

Vondst van een linksgewonden Vijver-pluimdrager *Valvata piscinalis* (Müller, 1774) en de achterliggende genetica

Ward Langerært

Discovery of a sinistral European valve snail *Valvata piscinalis* (Müller, 1774) and the underlying genetics

Summary

In May, 2015 the author discovered among shells deposited as gravel on a walking path a left-coiled (sinistral) specimen of the usually right-coiled (dextral) European valve snail *Valvata piscinalis*. The underlying genetics have been explored. However, the theoretical outcomes do not match the incidence of sinistral specimens of dextral species. Apparently, more factors play a role in determining whether the shell of a dextral species becomes sinistral.

Inleiding

In 2015 volgde ik een cursus natuurgids in het Zwin. Voor mijn terreinstudie besloot ik het domeinbos Ryckevelde te onderzoeken. Daarom ging ik op vrijdag 1 mei 2015 opnieuw een wandeling maken in Ryckevelde. Dit bos bevindt zich ongeveer 5 km ten oosten van Brugge (België) en ligt binnen de gemeenten Damme, Brugge en Beernem.

Na een mooie wandeling kwam ik aan in het zuidoosten van het gebied, waar de Meersbeek stroomt. Daar ontdekte ik dat het pad langs de beek vol met schelpen lag, voornamelijk van zoetwatermollusken. Ik nam aan dat de beek uitgediept of verbreed was en dat dit sediment was gebruikt om het pad te maken. Als ervaren schelpenverzamelaar liet ik mij op mijn knieën vallen en plukte ik met mijn pincet tientallen schelpen van het pad. Uiteindelijk nam ik nog een flinke zak gruis mee om thuis verder te onderzoeken. Alles tezamen leverde dit 10 soorten landmollusken op en 20 soorten zoetwatermollusken. Maar ik zal het in dit artikel over slechts één schelpje hebben dat ik in het gruis vond: een linksgewonden Vijver-pluimdrager (fig. 1-3).

Verder onderzoek

Ik verzamel al tien jaar schelpen, maar ik zoek nog maar drie jaar naar schelpen en hun bewoners in het veld. Ik heb altijd al een linksgewonden schelp willen vinden van een rechtsgewonden soort (of omgekeerd). Deze vondst van een linksgewonden Vijver-pluimdrager was dan ook een mijlpaal in mijn carrière als schelpenverzamelaar.

Het was echter pas in mei 2016 dat ik er aan dacht om op te zoeken of er meer meldingen zijn van linksgewonden Vijver-pluimdragers. Zo stootte ik op het artikel van Hendrik Wallbrink over een vondst in de Kanjelbeek in Zuid-Limburg op 30 juli 1997 (Wallbrink, 1997). Ook beschrijft hij de genetica achter het fenomeen van linksgewondenheid bij rechtsgewonden soorten. Afgelopen schooljaar heb ik op school kennis gemaakt met de basis van de genetica (Mendels wetten, geslachtsgebonden overerving, Morgans werk met fruitvliegen, mutaties ...) (Durnez, z.j.), waardoor het artikel mij heel erg intrigeerde. Ondanks het zeer goede artikel van Wallbrink wil ik deze abnormale genetica toch nog eens toelichten, omdat in het artikel van Wallbrink termen als homozygoot, heterozygoot, genotype en fenotype niet altijd zijn toegelicht en omdat de achterliggende genetica wordt voorgesteld als Mendeliaanse overerving, terwijl het hier om niet-Mendeliaanse overerving gaat (slide-share.net).

Algemene genetica

Genetica is de studie van de kenmerken die levende wezens doorgeven aan hun nakomelingen. Ze geven erfactoren door aan hun nakomelingen, in ons geval de erfactor: 'windingsrichting van de schelp'. Als eerste geven de ouders hun genen door. Dit noemen we P-generatie. Deze generatie geeft hun kenmerken weer door aan de volgende generatie, de F₁-generatie. Vervolgens geven die hun kenmerken weer door aan de volgende generatie, de F₂-generatie, enzovoort.

Van de erfactor 'windingsrichting van de schelp' kennen we twee verschillende vormen, namelijk links- en rechtsgewonden. Verschillende vormen van eenzelfde erfactor noemt men allelen. We hebben een allel *R* voor rechtsgewonden en een allel *l* voor linksgewonden. Deze symbolische notatie die de allelen weergeven die aanwezig zijn in het organisme, noemt men het genotype. In ons geval hebben we drie verschillende genotypen: *RR*, *Rl* en *ll*. Een beschrijving van het uiterlijk van het organisme heet het fenotype. In ons geval hebben we twee verschillende fenotypen: linksgewonden en rechtsgewonden. Normaal gezien gebruikt men dezelfde letters voor eenzelfde erfactor, bv. *R* en *r* i.p.v. *R* en *l*, maar ik vind het duidelijker als ik *R* voor rechtsgewonden gebruik en *l* voor linksgewonden. De reden waarom ik het allel voor rechtsgewonden in hoofdletter schrijf en het allel voor linksgewonden in kleine letter, is omdat *R* het dominante allel is en *l* het recessieve allel. Een dominant allel is een allel dat een ander allel domineert. Het



Fig. 1. Links- en rechtsgewonden Vijver-pluimdrager *Valvata piscinalis*. Foto Ward Langerært.

Tabel 1. Foute kruisingen op basis van Mendels wetten.

Homozygotie kruisingen	P-generatie			
	F1-generatie			
		100% rechts gewonden RR	100% rechts gewonden Rl	100% links gewonden ll
Heterozygotie kruising	P-generatie			
	F1-generatie			
		25% rechts gewonden RR	50% rechts gewonden Rl	25% links gewonden ll
		75% van de F1-generatie is rechts gewonden		25% van de F1-generatie is links gewonden

gedomineerde allel wordt een recessief allel genoemd. Door verschillende kruisingen te simuleren kunnen we berekenen wat de kans is dat een individu rechts- of linksgewonden is.

Foute redenering op basis van de wetten van Mendel

Als we de verschillende kruisingen simuleren met behulp van Mendels wetten zouden we op de resultaten in tabel 1 uitkomen. Bij homozygote kruisingen (kruisingen waarbij het genotype bestaat uit twee dezelfde allelen) zouden we enkel linksgewonden nakomelingen verkrijgen wanneer beide ouders linksgewonden zijn. Als beide ouders niet linksgewonden zijn, zouden de nakomelingen alle rechtsgewonden zijn (omdat rechtsgewonden dominant is). Bij een heterozygote kruising (een kruising waarbij het genotype bestaat uit twee verschillende allelen) zou een nakomeling 75% kans hebben om rechtsgewonden te zijn en 25% kans hebben om linksgewonden te zijn. Het is dus niet zo dat als je vier nakomelingen hebt, er één linksgewonden is, maar het is wel zo dat elk individu 25% kans zou hebben om linksgewonden te zijn. De kruising van twee homozygote ouders (RR en ll) levert F_1 -nakomelingen die alle aan elkaar gelijk zijn (Rl). Dit noemt men de uniformiteitswet. De kruising van twee van deze nakomelingen (Rl met Rl) levert nakomelingen waarbij de verhouding dominant (RR of Rl) over recessief (ll) altijd 3 op 1 is (of 75% ten opzichte van 25%). Dit noemt men de splitsingswet.

Echter, zoals de titel van deze alinea al verradt en zoals ik al eerder vermeldde, is deze redenering in ons geval niet correct. De overerving gebeurt niet volgens de wetten van Mendel. Het gaat hier om zogenaamde niet-Mendeliaanse overerving. Er is

een ander genetisch fenomeen aan het werk. Dat is het maternaal effect of 'maternal effect', zoals men het in het Engels zegt.

Correcte redenering: het maternaal effect




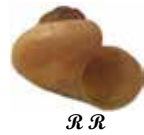

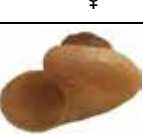
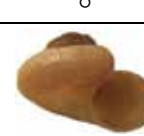

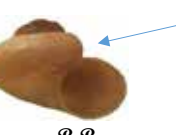


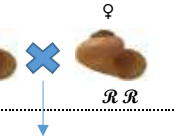
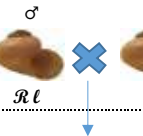

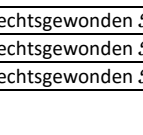
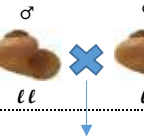
Zoals de naam al doet vermoeden heeft het maternaal effect te maken met de moeder. Omdat slakken hermafrodit zijn, lees je moeder beter als 'eicelproducent' (Gittenberger, 1993). Kort gezegd houdt het maternaal effect in dat het genotype van de moeder het fenotype van de nakomelingen bepaalt (lees deze zin nog eens traag opnieuw!). Of anders gezegd: de genetische code van de moeder (RR , Rl of ll) bepaald het uiterlijk van haar nakomelingen (linksgewonden of rechtsgewonden). De genen van beide ouders worden doorgegeven, maar enkel die van de moeder hebben een effect op het fenotype van de nakomelingen. Als het genotype van de moeder RR of Rl is, zullen de nakomelingen rechtsgewonden zijn (bij Rl ook, omdat R het dominante allel is en l het recessieve allel). Alleen als het genotype van de moeder ll is, zullen de nakomelingen linksgewonden zijn.

Een fundamentele oorzaak wordt door Gittenberger als volgt gegeven:

"Het maternaal effect impliceert dat al in de onbevruchte eicellen de richting van de klievingsdelingen en daarmee de windingsrichting van alle nakomelingen onwrikbaar vastligt. Het signaal dat in het cytoplasma van de eicel op basis van de genetische eigenschappen van de eicelproducent aanwezig is, wordt door het na de bevruchting actieve nucleaire DNA [DNA in de celkern, WL] niet meer gewijzigd" (Gittenberger, 2008).

Nu weten we hoe we de kruisingen op correcte wijze moeten uitvoeren. We zullen eerst en vooral onderscheid moeten maken

Tabel 2. Correcte kruisingen rekening houdend met het maternaal effect.

	♂	♀	♂	♀
P-generatie	 RR	 ll	 ll	 RR
F1-generatie	 Rl 100% linksgewonden Rl	 Rl	 Rl	 Rl 100% rechtsgewonden Rl
F2-generatie	 RR 25% rechtsgewonden RR	 Rl 50% rechtsgewonden Rl	 ll 25% rechtsgewonden ll	100% van de F2-generatie is rechtsgewonden Aparte genotypen onderling kruisen
F3-generatie	 RR 100% rechtsgewonden RR	 RR 25% rechtsgewonden RR  Rl 50% rechtsgewonden Rl  RR 25% rechtsgewonden RR	 ll 100% linksgewonden ll	

tussen mannelijke en vrouwelijke exemplaren, of beter tussen de zaadcelproducent (♂) en eicelproducent (♀), waardoor de resultaten in tabel 2 uitkomen. We kruisen een homozygote, rechtsgewonden vader met een homozygote, linksgewonden moeder. Het genotype van de moeder bepaalt het fenotype van de nakomelingen, dus we krijgen enkel linksgewonden nakomelingen met genotype Rl . We kruisen ook een homozygote, linksgewonden vader met een homozygote, rechtsgewonden moeder. Hier krijgen we ook nakomelingen met genotype Rl , maar nu zijn ze rechtsgewonden. Wanneer we nu van de F_1 -generatie een heterozygote, linksgewonden moeder met een heterozygote, rechtsgewonden vader kruisen, wordt het pas echt interessant. Het genotype van de moeder is Rl . Dit is een genotype voor een rechtsgewonden schelp, omdat R is het dominante allel is, dus alle nakomelingen (F_2 -generatie) zijn rechtsgewonden. Dit ondanks het feit dat de moeder linksgewonden is! Het is enkel het genotype van de moeder dat van belang is, niet het fenotype.

Als laatste kruisen we de aparte genotypen onderling waardoor $\frac{1}{4}$ van de F_3 -generatie linksgewonden is en $\frac{3}{4}$ rechtsgewonden. Merk op dat we de heterozygote kruising tweemaal uitvoeren, omdat dit genotype 50% van de F_2 -generatie beslaat.

Het is tevens opmerkelijk dat de Mendeliaanse overerving die we in de vorige alinea hanteerden er toe leidde dat bij de heterozygote kruising 75% van de nakomelingen rechtsgewonden is en 25% linksgewonden (splittingswet) en dat deze verhouding ook terugkomt bij toepassing van het maternaal effect. Zowel

de genotypen als de fenotypen komen overeen. Bij toepassing van het maternaal effect duurt het wel een generatie langer voor we deze verhoudingen verkrijgen: we moeten onderscheid maken tussen zaadcelproducent en eicelproducent en de verschillen in de fenotypen van de ouders.

Conclusie

Wat is nu de reële kans dat een rechtsgewonden soort linksgewonden nakomelingen voortbrengen? We moeten met drie zaken rekening houden.

1. Het genotype van de moeder (eicelproducent) moet ll zijn.
2. Het genotype van de vader (zaadcelproducent) heeft geen enkele invloed op de windingsrichting van de volgende generatie, maar wel op de generatie daarna, omdat de vader nog steeds zijn genen doorgeeft.
3. De (eventueel verschillende) fenotypen van de vader en van de moeder hebben geen enkele invloed op de windingsrichting van de nakomelingen.

De vraag is dus: Wat is de kans dat het genotype van de moeder ll is? Dit wordt bepaald door de vader en de moeder van de vorige generatie.

Er zijn 6 verschillende kruisingen mogelijk: $ll \times ll$, $Rl \times ll$, $Rl \times Rl$, $RR \times Rl$, $RR \times ll$ en $RR \times RR$. Stel dat

de kansverdeling uniform is, d.w.z. dat elke kruising evenveel kans heeft om voor te komen (elk 16,7% kans). Bij de eerste kruising is de kans op *ll*-nakomelingen 100%, bij de tweede 50%, bij de derde 25% en bij de drie laatste kruisingen 0%. Dit brengt ons tot de volgende uitkomst: $1/6 + 0,5/6 + 0,25/6 + 0/6 + 0/6 + 0/6 = 7/24$. Ofwel 29,17% kans dat een nakomeling het genotype *ll* heeft. Stel dat de *ll*-nakomeling bij een kruising 50% kans heeft om de eicelproducent te zijn, dan is er in totaal nog 14,583% kans dat alle nakomelingen linksgewonden zijn. Dit is te veel. Bij elke tien schelpen van een rechtsgewonden slakkensoort die je opraapt zou er minstens één linksgewonden moeten zijn. Iedere malacoloog weet dat dit niet het geval is. Enkele oorzaken van deze foute uitkomst kunnen zijn:

- De verdeling in het optreden van kruisingen is waarschijnlijk niet uniform. Als bijvoorbeeld de kans op de laatste kruising groter is dan de kans op de eerste kruising wordt de totale kans op *ll*-nakomelingen al kleiner.
- Slakken zijn hermafrodit, waardoor het misschien niet klopt dat de *ll*-nakomeling bij een kruising 50% kans heeft om de eicelproducent te zijn.
- Het is niet bekend of de windingsrichting van schelpen altijd van erfelijke factoren afhangt (Gittenberger, 1993). Omgevingsfactoren kunnen misschien ook een rol spelen.

Een eenduidig antwoord op de vraag ‘Wat is de kans dat het genotype van de moeder *ll* is?’ kan dus niet gegeven worden. Het is dus ook onmogelijk te zeggen wat de kans is dat je op een linksgewonden schelp van een rechtsgewonden soort stuit. Er is nog te weinig over dit onderwerp bekend en er zijn nog te veel parameters waarmee we rekening moeten houden. Wat wel zeker is, is dat volgens het maternaal effect alle nakomelingen

linksgewonden zijn als de moeder het genotype *ll* heeft.

Eindwoord

Het is opmerkelijk dat er zoveel interessants schuilgaat achter één enkel schelpje, gevonden tussen tientallen andere schelpen. ‘Verkeerdgewonden’ schelpen blijven iets speciaals en ook al kan ik de kans niet berekenen, ik weet dat mijn vondst niet alledaags was.

Geraadpleegde bronnen

- BIO.MIAMI.EDU. www.bio.miami.edu/dana/250/250S11_6.html. Geraadpleegd 11-07-2016.
- DURNEZ, P., z.j. *Solanum 6'*: Cursus Biologie voor niet-wetenschappelijke richtingen. – Die Keure, Brugge.
- GITTENBERGER, E., 1993. Linksgewonden Lauria's van Ritthem. – Correspondentieblad van de Nederlandse Malacologische Vereniging 274: 118.
- GITTENBERGER, E., 2008. De windingsrichting van slakkenhuisjes in breder perspectief. – Natuurkundige voordrachten 86: 23-29.
- PIERCE, B.A., 2012. *Genetics: A conceptual approach*. – W.H. Freeman, New York.
- SLIDEPLAYER.COM, 2015. slide/4088745/. Geraadpleegd 11-07-2016.
- SLIDESHARE.NET, 2010. Pammy98/part06-nonmendelian-inheritance-epigenetic-inheritance-etc-i. Geraadpleegd 03-07-2016.
- WALLBRINK, H., 1997. Een linksgewonden exemplaar van *Valvata piscinalis* (O.F. Müller, 1774). – Correspondentieblad van de Nederlandse Malacologische Vereniging 298: 111-113.

Adres van de auteur
langerart.ward@gmail.com

Het is soms niet wat je ziet – blinkslak cf. Brede blinkslak *Aegopinella nitens* (Michaud, 1831) blijkt toch Bruine blinkslak *Aegopinella nitidula* (Draparnaud, 1805)

Gerard Majoor

It is not always what you see – glass snail cf. Wide-mouthed glass snail *Aegopinella nitens* (Michaud, 1831) proves to be Smooth glass snail *Aegopinella nitidula* (Draparnaud, 1805)

Summary

In May 2016 in Valkenburg, province of Limburg, an empty shell was collected which resembled the Wide-mouthed glass snail *Aegopinella nitens* (Michaud, 1831). One month later the site was revisited in search of living specimens of glass snails. Next to seven wide-mouthed empty shells of glass snails two wide-mouthed living specimens were collected. The latter were photographed, conserved in alcohol and dissected. Disappointingly, the genitals of the single specimen suitable for anatomical study proved to represent the Smooth (or Reddish) glass snail *Aegopinella nitidula* (Draparnaud, 1805).

De opwinding

Op 21 mei 2016 bezocht de Mollusken Studiegroep Limburg (MSL) opnieuw een oud bosje dat bij het Parkhotel in Valkenburg hoort. De ultieme wens was om daar de vondst door Wim

Kuijper van een fragment van een (vermeend?) recent exemplaar van de Grote torenslak *Ena montana* (Draparnaud, 1801) in Valkenburg door een tweede vondst van die soort te beves-