

## Een nieuwe stamboom voor de acht Klassen van weekdieren

C.J.P.J. (Kees) Margry

**Summary.** In this article a simple summary of the research of Kocot et al. (2011) is given and their phylogenomic study is placed in the wider context of research on the relationship of different taxa of molluscs.

### Inleiding.

Recent werd via de NMV-maillijst een artikel uit Nature (Kocot et al., 2011) rond gemaald met de suggestie, dat een vereenvoudigde samenvatting van dit artikel in Spirula zou kunnen bijdragen aan het inzicht van de leden. In deze bijdrage wordt die samenvatting geplaatst in een algemene toelichting op onderzoek aan verwantschap.

### Verwantschap als basis voor indeling.

De indeling van organismen (systematiek) in verschillende groepen (taxa) is gebaseerd op verwantschap. In het verleden was men voor het onderzoek naar die verwantschap vooral afhankelijk van de vergelijking van in- en uitwendige kenmerken. Voor de reconstructie van de evolutionaire geschiedenis en het vervaardigen van stambomen bleken ook fossielen en de zoögeografie (waar de taxa voorkomen) in belangrijke mate bij te dragen aan dat inzicht. Belangrijk hierbij was de ontdekking, dat de continenten verschuiven en er afwisseling van warme en koude periodes voorkwamen waardoor taxa geïsoleerd konden raken of juist bij elkaar konden komen. Twee informatiebladen van de NMV geven hier meer duidelijkheid over (Gittenberger, 1975; 1978). De laatste decennia zijn er steeds betere onderzoekstechnieken ontwikkeld, die het mogelijk maakten om een meer objectief inzicht te krijgen in de verwantschap. Zo werden in “cladistische fylogenetische analyses” kenmerken op een rijtje gezet en per taxon geturfd in hoeverre die kenmerken aanwezig waren (kenmerkmatrix). Aan de hand van wiskundige berekeningen kon dan een stamboom worden getekend (Sturm et al., 2006.) Een mooi voorbeeld van een dergelijke analyse is te zien in Barker (2011: 127 e.v.). Steeds vaker wordt het onderzoek naar verwantschap bestudeerd aan de hand van erfelijke informatie (DNA), door de volgorde van basenparen in genen te vergelijken. Gittenberger et al. (2006) brachten deze moleculaire sporen prachtig in beeld bij verschillende soorten van het geslacht *Balea*. Bas Kokshoorn (2008; 2009) laat zien, hoe met verschillende vormen van zulke erfelijke informatie onderzoek kan worden uitgevoerd. Hij maakte in zijn onderzoek een verwantschapsschema voor de geslachten *Abida* en *Chondrina*.

### Ruim 100.000 soorten in acht Klassen.

Op dit moment worden er ruim 100.000 soorten weekdieren onderscheiden (Kocot et al., 2011). Massemin et al. (2009) houden het op ruim 114.495 soorten, Noordijk et al. (2010) komen in het schitterende boek over de Nederlandse biodiversiteit op ruim 115.230 beschreven soorten. Al deze soorten worden onderverdeeld in acht Klassen (Massemin et al., 2009; Noordijk et al., 2010; Kocot et al., 2011) Deze acht Klassen zijn met aantallen en gegevens voor Nederland weergegeven in Tabel 1. De aantallen geven een goed beeld maar zijn door de dynamiek van beschrijvingen van nieuwe soorten en het

vaststellen van synoniemen onmogelijk exact weer te geven.

De fylogenetische afstamming van de Klassen (d.w.z. welke Klassen meer of minder met elkaar verwant zijn) is al controverseel sinds het allereerste begin van vergelijkend onderzoek (Barker, 2001:1). Aan de hand van allerlei analyses waren er verschillende stambomen voor deze acht Klassen gemaakt (Barker, 2001; Ponder & Lindberg, 2008; Kocot et al., 2011). Verschillende hypothesen, waarbij soms de tweekleppigen en stoottanden enerzijds en de slakken en inktvissen anderzijds meer verwant zouden zijn, of juist de stoottanden en de inktvissen meer verwantschap vertoonden en de relatie tussen slakken en tweekleppigen verder weg leek te liggen (Kocot et al., 2011). Noordijk et al. (2010) geven een stamboom, die een mogelijke verwantschap weergeeft. Hun stamboom heeft veel gelijkens met de “Unnamed hypothesis” in Kocot et al. (2011). Kocot et al. (2011) leggen uit, hoe ze met “phylogenomic studies” nog beter zicht hebben gekregen op de stamboom van de weekdieren.

**Tabel 1.** Klassen van weekdieren met hun Nederlandse naam en aantallen uit enkele bronnen.

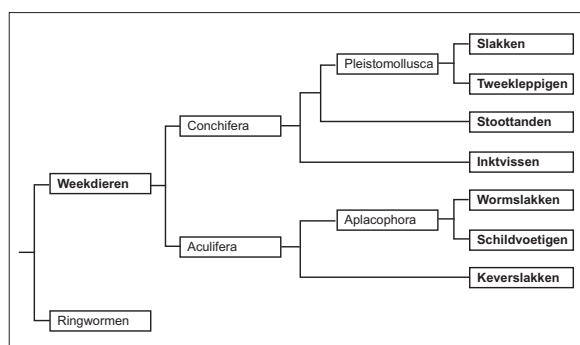
Klasse	Nederlandse naam volgens Noordijk et al. (2010)*	Gevestigde soorten in Nederland (Noordijk et al., 2010)	Aantal beschreven soorten (Noordijk et al., 2010)	Aantal beschreven soorten (Massemin et al., 2009)
Solenogastres (=Neomeniomorpha)	Wormslakken	0	240	350
Caudofoveata (=Chaetodermomorpha)	Schildvoetigen	1	120	100
Polyplacophora	Keverslakken	2	920	900
Monoplacophora	Mutsweekdieren*	0	30	15
Cephalopoda	Inktvissen	5	700	730
Scaphopoda	Stoottanden	2	520	400
Bivalvia	Tweekleppigen	115	20.000	12.000
Gastropoda	Slakken	265	92.700	100.000
Totaal		390	115.230	114.495

\* de Nederlandse naam voor Monoplacophora is afkomstig van de Bruyne et al. (1994).

### Fylogenomisch onderzoek.

Bij fylogenomisch onderzoek worden niet alleen korte stukjes DNA vergeleken maar completere delen van de totale erfelijke informatie (het genoom) en het RNA, wat erfelijke informatie overdraagt naar andere celdelen (transcriptoom). Fylogenomisch onderzoek is dus in feite het toepassen van de fylogenetische methode op een “complete” bemonstering van het totale genoom. Door deze werkwijze wordt een beter beeld gekregen dan bij onderzoek, waarbij het maar om één enkel gen of enkele genen gaat. Bij deze analyse (Kocot et al., 2011) zijn alle Klassen behalve de Monoplacophora meegenomen. Van Monoplacophora is namelijk maar weinig materiaal

beschikbaar. Van elk van de overige Klassen werden minstens 2 duidelijk te onderscheiden soorten genomen. In totaal ging het om 42 soorten of geslachten waarvoor de DNA-volgorde van in totaal 308 genen werd bekeken. Voor de bevestiging van gevonden resultaten zijn meerdere analyses, statistische toetsen en testen uitgevoerd, die niet altijd even sterk maar doorgaans zeer overtuigend op de getekende stamboom uitkwamen (Figuur 1). Ook zijn daarna 60 morfologische kenmerken in een “kenmerkmatrix” gebruikt om beter zicht te krijgen op het moment waarop bepaalde kenmerken in de evolutie ontstonden.



**Figuur 1.** De stamboom van de weekdieren naar Kocot et al. (2011)

#### **Kocot et al. (2011) trekken een aantal conclusies:**

Alle acht Klassen van weekdieren vormen een monofyletische groep. Dat wil zeggen, dat ze allemaal samen één gemeenschappelijke voorouder hebben en alle nakomelingen van die voorouder in die groep zitten;

De meest verwante groep van de weekdieren (de zgn. zustergroep) wordt gevormd door de Ringwormen (Annelida). Kelkwormen (Entoprocta) en Kransdiertjes (Cycliophora) zijn duidelijk minder verwant;

Een duidelijke verwantschap blijkt bij de tweekleppigen en de slakken, die zij daarom samen in een groep zetten met de naam Pleistomollusca. Deze Pleistomollusca zitten samen met de stoottanden en de inktvissen in de Conchifera, de schelpdragers;

De Keverslakken staan daar via andere lijnen veel verder van af en kunnen niet met alle schelpdragers tot één groep worden gerekend; Alle Tweekleppigen zijn uit één voorouder ontstaan;

Van de 8 Klassen van weekdieren hebben alleen slakken en inktvissen een kop en een goed ontwikkeld zenuwstelsel. Toch zijn deze 2 klassen niet extra nauw met elkaar verwant. Daarom is het vermoeden dat de ontwikkeling van kop en zenuwstelsel bij slakken en inktvissen waarschijnlijk los van elkaar ontstaan zijn (convergentie). Dat kop en zenuwstelsel bij tweekleppigen en stoottanden eerst ontstaan en toen weer verdwenen zijn, vinden de auteurs een minder waarschijnlijke verklaring. Beide kenmerken vormen dus geen argument voor verwantschap van slakken en inktvissen;

Kalkstekels (sclerites) komen alleen voor bij de Aculifera, schelpen komen alleen voor bij de Conchifera;

Hoe meer genen gebruikt worden, des te overtuigender de verwantschap en vertakking van de stamboom naar voren komt.

#### **Discussie**

Door het onderzoek van Kocot et al. (2011) lijkt het inzicht in de afstamming van verschillende groepen van weekdieren aanzienlijk verbeterd. Verder onderzoek zal moeten bevestigen, dat deze indeling een goede weergave is van de verwantschap van de verschillende Klassen van weekdieren en welke plaats de Mutsweekdieren in deze stamboom hebben.

#### **Dankwoord**

Met dank aan Sylvia van Leeuwen voor het rond mailen van wetenswaardigheden, artikelen en oproepen via de NMV-maillijst. Ook dank aan haar en Prof dr. Menno Schilthuisen voor hun reactie op een eerdere versie van dit artikel. Dank aan Bart Gadella voor zijn link naar het artikel van Kocot et al. en aan Bert Jansen voor zijn hulp bij het vervaardigen van Figuur 1.

#### **Literatuur.**

- BARKER, G.M. (2001): The Biology of Terrestrial Molluscs. i-xiv, 1- 558. CABI, Wallingford.
- BRUYNE, R.H., R.A. BANK, J.P.H.M. ADEMA & F.A. PERK (1994): Nederlandse naamlijst van de weekdieren (mollusca) van Nederland en België. 1-149. Backhuys, Oegstgeest.
- GITTENBERGER, E. (1975): Inleiding tot de terminologie in de systematiek. – Informatieblad 3 van de Nederlandse Malacologische Vereniging: 1-7.
- GITTENBERGER, E. (1978): Opmerkingen betreffende de zoögeografie van Europese landslakken. – Informatieblad 4 van de Nederlandse Malacologische Vereniging: 1-5.
- GITTENBERGER, E., D.S.J. GROENENBERG, B. KOKSHOORN & R.C. PREECE (2006): Molecular trails from hitch-hiking snails. – Nature, 439: 409.
- KOCOT, K.M., J.T. CANNON, C. TODT, M.R. CITARELLA, A.B. KOHN, A. MEYER, S.R. SANTOS, C. SCHANDER, L.L. MOROZ, B. LIEB & K.M. HALANYCH (2011): Phylogenomics reveals deep molluscan relationships. – Nature, 477: 452-457.
- KOKSHOORN, B. (2008): Resolving Riddles and Presenting New Puzzles in Chondrinidae Phylogenetics. 1-191. Universiteit Leiden, Leiden.
- KOKSHOORN, B. (2009): Oude raadsels en nieuwe puzzels in de systematiek van de Chondrinidae (Gastropoda, Pulmonata, Orthurethra). – Spirula, 368: 59-62.
- MASSEMIN, D., D. LAMY, J-P. POINTIER & O. GARGOMINY (2009): Coquillages et escargots de Guyane. 1-456. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- NOORDIJK, J., R.M.J.C. KLEUKERS, E.J. VAN NIEUKERKEN & A.J. VAN LOON (red.) (2010): De Nederlandse biodiversiteit. Nederlandse Fauna 10. 1-510. NCB Naturalis & EIS, Leiden.
- PONDER, W.F. & D.R. LINDBERG (eds) (2008): Phylogeny and Evolution of the Mollusca. i-xi, 1-469. University of California Press, Berkeley.
- STURM, C.F., T.A. PEARCE & A. VALDÉS (2006): The Mollusks: A Guide to Their Study, Collection, and Preservation. i-xii, 1-445. American Malacological Society, Pittsburgh.

**Adres van de auteur:**  
Mozartlaan 41  
5283 KB Bostel  
0411-682916  
margry@home.nl