

Een linksgewonden exemplaar van de Tuinslak *Cepaea hortensis* (Müller) op de Louwberg bij Maastricht

Genetische aspecten van linksgewondenheid bij slakken

A.J. Lever

Saturnushof 57, Maastricht

Bijna alle huisjesslakken zijn in het bezit van een spiraalsgewijs gewonden huis. Bij de meeste soorten is dit huis rechtsgewonden, dat wil zeggen dat de spiraal van de top af rechtsom draait (dit is ook eenvoudig te zien door een slakkehuis met de top naar boven te houden met de 'mondopening' naar voren; bevindt deze zich dan aan de rechterzijde van de schelp, dan is het slakkehuis rechtsgewonden). Een voorbeeld van een soort met een rechtsgewonden slakkehuis is de alom bekende en gewaardeerde Wijn-gaardslak (*Helix pomatia*). Een betrekkelijke klein aantal soorten heeft een huis dat linksgewonden is. Een goed voorbeeld van linksgewonden slakken is te vinden bij de ook in Limburg plaatselijk algemeen voorkomende soorten van de familie der Clausiliidae (fig. 1).

Gewoonlijk is het zo dat wanneer van een bepaalde slakkensoort een exemplaar gevonden wordt dat 'verkeerd-om' gewonden is, men te doen heeft met een grote zeldzaamheid. Van veel soorten zijn zelfs nog helemaal nooit 'verkeerd-om' gewonden exemplaren gevonden. Slechts bij enkele soorten komt het 'verkeerd-om' gewonden zijn geregeld voor. Een uit de literatuur bekend voorbeeld is *Partula suturalis*, een slak die gevonden wordt op Moorea, één van de Genootschapseilanden in de Stille Oceaan. Van deze soort zijn zowel links- als rechtsgewonden populaties bekend (zie MURRAY AND CLARKE, 1966).

Van enkele normaal rechtsgewonden soorten zijn ook linksgewonden populaties bekend. Eén hiervan is de later nog ter sprake komende Ovale poelslak (*Lymnaea peregra*), waarvan ook linksgewonden laboratorium populaties gekweekt zijn ten behoeve van genetisch en embryologisch onderzoek.

In dit artikel wordt eerst ingegaan op de vondst van een linksgewonden exemplaar van de Tuinslak (*Cepaea hortensis*), daarna op een aantal genetische aspecten van 'verkeerd-om' gewondenheid.

Een linksgewonden exemplaar van *Cepaea hortensis*

Op 14 september 1981 werd door mij langs een holle weg op de Louwberg bij Maastricht (kilometerblok 61-27-55; Anonymus, 1981) een levend linksgewonden exemplaar van de normaal rechtsgewonden Tuinslak (*Cepaea hortensis*) gevonden. Het dier (fig. 2) bevond zich tussen tientallen rechtsgewonden soortgenoten op de berm van de weg. Deze berm is voornamelijk begroeid met Grote

brandnetels (*Urtica dioica*). Uitgebreid nader onderzoek ter plekke, ook nadien, heeft tot op heden geen andere linksgewonden exemplaren opgeleverd.

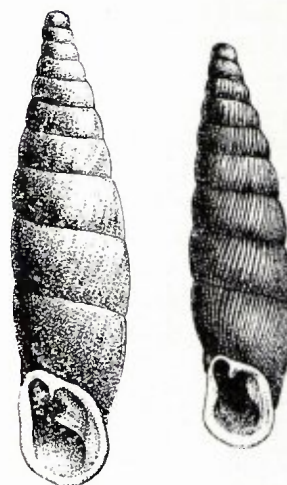
Het dier had destijds een schelp die 10.5 mm hoog en 15.1 mm breed was. Inmiddels - het dier is nog steeds in mijn bezit - is deze schelp gegroeid en meet nu 12.7 bij 17.5 mm.

De slak wordt sinds hij gevonden is tezamen met een aantal rechtsgewonden soortgenoten gehouden in een plastic aquariumbakje dat (op een kleine kier na) afgedekt is met een glazen plaat. Op de bodem bevindt zich een nat stuk papier ten behoeve van

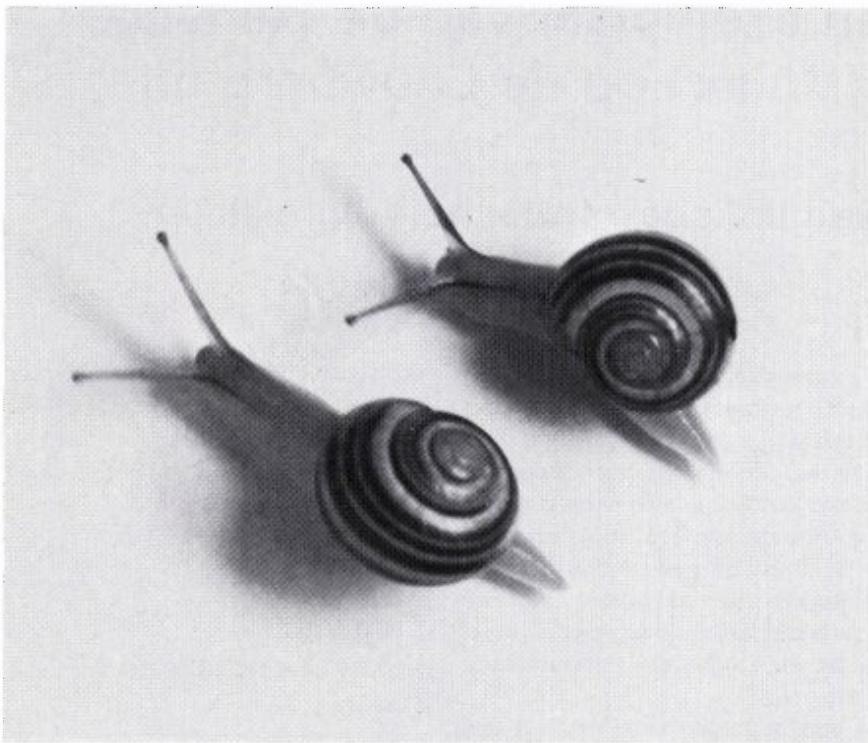
de luchtvochtigheid. Eénmaal per week wordt het bakje schoongemaakt, tegelijkertijd wordt nieuw voer aangeboden in de vorm van een blad sla en een schijf winterpeen.

Frequentie linksgewondenheid bij *Cepaea*

Uit de literatuur is een aantal meldingen van linksgewonden exemplaren van *C. hortensis* en ook van de nauw verwante Veldslak (*Cepaea nemoralis*) bekend. Meestal wordt slechts melding gemaakt van het feit dat linksgewonden exemplaren bekend zijn. DAUTZENBERG (1914) en ELLIS (1964) doen dit voor zowel *C. hortensis* als *C. nemoralis*. VAN BENTHEM JUTTING (1933) vermeldt een linksgewonden exemplaar van *C. nemoralis* uit het bezit van het Zoölogisch Museum te Am-



Figuur 1. Twee in Limburg voorkomende soorten van de familie der Clausiliidae. Links *Cochlodina laminata* (x4), rechts *Clausilia bidentata* (x5) (overgenomen uit VAN BENTHEM JUTTING, 1933).



Figuur 2. Het op de Louwberg gevonden linksgewonden exemplaar van *Cepaea hortensis* (rechts) tezamen met een rechtsgewonden soortgenoot (foto D.J. Braggaar).

sterdam, dat gevonden is te Rhooon (bij Rotterdam).

Ook over de frequentie waarin linksgewondenheid bij deze *Cepaea*-soorten voorkomt is wel iets bekend. Zo vond DIVER (1939) bij onderzoek aan *Cepaea*-soorten op de Britse eilanden op 30.000 exemplaren van *C. hortensis* slechts één linksgewonden exemplaar. Deze frequentie wordt min of meer bevestigd door BANTOCK *et al.* (1973) die, in Somerset (Engeland), op 50.000 exemplaren 2 linksgewonden individuen aantreffen.

Ook bij *C. nemoralis* is deze verhouding niet onbekend. Zo vond SCHILDER (1957) 2 linksgewonden exemplaren van deze soort op 53.000 exemplaren. In tegenstelling hiermee maakt DIVER (in een appendix bij het artikel van CLARKE *et al.*, 1968) melding van een terrein in Ierland waarvan relatief veel linksgewonden exemplaren van *C. nemoralis* bekend zijn. Een telling ter plekke leverde op 8.000 exemplaren één linksgewonden individu op. Interessant in dit verband is de ontdekking van Morrell in 1974 van een kolonie met linksgewonden *C. nemoralis* op een bouwterrein bij Nottingham. Hij trof hier, naast een aantal rechtsge-

wonden individuen, maximaal 13 linksgewonden exemplaren tegelijk aan (MORRELL, 1979).

Waarom ontstaat linksgewondenheid?

Alvorens in te gaan op de vraag waarom linksgewondenheid bij een normaal rechtsgewonden slakkensoort ontstaat, moet er op gewezen worden dat bij huisjesslakken niet alleen het slakkehuis asymmetrisch is aangelegd, maar ook veel van de weke delen. Bij linksgewonden exemplaren van een normaal rechtsgewonden soort zijn dan ook niet alleen het slakkehuis, maar ook alle andere asymmetrische organen (zoals het zenuwstelsel, het darmstelsel en het geslachtsapparaat), spiegelbeeldig aangelegd. Veel slakkensoorten zijn hermafrodiet, wat betekent dat ze over zowel vrouwelijke als mannelijke geslachtsorganen beschikken. Het verschijnsel van het hermafroditisme is, juist bij slakken, ontdekt door de eminente zeventiende eeuwse Nederlandse wetenschapsman Jan Swammerdam (1637 -

1680). Op de titelpagina van zijn proefschrift (1667) is dan ook een prent te vinden met een gestyleerde afbeelding van twee met elkaar parende slakken (fig 3). Duidelijk is te zien dat deze geslachtsorganen asymmetrisch zijn aangelegd. Zowel de penis als de vrouwelijke geslachtsopening bevinden zich bij de afgebeelde rechtsgewonden individuen aan de rechterzijde.

Hoe ontstaat nu linksgewondenheid bij een normaal rechtsgewonden slakkensoort? Hiervoor zijn in principe een tweetal verklaringen denkbaar:

a. Door een 'toevallige' afwijking aan het begin van de embryonale ontwikkeling wordt een individu 'spiegelbeeldig' aangelegd.

b. De richting van draaiing van het slakkehuis wordt door erfelijke factoren bepaald.

Dit laatste (b) is bij *Cepaea*-soorten (die ook hermafrodiet zijn) moeilijk te onderzoeken omdat linksgewondenheid zo sporadisch voorkomt. Een probleem is namelijk dat bij deze soorten, waarbij de dieren met de kop naar elkaar toe paren, hoogstwaarschijnlijk de spiegelbeeldige aanleg van een linksgewonden individu een paring met een rechtsgewonden exemplaar in de weg staat (zie BANTOCK *et al.*, 1973). Wanneer men nu over slechts één linksgewonden individu beschikt, blijft om die reden nakomelingschap achterwege.

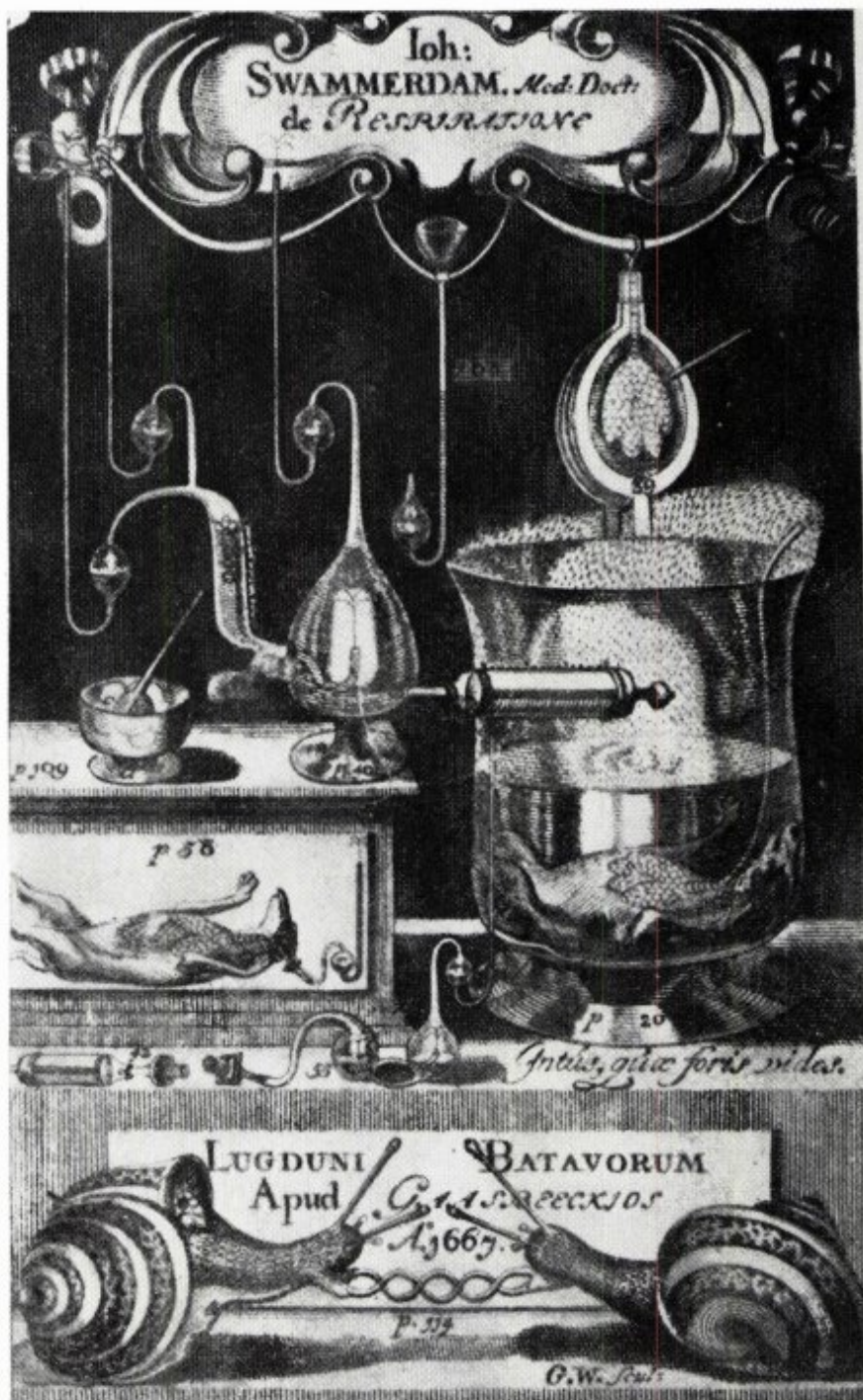
Veel onderzoek naar het al of niet erfelijk zijn van de draaiingsrichting van slakken is echter gedaan aan de in de inleiding reeds genoemde Ovale poelslak (*Lymnaea peregra*) waarvan linksgewonden (laboratorium)populaties voorhanden zijn. Bovendien zijn bij deze soort links- en rechtsgewonden individuen wel tot onderling paren in staat en kan ook zelfbevruchting optreden (zie BOYCOTT *et al.*, 1930).

Dit onderzoek toonde aan dat de draaiingsrichting bij deze dieren gewoonlijk erfelijk bepaald wordt. Volgens de hypothese van STURTEVANT (1923), gebaseerd op het werk van BOYCOTT AND DIVER (1923), wordt de draaiingsrichting van een individu bepaald door één paar genetische factoren, waarbij de factor (het allel) voor rechtsgewondenheid dominant is. In-

teressant hierbij is dat de draaiingsrichting van een individu niet afhankelijk is van z'n eigen genotype (de samenstelling van z'n eigen erfelijke eigenschappen), maar dat het afhankelijk is van het genotype van het individu dat als z'n 'vrouwelijke' ouder fungeerde (in het Engels heet dit *maternal inheritance*). Dit betekent dat de draaiingsrichting van een toekomstige slak al bepaald moet worden gedurende de aanleg van het ei. Naar de wijze waarop dit gebeurt wordt nog steeds onderzoek gedaan (vgl. bijv. UBBELS *et al.*, 1969, FREEMAN, 1977; FREEMAN AND LUNDELIUS, 1982).

Wanneer een soortgelijk principe zou gelden voor *C. hortensis*, waarbij, zoals gezegd linksgewondenheid zeldzaam is, zou dat betekenen dat de beide ouders van de 'vrouwelijke' ouder van het op de Louwberg gevonden exemplaar op z'n minst heterozygoot waren voor de factor draaiing. Want alleen dan kan deze 'vrouwelijke' ouder genetisch homozygoot geweest zijn voor linksgewondenheid en dus linksgewonden nakomelingen krijgen (zie fig. 4a).

Interessant is in dit verband het experiment van BANTOCK *et al.* (1973), waarbij twee linksgewonden exemplaren van *C. hortensis* met elkaar gekruist werden. Zij beschrijven dat alle nakomelingen van deze kruising rechtsgewonden waren. Pas in het nageslacht van deze rechtsgewonden exemplaren werden (volgens een mededeling van Bantock aan Morrell; MORRELL, 1979) weer een aantal linksgewonden individuen gevonden. Deze waarnemingen zouden er dus voor pleiten, dat ook bij *C. hortensis* een soortelijk mechanisme werkzaam is als bij *L. peregra*. Immers het sporadisch optreden van linksgewondenheid houdt in, dat ook de factor voor linksgewondenheid zeldzaam zal zijn. Deze redenering volgende is het dan ook heel waarschijnlijk, dat beide door Bantock *et al.* gebruikte linksgewonden exemplaren zelf heterozygoot waren voor de factor draaiing. Het nageslacht van deze dieren zal dus, ongeacht de samenstelling van het eigen genetisch materiaal, rechtsgewonden zijn, omdat de samenstelling van het genetisch materiaal van het als 'vrou-

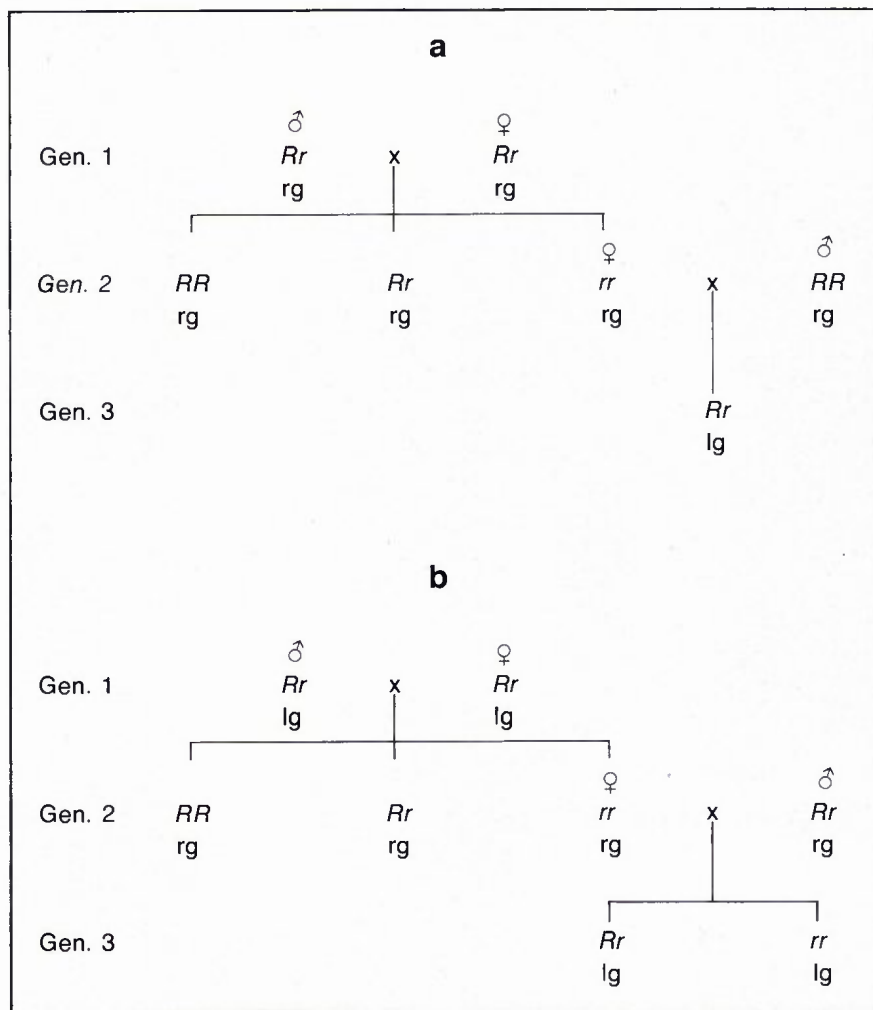


Figuur 3. Afbeelding op de titelpagina van het proefschrift van Jan Swammerdam (1667), met daarop een gestyleerde afbeelding van twee met elkaar parende slakken.

welijke' ouder fungerend individu bepalend is voor de draaiingsrichting van de nakomelingen (fig. 4b). Slechts nakomelingen die homozygoot zijn voor de factor linksgewondenheid zullen in staat zijn om, wanneer ze als 'vrouwelijke' ouder fungeren, linksgewonden nakomelingen voort te brengen (zie fig. 4b). Dit zou dan weer kloppen met

de mededeling van Bantock aan Morrell.

Tot hier toe lijkt het verhaal nog tamelijk eenvoudig. Er is echter een aantal factoren dat de zaak compliceert. Het is namelijk zo dat BOYCOTT *et al.* reeds in 1930 beschreven dat bij *L. peregra* zowel in links- als in rechtsgewonden lijnen soms 'spontaan' afwijkingen op-



Figuur 4. a. Hypothetisch schema voor de afstamming van het op de Louwberg bevonden linksgewonden exemplaar van *Cepaea hortensis* (zie generatie 3).

b. Mogelijke verklaring voor de draaiingsrichting van het nakomelingschap van de twee linksgewonden exemplaren (generatie 1) van *Cepaea hortensis* die Bantock et al. (1973) met elkaar kruisten. Telkens is aangegeven het genotype ten aanzien van de factor draaiing (R = rechtsgewonden, dominant; r = linksgewonden, recessief). Daaronder is aangegeven of een individu rechts- (rg) dan wel linksgewonden (lg) is. Waar dat relevant is, is erboven aangegeven of een individu als 'vrouwelijke' (♀) dan wel als 'mannelijke' (♂) ouder fungeerde.

treten in de draaiingsrichting van de slakken. In linksgewonden lijnen komt dit vaker voor dan in rechtsgewonden lijnen. (Het optreden van rechtsgewondenheid in linksgewonden lijnen kan mogelijk verklaard worden door *crossing over* binnen het genetisch materiaal; FREEMAN AND LUNDELIUS, 1982.) Aangezien nu Bantock in het nageslacht van de uit de kruising van zijn linksgewonden individuen verkregen dieren slechts 4 linksgewonden exemplaren op ongeveer 600 rechtsgewonden individuen vond, ligt de vraag naar het al of niet erfelijk zijn van linksgewondenheid bij *C. hortensis* weer open. Immers, wanneer bij het bepalen van de draaiingsrichting van

C. hortensis, net als bij *L. peregra* één paar genetische factoren betrokken zou zijn, dan zou het waarschijnlijk zijn dat ongeveer een kwart van de nakomelingen (dus ca. 150) linksgewonden zouden zijn en is 4 dus ruimschoots aan de lage kant. Aan de andere kant is een frequentie van 4 op 600 wel weer betrekkelijk hoog voor een 'spontane' afwijking.

Uit het bovenstaande zal duidelijk zijn dat het onmogelijk is om vast te stellen of het linksgewonden zijn van het op de Louwberg gevonden individu berust op een 'toevalligheid' of dat er een genetische wetmatigheid aan ten grondslag ligt.

Tot slot zij nog vermeld dat genetisch

onderzoek naar de draaiingsrichting van slakken ook verricht is aan de in de inleiding reeds genoemde soort *Paratula suturalis*. Ook bij deze soort werd 'maternal inheritance' aangetoond, maar in tegenstelling tot bij *L. peregra* is bij deze soort linksgewondenheid dominant (MURRAY AND CLARKE, 1966).

Dankwoord

Tenslotte wil ik hier bedanken Dr. H.E. Coomans van het Instituut voor Taxonomische Zoölogie van de Universiteit van Amsterdam, Prof. Dr. J. Lever van het Biologisch Laboratorium van de Vrije Universiteit te Amsterdam, Prof. Dr. N.H. Verdonk van het Zoölogisch Laboratorium van de Rijksuniversiteit Utrecht en, niet in de laatste plaats, mijn echtgenote Clasien de Vries voor hun hulp en adviezen bij het tot stand komen van het manuscript.

Literatuur

- ANONYMUS, 1981. Inventarisatieatlas voor flora en fauna van Nederland. Utrecht; Staatsbosbeheer.
- BANTOCK, C.R., K. NOBLE and M. RATSEY, 1973. Sinistrality in *Cepaea hortensis*. *Heredity* 30: 397-398.
- BENTHEM JUTTING, T. VAN, 1933. Fauna van Nederland. Afl. VII. Mollusca (I). A. Gastropoda Prosobranchia et Pulmonata. Leiden; A.W. Sijthoff's Uitgeversmaatschappij: 341.
- BOYCOTT, A.E., and C. DIVER, 1923. On the inheritance of sinistrality in *Limnaea peregra*. *Proc. Roy. Soc. London B* 95: 207-213.
- BOYCOTT, A.E., C. DIVER, S.L. GARSTANG and F.M. TURNER, 1930. The inheritance of sinistrality in *Limnaea peregra* (Mollusca, Pulmonata). *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 219: 51-130.
- CLARKE, B., C. DIVER and J. MURRAY, 1968. Studies on *Cepaea* VI. The spatial and temporal distribution of phenotypes in a colony of *Cepaea nemoralis* (L.). *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 253: 519-548.
- DAUTZENBERG, P., 1914. Sinistrorsités et dextrorsités tératologiques chez le Mollusques Gastéropodes. *Bull. Soc. Zool. de la France* 39: 50-59.
- DIVER, C., 1939. Aspects of the study of variation in snails. *J. Conchology* 21: 91-141.
- ELLIS, A.E., 1964. Sinistrorsity. *Conchologists' Newsletter* 9: 53-54.
- FREEMAN, G., 1977. The transformation of sinistral form of the snail *Limnaea peregra* into its dextral form. *Amer. Zool.* 17: 946.
- FREEMAN, G., and J.W. LUNDELIUS, 1982. The developmental genetics of dextrality and sinistrality in the gastropod *Limnaea peregra*. *Wilhelm Roux's Arch. Dev. Biol.* 191: 69-83.
- MORRELL, R.W., 1979. A colony of sinistral *Ce-*

paea nemoralis (L.). Nottingham Naturalist 1: 21-24.

MURRAY, J., and B. CLARKE, 1966. The inheritance of polymorphic shell characters in *Partula* (Gastropoda). Genetics 54: 1261-1277.

SCHILDER, F.A., 1957. Die Bänderschnecken 3. Jena.

STURTEVANT, A.H., 1923. Inheritance of direction of coiling in *Limnaea*. Science N.Y. 58: 269-270.

UBBELS, G.A., J.J. BEZEM and C.P. RAVEN, 1969. Analysis of follicle cell patterns in dextral and sinistral *Limnaea peregra*. J. Embryol. exp. Morph. 21: 445-466.

Summary

A sinistral specimen of the snail *Cepaea hortensis* (Müller) at Maastricht. Genetic aspects of sinistrality in snails.

On September 14th, 1981 a sinistral specimen of the snail *Cepaea hortensis* was found on the verge of a sunken road on the Louwberg near Maastricht (The Netherlands). This verge is

mainly grown over with stinging nettles. Up till now extensive further examinations of the spot did not yield other sinistral specimens.

This paper discusses the literature on the frequency of sinistrality in *Cepaea*. With regard to *Cepaea hortensis* DIVER (1939) and BANTOCK *et al.* (1979) found 1 sinistral specimen among 30.000 dextrals and 2 among 50.000, respectively.

The paper ends with a discussion of the genetics of the direction of coiling as has been revealed experimentally in the Pond snail *Limnaea peregra* (see, e.g., BOYCOTT *et al.*, 1930).

Stinkend streepzaad (*Crepis foetida* L.) weer in Nederland gevonden

D.Th. de Graaf

Natuurhistorisch Museum, Maastricht

In 1979 werd in de groeve van de Enci nabij Maastricht een exemplaar gevonden van het Stinkend streepzaad (*Crepis foetida* L. subsp. *foetida*). Deze soort was voor het laatst in 1946 in Zuid-Limburg waargenomen. In dit artikel worden de vondsten van *C. foetida* in Nederland besproken. Hieruit blijkt dat deze soort tot de Nederlandse flora moet worden gerekend. Een voorstel om *C. foetida* op te nemen in de Standaardlijst van de Nederlandse flora is reeds aanvaard op het floristenconcilie van 1980 (ADEMA, 1980).

De oudste opgave van Stinkend streepzaad voor Zuid-Limburg en omgeving dateert uit de eerste helft van de vorige eeuw. In zijn werk over de Sint Pietersberg schrijft BORY DE ST-VINCENT (1821) in het hoofdstuk Catalogue Linnéen des Plantes du plateau de Saint-Pierre onder nummer 498: "*Crepis foetida*, L. dans les champs crayeux et sur les collines au-delà du Sart". Deze vindplaats is nog vrij nauwkeurig aan te geven: de ligging van de voormalige hoeve Le Sart is in het landschap nog goed te herkennen even ten zuiden van het voormalige kasteel Caster aan de Luikerweg (in het Nederlandse raster is dit kilometerhok 61-38-32 en in het Belgische raster kwartierhok E7-35-51; deze en andere vindplaatsen zijn weergegeven in figuur 1).

Zeventien jaar later vermeldt FRANQUINET (1838) deze soort als *Barkhausia foetida* ook voor deze omgeving. In een van de twee manuscripten van zijn hand met de titel 'Flore des environs de Maestricht' wordt onder nummer

503 als vindplaats de weg over de berg van Eijmael naar Wonck genoemd. Bovendien wordt in dit en het andere manuscript (daar onder nummer 563) de omgeving van Valkenburg als vindplaats vermeld: "montagne descendant à Fauquemont". Hiermee wordt vermoedelijk (een helling van) de Cauberg bedoeld in kilometerhok 62-22-12 of 62-22-22.

De volgende opgave vinden we bij DUMOULIN (1868) die in diens 'Guide du botaniste dans les environs de Maestricht' ook de vindplaats bij Valkenburg noemt ("à gauche du chemin qui descend pour entrer à Fauquemont") maar bovendien een nieuwe vindplaats in kilometerhok 61-28-33: "dans les fossés * le long du chemin vers Scharn hors la vieille porte de Wyck".

Andere opgaven uit de vorige eeuw zijn van Hugo de Vries (in 1864 bij Oud-Valkenburg) en van J.D. Kobus (1883 bij Valkenburg; VUYCK, 1902). DE WEVER (1923) noemt enkele vindplaatsen uit het begin van deze eeuw:

"te Schin op Geul langs den weg van 't station naar 't Krekelsboschje bij den splitsing van den weg naar Opscheumer; te Gulpen langs den weg van de Hut naar Reijmersstok (1902), J. Schuyt".

Deze vindplaatsen kunnen geplaatst worden in respectievelijk uurhok 62-22 en uurhok 62-32. In het herbarium van De Wever is materiaal opgenomen van Stinkend streepzaad met de volgende aantekeningen: "Schin op Geul: helling bij de nieuwe spoorbrug, 24-VIII-'10" en "cultuur van exemplaar Schin op Geul, 1915". Of deze vindplaats dezelfde is als de eerder genoemde te Schin op Geul is niet zeker; beide opgaven zijn echter te plaatsen in uurhok 62-22.

De tot voor kort laatste vondst in Zuid-Limburg werd in 1946 gedaan op de zuid-helling van de Eijserberg (uurhok 62-23). Van deze vondst is materiaal aanwezig in het Rijksherbarium te Leiden.

Vindplaatsen elders in Nederland

Stinkend streepzaad is ook op een aantal plaatsen elders in Nederland aangetroffen. Het betreft hier echter min of meer gerenommeerde adven-