandse Stilleven 1550-1720. 1-319. Amsterdam, Cleveland & Zwolle.
- CONNER JOHNSTON, D. & D. DERSIN, 1993. - Maya: bouwers van tempels en paleizen. 1-168. Amsterdam.
- DANCE, S.P., 1986. - A History of Shell Collecting. 1-XV, 1-265. Leiden.
- Die Welt der Maya. Archäologische Schätze aus drei Jahrtausenden, Mainz am Rhein 1992. 1-XII, 1-636.
- DON, P., 1992. - Voorne-Putten. 1-416. Zwolle.
- FAGAN, B.M., 1991. - Kingdoms of Gold, Kingdoms of Jade. The Americas before Columbus. 1-240. London.
- FERGUSON, W.M. & A.H. ROHN, 1990. - Mesoamerica's Ancient Cities. 1-XIV, 1-251. Niwot, Colorado.
- FREDERIKS, J.W., 1961. - Dutch Silver. Embossed ecclesiastical and secular plate from the Renaissance until the end of the eighteenth century. 1-XXXVI, 1-334. The Hague.
- FUENTE, D. DE LA, T. FALCÓN, M.E. RUIZ GALLUT, F. SOLIS, L. STAINES CICERO & M.T. URIARTE, 1999. - The Pre-Columbian Painting. Murals of the Mesoamerica. 1-272. Woodbridge (Suff.), Wappingers' Falls (NY) & Milano.
- GLANVILLE, P., 1990. Silver in Tudor and Early Stuart England. A social history and catalogue of the National Collection 1480-1660. 1-528. London.
- GOOSSENS, E.-J., 1996. - Schat van beitel en penseel. Het Amsterdamse stadhuis uit de Gouden Eeuw. 1-96. Amsterdam & Zwolle.
- HACKENBROCH, Y., 1969. - English and other Silver in the Irwin Untermyer Collection. Revised Edition. New York.
- HAUSER-SCHÄUBLIN, B. & G. KRÜGER (ed.), 1998. - James Cook. Gifts and Treasures from the South Seas. The Cook/Forster Collection. 1-351. Göttingen, Munich & New York 1998.
- HOLSBEKE, M. & K. ARNAUT, 1998. - Offrandes pour une vie nouvelle. Sculptures funéraires du Mexique occidental précolombien. 1-214. Anvers.
- KENSETH, J. (ed.), 1991. - The Age of the Marvelous. 1-485. Hanover NH.
- KERR, J. & B.M. WHITE, 1996. - The Olmec World. Ritual and Rulership. I-XII, 1-344. Princeton NJ & New York.
- LOPEZ LUJÁN, L., 1994. - The Offerings of the Templo Mayor of Tenochtitlan. 1-XXVI, 1-516. Niwot, Colorado.
- Masters of Light. Dutch Painters in Utrecht during the Golden Age. New Haven and London 1997. 1-480.
- MATOS MOCTEZUMA, E., 1988. - The Great Temple of the Aztecs. Treasures of Tenochtitlan. 1-192. London.
- MATOS MOCTEZUMA, E., 1990. - Teotihuacán. The City of Gods. 1-239. New York.
- Maya-Metropolen. Brussel 1994, 2 delen. 1-135, 1-128.
- MEHLING, M., 1998. - Knaurs Kulturführer in Farbe Mittelamerika. Die Welt der Maya. 1-356. Augsburg.
- NUTTALL, Z. (ed.), 1975. - The Codex Nuttall. A Picture Manuscript from Ancient Mexico. The Peabody Museum Facsimile. 1-XVIII. New York 1975.
- PREM, H.J. & U. DYCKERHOFF, 1987. - Het oude Mexico. Geschiedenis en cultuur van de volken van Meso-Amerika. 1-420. Houten.
- PRENDERGAST, D.M. 1979. - Excavations at Altun Ha, Belize, 1964-1970, Volume 1. 1-X, 1-226. Toronto.
- SABLOFF, J.A., 1994. - The Cities of Ancient Mexico. Reconstructing a Lost World. 1-224. New York & London.
- Schatten uit de Nieuwe Wereld, 1992. 1-484. Brussels.
- SCHIELE, L. & M.E. MILLER, 1992. - The Blood of Kings. Dynasty and Ritual in Maya Art. I-XII, 1-335. London.
- SCHMIDT, P., M. DE LA GARZA & E. NALDA (ed.), 1998. - Maya Civilization. 1-695. London.
- SCHNEIDER, N., 1989. - Stilleben. Realität und Symbolik der Dinge. Die Stillebenmalerei der frühen Neuzeit. 1-215. Köln.
- TAIT, H., 1991. - Catalogue of the Waddesdon Bequest in the British Museum. III. The 'Curiosities'. 1-392. London.
- TOWNSEND, R. (ed.), 1992. - The Ancient Americas. Art from Sacred Landscapes. 1-308. Chicago & Munich.
- TOWNSEND, R.F., 1993. - The Aztecs. 1-224. New York.
- TOWNSEND, R.F. (gen. ed.), 1998. - Ancient West Mexico. Art and archeology of the unknown past. 1-308. New York & London.
- TSOURAS, P.G., 1996. - Warlords of the Ancient Americas. Central America. 1-240. London.
- VANDEPUT, E., 1986. - De Sint-Leonarduskerk ... Hart van Zoutleeuw. Zoutleeuw.



VITA MARINA - 1991 - 2001

A re-evaluation of *Nassarius delicatus* (A. Adams, 1852), with description of *Nassarius dekkeri* sp. nov. from the Red Sea (Gastropoda: Nassariidae)

Een nadere beschouwing van *Nassarius delicatus* (A. Adams, 1852)
met de beschrijving van *Nassarius dekkeri* sp. nov. uit de Rode Zee (Gastropoda: Nassariidae)

Hugo H. KOOL

Magnoliaaan 21, NL-6951 NV Dieren, the Netherlands. Email: hugo.nassarius@freeler.nl

Key words: Gastropoda, Nassariidae, *Nassarius*, new species, Egypt, Israel, Red Sea, taxonomy, distribution.

SUMMARY SAMENVATTING

Literature concerning the Nassariidae of the Red Sea often refers to specimens identified as *Nassarius delicatus* (A. Adams, 1852). Comparison with the types of this species reveals that the Red Sea specimens are not *Nassarius delicatus* but a distinct species. Since no alternative name is available for this species, it is described as new. A further conclusion of this study is that *Nassarius nodicostatus* (A. Adams, 1852) is not a synonym of *N. delicatus*, but a valid species.

In de literatuur betreffende de Nassariidae van de Rode Zee wordt dikwijls een soort *Nassarius delicatus* (A. Adams, 1852) genoemd. Vergelijking van de typen van deze soort met in de Rode Zee voorkomende exemplaren toont aan dat deze geen *Nassarius delicatus* zijn, maar een afzonderlijke soort. Omdat geen naam reeds beschikbaar is wordt deze soort als nieuw beschreven. Een verdere conclusie van deze studie is dat *Nassarius nodicostatus* (A. Adams, 1852) geen synoniem is van *N. delicatus*, maar een geldige soort.

ABBREVIATIONS AFKORTINGEN

BMNH - The National History Museum, London, UK
HD - Henk Dekker [collection], Winkel, The Netherlands
HUJ - Hebrew University of Jerusalem, Israel
HHK - Hugo H. Kool [collection], Dieren, The Netherlands
KBIN - Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussels, Belgium
MNHN - Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France
RMNH - Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, The Netherlands
ZMA - Zoological Museum, University of Amsterdam, The Netherlands

BMNH - The National History Museum, Londen, Verenigd Koninkrijk
HD - Henk Dekker [collectie], Winkel, Nederland
HUJ - Hebrew University of Jerusalem, Israel
HHK - Hugo H. Kool [collectie], Dieren, Nederland
KBIN - Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussel, België
MNHN - Muséum national d'Histoire naturelle, Parijs, Frankrijk
RMNH - Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, Nederland
ZMA - Zoölogisch Museum, Universiteit van Amsterdam, Nederland

Nassarius delicatus (A. Adams, 1852)

(Fig. 1a,b)

1852 *Nassa delicata* A. Adams: 99

1854 *Nassa delicata* A. Adams - Reeve: pl. 27 figs. 180a,b

Additional references

See Cernohorsky [in part] [1984: 100, pl. 14 figs. 4,7] for older references
1985 *Nassarius delicatus* - Kaicher: 4183 (paralectotype BMNH 197332)

1991 *Nassarius (Niotha) delicatus* [in part, including *N. nodicostata*] - Cernohorsky: 192

1994 *Nassarius delicatus* - Wilson: 81, no figure.

Note. - Cernohorsky (1984: 100) considers *Nassarius nodicostatus* (A. Adams, 1852) as an echinate form of *N. delicatus*. Wilson (1994: 81) follows this view. However, examination of many specimens of *N. nodicostatus* indicates that this is not correct. In the following description of *N. delicatus*, only the, what Cernohorsky considered as the typical *N. delicatus* form, will be taken into consideration.

Opmerking. - Cernohorsky (1984:100) beschouwt *Nassarius nodicostatus* (A. Adams, 1852) als een geknobbeld vorm van *N. delicatus*. Wilson (1994: 81) volgt deze zienswijze. Onderzoek van vele exemplaren van deze geknobbeld vorm wijst echter uit dat dit niet juist is. In de hierna volgende beschrijving van *N. delicatus* zal alleen de vorm die Cernohorsky als typische *delicatus* beschouwde worden besproken.

Description. - The lectotype BMNH 197332/1, selected by Cernohorsky, measures 9.6 x 6.5 mm, the paralectotypes 8.9 x 5.9, 8.9 x 5.8 and 8.8 x 5.6 mm. The ovately conical shell consists of about 7½ whorls, the subtransparent, carinated protoconch (the carina is not clearly visible on the lectotype) of 3-3¼ whorls. The ribs are grooved below the suture, resulting in nobs, thicker than the rounded, unequal, weakly sinuous ribs themselves and giving the shell a coronated outlook. The colour is whitish with reddish brown spots, strongest between those nobs, and a narrow orange brown, more or less interrupted presutural line on the penultimate whorl and a narrow brown band on the last whorl just above the periphery. This band is indistinct on the lectotype, but clearly present on the paralectotype figured by Kaicher. One of the three paratypes shows an indistinct brown mark on the siphonal canal.

There are macroscopic spiral grooves between the ribs, especially from the dorsum to the outer lip, strongest on the backside of the thick varix, and 4-5 spiral cords at the base of the shell; on some specimens two or three of these cords form equal orange brown lines, interrupted by the ribs. Aperture roundish, outer lip strongly ridged on innerside, columella with four fine plaits, columellar callus spread over the parietal area of the body whorl, well separated. Anal and siphonal canal distinct. Operculum yellowish, serrate.

Distribution. - Indonesia and the Philippines.

Discussion. - Cernohorsky (1984: 100; pl. 14 fig. 6) also considers *Alectryon (Phrontis) alcimus* Melvill, 1918 to be a synonym of *N. delicatus*. The holotype of that species is from the Mecran Coast, now south Iran-Pakistan. The aberrant appearance and the size (16 mm) of this specimen suggests that the synonymy should be questioned. Expeditions by ZMA and Henk Dekker personally have never confirmed the occurrence of this species in the Red Sea or on the coasts of the Arabian Sea of Yemen or Oman.

The same can be said of *Tritia fauroti* Jousseaume, 1888. The holotype is from Obock, Djibouti, Gulf of Aden. Cernohorsky (1984: 214) considers this taxon a nomen dubium because "the species has not been illustrated and the type can no longer be found". Kaicher (1985: card 4188) figures the species from a specimen in the Paris Museum, ex Jousseaume collection. However, the Jousseaume collection in MNHN does not include type specimens of the taxons collected by Faurot. According to the original description of this species it is from Pleistocene deposits "at a great distance from the sea" (Jousseaume: 187). In Kaicher's opinion, *Tritia fauroti* would be conspecific with *N. alcimus*; however, her figure shows a shell which is the form of *N. castus* (Gould, 1850) from the Red Sea and Arabian Sea.

Material studied: / Onderzocht materiaal:

PHILIPPINES: Isle of Luzon, Albay, type specimens H. Cuming colln., BMNH 197332/1-4.

INDONESIA: Sulawesi, entrance Kwandang Bay, Siboga Exp. Sta. 114, ZMA, 3 sp.: Bali, Sanur, Batu Jimbar area, beach, 1988, leg. & coll. O.M. McCausland 1 sp.: Bali, Sanur, Batu Jimbar area, beach, dredged in 0.9-1.2 m, 1995, leg. & coll. O.M. McCausland, 5 sp., IJHK, 1 sp.

Beschrijving. - Het lectotype BMNH 197332/1, door Cernohorsky aangewezen, is 9,6 x 6,5 mm, de paralectotypes zijn 8,9 x 5,9, 8,9 x 5,8 en 8,8 x 5,6 mm. De eivormig/conische schelp heeft ongeveer 7½ windingen, de halfdoorzichtige, gekielde protoconch (deze kiel is niet duidelijk zichtbaar bij het lectotype) 3-3¼ windingen. De ribben zijn onder de suture gegroefd, waardoor knobbels ontstaan die dikker zijn dan de ronde, ongelijke, enigszins kronkelende ribben zelf. Hierdoor heeft de schelp een wat gekroond uiterlijk. De kleur is wittig met roodbruine vlekken, het sterkst aanwezig tussen de knobbels. Tevens zijn een oranjebruine, min of meer onderbroken lijn boven de naad op de voorlaatste winding en een smalle bruine band juist boven de periferie van het windingslichaam aanwezig. Deze band is vaag op het lectotype, maar duidelijk aanwezig op het door Kaicher afgebeelde paralectotype. Eén van de drie paralectotypen heeft een vage bruine vlek op het sifonaalkanaal.

Tussen de ribben bevinden zich macroscopische spiraal groefjes, vooral vanaf de rug naar de buitenlip, het duidelijkst op de achterzijde van de dikke varix. Aan de basis van de schelp bevinden zich 4-5 spiraal koorden; op enkele exemplaren vormen twee of drie van die koorden oranjebruine lijnen, die worden onderbroken door de ribben. De mondopening is bijna rond, de buitenlip vertoont sterke richels aan de binnenzijde, de columella heeft 4 fijne plooiën. Het celt is uitgespreid over het pariëtale gebied van de laatste winding, maar is duidelijk begrensd. Anaal- en sifonaalkanaal nadrukkelijk aanwezig. Operculum geelachtig, getand.

Verspreiding. - Indonesië en de Filippijnen.

Discussie. - Cernohorsky (1984: 100 pl. 14 fig. 6) beschouwt ook *Alectryon (Phrontis) alcimus* Melvill, 1918 als een synoniem van *N. delicatus*. Het holotype van deze soort komt echter van de Mekran Kust, thans Zuid Iran/Pakistan. Het voorkomen op die afwijkende plaats alsmede de grootte (16 mm) van dit exemplaar wettigen het plaatsen van een vraagteken bij deze synonymie. Expedities van ZMA en IID persoonlijk hebben nooit het voorkomen van deze soort in de Rode Zee of aan de kusten van Jemen of Oman aangetoond.

Ook bij de juistheid van het beschouwen van *Tritia fauroti* Jousseaume, 1888 als een synoniem van *N. delicatus* kan een vraagteken worden gezet. Het holotype komt van Obock, Djibouti, Gulf van Aden. Cernohorsky (1984: 214) beschouwt dit taxon als een nomen dubium, omdat deze soort niet is afgebeeld en het type niet kan worden gelokaliseerd. Kaicher (kaart 4188) geeft een afbeelding van een exemplaar uit het Parijse Museum, ex Jousseaume-collectie. De Jousseaume collectie van MNHN bevat echter geen type-exemplaren van de soorten die Faurot heeft verzameld. Volgens de originele beschrijving is deze soort afkomstig uit Pleistocene afzettingen "op grote afstand van de zee" (Jousseaume: 187). Volgens Kaicher zou *Tritia fauroti* gelijk zijn aan *N. alcimus*; haar afbeelding toont echter een schelp met de vorm van *N. castus* (Gould, 1850) uit de Rode Zee en Arabische Zee.



PLATE 1

Fig. 1a-b. *Nassarius delicatus*, lectotype BMNH Reg. No. 197332/1, Philippines, Albay, Luzon I., 9.6 x 6.5 mm, H. Cuming coll.

Fig. 2a-b. *Nassarius dekkeri* sp. nov., holotype ZMA Moll. 4.01.001, Egypt, Gulf of Aqaba, Sinai, near oasis 5 km S of Dahab, 10.4 x 10.8 mm, leg. HHK 22-09-1993.

Fig. 3a-b. *Nassarius nodicostatus*, Mozambique, Nacala Bay area, in shallow water, 11.4 x 11.9 mm, HHK, don. ZMA.

***Nassarius dekkeri* sp. nov.**

(Fig. 2a,b)

? *Nassarius coronulus* (A. Adams, 1852) - MacAndrew, 1870: 435; Cooke, 1885: 326; Bisacchi, 1930: 65
? *Nassarius nodicostatus* (A. Adams, 1852) - MacAndrew, 1870: 435; Cooke, 1885: 327; Bisacchi, 1930: 65
? *Nassarius tiarula* (Kiener, 1841) - Sturany, 1903: 243, sp. 50; Bisacchi, 1930: 65
? *Nassarius delicatus* - Bisacchi, 1930: 45, 64
1938 *Nassa ecstilba* Melvill & Standen - Lamy, 1938: 50 [specimens studied by HD, 2001].

Description of the holotype. - Shell elongate-ovate, length 10.4 mm, width 6.9 mm, shiny. Protoconch of 2½ milky white, not transparent whorls, teleoconch up to 4 ¾ convex whorls. Postnuclear whorl with about 13 ribs, the body whorl, the height of which is more than 2/3 of the shell length, has 12 strong rounded axial ribs. Siphonal fasciole almost smooth but with macroscopic growth lines. Spiral sculpture consists of a subsutural groove, resulting in sutural knobs.

The 4-5 deep overriding spiral cords at the base give the shell, at some places, a beaded or granulated appearance. The rest of the body whorl is smooth or shows, in some specimens, fine spirals, strongest in the interspaces. The outer lip has a strong rounded varix with macroscopic growth lines, aperture with about 12 lirae, anal canal prominent. Columellar callus white, widely extending over the parietal wall, but sharply limited in the lower columellar region. Lower columella with two weak pleats. Colour white to ivory, irregular brown spots on or on the side of the sutural knobs, a brown band at the base; aperture white. Some specimens with a fine brown line on the periphery, sometimes most prominent on the varix of the outer lip. A distinguishing feature of this species is the brown to red brown marking, strongest at dorsum, sometimes consisting of chainlike spirals which might be interrupted by the ribs, sometimes of only fine zigzag axial lines between the ribs. Operculum yellowish, serrate at margins.

Habitat. - Living specimens of this species can be found in shallow water, crawling in sandy areas.

Distribution. - The holotype (ZMA Moll. 4.01.001) is one out of 10 beach specimens from Egypt, Sinaï, Gulf of Aqaba, near the oasis 5 km S of Dahab, found on a reef flat with coral sand, leg. HHK 22-09-1993. This new species appears to be endemic and confined to the northern and central parts of the Red Sea where the species is rather common. Expeditions of ZMA and HD to south Yemen and Oman have not given evidence of the occurrence of this species outside that region.

1978 *Nassarius delicatus* - Mastaller: 134
1979 *Nassarius delicatus* - Mastaller: 92
1984 *Nassarius delicatus* [in part] - Cernohorsky: 100
1984 *Nassarius cinctellus* - Sharabati: pl. 21, fig. 11, 11a
1997 *Nassarius (Niotha) delicatus* - Singer & Mienis: 38, fig. 11
1999 *Nassarius delicatus* [in part] - Wils & Dirks: 59, pl. 1, fig. 7c,d [not fig. 7a,b; = *N. cinctellus*]
1999 *Nassarius sinusigerus* (A. Adams) - Wils & Dirks: pl. 2 fig. 15
2000 *Nassarius aff. delicatus* (A. Adams, 1852) - Dekker & Orlin: 28.

Beschrijving van het holotype. - Het schelpje is langwerpig-eivormig, lengte 10.4, breedte 6.9 mm, licht glanzend. De protoconch bestaat uit 2½ melkachtig witte, ondoorzichtige windingen, de teleoconch tot ongeveer 4 ¾ bolvormige windingen. De postnucleaire winding vertoont ongeveer 13 ribben, de laatste winding, waarvan de hoogte meer dan 2/3 van de lengte beslaat, heeft 12 sterk afgeronde axiale ribben. De sifonale fasciole is bijna glad, maar met zeer fijne groeilijntjes. De spirale sculptuur bestaat uit een groef juist onder de suture, waardoor langs de suture knobbel ontstaan.

De 4-5 diepe, over de ribben heen lopende spirale koorden aan de basis maken op sommige plaatsen een wratachtige indruk. De rest van de laatste winding is glad of vertoont, bij enkele exemplaren, fijne spiralen, het sterkst tussen de ribben. De buitenlip heeft een sterke ronde varix met macroscopische groeilijntjes; de binnenlip heeft 12 plooien; het anale kanaal is nadrukkelijk aanwezig. Het columellaire callus is wit en veruitgespreid over het pariëtale gebied, maar scherp afgebakend in het lagere deel van de columella. Het onderste deel van de columella vertoont twee zwakke plooien. De kleur is wit tot ivoorwit met onregelmatige bruine vlekken op of aan de zijkant van de suturale knobbel en een bruine band aan de basis. De mondopening is wit. Bij sommige exemplaren bevindt zich een fijne bruine lijn aan de periferie, soms het duidelijkst op de varix van de buitenlip. Een karakteristiek kenmerk van deze soort is de bruine tot roodbruine tekening, vooral op de rugzijde, die soms bestaat uit kettingvormige spiralen, al dan niet onderbroken door de ribben; soms zijn er fijne axiale zigzaglijntjes tussen de ribben. Het operculum is geelachtig en aan de rand gekarteld.

Habitat. - Levende exemplaren van deze soort kunnen worden aangetroffen in ondiep water, kruipend op zandige ondergrond.

Verspreiding. - Het holotype (ZMA Moll. 4.01.001) is een van de tien exemplaren uit Egypte, Sinaï, Golf van Aqaba, bij de oase op 5 km Z van Dahab, verzameld op een droogvallend gebied met koraalstrand door HHK op 22-09-1993. Deze nieuwe soort lijkt endemisch en beperkt te zijn tot de noordelijke en centrale delen van de Rode Zee waar de soort tamelijk algemeen is. Expeditie van ZMA en van HD naar Zuid-Jemen en Oman hebben niet aangetoond dat deze soort buiten deze regio voorkomt.

Discussion. - Cernohorsky (1978: 83; 1984: 100) considers *N. delicatus* a polymorphic species. He does so by placing *Nassa nodicostata* in synonymy of *Nassarius delicatus*. But, as will be explained further on in this article, both taxa are not conspecific with *N. dekkeri* sp. nov. Also Wils & Dirx (1999: 59, fig. 7a-d) figured quite different shell forms with, as they mention, an average size of 15 mm. Study of the figured shells themselves led to the conclusion that only their figures 7c (11 mm) and 7d (14 mm) belong to the newly described species. The many specimens of *N. dekkeri* sp. nov. that have been studied, differ mainly in size, (from 4 to 14 mm) and in the number of ribs. The intensity of the reddish brown decorations is also different.

Etymology. - Named in honour of Henk Dekker for his contribution to the knowledge of the Red Sea shells and in appreciation for being an oracle for so many shelling colleagues.

Comparison of *Nassarius delicatus* with *N. dekkeri*. - The protoconch of *N. delicatus*, in contrast with *N. dekkeri* sp. nov., has a prominent carina, is flatter and slightly transparent. *N. dekkeri* has no carinate protoconch. It has, as described above, a very specific decoration. In beach specimens this decoration may be faded or even disappeared. *N. delicatus* has no chain-like spiral or axial zigzag lines. The varix on the outer lip of *N. delicatus* is less round and more or less flat on the dorsal side. The whorls of *N. dekkeri* are more strongly shouldered; the columella is smoother.

Discussie. - Cernohorsky (1978: 83; 1984: 100) beschouwt *N. nodicostatus* (A.Adams, 1852) als een stekelige vorm van *N. delicatus* en als gevolg daarvan is *N. delicatus* in zijn ogen een veelvormige soort. Zoals verderop in dit artikel nader zal worden toegelicht zijn het afzonderlijke soorten en zijn zij niet gelijk aan *N. dekkeri* sp. nov. Ook Wils & Dirx (1999: 59, fig. 7a-d) beelden schelpen af met geheel verschillende vormen met, zoals zij vermelden, een gemiddelde afmeting van 15 mm. Bestudering van deze exemplaren leidde tot de conclusie dat alleen hun afbeeldingen 7c (11 mm) en 7d (14 mm) tot de nieuw beschreven soort behoren. De vele bestudeerde exemplaren verschillen hoofdzakelijk in afmeting (van 4 tot 14 mm) en in het aantal ribben. Ook verschillen zij onderling in de intensiteit van de roodbruine tekening.

Etymologie. - De naam is gegeven als een eerbewijs aan Henk Dekker voor zijn bijdrage aan de kennis van de schelpen van de Rode Zee en als dank voor zijn bereidheid altijd weer als vraagbaak voor zijn schelpenvrienden te fungeren.

Vergelijking van *Nassarius delicatus* en *Nassarius dekkeri*. - De protoconch van *N. delicatus* is, in tegenstelling tot die van *N. dekkeri*, duidelijk gekield, platter en enigszins doorzichtig. *N. dekkeri* heeft geen gekielde protoconch; hij heeft, als hiervoor beschreven, een zeer specifieke tekening. Bij strand-exemplaren kan deze tekening verbleekt of zelfs verdwenen zijn. *N. delicatus* heeft geen kettingvormige spirale of axiale zigzaglijnen. De varix op de buitenlip van *N. delicatus* is minder rond en min of meer plat aan de dorsale zijde. De windingen van *N. dekkeri* zijn sterker geschouderd en de columella is gladder.

Paratypes: / Paratypen:

ISRAEL, Gulf of Aqaba: Eilat, leg. G. Haas 1949, 2639, 14 sp.; leg. H. Steinitz 1956, 2640, 79 sp.; 2641, 16 sp.; leg. I. Paperna 1961, 2664, 1 sp.; leg. B. Sheinberg 1973, 36859, 4 sp.; leg. Bet Williams 1951, 39987, 1 sp.; 40312 3 sp.; 40313 7 sp; among weeds on sand, 1992, 40321, 6 sp.; northern beach, leg. R. Ortal 1994 40464 and 40465, 3 sp., 8176-8185 55 sp., all coll. HUU.

Eilat, leg A. Hadar, 1960, 4 sp.; leg. M. Melchers, 1994, 2 sp., both coll. ZMA.

EGYPT, Gulf of Aqaba: Dahab, leg. HHK 1993, 5 sp.; Dahab, leg. C. Koster-Sperling 1996, HHK 4 sp.; Dahab, S side Ras el-Kura, 28°28'18"N-034°30'12"E, sand beach leg. H. & S. Dekker & C. Dekker-Rentenaar 1992, coll. HD 4395, 56 sp., coll. HHK 12 sp.; Dahab, coll. HUU, 40445, 1 sp.; Sharm el Sheik, Naama Bay, 27°54'48"-33°19'48"E, leg. A. v.d. Sman 1992, HHK, 3 sp.

EGYPT, Red Sea: 3 km S of Hurghada, 27°12'N-033°51'E, reef flat, leg. HD 1988, 4393, 1 sp.; Sharm el-Nāga, 33 km S of Hurghada 26°54'N-033°58'E, sand beach, leg. H. & S. Dekker & C. Dekker-Rentenaar 1989, HD 4394, 19 sp.; Marsa Abu Makhadiq (Makadi Bay), N side, 26°59'45"N-033°54'13"E, reef flat, in shell grit, leg. HD, B. Gras & W.C Regter, 1999, HD 3435, 35 sp.; Sharm el Nāga, 33 km S of Hurghada, 26°54'N 33°58'E, sheltered bay with sandy beach, large coral reefs and stoney reef flat, leg J. Goud 1988, RMNH 78328, 4 sp.; Lotus Bay, N of Safaga, KBIN ex coll. Wils, 3 sp.

SUDAN: Port Sudan, lagoon, harbour, leg. M. Mastaller 1977, RMNH 78329, 2 sp.

Nassarius nodicostatus (A. Adams, 1852)

(Fig. 3a,b)

1852 *Nassa nodicostata* A. Adams: 99
1853 *Nassa nodicostata* Adams - Reeve: pl. 15 figs. 97a,b
1978 *Nassarius* (*Niatha*) *delicatus* (A. Adams) [in part, including *N. nodicostatus*] - Cernohorsky: 83: pl. 25

1984 *Nassarius* (*Niatha*) *delicatus* [in part, including *N. nodicostatus*] - Cernohorsky: 100: pl. 14-5
1991 *Nassarius* (*Niatha*) *delicatus* - Cernohorsky: 192
2000 *Hebra horrida* (Dunker, 1847) - Okitani: 451: p. 450 fig. 65.

Notes. - In his description of the species *Nassarius delicatus* Cernohorsky (1984: 100) mentions that, in some individuals, the sutural nodules on the body whorl can be moderately echinate and the nodules on the axial ribs quite distinct. His description of *N. delicatus* is partly based on the synonymisation of this species with *N. nodicostatus*.

Cernohorsky (1991: 192) identified the more than one thousand one hundred specimens of what he calls *Nassarius delicatus* and *N. delicatus* (A. Adams) forma *nodicostata* A. Adams from New Caledonian waters. "This species has been dredged in great numbers, and the majority of specimens were the nodulose form *nodicostata* A. Adams, although a few specimens were the typical *delicatus* form. In the nodulose form the axial ribs on the body whorl are distinctly nodulose and form 5-6 spiral rows of nodules." Studying this material, the majority of the by Cernohorsky as *N. delicatus* s.s. identified 55 specimens appeared to be quite similar to the more than thousand specimens of the so called forma *nodicostata*; the greater part of the remaining specimens are juveniles. There is only one sub-adult specimen from station 269, identified by Cernohorsky as a "typical" *N. delicatus*, which has not any nodule at all. Even this "typical" specimen is *N. nodicostatus*. *N. delicatus* has considerable more ribs and a sub-sutural groove on the first 2-3 postnuclear whorls.

The conclusion is that *N. nodicostatus* is a polymorphic species. It is extremely variable in the prominence of the ribs and the nodules; it can be rather slender or ovate. The colour ranges from white to orange-brown, even of specimens from the same location. More than half of the studied adult specimens from New Caledonia are stained with orange-brown on the rim of the siphonal canal.

Distribution. - From East Africa to the Western Pacific and Japan.

Material studied: / Onderzocht materiaal:

MOZAMBIQUE: Nacala Bay area, in shallow water, HHK, 15 sp.; Nacala, Fernão Veloso, in sand, 2 m. HD, 2 sp.

TANZANIA: Zanzibar, Jambiani, leg. HD 1998, 1 sp.

SOUTH AFRICA: Richards Bay, in about 2.4 m, HHK, 2 sp.

MALAYSIA: Borneo, Sabah, Sipadan I, leg. HHK 15/17-04-2000 1 sp.

NEW CALEDONIA: Lagon, 145 lots, (see specification in Cernohorsky 1991: 192) MNHN, 1.115 sp.; Lifu, I. des Pins, leg. Bougier, 1 sp.; Lifu, leg. R.P. Goubiu, 3 sp., both Dautzenberg coll., I.G. 10.591, KBIN.

TONGA ISLANDS: Haapaï, leg. P. Loyer, 3 sp.; leg. Dautzenberg coll., I.G. 10.591, KBIN.

Opmerkingen. - In zijn beschrijving van *Nassarius delicatus* vermeldt Cernohorsky (1984: 100) dat bij sommige exemplaren de knobbelts aan de suture en op de axiale ribben tamelijk stekelig kunnen zijn. Zijn beschrijving van *N. delicatus* is gedeeltelijk gebaseerd op het feit dat hij *N. nodicostatus* als een synoniem aanmerkt.

Cernohorsky (1991: 192) determineerde meer dan elfhonderd stuks van wat hij noemde *Nassarius delicatus* en *N. delicatus* (A. Adams) forma *nodicostata* A. Adams uit Nieuw Caledonië. "Deze soort is in groten getale gedregd en het merendeel behoorde tot de geknobbelde vorm *nodicostata* A. Adams, hoewel enkele exemplaren de typische *delicatus*-vorm hadden. Bij de geknobbelde vorm zijn de axiale ribben op de laatste winding duidelijk voorzien van knobbelts die 5-6 rijen vormen." Bij bestudering van dit materiaal bleek dat het merendeel van de 55 door Cernohorsky als *Nassarius delicatus* s.s. bestempelde exemplaren grote overeenkomst vertonen met de meer dan duizend exemplaren die hij als forma *nodicostata* determineerde; het merendeel van de resterend exemplaren is juveniel. Er is slechts één bijna volwassen exemplaar van station 269, dat als "typisch" werd aangeduid door Cernohorsky, dat in het geheel geen knobbeltjes heeft. Zelfs dit "typische" exemplaar is *N. nodicostatus*. *N. delicatus* heeft aanzienlijk meer ribben en een subsuturale groef op de eerste 2-3 postnucleaire windingen.

De conclusie is dat *N. nodicostatus* een veelvormige soort is. Zij is uiterst variabel in de sterkte van de ribben en de knobbeltjes; zij kan langwerpig of eivormig zijn. De kleur varieert van wit tot oranjebruin, zelfs bij soorten van dezelfde vindplaats. Meer dan de helft van de bestudeerde volwassen exemplaren uit Nieuw-Caledonië heeft een oranjebruine rand aan het sifokanaal.

Verspreiding. - van Oost-Afrika tot de westelijke Pacific en Japan.

ACKNOWLEDGEMENTS

I like to thank Dr. P. Bouchet (MNHN), Dr. J. van Goethem (KBIN), H.K. Mienis (HUJ) and Mrs. K. Way (BMNH) for their loans of shells, Mrs. V. Heros (MNHN) for sending them so quickly after her return from the Fiji Islands, Robert G. Moolenbeek (ZMA) for his kind assistance and Mr. L.A. van der Laan (ZMA) for making the photographs. I thank Henk Dekker for his comments on this manuscript and for the discussions on the material.

DANKWOORD

Graag bedank ik dr. P. Bouchet (MNHN), dr. J. van Goethem (KBIN), H.K. Mienis (HUJ) en mevr. K. Way (BMNH) voor het uitlenen van materiaal, mevr. V. Heros (MNHN) voor het sturen van de schelpen direct na haar terugkeer van de Fiji Eilanden, Robert Moolenbeek (ZMA) voor zijn vriendelijke assistentie en L.A. van der Laan (ZMA) voor het maken van de foto's. Ik dank Henk Dekker voor zijn commentaar op het manuscript en voor de discussies over het materiaal.

REFERENCES

- ADAMS, A., 1852-53. Catalogue of the species *Nassa*, a genus of gasteropodous Mollusca belonging to the family Buccinidae, in the collection of Hugh Cuming Esq., with the description of some new species. — Proc. Zool. Soc. London. Part 19: 94-114 (pp. 94-112 publ. 7 December 1852; pp 113-114 publ. 29 April 1853).
- BISACCHI, J., 1930. Le Nassariidae del Mar Rosso e del Golfo di Aden. — Annali del Museo di Storia Naturale di Genova 55: 43-70.
- CERNOHORSKY, W.O., 1978. Tropical Pacific marine shells. — Pacific Publications Sydney, New York 1-352.
- CERNOHORSKY, W.O., 1984. Systematics of the family Nassariidae (Mollusca: Gastropoda). — Bull. Auckland Inst. Mus. 14: I-IV, 1-356.
- CERNOHORSKY, W.O., 1991. Mollusca Gastropoda: On a collection of Nassariidae from New Caledonian waters. In: A. CROSNIER & P. BOUCHET (EDS). Résultats des Campagnes MUSORSTOM, vol. 7. Mém. Mus. natn. Hist. nat., (A), 150: 187-204.
- COOKE, A.H., 1885. Report on the Testaceous Mollusca obtained during a dredging-excursion in the Gulf of Suez in the months of February and March 1869. By Robert MacAndrew. — Republished with additions and corrections. Part 1. — Annals and Magazine of Natural History ser. 5, 15: 322-339.
- DEKKER, H. & F.G. DE CEUNINCK VAN CAPELLE, 1994. Survey of Yemen Red Sea Shells collected by the Tibia-I Expedition 1993. — De Kreukel 30(7-10): 79-147, pls. 1-3.
- DEKKER, H. & Z. ORLIN, 2000. Check-list of Red Sea Mollusca. — Spirula 47 (Suppl.): 1-46
- ISSEL, A., 1869. Malacologia del Mar Rosso, ricerche zoologiche e paleontologiche. — Biblioteca Malacologica. Pisa. 1-387, pls. 1-5.
- JOUSSEAUME, F., 1888. Description des mollusques recueillis par M. le Dr Faurot dans la Mer Rouge et le Golfe d'Aden. — Mémoires de la Société Zoologique de France 1: 165-223
- KAICHER, S.D., 1984. Card Catalogue of world-wide shells, pack no. 34 Nassariidae, part II: cards 3134-3238. St. Petersburg, Florida, U.S.A.

LITERATUUR

- KAICHER, S.D., 1985. Card Catalogue of world-wide shells, pack no. 41 Nassariidae, part III: cards 4094-4199. St. Petersburg, Florida, U.S.A.
- LAMY, E., 1938. Mission Robert Ph. Dollfus en Egypte. VII Mollusca Testacea. — Mémoires de l'Institut d'Egypte 37: 1-89, color pl.
- MASTALLER, M., 1978. The marine molluscan assemblages of Port Sudan, Red Sea. — Zoologische Mededelingen 53(13): 117-144.
- MASTALLER, M., 1979. Beiträge zur Faunistik und Ökologie der Mollusken und Echinodermen in den Korallenriffen bei Aqaba, Rotes Meer. — Ruhr-Universität Bochum, Dissertation. 1-344.
- OKUTANI, T. (ED.), 2000. Marine mollusks in Japan. Tokai University Press. Tokyo. i-xlvi, 1-1173.
- REEVE, L.A., 1853-1854. Monograph of the genus *Nassa*. Conchologica Iconica, vol. 3, pls. 1-29
- SHARABATI, D., 1984. Red Sea shells. KPI. London, Boston, Melbourne & Henley. 1-128.
- SINGER, B.S. & H.K. MIENIS, 1997a. The family Nassariidae of the Red Sea (I part). — La Conchiglia 29(282): 16-17.
- SINGER, B.S. & H.K. MIENIS, 1997b. The family Nassariidae of the Red Sea (part II). — La Conchiglia 29(283): 36-43.
- STURANY, R., 1903. Expeditionen S.M. Schiff "Pola" in das Rothe Meer, nördliche und südliche Hälfte. 1895/96-1897/98, Zoologische Ergebnisse. XXIII. Gastropoden des Rothen Meeres. — Denkschriften der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Wien 74: 209-283, pls. 1-7.
- WILS, E. & M. DIRKX, 1999. Red Sea Mollusca, part 4 [sic: 5] Gastropoda, Nassariidae. — Gloria Maris 37(4): 57-62, pls. 1-2.
- WILSON, B., 1994. Australian marine shells, prosobranch gastropods. Volume 2 (neogastropods). — Odyssey Publishing. Kallaroo, Australia, 1-370.

Erratum
 A revision of the recent European Patellidae (Mollusca: Gastropoda)
 Part 1.
 The Patellidae of the Azores, Madeira, the Selvagens and the Canary Islands

Erratum
 Een revisie van de recente Europese Patellidae (Mollusca: Gastropoda)
 Deel 1.
 De Patellidae van de Azoren, Madeira, de Selvagens en de Canarische Eilanden

F.F.L.M. TITSELAAR

Korte Groendal 16, 4301 CJ, Zierikzee, the Netherlands
 ftitse@wxs.nl

Key words: Gastropoda, Patellidae, taxonomy, distribution, Azores, Madeira, Selvagens, Canary Islands.

INTRODUCTION

The first part of A revision of the recent European Patellidae was published in Vita Marina vol. 45(3-4): 21-62.

I planned to publish this erratum together with the publication of the second part of the revision. Due to the fact that Vita Marina will seize publication I have to publish it in this last issue.

ERRATUM PART 1

In the English text: pag. 37: synonymy *P. gomesii* Nobre, 1930: 60, [non L.]; pag. 40: designated lectotype of *P. candei* deposited in BM(NH) 1854.9.28.148); pag. 44: lectotype of *P. c. ordinaria* has to be *P. ordinaria*; pag. 48: plate 1, *P. candei* fig. 13-15, length 50,0 mm; pag. 48: plate 1, *P. citrullus* fig. 16-17, length has to be 41,1 mm; pag. 57: plate 4, *P. ulyssiponensis* fig. 6-7, length 55,5 mm.

On page 33 is mentioned that the island of Santa Maria dates back to the Jurassic era. This is not correct. The island is dating to the Miocene era (Morton et al., 1998: 1).

REFERENCE

MORTON, B.S., J.C. BRITTON & A.M. DE FRIAS MARTINS, 1998.- Coastal Ecology of the Açores. Sociedade Afonso Chaves, Ponta Delgada.

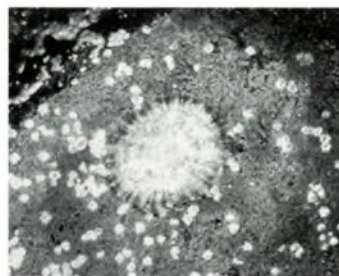


Fig. 15. *P. tenuis crenata* a few meters from *P. candei* (fig. 14), but lower in the tidal zone.
P. tenuis crenata een paar meter van *P. candei* (fig. 14), maar lager in het getijdengebied

INLEIDING

Het eerste deel van een Revisie van de recente Europese Patellidae verscheen in Vita Marina vol. 45(3-4): 21-62.

Dit erratum had ik bij de publicatie van het tweede deel willen voegen, maar aangezien de uitgave van Vita Marina wordt gestaakt ben ik genoodzaakt het in dit laatste nummer te publiceren.

ERRATUM DEEL 1

In de Nederlandse tekst: pag. 21: *P. crenata tenuis* Gmelin, 1791 moet zijn *P. tenuis tenuis* Gmelin, 1791; pag. 37: synonymie *P. gomesii* Nobre, 1930: 60, [non L.]; pag. 40: designated lectotype of *P. candei* deposited in BM(NH) 1854.9.28.148); pag. 42: onderschrift fig. 15: *P. crenata crenata* moet zijn *P. tenuis crenata*; pag. 44: lectotype van *P. c. ordinaria* moet zijn *P. ordinaria*; pag. 48: plate 1, *P. candei* fig. 13-15, lengte moet 50,0 mm; pag. 48: plate 1, *P. citrullus* fig. 16-17, lengte moet zijn 41,1 mm; pag. 57: plate 4, *P. ulyssiponensis* fig. 6-7, lengte 55,5 mm; pag. 59: *P. crenata tenuis* moet zijn *P. tenuis tenuis*.

Op pag. 33 wordt vermeld dat het eiland Santa Maria uit het Jurassische tijdperk stamt. Dit is niet correct, het eiland stamt uit het Mioceen (Morton et al., 1998: 1).

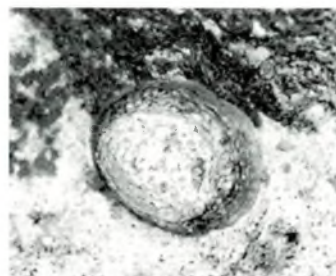


Fig. 14. On Fuerteventura *P. candei* is found relatively high in the tidal zone.
 Op Fuerteventura wordt *P. candei* relatief hoog in het getijdengebied aangetroffen.

Callochiton schilfi (Mollusca: Polyplacophora: Ischnochitonidae) a new species from Indonesian waters

Callochiton schilfi (Mollusca: Polyplacophora: Ischnochitonidae) een nieuwe soort uit de Indonesische wateren

Enrico SCHWABE (✉) & Bernhard RUTHENSTEINER

Zoologische Staatssammlung München, Münchhausenstrasse 21, D-81247 München, Germany,
e-mail: Enrico.Schwabe@zsm.mwn.de

Key words: *Callochiton schilfi*, new species, Polyplacophora, Indonesia

ABSTRACT SAMENVATTING

Callochiton schilfi sp. nov. is described from the sublittoral zone of Bali Island, Indonesia. It is compared to the related species, *Callochiton sulcatus* and *Callochiton subsulcatus*. Re-examination of the type material of these species revealed new data and differences with respect to previous descriptions. *C. schilfi* differs from *C. sulcatus* and *C. subsulcatus* mainly in the sculpturing of the central areas of the intermediate valves which show numerous longitudinal lirae, in the arrangement of the sulci and clearly visible ocelli.

Callochiton schilfi sp. nov. is beschreven van het sublittoraal van het eiland Bali in Indonesië. Hij wordt vergeleken met de verwante soorten *Callochiton sulcatus* en *Callochiton subsulcatus*. Het opnieuw bestuderen van het typemateriaal van deze soorten heeft nieuwe gegevens en verschillen met eerdere beschrijvingen opgeleverd. *C. schilfi* verschilt van *C. sulcatus* en *C. subsulcatus* in de sculptuur van de centrale velden van de tussenschelpstukken (II t/m VII) die gekenmerkt wordt door talrijke overlangse lirae, in het patroon van de sulci (groeven) en duidelijk zichtbare ocelli (schelpogen).

INTRODUCTION INLEIDING

Recently, taxonomy and systematics of polyplacophoran molluscs have received new interest which may have been inspired by the monographic series by Kaas and Van Belle (e.g. 1985). Among the Polyplacophora the taxonomy of the genus *Callochiton* Gray, 1847 is particularly difficult to investigate as in many of the 40 species information on infraspecific variation is not available because they are known from single specimens only. The genus has a world-wide distribution with highest abundance in the tropical regions of the south-west Pacific and the Indian Ocean. A field trip by the first author to Bali, Indonesia, revealed several specimens that could not be assigned to either of the two species known from that area, *Callochiton subsulcatus* Kaas & Van Belle, 1985 and *Callochiton sulcatus* Nierstrasz, 1905. A third species, *Callochiton cinnabaris* Kaas & Van Belle, 1985 described from Tale Island, Papua New Guinea, is not considered for the study, as it differs in several characters (e.g. absence of dorsal girdle ringshaft needles, higher number of slits in head valve, shape and size of girdle elements, shape of articulamentum). The material together with another specimen from the Natural History Museum London, collected in the 1930s in Singapore, is described below as a new species: *Callochiton schilfi*.

Recentelijk wordt er met hernieuwde interesse gekeken naar de taxonomie en systematiek van de keverslakken, mogelijk geïnspireerd door de monografie van Kaas en Van Belle (1985-1994). Binnen de taxonomie van de Polyplacophora is die van het genus *Callochiton* Gray, 1847 niet het gemakkelijkst om te onderzoeken omdat veel van de 40 beschreven soorten slechts bekend zijn van een enkel exemplaar. Het genus kent een wereldwijde verspreiding hoewel de grootste dichtheid te vinden is in de tropische regio's van het zuidwesten van de Grote Oceaan en in de Indische Oceaan. Veldwerk door de eerste auteur in Bali, Indonesië, heeft een aantal exemplaren opgeleverd die niet konden worden ondergebracht bij een van de twee bekende soorten uit dit gebied, *Callochiton subsulcatus* Kaas & Van Belle, 1985 en *Callochiton sulcatus* Nierstrasz, 1905. Een derde soort, *Callochiton cinnabaris* Kaas & Van Belle, 1985, beschreven van het eiland Tale, Papoea-Nieuw-Guinea, is niet in deze studie meegenomen omdat deze in verscheidene kenmerken verschilt (b.v. afwezigheid van ronde in een schacht gestoken naalden, groter aantal inkepingen, vorm van het articulamentum). Het materiaal wordt samen met een exemplaar uit het Natural History Museum London (BMNH), dat rond 1930 verzameld is in Singapore, beschreven als een nieuwe soort: *Callochiton schilfi*.

ABBREVIATIONS AFKORTINGEN

BMNH - The Natural History Museum, London, UK
ZSM - Zoologische Staatssammlung München, Germany
ZMA - Zoologisch Museum Amsterdam, the Netherlands

BMHM - The National History Museum, Londen, Engeland
ZSM - Zoologische Staatssammlung München, Duitsland
ZMA -- Zoologisch Museum Amsterdam, Nederland

METHODS

Three live specimens of *C. schilfi* were collected. Prior to fixation in 70 % ethanol the animals were tied to a glass slide to avoid their curling up. One of these specimens was placed in diluted "Klorix" cleaning fluid to dissolve the soft parts until radula, girdle and shell plates could be taken apart. The soft parts of the holotype were dissected for obtaining the radula. For scanning electron microscopy (=SEM) the radula, the girdle spicules and the shell plates were air dried, sputter coated with gold and observed with a Philips XL 20 SEM.

Light microscopical photos were taken on a Leica MZ12 stereo microscope with a Kappa DX30 digital camera. All figures were digitally processed with Corel Draw 8.0 software.

SYSTEMATICS

Polyplacophora Gray, 1821
Ischnochitonidae Dall, 1889

Callochiton Gray, 1847

Small to medium sized; tegmentum in most cases sculptured with fine granules; shell eyes often visible; pleural areas with or without grooves; slit formula: many / 1-4 / many; girdle dorsally covered with small, inwardly directed spicules and with or without longer spicules; major lateral tooth with a tridentate cusp.

Callochiton schilfi sp. nov.

Type material. - Holotype (8,8 x 5,4 mm) ZSM 20008012 (soft parts removed and preserved in alcohol); 1 Paratype (5,0 x 2,8 mm) ZSM 20008011 (disarticulated); 1 Paratype (4,8 x 2,9 mm) ZMA Moll. 401010 (juvenile, alcohol). All leg. E. Schwabe, 08.1999, at a depth of 2-3 m (low tide level), Kuta Bay, half way between Kuta and the Ngurah Rai Airport (8°44'S 115°09'E), Bali, Indonesia.
1 Paratype (7,7 x 5,2 mm) BMNH 1952.11.17.323 (dry). Leg. H.C. Winckworth (?), 12.06.1933, Sentosa ("P. Blakang Mati"), Singapore.

Habitat of Holotype. - On pieces of dead coral encrusted with coralline algae at 2-3 m depth.

Distribution. - Only known from the type locality and from Singapore.

Diagnosis. - Animal small, largest specimen examined (holotype) measures 8,8 x 5,4 mm; length / width ratio 1,63 - 1,77. Valves rather high (dorsal elevation 0,41 - 0,56); carinated, jugal angle about 115°, rather beaked; colour coralline red to light brown; tegmentum finely granulated all over. Girdle broad, with inwardly directed spicules and single longer ones on the outer margin. Head of major lateral tooth of radula with tridentate cusp. Gills (=ctenidia) holobranchial and abanal.

METHODEN & TECHNIKEN

Drie exemplaren van *C. schilfi* werden levend verzameld, plat vastgebonden op een glasplaatje om oprollen te voorkomen en vervolgens gefixeerd in 70% ethanol. Een van deze exemplaren is in een oplossing van verdunde "Klorix" (schoonmaakmiddel) geplaatst om de weke delen op te lossen zodat de radula, de gordel en de schelpstukken uitgeprepareerd konden worden. De weke delen van het holotype zijn gebruikt om de radula uit te prepareren. Voor het maken van SEM-foto's zijn de radula, de gordelstekels en de schelpstukken aan de lucht gedroogd, met goud gesputterd en bekeken met een Philips XL 20 SEM.

Lichtmicroscop-foto's zijn gemaakt met een Leica MZ12 stereomicroscop en Kappa DX30 digitale camera. Alle foto's zijn digitaal bewerkt met Corel Draw 8.0 software.

SYSTEMATIEK

Polyplacophora Gray, 1821
Ischnochitonidae Dall, 1889

Callochiton Gray, 1847

Klein tot middelgroot; tegmentum in de meeste gevallen met sculptuur van zeer fijne korreltjes; schelpogen meestal zichtbaar; pleurale veld met of zonder groeven; insertieformule: veel / 1-4 / veel; bovenzijde perinotum (gordel) bedekt met kleine, naar binnen gerichte stekels en met of zonder langere stekels; tweede laterale tand met drietandige kapje.

Typemateriaal. - Holotype (8,8 x 5,4 mm) ZSM 20008012 (zachte delen verwijderd en bewaard in alcohol); 1 Paratype (5,0 x 2,8 mm) ZSM 20008011 (uit elkaar); 1 Paratype (4,8 x 2,9 mm) ZMA (juvenile, alcohol). Allen leg. E. Schwabe, 08.1999, op een diepte van 2-3 m (laagwaterlijn), Kutabaai, halverwege tussen Kuta en het Ngurah Rai vliegveld (8°44'ZB 115°09'OL), Bali, Indonesië.
1 Paratype (7,7 x 5,2 mm) BMNH 1952.11.17.323 (droog). Leg. H.C. Winckworth (?), 12.06.1933, Sentosa ("P. Blakang Mati"), Singapore.

Habitat van holotype. - Op stukken dood koraal bedekt met koralijne algen op 2-3 m diepte.

Verspreiding. - Alleen bekend van de typelocatie en van Singapore.

Diagnose. - Dier klein, grootste exemplaar (holotype) meet 8,8 x 5,4 mm; (lengte / breedte verhouding 1,63 - 1,77). Schelpstukken tamelijk hoog (dorsale verhevenheid 0,41 - 0,56); voorzien van scherpe kiel, jugale hoek ca. 115°, schelpstukken wat bekvormig; kleur koraalrood tot lichtbruin; tegmentum geheel fijn gekorrelt. Gordel breed, bedekt met naar binnen gerichte stekels en hier en daar langere aan de periferie. Kop tweede laterale tand van radula drietandig. Kieuwen (=ctenidia) holobranchiaal en abanaal.

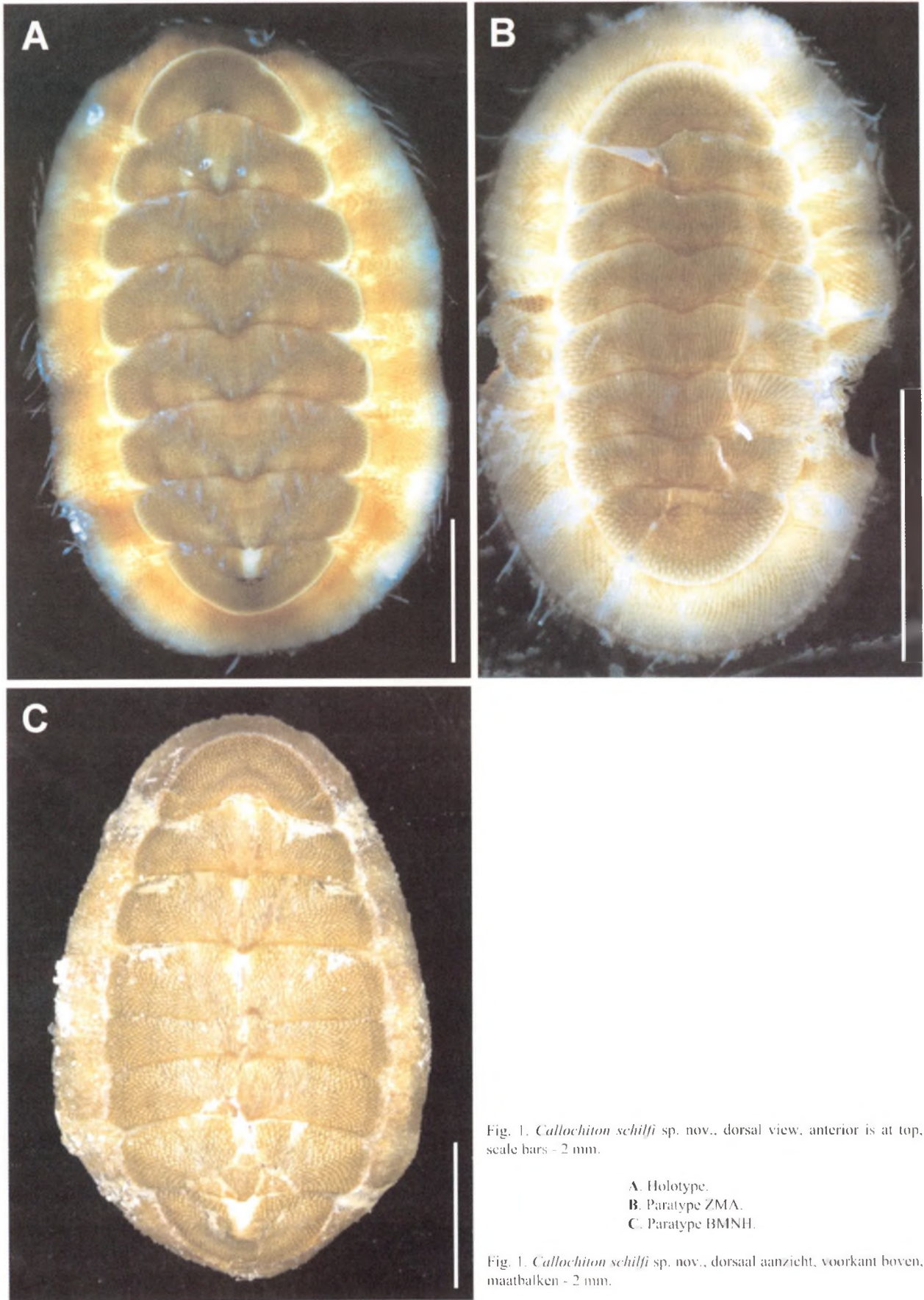


Fig. 1. *Callochiton schilfi* sp. nov., dorsal view, anterior is at top, scale bars - 2 mm.

- A. Holotype.
- B. Paratype ZMA.
- C. Paratype BMNH.

Fig. 1. *Callochiton schilfi* sp. nov., dorsaal aanzicht, voorkant boven, maatbalken - 2 mm.

Description. - General shell shape (figs. 1, 2, 3): Head valve (fig. 2 A) semicircular with the anterior slope straight and the posterior margin widely V-shaped; un-notched in the middle. Intermediate valves (figs. 2 D, E) broadly rectangular, about twice as wide as long. Anterior margin convex, posterior margin concave on both sides of the slightly beaked apex. Lateral areas rather elevated and clearly distinguished by their different sculpture. Posterior valve (fig. 2 B) semicircular, somewhat larger than the head valve. Mucro swollen, not elevated and situated somewhat anteriorly (fig. 1 A, C). Juveniles (fig. 1 B) have the mucro rather high elevated. Antemucronal area straight; postmucronal slope rather straight in adults, convex directly behind the mucro when not fully grown.

Tegmentum: Head valve, lateral areas of intermediate valves and postmucronal area of the posterior valve covered with more or less round (drop-like shaped in lateral areas of intermediate valves) microgranules (fig. 1). They are quincuncially arranged in the terminal valves, and radially in the lateral areas. Central areas show irregular, longitudinal lines (caused by aesthete channels running just underneath shell surface), resulting in a veined appearance of the valve surface (fig. 1 B). Central areas and antemucronal area with 3-5 distinct, rather long, deep and broad longitudinal grooves. These sulci become larger towards the lateral margins (figs. 1 A, 3 A). The row of sulci and the jugum unparallel, with the former distinctly diverging to median (fig. 3 A), the posterior ones never reach the diagonal ridges of lateral areas. Aesthete megalopores round, with a diameter about 3 times that of the oval micropores (fig. 2 C) of which there are about 18 per

Beschrijving. - Algemene schelpvorm (fign. 1, 2, 3): Kopplaat (fig. 2 A) halfcirkelvormig, voorzijde helling recht en achterrind wijd V-vormig; niet ingesneden in het midden. Middenschelpstukken (fign. 2 D, E) breed-rechthoekig, bijna twee maal zo breed als lang. Voorrand convex, achterrind concaaf aan beide zijden van de licht bekvormige apex. Laterale velden tamelijk verheven en duidelijk te onderscheiden door de verschillende sculptuur. Achterste schelpstuk (fig. 2 B) halfcirkelvormig, iets groter dan de kopplaat. Mucro gezwollen, niet verheven en iets vóór het midden gepositioneerd (fign. 1 A, C). Juvenile exemplaren (fig. 1 B) hebben een nogal verheven mucro. Antemucronaal veld recht; postmucronale helling tamelijk recht bij volwassen exemplaren, convex direct achter de mucro bij onvolgroeide exemplaren.

Tegmentum: Schelpstuk I, laterale velden van middenschelpstukken en postmucronale veld van achterste schelpstuk bedekt met meer of minder ronde (meer druppelvormig op de laterale velden van de middenschelpstukken) micro-korreltjes (fig. 1). Deze zijn in een quincunx-patroon gearrangeerd op de eindschelpstukken en radiaal op de laterale velden. Op de centrale velden zijn onregelmatige, overlangse lijnen te zien (veroorzaakt door aestheet-kanalen die net onder de oppervlakte doorlopen), resulterend in een geaderd voorkomen van het schelpoppervlak (fig. 1 B). Centrale velden en antemucronale veld met 3-5 duidelijke, tamelijk lange, diepe en brede overlangse groeven. Deze sulci nemen in afmeting toe in de richting van de laterale randen (fig. 1 A, 3 A). De rij sulci en het jugum lopen niet evenwijdig, waarbij de sulci duidelijk naar het midden divergeren (fig. 3 A), de achterste de diagonale rand van de laterale velden nooit bereiken. Aestheet-

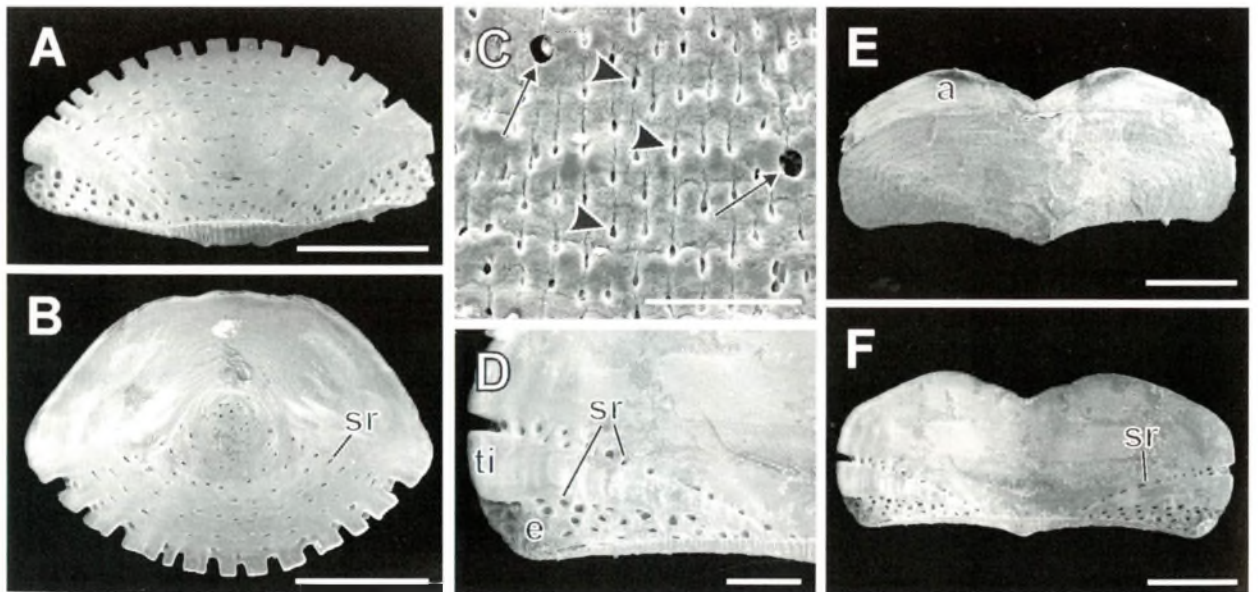


Fig. 2. *Callochiton schilfi* sp. nov. paratype ZSM, SEM of shell plates, anterior is at top. A. Valve I, ventral, scale bar 500 µm. B. Valve VIII, ventral, scale bar 500 µm. C. Detail of Valve IV, dorsal showing the arrangement of aesthete micro- (arrow heads) and megalopores (arrows), scale bar 50 µm. D. Detail of Valve V, ventral, scale bar - 200 µm. E. Valve VI, dorsal, scale bar 500 µm. F. Valve V, ventral, scale bar 500 µm.

Key: a - apophysis; e - eaves; sr - slit ray; ti - tooth of insertion plate.

Fig. 2. *Callochiton schilfi* sp. nov. paratype ZSM, SEM van schelpstukken, voorzijde boven. A. Schelpstuk I, ventraal, maatbalk 500 µm. B. Schelpstuk VIII, ventraal, maatbalk 500 µm. C. Detail van klep IV, dorsaal met patroon van aestheet micro- (pijlpunten) en megaloporen (pijlen), maatbalk 50 µm. D. Detail van schelpstuk V, ventraal, maatbalk 50 µm. E. Schelpstuk VI, dorsaal, maatbalk 500 µm. F. Schelpstuk V, ventraal, maatbalk 500 µm. Sleutel: a - apofyse; e - uitstekende rand; sr - incisiestraal; ti - tand van insertieplaat.

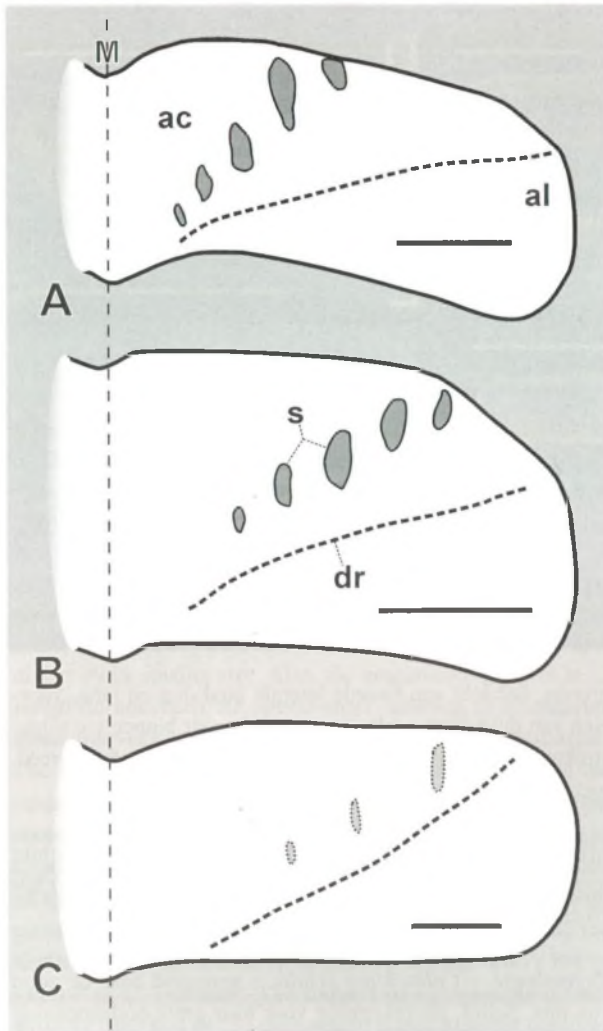


Fig. 3. Right side of Valve IV as seen in situ (covered portions omitted) allowing comparison of the general shape with arrangement of sulci in relation to the diagonal ridge, anterior is at top, scale bars - 500 μm . **A.** *Callochiton schilfi* sp. nov. **B.** *Callochiton sulcatus* and **C.** *Callochiton subsulcatus*

Key: ac - central area; al - lateral area; s - sulci; dr - diagonal ridge; M - midline.

Fig. 3. Rechterzijde van schelpstuk IV in situ (bedekte delen zijn weggelaten) waarmee de algehele vorm en het patroon van de groeven (sulci) in relatie tot de diagonale rand kan worden vergeleken, voorzijde boven, maatbalk 500 μm . **A.** *Callochiton schilfi* sp. nov. **B.** *Callochiton sulcatus* en **C.** *Callochiton subsulcatus*

Sleutel: ac - centrale veld; al - laterale veld; s - sulci (groeven); dr - diagonale rand; M - middellijn.

megaloporen rond, met een diameter die ca. 3 maal groter is dan die van de ovale microporen (fig. 2 C) waarvan er ongeveer 18 per 2500 μm^2 zijn. Ocelli (= pigmentatie in megaloporen), die bij kleine vergroting zichtbaar zijn op schelpstuk I, laterale velden van middenschelpstukken en postmucronale veld, zijn talrijk maar onopvallend. Onopvallende concentrische groeilijnen zijn aanwezig op achterste schelpstuk en laterale velden van middenschelpstukken (fig. 2 E).

Articulamentum: Binnenste laag van schelpstukken wit, doorschijnend en dun. Apofysen (fig. 2 E) kort en breed met breed-afgeronde voorrand, verbonden door een brede V-vormige sinus, die scherp ingesneden is bij de middenschelpstukken (fig. 2 E, F) en concaaf bij het achterschelpstuk. Insertieplaten lang (fig. 2 A, B, D, F). Insertieformule 13/ 1 /12 (van het los geprepareerde paratype). Tand van insertieplaten breed, stevig en stomp met een wat verdikte buitenste rand (fig. 2 D). Incisiestralen (fig. 2 A, B, D, F) zichtbaar als radiale rijen van langwerpige gaatjes in het eindschelpstuk en ronde gaatjes in de middenschelpstukken. Subtegumentum laag zeer sponsachtig (fig. 2 D).

Gordel: Breed in verhouding tot de lichaamsgrootte en helderder gekleurd dan de schelpstukken (fig. 1 A, B). Dorsaal dicht bedekt met lange, spoelvormige en gladde stekels, variërend in lengte van 47 tot 203 μm (fig. 4 A - D). Deze zijn dakpansgewijs overlappend en naar binnen gericht, bovenste deel licht gebogen, basis wat dikker. Aan de periferie bevinden zich dunne, gebogen, ronde in schacht gestoken naalden (fig. 1 A, B, 4 F), lengte tot 228 μm . Ventraal is de gordel bedekt met straalsgewijs uitlopende rijen van meer of minder rechthoekige, overlappende schubben (71 x 23 μm) (fig. 4 E).

Radula (fig. 5): Radula van holotype (totale lengte ongeveer 1,3 mm) heeft 44 transversale rijen tanden, inclusief 25 rijen volwassen tanden. Centrale tand tamelijk kort en tulpvormig (fig. 5 C) met een dun, scherp gekield blad aan de achterzijde dat uitloopt aan de voorzijde. Eerste laterale tand (fig. 5 C) breed en vleugelvormig met uitlopers die tot aan de axiale lijn van de centrale tand reiken, een derde van de basis ervan bedekkend. Tweede laterale tand (fig. 5 B) draagt een breed, drietandig kapje met scherp-gepunte tandjes, de middelste het

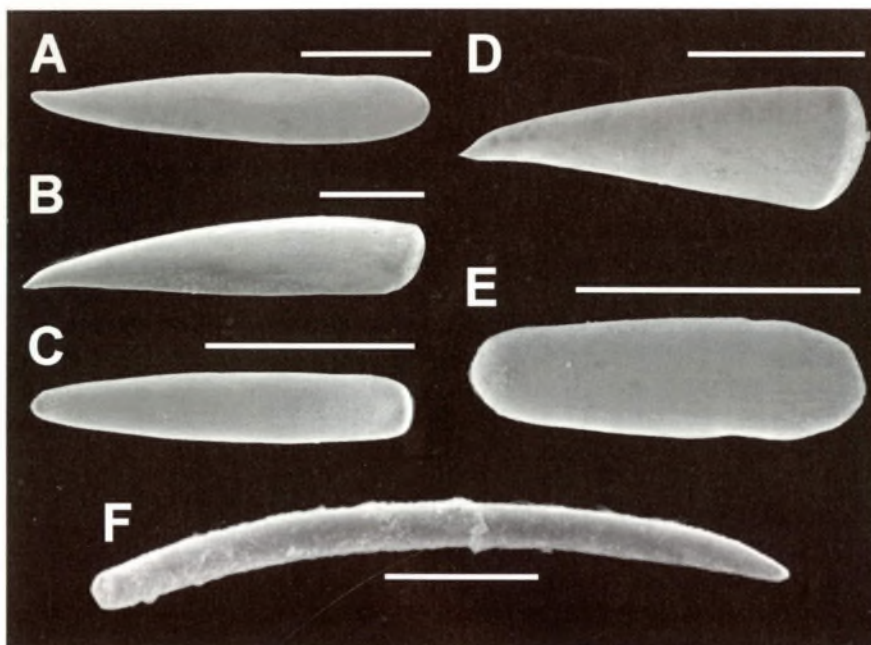
2500 μm^2 . Ocelli (= pigmentation in megalopores), which are visible at low magnification on head valve, lateral areas of intermediate valves and postmucronal area, are numerous but inconspicuous. Unobtrusive concentric growth lines present in terminal valve and lateral areas of intermediate valves (fig. 2 E).

Articulamentum: Inner layer of shell plates white, translucent and thin. Apophyses (fig. 2 E) short and wide with the anterior edge broadly rounded, connected by a wide V-shaped sinus, which is sharply notched in intermediate valves (figs. 2 E, F) and concave in tail valve. Insertion plates long (figs. 2 A, B, D, F). Slit formula is 13/ 1 /12 (off disarticulated paratype). Teeth of insertion plates broad, solid and obtuse with somewhat thickened outer edges (fig. 2 D). Slit rays (figs. 2 A, B, D, F) indicated by radial rows of elongate holes in terminal valves and round holes in central valves. Subtegumentum layer (caevs) very spongy (fig. 2 D).

Girdle: Wide in relation to body size, and brighter coloured than the valves (figs. 1 A, B). Dorsally densely covered with long, fusiform and smooth spicules, ranging from 47 to 203 μm in length (figs. 4 A - D). These are imbricated and inwardly directed, upper ends slightly curved, bases thickened.

Fig. 4. *Callochiton schilfi* sp. nov., girdle spicules, scale bars 50 µm. A-D. Dorsal spicules. E. Ventral scale. F. Ringshaft needle.

Fig. 4. *Callochiton schilfi* sp. nov., gordelstekels, maatbalk 50 µm. A-D. Dorsale stekels. E. Ventrale schub. F. Ronde in schacht gestoken naald.



Outer margin bears slender, curved ringshaft needles (fig. 1 A, B, 4 F) up to 228 µm long. Ventrally the girdle is paved with radiating rows of more or less rectangular, imbricating scales (71 x 23 µm) (fig. 4 E).

Radula (fig. 5): Radula of holotype (total length approximately 1.3 mm) has 44 transverse rows of teeth, including 25 rows of mature teeth.

Central tooth rather short and tulip-shaped (fig. 5 C), with a thin, sharply keeled blade on back side and expanded on the front side. First lateral tooth (fig. 5 C) broad and wing-shaped with extensions reaching the axial line of central tooth, covering its basal third. Major lateral tooth (fig. 5 B) bears a broad tridentate cusp with sharply pointed denticles, central one largest. Shaft of major lateral slender and long. It bears distinct, oval holes on its inwardly extended base (fig. 5 C). First uncinial tooth (fig. 5 A) broad, with two thickened nodules on its upper end.

Mantle cavity: Gills holobranchial, abanally arranged with interspaces. The smallest paratype (4.8 x 2.9 mm) has 16 ctenidia on the right and 15 on the left side.

Etymology. - *Callochiton schilfi* is dedicated to Mrs. M. Schilf's son, in acknowledgement of her generous support for systematic research.

grootst. Schacht van tweede laterale tand dun en lang, voorzien van duidelijke ovale gaatjes op de naar binnen toe uitgestrekte basis (fig. 5 C). Eerste marginale tand (fig. 5 A) breed, met twee verdikte knobbeljes aan de bovenkant.

Mantelholte: Kieuwen holobranchiaal, abanaal gerangschikt met tussenruimten. Het kleinste paratype (4,8 x 2,9 mm) telt 16 ctenidia aan de rechter en 15 aan de linker zijde.

Etymologie. - *Callochiton schilfi* is genoemd naar de zoon van mw. Schilf, als erkenning voor haar grote ondersteuning bij onderzoek in de systematiek.

Opnieuw onderzoeken van *C. subsulcatus* en *C. sulcatus*.

Het typemateriaal heeft aanvullende informatie en verschillen aan het licht gebracht in vergelijking met de originele beschrijving van Nierstrasz (1905) en de nieuwe beschrijving van Kaas & Van Belle (1985). Beide soorten zouden als holobranchiaal moeten worden beschreven omdat de kieuwen

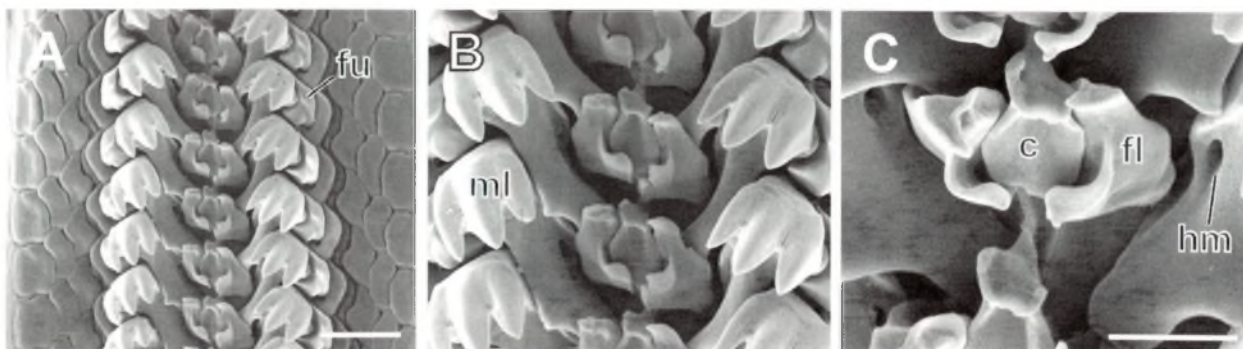


Fig. 5. *Callochiton schilfi* sp. nov. SEM of radula of holotype at increasing magnification (A-C), scale bars 50 µm in A, 20 µm in C. Key: c - central tooth; fl - first lateral tooth; fu - first uncinial tooth, ml - main lateral tooth; hm - hole at base of main lateral tooth.

Fig. 5. *Callochiton schilfi* sp. nov. SEM van radula van holotype bij toenemende vergroting (A-C), maatbalk 50 µm bij A, 20 µm bij C. Sleutel: c - centrale tand; fl - eerste laterale tand; fu - eerste marginale tand, ml - tweede laterale tand, hm - gat aan de basis van de tweede laterale tand.

Re-examination of *C. subsulcatus* and *C. sulcatus*. - The type material revealed additional information and differences with respect to the original description by Nierstrasz (1905) and the re-description by Kaas & Van Belle (1985). Both species should be termed holobranchial as the gills nearly reach the head. In *C. subsulcatus* the shell eyes are hardly visible instead of "relatively easily perceptible" (Kaas & Van Belle). The tegmentum granulation is finer than characterized by Kaas and Van Belle ("coarse granules"). There appear to be two slits in the intermediate valves, as the articulamentum clearly shows two slit rays, and in the mantle a part of the articulamentum is discernible which could belong to a tooth.

In *C. sulcatus* slit rays are present in all valves.

The measurements are 5.6 mm (Nierstrasz: 6.0 mm; Kaas & Van Belle: 6.3 mm) for *C. subsulcatus*, and 10.5 mm (Nierstrasz: Kaas & Van Belle: both 12.0 mm) for *C. sulcatus*.

Remarks. - *Callochiton schilfi* sp. nov. shows closest resemblance to *C. sulcatus* and *C. subsulcatus*. From *C. sulcatus* it differs by its smaller size. Also, the longitudinal grooves in *C. schilfi* do not reach the lateral areas, whereas in *C. sulcatus* these grooves sit along the anterior edge of the lateral areas. The sulci of *C. schilfi* are deeper and broader, the apex of the intermediate valves is more protruding. The tegmentum shows clearly visible black shell eyes, these are only visible in *C. sulcatus* at high magnification. The apophyses are connected by a shallow depressed lamina in *C. sulcatus*, but V-shaped in *C. schilfi*. The colour in *C. schilfi* is of a coralline red tending to brown, in contrast to pale red to beige with a hue of yellow in *C. sulcatus*. The habitat of *C. sulcatus* differs strongly from that of *C. schilfi* which seems to prefer coralline grit, whereas the former was collected from muddy bottom at 22 meters depth.

C. schilfi differs from *C. subsulcatus* in the numerous longitudinal lirae in the central areas, the more beaked apex, the easily visible black shell eyes, the colour, the higher number and more closely arranged sulci, and in the unsculptured ventral girdle scales and in its higher dorsal elevation.

DISCUSSION

Bullock & Harper (1994) reported a specimen of *C. sulcatus* from the waters around Hong Kong. This identification seems doubtful as the specimen differs in several characters from those of the lectotype of *C. sulcatus*, the only hitherto known specimen of that species. According to Bullock & Harper (1994), the shell eyes are clearly visible at low magnification, the longitudinally arranged sulci reach the anterior margin of the valve, the jugal sinus is very shallow and slit rays are present in the intermediate valves only. At the first glance the latter character seems to correspond with *C. sulcatus*. However, Kaas & Van Belle (1985) are in error when stating that "slit rays are present in intermediate valves only" in the latter species. We can confirm their presence in all valves as given in the original description by Nierstrasz (1905). The Hong Kong specimen resembles *C. schilfi* in several ways, but we

bijna tot aan de kop reiken. Bij *C. subsulcatus* zijn de schelpogen nauwelijks te zien in plaats van "relatief eenvoudig te onderscheiden" (Kaas & Van Belle). De korreling van het tegmentum is fijner dan getypeerd door Kaas and Van Belle ("grove korrels"). Er blijken twee inkepingen aanwezig te zijn in de middenschelpstukken, aangezien het articulamentum duidelijk twee incisiestralen laat zien en in de mantel een deel van het articulamentum is te onderscheiden dat deel zou kunnen uitmaken van een insertieplaat. Bij *C. sulcatus* zijn incisiestralen aanwezig in elk van de acht schelpstukken.

De afmetingen zijn 5,6 mm (Nierstrasz: 6 mm; Kaas & Van Belle: 6,3 mm) voor *C. subsulcatus*, en 10,5 mm (Nierstrasz; Kaas & Van Belle: beiden 12 mm) voor *C. sulcatus*.

Opmerkingen. - *Callochiton schilfi* sp. nov. lijkt het meest op *C. sulcatus* en *C. subsulcatus*. Van *C. sulcatus* verschilt hij door zijn kleinere afmeting. Daarnaast reiken de overlangse groeven bij *C. schilfi* niet tot aan de laterale velden, terwijl deze groeven bij *C. sulcatus* reiken tot aan de voorrand van de laterale velden. De groeven van *C. schilfi* zijn dieper en breder, de apex van de middenschelpstukken steekt meer uit. Op het tegmentum zijn duidelijk de zwarte schelpogen te zien; bij *C. sulcatus* zijn deze alleen bij sterke vergroting waar te nemen. De apofysen zijn verbonden door een ondiep, ingedrukt blad bij *C. sulcatus*, maar V-vormig bij *C. schilfi*. De kleur van *C. schilfi* is koraalrood neigend naar bruin, in contrast met het lichtrode tot beige met een geelzweem bij *C. sulcatus*. Het habitat van *C. sulcatus* verschilt sterk van dat van *C. schilfi* die een voorkeur lijkt te hebben voor koraalgruis, terwijl de eerstgenoemde verzameld is op een modderige bodem op 22 meter diepte.

C. schilfi verschilt van *C. subsulcatus* door de talrijke overlangse lirae op de centrale velden, de meer bekvormige apex, de duidelijk zichtbare zwarte schelpogen, de kleur, het grotere aantal groeven die dichter bij elkaar staan, het feit dat de ventrale gordelschubben geen sculptuur hebben en door een grotere dorsale verhevenheid.

BESPREKING

Bullock & Harper (1994) rapporteerden over een exemplaar van *C. sulcatus* van de wateren rond Hong Kong. Deze determinatie lijkt twijfelachtig aangezien het exemplaar op grond van verschillende kenmerken verschilt van het lectotype van *C. sulcatus*, het enige tot dan toe bekende exemplaar van die soort. Volgens Bullock & Harper (1994), zijn de schelpogen duidelijk zichtbaar bij kleine vergroting, lopen de overlans geordende sulci tot aan de voorkant van het schelpstuk, is de jugale sinus zeer ondiep en zijn incisiestralen alleen aanwezig bij de middenschelpstukken (II-VII). Op het eerste gezicht lijken de laatste kenmerken overeen te komen met *C. sulcatus*. Kaas & Van Belle (1985) hebben echter ten onrechte gesteld dat bij deze laatste soort "incisiestralen alleen aanwezig zijn in de middenschelpstukken". We kunnen bevestigen dat deze voorkomen in alle schelpstukken conform de

TABLE 1

	<i>Callochiton schilfi</i>	<i>Callochiton subsulcatus</i>	<i>Callochiton sulcatus</i>
type locality	Indonesia: Bali: Kuta Bay, half way between Kuta and the Ngurah Rai Airport, (8°44'S 115°09'E) 2-3 m depth	Indonesia: Sunda Islands: S of Saleyer, bank between islands Bahuluwang and Tambolongan (approximately 7°0'S 120°34'5"E), 8-10 m depth	Indonesia: E coast of Sula Besi: Sanana bay (2°6'S 126°5'E), 22 m depth
habitat	on pieces of dead coral encrusted by coralline algae	dredged together with dead coral, <i>Halimeda</i> , <i>Lithothamnion</i>	muddy bottom on reef
colour	coralline red to light brown	yellowish-red	"reddish-brown" (pale red with a yellowish hue), jugal areas yellowish
size	4.8 - 8.8 mm	5.6 mm	10.5 mm
black ocelli	visible at low magnification, but inconspicuous	visible at magnification only	very hardly visible at high magnification only
arrangement of sulci (valve VI)	4-5 clearly visible, deep, broad and long sulci, anterior margin inwardly directed, anterior one reaches the anterior margin, posterior one close to the jugum	3 small and deep, but hardly visible sulci, do not touch the anterior margin	5-6 shallow sulci, along the diagonal ridge
tegumentum-sculpture	round minute granules, aesthete channels visible, shining through	growth lines in lateral area all over granulated	appears smooth (microgranulated), aesthete channels visible shining through
apex of intermediate valves	protruding	prominent	protruding
lateral area	elevated and clearly distinct by different sculpture	raised	raised
dorsal elevation (valve II)	approximately 0.56	approximately 0.36	approximately 0.44
profile of intermediate valves	carinated	back more or less rounded	subcarinated
shape of tail valve	semicircular	semicircular	more than semicircular (trapezoid)
position of mucro	somewhat anteriorly, not elevated	in the anterior third, forwardly directed, not swollen	nearly central, slightly elevated, forwardly directed
postmucronal slope	straight to convex	straight	convex
colour of articulamentum	translucent white	porcelainic white with a pinkish hue in centre	translucent white
slit formula	13 / 1 / 12	13 (head valve lost) / may be 2 / approximately 17	13 (head valve lost) / 1 (2 on left side of valve II) / 13
slit rays	present in all valves	present in intermediate valves only	present in all valves
ringshaft needles	present	absent	absent
length of dorsal girdle spicules	47-203 µm	85-180 µm	120-275 µm
arrangement of gills	16 right / 15 left, abanal and holobranchial	approximately 20 on both sides, abanal and holobranchial	23 on both sides, abanal and holobranchial
radula	central tooth short and tulip shaped, major lateral with a tricuspided head	unknown	unknown

Table 1. Comparison of characters of *Callochiton schilfi* sp. nov., *Callochiton subsulcatus* Kaas & van Belle, 1985, and *Callochiton sulcatus* Nierstrasz, 1905.

TABEL 1

	<i>Callochiton schilfi</i>	<i>Callochiton subsulcatus</i>	<i>Callochiton sulcatus</i>
type locatie	Indonesië: Bali: Kutabaai, halfweg tussen Kuta en het Ngurah Rai vliegveld, (8°44'ZB 115°09'OL), 2-3 m diepte	Indonesië: Soenda-eilanden: Z. van Saleyer, bank tussen eilanden Bahuluwang en Tambolongan (ongeveer 7°0'ZB 120°34'5"OL), 8-10 m diepte	Indonesië: oostkust van Sula Besi: Sananabaai (2°6'ZB 126°5'OL), 22 m diepte
habitat	op stukken dood koraal bedekt met koralijne algen	gedregd samen met dood koraal, <i>Halimeda</i> , <i>Lithothamnion</i>	slikbodem op rif
kleur	koraalrood tot lichtbruin	geelachtig rood	"geelachtig bruin" (bleek rood met geelzweem), jugaalveld gelig
afmeting	4,8 - 8,8 mm	5,6 mm	10,5 mm
zwarte ocelli	zichtbaar bij geringe vergroting, maar onopvallend	alleen zichtbaar bij vergroting	zeer moeilijk zichtbaar, alleen bij sterke vergroting
ligging van sulci (schelpstuk VI)	4-5 duidelijk zichtbaar, diepe, brede en lange sulci, naar binnen gericht, voorste reikt tot de voorrand, achterste tot dicht bij het jugum	3 kleine en diepe, maar nauwelijks zichtbare sulci, reiken niet tot de voorrand	5-6 ondiepe sulci, langs de diagonale richel
sculptuur van tegmentum	ronde kleine korreltjes, aestheetkanaaltjes zichtbaar, schijnen door	groeilijnen in laterale veld helemaal gekorrelt	ziet er glad uit (microkorrelig), aestheetkanaaltjes zichtbaar, schijnen door
apex van middenschelpstukken	steekt uit	prominent	steekt uit
laterale veld	verheven en zeer duidelijk door verschillende sculptuur	verheven	verheven
dorsale hoogte (schelpstuk II)	ongeveer 0.56	ongeveer 0.36	ongeveer 0.44
profiel van middenschelpstukken	gekiëld	rug min of meer gerond	enigszins gekiëld
vorm van eindschelpstuk	halfcirkelvormig	halfcirkelvormig	meer dan halfcirkelvormig (trapezoidaal)
plaats van mucro	enigszins naar voren, niet verheven	in het voorste derde deel, naar voren gericht, niet gezwollen	bijna centraal, weinig verheven, naar voren gericht
postmucronale helling	recht tot convex	recht	convex
kleur van articulamentum	doorschijnend wit	porceleinwit met een roze-achtige kleuring in het midden	doorschijnend wit
inkepingsformule	13/ 1 /12	13 (schelpstuk I verloren) / wellicht 2 / ongeveer 17	13 schelpstuk I verloren) / 1 (2 aan linkerzijde schelpstuk II) /13
incisiestralen	aanwezig bij alle schelpstukken	alleen bij middenschelpstukken	aanwezig bij alle schelpstukken
in schacht gestoken naalden	aanwezig	afwezig	afwezig
lengte van gordelnaalden	47-203 µm	85-180 µm	120-275 µm
ligging van kieuwen	16 rechts / 15 links, abanaal en holobranchiaal	ongeveer 20 aan beide zijden, abanaal en holobranchiaal	23 aan beide zijden, abanaal en holobranchiaal
radula	middentand kort en tulpvormig, grootste laterale met driepuntig kap	onbekend	onbekend

Tabel 1. Vergelijking van de kenmerken van *Callochiton schilfi* sp. nov., *Callochiton subsulcatus* Kaas & Van Belle, 1985, en *Callochiton sulcatus* Nierstrasz, 1905.

were not able to examine it as it has not been deposited in any of the three museums specified in Bullock & Harper (1994). The *C. schilfi* paratype at BMNH originally was identified as *Callochiton sulcatus* by R. Winckworth and later as *Chiton barnardi* Ashby, 1931 by R.C. Bullock. The latter identification is surprising as the specimen shows all characteristics of the genus *Callochiton*.

originele beschrijving door Nierstrasz (1905). Het exemplaar uit Hong Kong lijkt in verschillende opzichten sterk op *C. schilfi*, maar we waren niet in staat het te bestuderen omdat het niet is ondergebracht in één van de drie musea die in Bullock & Harper (1994) worden genoemd. Het paratype van *C. schilfi* in BMNH werd oorspronkelijk gedetermineerd als *Callochiton sulcatus* door R. Winckworth en later als *Chiton barnardi* Ashby, 1931 door R.C. Bullock. Deze laatste determinatie is verrassend aangezien het exemplaar alle kenmerken van het genus *Callochiton* vertoont.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank M. Spies (Munich) for editing the English text and other helpful comments. We are grateful to R.G. Moolenbeek (ZMA) for lending material, and to J. Pickering and K. Way (both BMNH) for the loan of material and their assistance during the first author's stay at BMNH. Thanks to an anonymous reviewer for useful comments.

DANKBETUIGINGEN

We bedanken M. Spies (München) voor het redigeren van de Engelse tekst en andere bruikbare opmerkingen. We zijn R.G. Moolenbeek (ZMA) dankbaar voor het lenen van materiaal, en J. Pickering en K. Way (beiden BMNH) voor het lenen van materiaal en hun assistentie tijdens het verblijf van de eerste auteur in het BMNH. Dank ook aan een onbekende reviewer voor het nuttige commentaar.

REFERENCES

LITERATUUR

- BULLOCK, R.C. & HARPER, K.D., 1994. The Polyplacophora of Cape D' Aguilar, Hong Kong. — Proceedings of the third international workshop on the malacofauna of Hong Kong and Southern China: 3-54.
- KAAS, P. & BELLE, R.A. VAN, 1985. Monograph of living chitons. (Mollusca: Polyplacophora) 2. Suborder Ischnochitonina, Ischnochitonidae: Schizoplacinae, Callochitoninae & Lepidochitoninae. 1-198 (E.J. Brill/ W. Backhuys, Leiden).
- NIERSTRASZ, H. F., 1905. Die Chitonen der Siboga-Expedition. — Siboga Expeditie 48: 1-114, pls 1-8.

Description of *Pyrene morrisoni* sp. nov.: a bulliform dove shell (Mollusca: Columbellidae) from northern Australia

Beschrijving van *Pyrene morrisoni* sp. nov.: een bulla-vormige duifschelp (Mollusca: Columbellidae) van noordelijk Australië

Richard C. WILLAN

Museum & Art Gallery of the Northern Territory,
GPO Box 4646 Darwin, Northern Territory, Australia
e-mail: richard.willan@nt.gov.au

Key Words: Gastropoda, Columbellidae, *Pyrene*, new species

SUMMARY SAMENVATTING

Pyrene morrisoni sp. nov. is described on the basis of 12 shells from the Arafura Sea, northern Australia. Its bulliform shape and colouration render it distinctive within the Columbellidae. Its protoconch is few-whorled which, under the present hypothesis of larval development in the Columbellidae, infers direct (nonplanktonic) development. *P. morrisoni* is closest conchologically to *P. punctata* (Bruguière, 1789) and, although it occurs within the distribution range of *P. punctata*, sympatry has not been demonstrated. *P. opulens* Woolacott, 1957 is newly synonymised with *P. flava* (Bruguière, 1789).

Pyrene morrisoni sp. nov. wordt beschreven aan de hand van 12 schelpen van de Arafura Zee, noord Australië. De bulla-vorm en kleuring plaatsen hem duidelijk in de Columbellidae. De protoconch heeft weinig windingen hetgeen, binnen de huidige hypothese van larvale ontwikkeling in de Columbellidae, directe (niet planktonische) ontwikkeling impliceert. *P. morrisoni* lijkt conchologisch het meest op *P. punctata* (Bruguière, 1789) en, hoewel hij voorkomt binnen het verspreidingsgebied van *P. punctata*, is sympatrisch voorkomen niet aangetoond. *P. opulens* Woolacott, 1957 wordt hier als nieuw synoniem van *P. flava* (Bruguière, 1789) opgevoerd.

INTRODUCTION INLEIDING

Shells belonging to members of the family Columbellidae are small to medium-sized, fusiform to biconic in shape, thick-shelled, with a short anterior canal and narrow aperture, the outer lip is often denticulate internally and the inner (columellar) lip is often plicate (Cernohorsky 1972, Boss 1982, Wilson 1998). Actually, columbellid shells are exceedingly diverse from high-spined and acute, to low-spined and cone-shaped (coniform) or even canoe-shaped (bulliform) so that the family cannot be defined on shell shape or sculpture alone. However all columbellids possess a three-toothed (rachiglossate) radula with a distinctive shape; the central tooth (rachidian) is a flat, thin, subrectangular plate without any denticles and the laterals are sickle-shaped with two distinct axes, essentially at right angles to each other, and the apex is bicuspidate or tricuspidate (Radwin 1977). Anatomically the Columbellidae is distinguished from the closest muricoidean family, the Buccinidae, by the lack of a stomach caecum and, in males of some species, by the presence of a pouch for the penis in the roof of the mantle cavity (Boss 1982, Wilson 1998). Columbellids are carnivorous or, rarely, herbivorous (Boss 1982, deMaintenon 1999). The family is estimated to contain four hundred Recent species (J.D. Taylor et al. 1980), with the greatest diversity in shallow, tropical waters.

Schelpen van de soorten van de familie Columbellidae zijn klein tot middelmatig groot, biconisch tot spoelvormig, dikwandig, met een kort voorste kanaal en een smalle mondopening; de buitenlip is vaak getand aan de binnenzijde en de binnenlip (columellaire lip) is vaak geplooid (Cernohorsky 1972, Boss 1982, Wilson 1998). Eigenlijk zijn columbellide schelpen buitengewoon divers van zeer hoogtoppig en spits tot laagtoppig en kegelvormig (coniform) of zelfs kanovormig (bulla-vormig) zodat de familie niet afgebakend kan worden op basis van de schelpvorm of de sculptuur alleen. Maar alle columbelliden hebben een drietandige (rachiglossate) radula met een kenmerkende vorm; de centrale tand (rachistand) is een platte, dunne, bijna rechthoekige plaat zonder tandjes en de laterale tanden zijn sikkelvormig met twee duidelijke assen, die in wezen een rechte hoek met elkaar maken, en het uiteinde heeft twee of drie tandjes (Radwin 1977). Anatomisch worden de Columbellidae onderscheiden van de dichtstbijzijnde muricoide familie, de Buccinidae, door het gemis van een blinde darm aan de maag en bij de mannetjes van enkele soorten, door de aanwezigheid van een huidplooi voor de penis in het dak van de mantelholte (Boss 1982, Wilson 1998). Columbellidae zijn carnivoren of, zelden, herbivoren (Boss 1982, deMaintenon 1999). De familie omvat naar schatting vierhonderd Recente soorten (J.D. Taylor et al. 1980), met de grootste diversiteit in ondiepe, tropische wateren.

The ability to consume plant matter as part of the normal diet (herbivory) is most peculiar in the otherwise carnivorous higher neogastropods; here herbivory necessitates enormous changes in the digestive system. Herbivory has been discovered only in the Columbelloidea and Nassariidae, and this type of diet has already been documented for one Australian columbellid, *Euplica bidentata* (Menke, 1843) (Nielson & Lethbridge 1989), although this species is not exclusively herbivorous. DeMaintenon (1999) has recently published a phylogeny of the Columbelloidea in which she concludes herbivory probably evolved, independently, in three major lineages (clades) of columbellids.

In Australia, thirteen genera and at least 64 species of the Columbelloidea are currently known (Wilson 1994, 1998). A distinctive new species originating from a coral reef system in the Arafura Sea off the northern coast was recently brought to my attention by Mr. Jon Singleton. It apparently belongs to the genus *Pyrene* sensu deMaintenon (1999), but its bulliform shape is unlike any of the other three species currently included in that genus.

ABBREVIATIONS

AMS	Australian Museum, Sydney, Australia
HM	Private collection of Hugh Morrison, Perth, Australia
NTM	Museum & Art Gallery of the Northern Territory, Darwin, Australia
TW	Private collection of Thora Whitehead, Brisbane, Australia
WAM	Western Australian Museum, Perth, Australia

SYSTEMATIC PART

Genus *Pyrene* Röding, 1798. Type species, by original designation, *Pyrene rhombiferum* Röding, 1798 (= *Buccinum punctatum* Bruguière, 1789).

Pyrene morrisoni sp. nov.

(Figs. 1-4)

Description. Shell to 17.6 mm in height and 10.5 mm maximum width (Table 1). Shell moderately heavy, biconic, canoe-shaped (bulliform), with maximum width at shoulder (i.e., at the upper third of the shell's length) and nearly parallel sides. Protoconch I (intact only in paratypes 1, 2 and 5; presumably naturally decollate), 0.5 mm maximum width, tall, conical, 2 to 2½ whorls, thin, smooth, flat-sided, with moderately impressed suture. Protoconch II absent. Spire exceedingly low, domed to nearly flat, consisting of 7½ whorls; uppermost 2¼ teleoconch whorls tall, with a strong, rounded, smooth (never nodulose), subsutural cord producing a terraced profile; remaining 5 whorls rounded at the shoulder, not corded, with regular yet very weak axial ribs, straight-sided, tapering below abapical third, profile of these

Het vermogen om plantaardig materiaal te eten als onderdeel van het normale diëet (herbivoor) is hoogst opmerkelijk bij deze normaal gesproken carnivore hogere neogastropoden; het herbivore gedrag maakt enorme veranderingen in het spijsverteringssysteem noodzakelijk. Herbivore gedrag is alleen ontdekt binnen de Columbelloidea en Nassariidae, en deze vorm van diëet is al vastgelegd voor een Australische columbellide, *Euplica bidentata* (Menke, 1843) (Nielson & Lethbridge 1989), hoewel deze soort niet exclusief herbivoor is. DeMaintenon (1999) heeft recent een fylogenie van de Columbelloidea gepubliceerd waarin zij concludeert dat herbivoor gedrag waarschijnlijk, onafhankelijk van elkaar, in drie belangrijke afstammingslijnen (z.g. clades) van columbelliden is ontstaan.

In Australië zijn op dit moment 13 genera en op zijn minst 64 soorten behorende tot de Columbelloidea (Wilson 1994, 1998). Een aparte nieuwe soort afkomstig van een koraalrif systeem in de Arafura Zee buiten de noordkust werd onlangs onder mijn aandacht gebracht door de heer Jon Singleton. De soort behoort kennelijk tot het genus *Pyrene* sensu deMaintenon (1999), maar de bulla-vorm is anders dan een van de andere drie soorten die momenteel in dat genus geplaatst worden.

AFKORTINGEN

AMS	Australian Museum, Sydney, Australië
HM	Privécollectie van Hugh Morrison, Perth, Australië
NTM	Museum & Art Gallery of the Northern Territory, Darwin, Australië
TW	Privécollectie van Thora Whitehead, Brisbane, Australië
WAM	Western Australian Museum, Perth, Australië

SYSTEMATISCH DEEL

Genus *Pyrene* Röding, 1798. Typesoort, door originele aanwijzing, *Pyrene rhombiferum* Röding, 1798 (= *Buccinum punctatum* Bruguière, 1789).

Beschrijving. Schelp tot 17.6 mm in hoogte en 10.5 mm maximum breedte (Tabel 1). Schelp matig zwaar, biconisch, kanovormig (bulla-vormig), met de maximale breedte bij de schouder (d.i. aan het bovenste derde deel van de lengte van de schelp) en bijna parallelle zijden. Protoconch I (slechts bij paratypen 1, 2 en 5 intact; breekt waarschijnlijk op natuurlijke wijze af), 0.5 mm maximale breedte, lang, conisch, 2 tot 2¼ windingen, dun, glad, vlakke zijden, met middelmatig ingedrukte sutuur. Protoconch II afwezig. Top buitengewoon laag, een bijna platte koepel, met 7½ windingen; de bovenste 2¼ teleoconchwindingen hoog, met een sterk, afgerond, glad (nooit met knobbelletjes) subsuturaal koord dat een getrap profiel tot gevolg heeft; overige 5 windingen afgerond aan de schouder, zonder koord, met regelmatige maar zeer zwakke

whorls is a low dome to completely flat. Suture even on all upper whorls, somewhat uneven on body whorl, never canaliculate. Body whorl glossy under a thin brown periostracum, middle and adapical thirds completely smooth, abapical third with 7-9, broad spiral cords, those on shell flattened, those on fasciole stronger and weakly rounded. Adapical section of outer lip extended, reaching level with protoconch in height (actually exceeding apex of protoconch in specimens with decollated protoconchs such as paratype 3), resulting in a markedly bulliform profile overall with aperture equal in length to shell height. Aperture long and narrow, Outer lip with thickening (labial varix) behind outer lip; lacking posterior (= anal) sinus; margin straight with moderate abapical flaring; exterior with 6-8, weak spiral ridges on middle and abapical section of labial varix; interior with 8-10 lirae on mid- and abapical section. Adapical margin of aperture rapidly ascending and extending obliquely across the penultimate whorl to reach suture of whorl above. Siphonal notch deep. Columella weakly sinuous, with maximum concavity below middle; with secondary callus throughout its length (conspicuous in holotype and paratypes 4 and 5, but absent in remaining paratypes) which is considerably thickened throughout the straight parietal half where 4-6 very weak denticles are present.

Colour: Protoconch and first 2¼ (tabulate) teleoconch whorls uniformly vivid rose pink. Remaining teleoconch whorls pale cream to lilac with rich chestnut axial flames, either many and thick (as in holotype and paratypes 3-5) or few and thin (as in paratypes 1 and 2). Flames generally broadest immediately above margin of siphonal canal. Spire whorls pale lilac-brown with axial flames coalescing to produce a tessellated effect when they are strongly developed. Interior of outer lip uniform lilac-purple, becoming to pale pink deep within the throat. Columella lilac-purple like outer lip, palest (almost white) on concave middle section.

Animal unknown.

Holotype. - NTM P16900, height 16.8 mm, width 9.7 mm, collected live, 12 metres depth, "Money Shoal", Arafura Sea, 70.38 km NNE. of Cape Croker, Croker Island, Arnhem Land, Northern Territory, Australia (10°20.32'S, 132°45.16'E), H. Morrison, October 2000.

Paratypes. 11 specimens, collected with the holotype, in 12-14 metres depth (data relating to paratypes are summarised in Table 1).

Distribution. Arafura Sea, north of Arnhem Land, northern Australia. Not known beyond the type locality.

axiale ribben, met rechte zijden, taps toelopend onder het abapicale derde deel, het profiel van deze windingen is een lage koepel tot geheel plat. Sutura gelijkmatig op alle topwindingen, ietwat ongelijkmatig aan de lichaamswinding, nooit kanaalvormig. Lichaamswinding glanzend onder een dun bruin periostracum, middelste en adapicale derde delen geheel glad, abapicale derde deel met 7-9 brede spiraalkoorden, die op de schelp afgevlakt, die op de fasciole sterker en licht afgerond. Adapicale deel van de buitenlip verlengd, tot op gelijke hoogte met de protoconch (eigenlijk er bovenuit stekend bij de exemplaren met afgebroken protoconch zoals paratype 3), hetgeen een opmerkelijk algemeen bulla-vormig profiel oplevert waarbij de apertura even lang is als de schelp. Mondopening lang en smal. Buitenlip met verdikking (labiale varix) erachter; geen achterste (= anale) sinus; rand recht met matige abapicale uitbreiding; buitenzijde met 6-8, zwakke spirale richels op middelste en abapicale deel van de labiale varix; binnenzijde met 8-10 koordjes op midden en abapicale deel daarvan. Adapicale rand van de apertura steil olopend en in een rechte hoek over de op een na laatste winding buigend naar de sutuur van de winding daarvoor. Sifonale deuk diep. Columella zwak gegolfd, met maximale bolling onder het midden; met een secundair callus over de gehele lengte (opvallend bij het holotype en paratypen 4 en 5, maar afwezig bij de overige paratypen) met een behoorlijke verdikking over de rechte pariëtale helft waar zich 4-6 zeer zwakke tandjes bevinden.

Kleur: Protoconch en eerste 2¼ (getrapte) teleoconchwindingen egaal levendig dieproze. Overige teleoconchwindingen bleek crème tot lila met warme kastanjebruine axiale vlamtekening, hetzij veel en breed (zoals bij het holotype en de paratypen 3-5) hetzij weinig en smal (zoals bij paratypen 1 en 2). Vlamtekening over het algemeen het breedst onmiddellijk boven de rand van het sifokanaal. Topwindingen bleek lilabruin met axiale vlammen, die bij samenvallen een mozaiekachtig effect geven wanneer ze sterk ontwikkeld zijn. Binnenzijde buitenlip effen lilapurper, overgaand naar bleek rose diep in de mondopening. Columella lilapurper zoals de buitenlip, het bleekst (bijna wit) op het concave middelste deel.

Dier onbekend.

Holotype. - NTM P16900, hoogte 16,8 mm, breedte 9,7 mm, levend verzameld, 12 meter diep, "Money Shoal", Arafura Zee, 70,38 km NNO van Cape Croker, Croker Island, Arnhem Land, Northern Territory, Australië (10°20.32'ZB, 132°45.16'OL), H. Morrison, oktober 2000.

Paratypen. 11 exemplaren, verzameld met het holotype, op 12-14 meter diepte (gegevens met betrekking tot de paratypen zijn samengevat in Tabel 1).

Verspreiding. Arafura Sea, ten noorden van Arnhem Land, Noord-Australië. Niet bekend buiten de typelocatie.

TABLE 1 - TABEL 1

Status	Location and registration number	Length (mm)	Maximum width (mm)	Growth Stage	Condition when collected
Status	Locatie en registratienummer	Lengte (mm)	Maximum breedte (mm)	Groei stadium	Conditie bij het verzamelen
Holotype	NTM P16900	16.8	9.7	Adult / Volwassen	Live / Levend
Paratype 1	WAM S12923	16.2	9.4	Adult / Volwassen	Live / Levend
Paratype 2	NTM P16901	16.4	10.1	Adult / Volwassen	Live / Levend
Paratype 3	TW	17.6	10.1	Adult / Volwassen	Live / Levend
Paratype 4	HM	17.4	9.9	Adult / Volwassen	Live / Levend
Paratype 5	HM	15.9	9.2	Adult / Volwassen	Live / Levend
Paratype 6	NTM P16901	17.0	10.5	Adult / Volwassen	Live / Levend
Paratype 7	NTM P16901	16.9	9.3	Adult / Volwassen	Dead / Dood
Paratype 8	NTM P16901	16.7	8.2	Adult / Volwassen	Dead / Dood
Paratype 9	NTM P16901	14.3	8.3	Adult / Volwassen	Dead / Dood
Paratype 10	NTM P16901	14.5	8.3	Adult / Volwassen	Dead / Dood
Paratype 11	NTM P16901	15.2	7.6	Subadult / Halfvolwassen	Dead / Dood

Table 1. Summary data relating to type material of *Pyrene morrisoni* sp. nov.Tabel 1. Overzicht van gegevens met betrekking tot het typemateriaal van *Pyrene morrisoni* sp. nov.

Habitat and biology. - All the specimens of *Pyrene morrisoni* were collected on fine clean sand under dead coral slabs towards the lower section of the outer reef slope. Its depth range extends from 12 to 14 metres (H. Morrison pers. comm.).

Discussion. - *Pyrene morrisoni* is immediately recognisable by its bulliform shape resulting from the expanded adapical portion of the outer lip, flattened spire, pattern of rich chestnut brown axial lines, and lilac-purple aperture. The shape of the shell is convergent with that of narrow-mouthed *Bulla* spp. (Bullidae) or *Cylichna* spp. (Cylichnidae). The high, tabulate early teleoconch whorls impart a profile resembling a miniature *Kapala kengrahama* Ponder, 1982 (Buccinidae). The dome-shaped spire is analogous to that of *Imbricaria conovula* (Quoy & Gaimard, 1833) (Mitridae). *Persicula* spp. (Cystiscidae) or *Oliva porphyria* (Linnaeus, 1758) (Olividae).

As noted in the description above, the extent of axial patterning is the most variable intraspecific character of *Pyrene morrisoni*. Nine of the 12 type specimens (i.e., holotype plus paratypes 4-7, 9-11) have broad axial flames whereas the remaining three paratypes have narrow flames, but these differences are only relative and unquestionably both extremes would be completely connected by intergrades. The rich chestnut brown flames on the exterior and lilac-purple aperture rapidly fade in dead shells (paratypes 7-11) to dull orange and white respectively. However the pattern of axial flames is still plainly visible in even the most worn shells (paratypes 10 and 11) that have lost their periostracum and gloss. Interestingly, the rose pink pigmentation on the protoconch and early (tabulate) spire whorls is still retained in these very worn shells.

Habitat en biologie. - Alle exemplaren van *Pyrene morrisoni* werden verzameld op fijn schoon zand onder dode koraalplaten aan het lagere deel van de helling van het buitenrif. De soort komt voor op een diepte van 12 tot 14 meter (H. Morrison pers. comm.).

Bespreking. - *Pyrene morrisoni* kan onmiddellijk herkend worden aan zijn bulla-vorm die het resultaat is van het gezwollen adapicale deel van de buitenlip, afgevlakte top, kleurpatroon van warme kastanjebruine axiale lijnen en lilapurperen mondopening. De vorm van de schelp convergeert met die van de smalmondige *Bulla* spp. (Bullidae) of *Cylichna* spp. (Cylichnidae). De hoge, getrapte eerste teleoconchwindingen geven hem een profiel dat lijkt op een miniatuur *Kapala kengrahama* Ponder, 1982 (Buccinidae). De koepelvormige top komt overeen met die van *Imbricaria conovula* (Quoy & Gaimard, 1833) (Mitridae), *Persicula* spp. (Cystiscidae) of *Oliva porphyria* (Linnaeus, 1758) (Olividae).

Zoals aangegeven in de voorgaande beschrijving, is het axiale kleurpatroon het meest variabele intraspecificke kenmerk van *Pyrene morrisoni*. Negen van de 12 type-exemplaren (d.i. holotype plus paratypes 4-7, 9-11) hebben brede axiale vlammen terwijl de overige drie paratypes smalle vlammen hebben, maar deze verschillen zijn slechts relatief en zonder twijfel kunnen deze extremen geheel door tussenvormen met elkaar verbonden worden. De warme kastanjebruine vlammen aan de buitenzijde en lilapurperen mondopening vervagen snel bij dode schelpen (paratypes 7-11) tot respectievelijk een dof oranje en wit. Maar het patroon van axiale vlammen is nog duidelijk zichtbaar bij zelfs de meest afgesleten schelpen (paratypes 10 en 11) die hun periostracum en glans verloren hebben. Opmerkelijk is dat de sterke rose kleur van de protoconch en vroege (getrapte) topwindingen behouden is bij deze sterk afgesleten schelpen.

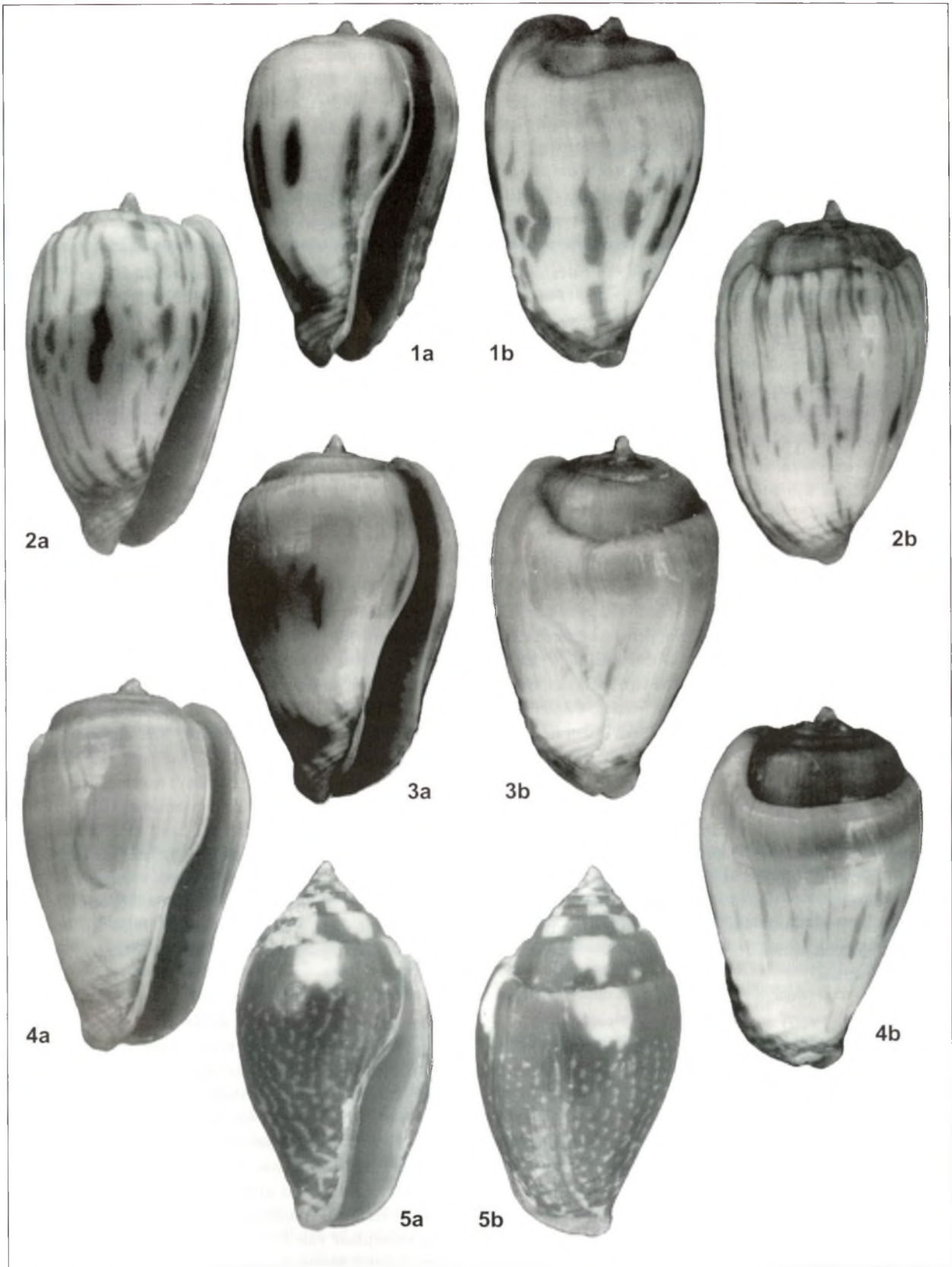


PLATE 1

Figs 1-4. *Pyrene morrisoni* sp. nov.: figs 1a-b. Holotype NTM P16900, height 16.8 mm, "Money Shoal", Arnhem Land, Northern Territory, Australia; figs 2a-b. Paratype WAM S12923, height 16.2 mm; figs 3a-b. Paratype NTM P16901, height 16.4 mm; figs 4a-b. Paratype NTM P16901, height 17.0 mm; Figs 5a-b. *Pyrene punctata* (Bruguère, 1798) NTM P1811, height 19.6 mm, Port Essington, Cobourg Peninsula, Northern Territory, Australia.

Recently deMaintenon (1999) has split off several Indo-Pacific species previously classified in *Pyrene* (sensu Cernohorsky 1992, Wilson 1994) into other pyrenine genera, leaving only *P. punctata* (Bruguière, 1789) (the type species of *Pyrene*), *P. flava* (Bruguière, 1789) and *P. obscura* (Sowerby II, 1844) in *Pyrene* sensu stricto. "*P.*" *ocellata* (Link, 1807) was located in *Pictocolumbella*. "*P.*" *testudinaria* (Link, 1807) was located in *Pardalina*, a genus of the Columbelloidea. "*P.*" *scripta* (Lamarck, 1822), "*P.*" *bidentata* (Menke, 1834), "*P.*" *varians* (Sowerby I, 1832), "*P.*" *turturina* (Lamarck, 1822) and (by analogy) "*P.*" *deshayesii* (Crosse, 1859) and "*P.*" *amirantium* (E.A. Smith, 1844) were located in *Euplicia*. [This placement was already undertaken by Kay (1979), Rehder (1980) and Sleurs (1985).]

All the species of *Pyrene* sensu deMaintenon share the unique terraced upper teleoconch whorls (Radwin 1978) resulting from a strongly developed subsutural cord with each other and with *P. morrisoni*, so I have little doubt the anatomy of this new species will confirm this placement when animals are dissected.

Pyrene morrisoni is most similar to the common, widespread, tropical Indo-Pacific *P. punctata* (fig. 5) because of the bulbous shell shape, apertural shape and apertural colouration. I have been able to make a thorough comparison between these two species because the NTM holds 27 lots totalling 47 specimens of *P. punctata* originating from eastern Australia, northern Australia, New Caledonia, Solomon Islands, Vanuatu and the Timor Sea. Of the lots from northern Australia, two (P8645 and P 14276) originate from Arnhem Land (i.e., Nhulunbuy) to the southeast of the type locality of *P. morrisoni* and three lots (P1811, P7243 and P9026) originate from Arnhem Land (i.e., Maningrida), Melville Island and Cobourg Peninsula to the southwest of the type locality. In addition to these shells, *P. punctata* was recorded from the northern Territory by Cotton (1954: 26) and Blackburn (1970: species number 55, as *P. opulens*). Therefore these five lots and records demonstrate *P. punctata* is widespread across northern Australia.

Blackburn's (1970) use of the name *Pyrene opulens* Woolacott, 1957 deserves some comment. Woolacott (1957) described this species as very stout and banded, and compared it with the South African *P. filmerae* (Sowerby I, 1832) (now classified as a subspecies of *P. flava*, see Steyn & Luissi 1998), but not with *P. punctata*. The holotype of *P. opulens*, which is in AMS (registration number C.103284) and which I examined during this study, is a particularly large, squat, beach-worn specimen of *P. flava* from northern New South Wales, so I hereby synonymise *P. opulens* with *P. flava*. *P. opulens* is definitely not a synonym of *P. punctata*.

Pyrene punctata is coniform, rather than bulliform, in outline (its maximum width is attained at the central third of the shell's length) and, while populations of *P. punctata* in north-

Recentelijk heeft deMaintenon (1999) verschillende Indo-Pacifische soorten die eerst in *Pyrene* (sensu Cernohorsky 1992, Wilson 1994) geklassificeerd stonden, afgesplitst naar andere pyrenine genera en alleen *P. punctata* (Bruguière, 1789) (de typesoort van *Pyrene*), *P. flava* (Bruguière, 1789) en *P. obscura* (Sowerby II, 1844) in *Pyrene* sensu stricto gelaten. "*P.*" *ocellata* (Link, 1807) werd in *Pictocolumbella* geplaatst. "*P.*" *testudinaria* (Link, 1807) werd in *Pardalina*, een genus van de Columbelloidea geplaatst. "*P.*" *scripta* (Lamarck, 1822), "*P.*" *bidentata* (Menke, 1834), "*P.*" *varians* (Sowerby I, 1832), "*P.*" *turturina* (Lamarck, 1822) en (door analogie) "*P.*" *deshayesii* (Crosse, 1859) werden in *Euplicia* geplaatst. [Deze plaatsing was al gedaan door Kay (1979), Rehder (1980) en Sleurs (1985).]

Alle soorten van *Pyrene* sensu deMaintenon delen de unieke getrape bovenste teleoconchwindingen (Radwin 1978) die het gevolg zijn van een sterk ontwikkeld subsuturaal koord, met elkaar en met *P. morrisoni*, zodat ik weinig twijfel heb dat de anatomie van deze nieuwe soort deze plaatsing zal bevestigen als dieren worden onderzocht.

Pyrene morrisoni lijkt het meest op de algemene, wijdverspreide, tropisch Indo-Pacifische *P. punctata* (fig. 5) door de bolle schelpvorm en vorm en kleur van de apertura. Ik ben in staat geweest een grondige vergelijking tussen deze twee soorten te maken omdat het NTM 27 monsters met in totaal 47 exemplaren van *P. punctata* afkomstig van oostelijk Australië, noordelijk Australië, Nieuw-Caledonië, Salomonseilanden, Vanuatu en de Timorzee heeft. Van de monsters van noordelijk Australië zijn er twee (P8645 en P 14276) afkomstig van Arnhem Land (d.i. Nhulunbuy) ten zuidoosten van de typelocatie van *P. morrisoni* en drie monsters (P1811, P7243 en P9026) afkomstig van Arnhem Land (d.i. Maningrida), Melville Eiland en het Cobourg Schiereiland ten zuidwesten van de typelocatie. Naast deze schelpen is *P. punctata* gemeld van Northern Territory door Cotton (1954: 26) en Blackburn (1970: soort nummer 55 als *P. opulens*). Deze vijf monsters tonen aan dat *P. punctata* wijdverspreid is langs noordelijk Australië.

Blackburn's (1970) gebruik van de naam *Pyrene opulens* Woolacott, 1957 behoeft wat nader commentaar. Woolacott (1957) beschreef deze soort als zeer stevig en gebandeerd en vergeleek hem met de Zuid-Afrikaanse *P. filmerae* (Sowerby I, 1832) (nu ingedeeld als een ondersoort van *P. flava*, zie Steyn & Luissi 1998), maar niet met *P. punctata*. Het holotype van *P. opulens*, aanwezig in AMS (registratienummer C.103284) en door mij onderzocht in het kader van deze studie, is slechts een bijzonder groot, gedrongen, afgesleten strandexemplaar van *P. flava* van noordelijk New South Wales, zodat ik hierbij *P. opulens* synoniemiseer met *P. flava*. *P. opulens* is zeker geen synoniem van *P. punctata*.

Pyrene punctata is eerder conusvormig dan bulla-vormig in silhouet (de maximale breedte wordt bereikt op het centrale derde deel van de schelpenlengte) en, terwijl populaties van *P.*

ern Australia tend to have particularly low spires and broad shoulders, the spire is never as flatly convex, nor indeed entirely flat, as in *P. morrisoni*. The adapical section of the outer lip does sweep slightly upwards toward the spire over the final quarter whorl in *P. punctata*, but this is never as exaggerated as in *P. morrisoni*, so the termination of the outer lip never exceeds the penultimate whorl in *P. punctata* (termination on the penultimate whorl, or whorl above that, in *P. morrisoni*). The colouration of *P. punctata* is completely different to that of *P. morrisoni*. The protoconch is white in all specimens from northern Australia (although it is pink elsewhere, so this character might vary geographically within *P. punctata*). The background colour of *P. punctata* is white (NTM P13073 proves this beyond doubt) with dark chocolate or red-brown pigment in the shape of tents on their sides over all the exterior. These markings can be so extensive as to make the shell appear at first impression chocolate brown with white blotches, spots or zig-zag lines and so it is not surprising most authors have misinterpreted the background as brown (e.g. Cernohorsky 1972, Wilson 1994) instead of white. When *P. punctata* is alive, the aperture is violet or bluish violet reminiscent of that of *Drupa morum* Röding, 1798 (Muricidae), but this fades to pale pink or white soon after the death of the animal. Finally and very significantly, in life, the shell of *P. punctata* bears a thin brown periostracum that is raised into a series of projecting lamellae above the shoulder that become strongest immediately below the suture. This distinctive periostracum is lost rapidly when the animal dies and the shell surface is then seen to be smooth but not highly glossy. In contrast, the shell of *P. morrisoni* has a thin, brown periostracum, but there are no lamellae above the shoulder.

Pyrene flava certainly occurs in northern Western Australia and eastern Australia (Wells & Bryce 1996, Short & Potter 1987 respectively), but not anywhere inbetween across the north of Australia (pers. obs.); there are no authentic specimens from anywhere in this region in the NTM. Cernohorsky (1972) has expressed the differences between this species and *P. punctata* succinctly, and they apply equally well in comparison to *P. morrisoni*. That is, *P. flava* is less bulbous, the spire whorls are flat-sided and they lack the compressed, telescopic appearance, the spire is higher in proportion to the aperture which is wider and less constricted, and the outer lip is more angulate. Additionally the spiral cords on the abapical region of the shell are rounded (flattened in *P. punctata*).

Biogeography. - *Pyrene morrisoni* apparently presents the second known case in the Columbelloidea of a narrow-range endemic replacing a geographically widespread species; in this case we find *P. morrisoni* confined to "Money Shoal" in the Arafura Sea off the northern Australian coast, where it apparently replaces the widespread Indo-Pacific *P. punctata*. Moolenbeek & Hoenselaar (1991) described the situation in the eastern Atlantic Ocean where the common widespread

punctata in noordelijk Australië de neiging hebben buitengewoon lage toppen en brede schouders te hebben, is hun top nooit zo afgevlakt convex, of echt geheel vlak, zoals bij *P. morrisoni*. Het adapicale deel van de buitenlip stijgt inderdaad enigszins naar boven naar de top over de laatste kwartwinding bij *P. punctata*, maar nooit zo overdreven als bij *P. morrisoni*, dus het einde van de buitenlip komt nooit boven de op een na laatste winding bij *P. punctata* (eindigend op de op een na laatste winding, of de winding daarboven, bij *P. morrisoni*). De kleur van *P. punctata* verschilt geheel van die van *P. morrisoni*. De protoconch is wit bij alle exemplaren van noordelijk Australië (elders echter rose, dus dit kenmerk zou geografisch kunnen variëren binnen *P. punctata*). De ondergrondkleur van *P. punctata* is wit (NTM P13073 toont dit boven twijfel verheven aan) met donkere chocolade- of roodbruine pigmentatie in de vorm van tenten op de zijden over de gehele buitenkant. Deze tekening kan zo uitgebreid zijn dat de schelp als eerste indruk chocoladebruin met witte vlekken, plekjes of zig-zaglijnen lijkt en het is dus geen verrassing dat de meeste auteurs de ondergrondkleur verkeerd interpreteerden als bruin (b.v. Cernohorsky 1972, Wilson 1994) in plaats van wit. Bij levende *P. punctata* is de apertura violet of blauwachtig violet hetgeen doet denken aan *Drupa morum* Röding, 1798 (Muricidae), maar vervaagt tot bleek rose of wit kort nadat het dier gestorven is. Ten laatste en zeer opmerkelijk heeft de schelp van levende *P. punctata* een dun bruin periostracum dat omhoog komt in een rij van uitstekende lamellen boven de schouder, die juist onder de suture het sterkst worden. Dit kenmerkende periostracum gaat snel verloren als het dier sterft en het schelpoppervlak blijkt dan glad maar niet sterk glanzend. Daarentegen heeft de schelp van *P. morrisoni* een dun, bruin periostracum, maar zonder lamellen boven de schouder.

Pyrene flava komt zeker voor in noordelijk Western Australia en oostelijk Australië (Wells & Bryce 1996, Short & Potter 1987 respectievelijk), maar nergens in het tussenliggende stuk over het noorden van Australië (pers. obs.); er zijn geen authentieke exemplaren van waar dan ook uit dit gebied in het NTM. Cernohorsky (1972) heeft de verschillen tussen deze soort en *P. punctata* beknopt weergegeven en deze zijn net zo goed toepasbaar vergeleken met *P. morrisoni*. Dit betekent: *P. flava* is minder bol, de topwindingen hebben vlakke zijden en missen de platte, telescoopachtige verschijning, de top is hoger in verhouding tot de apertura die breder en minder samengeknepen is, en de buitenlip is hoekiger. Daar komt nog bij dat de spirale koorden op het abapicale deel van de schelp rond zijn (afgevlakt in *P. punctata*).

Biogeografie. - *Pyrene morrisoni* blijkt het tweede geval binnen de Columbelloidea te zijn van een endem met een beperkt verspreidingsgebied, die een geografisch wijdverspreide soort vervangt; in dit geval vinden we *P. morrisoni* beperkt tot de "Money Shoal" in de Arafura Zee buiten de noordelijke Australische kust, waar hij kennelijk de wijdverspreide Indo-Pacifische *P. punctata* vervangt. Moolenbeek & Hoenselaar (1991) beschreven de situatie in de oostelijke Atlantische

Columbella rustica (Linnaeus, 1758) is replaced, on the off-shore Macaronesian Islands, by *C. adansoni* (Menke, 1853).

However, in the *Columbella rustica/adansoni* case just cited, the narrow-ranging member of the species pair has direct (= nonplanktonic) development, in contrast to the widespread member that has planktonic development. And similarly, deMaintenon (2000) has separated the fossil species *Columbella moinensis* deMaintenon, 2000 from its morphologically very similar, common, living analogue *C. mercatoria* (Linnaeus, 1758) by protoconch type. The inference in both these examples is that a "paucispiral" (i.e., few whorled) protoconch infers nonplanktonic development and a "multispiral" (i.e., many whorled) protoconch infers planktonic development, and consequently more than one species is present, but the definition of these two developmental types is arbitrary (for example deMaintenon (2000) indicated that a protoconch with $1\frac{1}{2}$ to $2\frac{1}{4}$ whorls was the paucispiral type, whereas one with 3 whorls was multispiral).

The case of *Pyrene morrisoni* shows that this inference of protoconch type with developmental mode may not be correct in all instances and that the distinction between paucispiral and multispiral protoconchs is too arbitrary by itself to confidently infer larval type. In addition, the determination of when the protoconch merges into the teleoconch is not precise and so the number of larval whorls can be counted differently by different observers. Other supporting data like protoconch shape or larval duration, like those obtained by J.B. Taylor (1975) [published by Kay 1979: Figure 93], are necessary before one can be satisfied what type of developmental mode exists. In the widespread *P. punctata* one finds a small (0.5 mm), conical protoconch of $1\frac{1}{2}$ whorls (pers. obs.), a protoconch identical in shape and diameter, but definitely with fewer whorls, in comparison to the narrow-range endemic *P. morrisoni*. Under a definition based on protoconch diameter and shape alone, one would predict both species were nonplanktotrophic, which is clearly incorrect for *P. punctata*. This example of the failure of the existing hypothesis causes me to question the value of using the terms paucispiral and multispiral in a comparative, but unspecified, sense when describing the Columbellidae and more generally, to wonder if protoconch type does actually reflect developmental mode in this family. Studies on larval ecology are probably the only way to answer this important question.

Etymology. - The new species is named for its discoverer, Mr. Hugh Morrison of Perth, Western Australia. Hugh is a frequent benefactor to the Western Australian Museum and Western Australian Shell Club.

Oceaan waar de algemene, wijdverspreide *Columbella rustica* (Linnaeus, 1758), op de voor de kust liggende Macaronesische Eilanden, vervangen is door *C. adansoni* (Menke, 1853).

In het zojuist aangehaalde *Columbella rustica/adansoni* geval heeft het lid van het soortenpaar met het kleine verspreidingsgebied echter directe (= niet planktonische) ontwikkeling, in tegenstelling tot het wijdverspreide lid dat wel planktonische ontwikkeling kent. Vergelijkbaar heeft deMaintenon (2000) de fossiele soort *Columbella moinensis* deMaintenon, 2000 afgesplitst van zijn in vorm zeer gelijkende, algemene, levende analoog *C. mercatoria* (Linnaeus, 1758) door het type protoconch. De gevolgtrekking van deze beide voorbeelden is dat een "paucispirale" (d.i. met weinig windingen) protoconch het gevolg is van een niet planktonische ontwikkeling en dat een "multispirale" (d.i. met veel windingen) protoconch een gevolg is van een wel planktonische ontwikkeling zodat er meer dan één soort aanwezig is, maar de afgrenzing van deze twee ontwikkelingstypen is arbitrair (bijvoorbeeld deMaintenon (2000) geeft aan dat een protoconch met $1\frac{1}{2}$ tot $2\frac{1}{4}$ windingen tot het paucispirale type behoort, terwijl een met 3 windingen multispiraal is).

Het geval van *Pyrene morrisoni* toont aan dat deze gevolgtrekking van het type protoconch in verband met de wijze van ontwikkeling niet altijd juist hoeft te zijn en dat het onderscheid tussen paucispirale en multispirale protoconchen op zichzelf te arbitrair is om zekere conclusies te kunnen trekken. Hierbij komt nog dat de plaats waar de protoconch overgaat in de teleoconch niet heel erg duidelijk is en dat het aantal larvale windingen door verschillende onderzoekers verschillend geteld kan worden. Andere ondersteunende gegevens zoals vorm van de protoconch of duur van het larvale stadium, zoals die verkregen door J.B. Taylor (1975) [gepubliceerd door Kay 1979: figuur 93], zijn noodzakelijk voordat toereikend vastgesteld kan worden van welke manier van ontwikkeling sprake is. Bij de wijdverspreide *P. punctata* is er een kleine (0,5 mm), conische protoconch van $1\frac{1}{2}$ windingen (pers. obs.), een protoconch identiek in vorm en diameter maar met zeker minder windingen in vergelijking met de endemische *P. morrisoni* met een klein verspreidingsgebied. Binnen een definitie gebaseerd op alleen de diameter en de vorm, zou men voorspellen dat beide soorten niet planktotrofisch zijn, hetgeen duidelijk onjuist is voor *P. punctata*. Dit voorbeeld van het falen van een bestaande hypothese doet mij de waarde van het gebruik van de termen paucispiraal en multispiraal in een vergelijkende, maar niet absolute zin in twijfel trekken bij het beschrijven van Columbellidae en doet mij meer in het algemeen afvragen of het protoconchtype in werkelijkheid een afspiegeling is van de wijze van ontwikkeling binnen deze familie. Studies over larvale ecologie zijn mogelijk de enige manier om deze belangrijke vraag te kunnen beantwoorden.

Etymologie. De nieuwe soort is vernoemd naar zijn ontdekker, Mr. Hugh Morrison uit Perth, Western Australia. Hugh is een frequente weldoener voor het Western Australian Museum en de Western Australian Shell Club.

ACKNOWLEDGEMENTS

Hugh Morrison generously donated the type series of this new species to me for description, several of which are now deposited in museums within Australia. Jon Singleton alerted me to the possibility of it being a new species and this was confirmed independently by Gijs Kronenberg, Marta deMaintenon and Thora Whitehead. Ian Loch sent the holotype of *Pyrene opulens* on loan to me and supplied Woolacott's original description of that species. Gijs Kronenberg deserves special thanks for working very diligently on my behalf to ensure this description got included in this, the final, edition of *Vita Marina*.

DANKBETUIGINGEN

Hugh Morrison stelde royaal de typereeks van deze nieuwe soort aan mij ter beschikking voor beschrijving, waarvan er verschillende ondergebracht zijn in musea in Australië. Jon Singleton wees me op het feit dat dit mogelijk een nieuwe soort zou zijn, hetgeen onafhankelijk werd bevestigd door Gijs Kronenberg, Marta deMaintenon en Thora Whitehead. Ian Loch stuurde het holotype van *Pyrene opulens* op uitleenbasis en bezorgde me Woolacott's originele beschrijving van die soort. Gijs Kronenberg verdient speciale dank voor zijn grote ijver om ten bate van mij ervoor te zorgen dat deze beschrijving opgenomen kon worden in deze, de laatste uitgave van *Vita Marina*.

REFERENCES

- BLACKBURN, H., 1970. Marine Shells of the Darwin Area. Museums and Art Galleries Board of the Northern Territory, Darwin, 23 pp.
- BOSS, K.J., 1982., Classification of Mollusca. Pp. 1092-1096 in Parker, S.P. (editor), *Synopsis and Classification of Living Organisms*. McGraw-Hill Book Company, New York, Vol. 2.
- CERNOHORSKY, W.O., 1972. Marine Shells of the Pacific Volume 2. Pacific Publications, Sydney, 411 pp.
- COTTON, B.C., 1964. Molluscs of Arnhem Land. Records of the American-Australasian Scientific Expedition to Arnhem Land, Vol. 4: 9-43.
- DEMAINTENON, M.J., 1999. Phylogenetic analysis of the Columbellidae (Mollusca: Neogastropoda) and the evolution of herbivory from carnivory. — *Invertebrate Biology* 118(3): 258-288.
- DEMAINTENON, M.J., 2000. A new species of *Columbella* (Neogastropoda: Columbellidae) from the Caribbean Neogene. — *The Nautilus* 114(1): 14-17.
- KAY, E.A., 1979. Hawaiian Marine Shells: Reef and Shore Fauna of Hawaii Section 4: Mollusca. Bishop Museum Press, Honolulu, xviii + 653 pp.
- MOOLENBEEK, R.G. & H.J. HOENSELAAR, 1991. On the identity of '*Columbella rustica*' from Western Africa and the Macaronesian Islands. — *Bulletin Zoologisch Museum* 13(6): 65-70.
- NIELSEN, J. & R. LETHBRIDGE, 1989. Feeding and the epiphyte food resources of gastropods living on leaves of the sea-grass *Amphibolus griffithii* in south-western Australia. — *Journal of the Malacological Society of Australia* 10: 47-58.
- RADWIN, G.E., 1977. The family Columbellidae in the western Atlantic. — *The Veliger* 19(4): 403-417.
- RADWIN, G.E., 1978. The family Columbellidae in the western Atlantic. Part IIb.- The Pyreninae (continued). — *The Veliger* 20(4): 328-344.

LITERATUUR

- REIDER, H.A., 1980. The marine mollusks of Easter Island (Isla de Pascua) and Sala y Gómez. — *Smithsonian Contributions to Zoology* 289: 1-167.
- SLEURS, W.J., 1985. The marine microgastropods from the northern coast of Papua New Guinea (Mollusca Gastropoda) II. Family Columbellidae (subfamily Columbellinae), with description of one new species. — *Indo-Malayan Zoology* 2(2): 267-280.
- SHORT, J.W. & D.G. POTTER, 1987. Shells of Queensland and the Great Barrier Reef: Marine Gastropods. Golden Press Pty. Ltd., Drummoyne, New South Wales, 135 pp.
- STEYN, D.G. & M. LUSSI, 1998. Marine Shells of South Africa: A Illustrated Collector's Guide to Beached Shells. Ekogilde Publishers, Hartebeespoort, South Africa, 264 pp.
- TAYLOR, J.B., 1975. Planktonic Prosobranch Veligers of Kanohe Bay. Unpublished Ph.D. thesis, University of Hawaii, Honolulu.
- TAYLOR, J.D., MORRIS, N.J. & C.N. TAYLOR, 1980. Food specialization and the evolution of the predatory gastropods. — *Palaeontology* 23(2): 375-409.
- WELLS, F.E. & C.W. BRYCE, 1986. Seashells of Western Australia. Western Australian Museum, Perth, 207 pp.
- WILSON, B.R., 1994. Australian Marine Shells, Prosobranch Gastropods Part Two (Neogastropods). Odyssey Publishing, Kallaroo, Western Australia, pp. 1-370, pls 1-53.
- WILSON, B.R., 1998. Family Columbellidae. Pp. 827-829 in Beesley, P.L., Ross, G.J.B. & A.E. Wells (editors), *Mollusca: The Southern Synthesis. Fauna of Australia*, Vol. 5. CSIRO Publishing, Melbourne.
- WOOLACOTT, L., 1957. Notes on Australian shells No. 2. — *Proceedings of the Royal Zoological Society of New South Wales for 1955-1956*: 112-117, fig. 10.

VOLUME 47

CONTENTS INHOUD

Issue 1 / Nummer 1 (06.05.2000)

- LAMPRELL, Kevin, L., & Richard C. WILLAN, 2000. - Rectification of nomenclature for three species of *Spondylus* Linnaeus (Bivalvia: Pectinoidea: Spondylidae) from the Indo-Pacific based on re-examination of type specimens / Rectificatie van de naamgeving voor drie soorten *Spondylus* Linnaeus (Bivalvia: Pectinoidea: Spondylidae) uit de Indo-Pacific, gebaseerd op bestudering van type-exemplaren.....1-8
- ALFONSO, C.M.L., P.M.M. MORENITO & F.F.L.M. TITSELAAR, 2000. - Collecting shells in "Ria Formosa", a coastal lagoon system in southern Portugal / Schelpen verzamelen in "Ria Formosa", een kust-lagunesysteem in zuidelijk Portugal9-17
- WILLAN, Richard C., 2000. - *Strombus hickeyi*, a new species in the subgenus *Labiostrombus* (Gastropoda: Strombidae) from the tropical southwestern Pacific Ocean / *Strombus hickeyi*, een nieuwe soort in het subgenus *Labiostrombus* (Gastropoda: Strombidae) uit de tropische zuidwestelijke Grote Oceaan.....18-24

Issue 2 / Nummer 2 (24.08.2000)

- TAX, C.J.H.M., 2000. - Nautilus Shells as collectors' items in the "Kunst- und Wunderkammer". Supplementary notes (2) / Nautiluschelpen als verzamelobjecten in de "Kunst- und Wunderkammer". Aanvullende notities (2)25-28
- DEKKER, Henk, 2000. - The Neritidae (Gastropoda) from the circumarabian seas, with the description of two new species, a new subgenus and a new genus / De Neritidae (Gastropoda) van de wateren rond Arabië, met de beschrijving van twee nieuwe soorten, een nieuw subgenus en een nieuw genus.....29-64

Issue 3 / Nummer 3 (27.12.2000)

- TAX, C.J.H.M., 2000. - Strombidae in Art. Part 1. / Strombidae in de kunst. Deel 1.65-72
- FRYDMAN, Franck, 2000. - *Harpa kawmurai* and *Harpa Kajiyamai*: a critical re-evaluation (Gastropoda: Harpidae) / *Harpa kawmurai* en *Harpa Kajiyamai*: een kritische herbezinning (Gastropoda: Harpidae).....73-79
- DEKKER, Henk & Hugo H. KOOL, 2000. - Addendum to Vita Marina 46(1-2) / Aanvulling op Vita Marina 46(1-2).....80
- DEKKER, Henk, 2000. - Errata to Vita Marina 47(1) / Errata bij Vita marina 47(1).....80
- LINDEN, J. van der & R.G. MOOLENBEEK, 2000. - Part 1. Caecidae (Molusca: Gastropoda) from Mauritania / Deel 1. Caecidae (Molusca: Gastropoda) van Mauretanië.....81-92
- PERINI, Maurizio A., 2000. - First report of syntopic occurrence of *Oliva oliva* Linnaeus, 1758 with an *Oliva* sp. of the "*Oliva oliva* complex" (Gastropoda: Olividae). Field observations regarding localities and habitat, with some notes on live animal behaviour / Eerste melding van het syntopisch voorkomen van *Oliva oliva* Linnaeus, 1758 met een *Oliva*-soort van het "*Oliva oliva*-complex" (Gastropoda: Olividae). Veldwaarnemingen met betrekking tot locaties en habitats, met enige aantekeningen over het gedrag van het levende dier.....93-104

VITA MARINA

VOLUME 47

CONTENTS

Issue 4 (31.05.2001)

VOSKUIJ, Ron, 2001. - An introduction to the living Brachiopoda.....	107-120
PERRONE, Antonio S. & Mauro DONEDDU, 2001. - Pattern convergence in Nudibranchia of the genus <i>Chromodoris</i> Alder & Hancock, 1855 (Opisthobranchia) from the Red Sea and Polycladida (Platyhelminthes) from the Mediterranean Sea.....	121-130
LAMPRELL, Kevin L. & Henk DEKKER, 2001. - Rectification of nomenclature and notes on species of <i>Spondylus</i> Linnaeus (Bivalvia: Pectinoidea: Spondylidae) from the Indo-Pacific.....	131-137
TAX, C.J.H.M., 2001. - Strombidae in Art, Part 2.....	139-165
KOOL, Hugo H., 2001 - A re-evaluation of <i>Nassarius delicatus</i> (A.Adams, 1852), with description of <i>Nassarius dekkeri</i> sp. nov. from the Red Sea (Gastropoda: Nassariidae)	167-173
TITSELAAR, F.F.L.M., 2001. - Erratum (A revision of the recent European Patellidae (Mollusca: Gastropoda) Part 1).....	174
SCHWABE, Enrico & Bernhard RUTHENSTEINER, 2001. - <i>Callochiton schilfi</i> (Mollusca: Polyplacophora: Ischnochitonidae) a new species from Indonesian waters.....	175-184
WILLAN, Richard, 2001. - Description of <i>Pyrene morrisoni</i> sp. nov.: a bulliform dove shell (Mollusca: Columbellidae) from northern Australia.....	185-193

VOLUME 47

INHOUD

Nummer 4 (31.05.2001)

VOSKUIJ, Ron, 2001. - Een inleiding tot de levende Brachiopoda.....	107-120
PERRONE, Antonio S. & Mauro DONEDDU, 2001. - Convergence van kleurpatronen bij Nudibranchia van het genus <i>Chromodoris</i> Alder & Hancock, 1855 (Opisthobranchia) uit de Rode Zee en Polycladida (Platyhelminthes) uit de Middellandse Zee.....	121-130
LAMPRELL, Kevin L. & Henk DEKKER, 2001. - Rectificatie van de naamgeving en notities voor soorten van <i>Spondylus</i> Linnaeus (Bivalvia: Pectinoidea: Spondylidae) uit de Indo-Pacific.....	131-137
TAX, C.J.H.M., 2001. - Strombidae in de kunst, Deel 2.....	139-165
KOOL, Hugo H., 2001 - Een nadere beschouwing van <i>Nassarius delicatus</i> (A.Adams, 1852), met de beschrijving van <i>Nassarius dekkeri</i> sp. nov. uit de Rode Zee (Gastropoda: Nassariidae)	167-173
TITSELAAR, F.F.L.M., 2001. - Erratum (Een revisie van de recente Europese Patellidae (Mollusca: Gastropoda) Deel 1).....	174
SCHWABE, Enrico & Bernhard RUTHENSTEINER, 2001. - <i>Callochiton schilfi</i> (Mollusca: Polyplacophora: Ischnochitonidae) een nieuwe soort uit de Indonesische wateren.....	175-184
WILLAN, Richard, 2001. - Beschrijving van <i>Pyrene morrisoni</i> sp. nov.: a bulla-vormige duifschelp (Mollusca: Columbellidae) van noordelijk Australië	185-193