

EEN LINKSGEWONDEN CEPAEA HORTENSIS TE MAASTRICHT

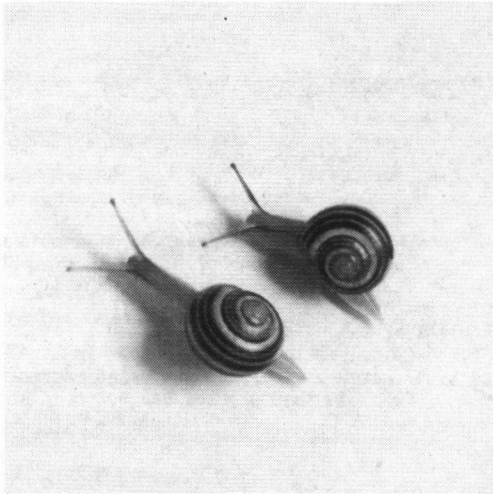
door

A.J. Lever

Voor elke malacoloog is de vondst van een slak die 'verkeerd-om' gewonden is een gebeurtenis die hij niet snel zal vergeten. Mij overkwam dit toen ik op 14 september 1981 een levend linksgewonden exemplaar vond van de Tuinslak (Cepaea hortensis). Deze vondst was voor mij een reden om mij nader te verdiepen in de vragen hoe vaak zoiets nu voorkomt bij Cepaea en hoe linksgewondenheid bij normaal rechtsgewonden slakken ontstaat. In het navolgende wordt daar dan ook nader op ingegaan[†].

Het gevonden exemplaar

Het linksgewonden exemplaar van C. hortensis werd gevonden langs een holle weg op de Louwberg bij Maastricht (kilometerblok 61-27-55; Anonymus, 1981). Het dier (figuur 1) bevond zich hier tussen tientallen rechtsgewonden soortgenoten op de berm van de weg. Deze berm is voornamelijk begroeid met Grote brandnetels. Uitgebreid nader onderzoek ter plekke,



Figuur 1. Het op de Louwberg gevonden linksgewonden exemplaar van Cepaea hortensis (rechts) tesamen met een rechtsgewonden soortgenoot (foto D.J. Braggaar).

[†]) Dit artikel is een gedeeltelijke bewerking van een artikel dat eerder verscheen in het Natuurhistorisch Maandblad (zie Lever, 1982).

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. Bij het overlijden van het dier, dat ik thuis hield, in augustus 1983 waren deze maten respectievelijk 13.7 mm en 18.2 mm.

Frequentie linksgewondenheid bij Cepaea

Uit de literatuur is een aantal meldingen van linksgewonden exemplaren van C. hortensis en ook van de nauw verwante Veldslak (C. nemoralis) bekend. Meestal wordt alleen melding gemaakt van het feit dat linksgewonden exemplaren bekend zijn. Dautzenberg (1914) en Ellis (1964) doen dit voor zowel C. hortensis als voor C. nemoralis. Van Benthem Jutting (1933) vermeldt een linksgewonden exemplaar van C. nemoralis uit het bezit van het Zoölogisch Museum te Amsterdam, dat gevonden is te Rhoon. Mienis (1972) maakt melding van het feit dat dit Museum zowel een linksgewonden exemplaar van C. hortensis als van C. nemoralis bezit. Van Heurn (1958) meldt de vondst van een linksgewonden C. nemoralis te Voorst. Een zoon van Van Heurn, de heer A.A. van Heurn, maakte mij erop attent dat dit exemplaar in 1947 en niet, zoals in het betreffende artikel staat vermeld, in 1957 gevonden werd.

Ook over de frequentie waarin linksgewondenheid bij deze Cepaea-soorten voorkomt is wel iets te zeggen. 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.

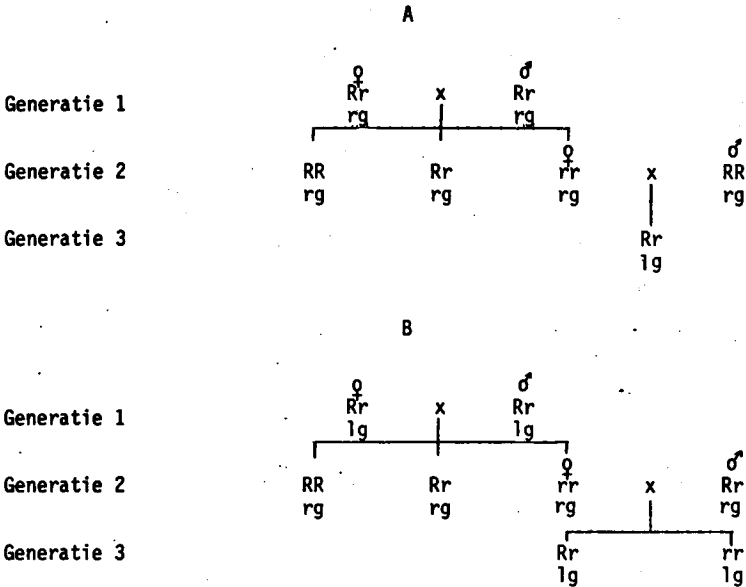
Ook bij C. nemoralis is deze verhouding niet onbekend. Zo vond Schilder (1957) 2 linksgewonden exemplaren van deze soort op 53.000 individuen. In tegenstelling hiermee maakt Diver (in een appendix bij het artikel van Clarke et al., 1968) melding van een terrein in Ierland waarvan relatief veel linksgewonden 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 rechtsgewonden individuen, maximaal 13 linksgewonden exemplaren tegelijk aan (Morrell, 1979).

Waarvoor ontstaat linksgewondenheid?

Alvorens in te gaan op de vraag waardoor linksgewondenheid bij een normaal rechtsgewonden slakkensoort ontstaat, moet erop worden gewezen dat bij huisjesslakken met een spiraalsgewonden huis 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, waaronder de Cepaea-soorten, zijn hermafrodiet, wat betekent dat ze over zowel vrouwelijke als mannelijke geslachtsorganen beschikken. (Het verschijnsel van het hermafroditisme is overigens, juist bij slakken, ontdekt door de eminenten zeventiende-eeuwse Nederlandse wetenschapsman Jan Swammerdam (1637-1680).) Bij rechtsgewonden exemplaren bevinden

zich zowel de penis als de vrouwelijke geslachtsopening aan de rechterzijde; bij linksgewonden exemplaren aan de linkerzijde.



Figuur 2. A. Hypothetisch schema voor de afstemming van het op de Louwberg gevonden exemplaar van *Cepaea hortensis* (zie generatie 3). B. Mogelijke verklaring voor de draaiingsrichting van de 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.

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 moeilijk te onderzoeken omdat linksgewondenheid zo sporadisch voorkomt. Een probleem is namelijk dat bij deze soorten, waarbij de dieren met de koppen 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 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 & Diver (1923), wordt de draaiingsrichting van een individu bepaald door één paar genetische factoren, waarbij de factor (het allel) voor rechtsgewondenheid dominant is. Interessant hierbij is dat de draaiingsrichting van een individu niet afhankelijk is van zijn eigen genotype (de samenstelling van zijn eigen erfelijke eigenschappen), maar dat het afhankelijk is van het genotype van het individu dat als zijn '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 & 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 zijn 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 figuur 2A).

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 soortgelijk 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 'vrouwelijke' ouder fungerend individu bepalend is voor de draaiingsrichting van de nakomelingen (figuur 2B). 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 figuur 2B). 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 rechtsgewonden lijnen soms 'spontaan' afwijkingen optreden 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 & 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 dan 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 'toevaligheid' of dat er genetische wetmatigheid aan ten grondslag ligt.

Tot slot zij nog vermeld dat genetisch onderzoek naar de draaiingsrichting van slakken ook verricht is aan de op Moorea, één van de Genootschaps-eilanden in de Stille Oceaan, voorkomende soort Partula suturalis. Ook bij deze soort werd 'maternal inheritance' aangetoond, maar in tegenstelling tot bij L. peregra is bij deze soort linksgewondenheid dominant (Murray & Clarke, 1966).

BIBLIOGRAFIE

- ANONYMUS, 1981. Inventarisatieatlas voor flora en fauna van Nederland. Utrecht; Staatsbosbeheer.
- BANTOCK, C.R., K. NOBLE & 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. & C. DIVER, 1923. On the inheritance of sinistrality in Lymnaea peregra.- Proc. Roy. Soc. London B 95: 207-213.
- BOYCOTT, A.E., C. DIVER, S.L. GARSTANG & F.M. TURNER, 1930. The inheritance of sinistrality in Lymnaea peregra (Mollusca, Pulmonata).- Phil. Trans. Roy. Soc. London B 219: 51-130.
- CLARKE, B., C. DIVER & 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 teratologiques chez les Mollusques Gastéropodes.- Bull. Soc. Zool. de la France 39: 50-59.
- DIVER, C., 1939. Aspects of the study of variation in snails.- J. Conchol. 21: 91-141.
- ELLIS, A.E., 1964. Sinistrosity.- Conchologists' Newsletter 9: 53-54.
- FREEMAN, G., 1977. The transformation of sinistral form of the snail Lymnaea peregra into its dextral form.- Amer. Zool. 17: 946.
- FREEMAN, G., & J.W. LUNDELIUS, 1982. The developmental genetics of

- dextrality and sinistrality in the gastropod Lymnaea peregra.- Wilhelm Roux's Arch. Dev. Biol. 191: 69-83.
- HEURN, W.C. VAN, 1958. Natuursport.- Vaneillus XI: 365-368.
- LEVER, A.J., 1982. Een linksgewonden exemplaar van de Tuinslak Cepaea hortensis (Müller) op de Louwberg bij Maastricht. Genetische aspecten van linksgewondenheid bij slakken.- Natuurhist. Maandbl. 71: 207-211.
- MIENIS, H.K., 1972. Een voorlopige inventarisatie van linksgewonden Purperslakken (Thais lapillus lapillus (Linnaeus) forma sinistrorsa).- Corr. bld. Ned. Malac. Ver. 148: 104-106.
- MORRELL, R.W., 1979. A colony of sinistral Cepaea nemoralis (L.).- Nottingham Naturalist 1: 21-24.
- MURRAY, J., & 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 & C.P. RAVEN, 1969. Analysis of follicle cell patterns in dextral and sinistral Limnaea peregra.- J. Embryol. exp. Morph. 21: 445-446.