

Bijlage van het Correspondentieblad van de Nederlandse Malacologische Vereniging en de Kreukel, uitgave van de Malacologische Contactgroep Amsterdam & Omstreken.

---

INFORMATIEBLADEN, No. 4

1978

Redactie: E. Gittenberger, C. Karnekamp en T. Meijer

---

OPMERKINGEN BETREFFENDE DE ZOOGEOGRAFIE VAN  
EUROPESE LANDSLAKKEN

door

E. Gittenberger

Bij het tot stand komen van het verspreidingsgebied van een slakke-soort kunnen zeer uiteenlopende factoren een rol spelen, zoals:

(1) de bodemgesteldheid. Vooral het kalk-gehalte van de bodem is van grote betekenis. Er bestaan vele soorten die uitsluitend in kalk-rijke streken kunnen leven, weer andere soorten (minder) prefereren juist een kalk-arme bodem, terwijl er uiteraard ook slakken zijn die op dit punt geen duidelijke voorkeur vertonen. De bodemgesteldheid is een vrij constant gegeven. Veranderingen treden meestal slechts langzaam op, er zijn miljoenen jaren voor nodig.

(2) de vegetatie/het klimaat. Het is begrijpelijk dat het klimaat en daarmee samenhangend de vegetatie, van groot belang zijn. Ook slakken of hun voedselplanten of prooidieren kunnen het ergens te warm of te koud vinden. Zeer ingrijpende klimaatsveranderingen kunnen al in de loop van duizenden jaren optreden. Slechts 25.000 jaar geleden bevonden we ons in het koudste gedeelte van de tot nog toe laatste ijstijd, het Würm of Weichselien.

(3) tektonische verschijnselen. Oprijzende gebergten, verschuivende of uiteenbrekende continenten of delen daarvan, veranderen het aanzien van de aarde en daarmee tevens de verspreidingspatronen van planten en dieren. We hebben hier te maken met veranderingen die uiterst langzaam optreden, in de loop van vele miljoenen jaren.

(4) individuele eigenschappen van de soort. Het is bekend dat verschillende soorten zeer uiteenlopend kunnen reageren op ogenschijnlijk gelijke invloeden van buitenaf. Genetische factoren spelen hierbij een rol. Sommige soorten vertonen bv. een sterke geografische variatie, terwijl andere, met vergelijkbare verspreidingsgebieden en oecologische eisen ( en dus isolerende mechanismen) opvallend constant zijn. Men denke verder aan het opmerkelijke uitsterven van sommige soorten, terwijl andere organismen blijken te kunnen

voortleven (en verder evolueren). Ook de relaties tot andere soorten (bv. concurrentie) moeten hier worden genoemd.

(5) "toeval". Slakken of slakkeëieren kunnen aan vogelpoten of veren blijven plakken en zo over lange afstand vervoerd worden. Ook drijvende boomstammen of windhozen kunnen een toevallig transport bewerkstelligen en zo de inleiding vormen tot een kolonisatie. Uiteraard kunnen de slakken voorzieningen vertonen om het toeval wat te helpen, ze kunnen bv. zo zijn toegerust dat ze een eventueel transport gemakkelijk zullen overleven.

(6) gebrek aan kennis. Naast 1-5 moeten we ons realiseren dat van tal van soorten het verspreidingsgebied, de systematiek en de oecologie nog zeer onvoldoende bekend zijn.

De aangestipte punten 1-6 zullen nu onder verwijzing naar de diverse nummers in herinnering worden geroepen waar dat zinvol lijkt.

x x x

Aannemend dat een soort oorspronkelijk in één samenhangend gebied geleefd heeft (tot ontwikkeling kwam), zal begrijpelijk gemaakt moeten worden hoe een voorkomen in onderling gescheiden gebieden ontstaan zou kunnen zijn. Alle zojuist genoemde punten kunnen hierbij een rol spelen. Aan de hand van enkele voorbeelden zal dit worden verduidelijkt.

Acicula gracilis is een soort die momenteel twee volledig gescheiden gebieden bewoont, resp. aan de noord- en de zuidzijde van de Oost-Alpen. Het ontbreken in de kalk-arme centrale Alpen is begrijpelijk, we hebben nl. met een kalk-minnende soort te maken (1). Of het oorspronkelijk leefgebied door veranderingen in de structuur van de aardkorst later in twee delen uiteenviel (3), of dat de dieren "toevallig" (5) een tweede gebied konden gaan bewonen, is onbekend. Sterk op A. gracilis lijkende verspreidingspatronen tonen o.a. de eveneens kalk-minnende soort Erjavecica bergeri en Orcula gularis. De grenzen van de verspreidingsgebieden van de genoemde soorten in de richting Oost-West worden kennelijk niet uitsluitend door het voorkomen van kalk bepaald, er zouden in dat geval nl. veel uitgestrektere gebieden moeten worden ingenomen. Ook punt 2 zou overigens een rol kunnen spelen. Tijdens het Weichselien, in feite nog maar kort geleden, werden planten en dieren over een breed front door de lagere temperaturen en het ijs verjaagd. Bij het stijgen van de temperatuur en het terugwijken van de gletsjers konden planten en dieren weer terugkomen, het laatste is nog steeds aan de gang.

Ook bij Cochlostoma henricae zien we een noordelijk en een (veel groter) zuidelijk verspreidingsgebied. Bij deze soort heeft de opsplitsing en (dus) isolatie kennelijk de vorming van ondersoorten in de hand gewerkt, het is nl. mogelijk om dieren uit de verschillende deelarealen te onderscheiden. (Bij de

hiervóór genoemde soorten is dat niet het geval). Uit het verspreidingspatroon van de noordelijke ondersoort, C. henricae huettneri wordt duidelijk dat deze dieren afstammen van voorouders die het Weichselien op een gedeeltelijk vrij van ijs gebleven 'vluchtheuvel' (massif de refuge) temidden van de gletsjers in de Alpen overleefden, om zodra dat mogelijk werd de dalen weer te gaan bevolken. De daarbij gevolgde route is aan de hand van vindplaatsen te reconstrueren. Waarnemingen gedurende tientallen jaren verricht, tonen bovendien aan dat de uitbreiding van het territorium nog steeds langzaam doorgaat.

Cylindrus obtusus overleefde kennelijk de ijstijd (2) op een flink aantal ijsvrij gebleven hoogten in de Alpen. Deze soort bleek in tegenstelling tot C. henricae later niet meer in staat te zijn (4) om de vrijgekomen dalen te gaan bevolken. We vinden de dieren nu op hoogten tussen 1500 en 2500 m (zelden lager). Ondanks de isolatie op de verspreid liggende bergen is er geen opsplitsing in ondersoorten waarneembaar. Het verspreidingspatroon van C. obtusus is te vergelijken met dat van een soort die een groep eilanden bewoont.

Een speciale behandeling verdient de zgn. boreo-alpiene verspreiding, waarbij we een verspreiding zien in enerzijds het (hoge) Noorden en anderzijds, veel zuidelijker en daardoor volledig gescheiden daarvan, de Alpen (en eventueel andere gebergten). Het boreo-alpiene verspreidingspatroon zou men kunnen verklaren door aan te nemen dat een soort die momenteel iets dergelijks laat zien, gedurende het Weichselien één samenhangend gebied in centraal Europa bewoonde, tussen het noordelijke en het zuidelijke (alpiene) landijs in. Bij het in twee richtingen wegtrekken van het landijs, toen het weer warmer werd, gingen dieren en planten naar beide kanten mee, om op die manier onder ongeveer gelijkblijvende omstandigheden te kunnen voortleven (4). Met het verdwijnen uit het te warm geworden centrale, oorspronkelijke woongebied, werd de opsplitsing in twee gescheiden arealen een feit. Aangezien we de molluskenfauna van centraal Europa gedurende het Weichselien redelijk goed kennen, is het mogelijk om deze zeer sannemelijk lijkende verklaring te testen. Bij bv. Columella columella klopt alles goed, de soort leeft momenteel in het noorden en in de zuidelijke gebergten, terwijl de huisjes in afzettingen uit het Weichselien van Midden-Europa gevonden worden. Het laatste is bij Discus ruderatus evenwel niet het geval. Uit onderzoek is gebleken dat deze soort gedurende de koude-periode in Siberië voorkwam, niet in centraal Europa. Vanuit Siberië konden bij het warmer worden zowel Noord-Europa alsook zuidelijker gebergten (tot en met de Pyreneeën) worden bereikt. De bestudering van de vroegere vegetatiepatronen in Europa maakt duidelijk dat dit inderdaad mogelijk geweest moet zijn. De wordingsgeschiedenis van het boreo-alpiene versprei-

dingspatroon van Zoogenetus harpa lijkt momenteel nauwelijks nog te achterhalen. Deze soort komt circumpolair in het hoge Noorden voor én, uiterst spaarzaam, op ruim 2000 m hoogte in de Alpen en de Kaukasus. Z. harpa is niet uit kwartaire afzettingen bekend. Het verspreidingspatroon van deze soort kwam wellicht al heel lang geleden tot stand. Merkwaardig is dat de langdurige isolatie hier niet tot het ontstaan van aparte vormen heeft geleid (4). Samen-vattend moet gesteld worden dat een boreo-alpiene verspreiding op uiteenlopende manieren tot stand kan zijn gekomen.

De verspreiding van hogere systematische eenheden, genera, families enz., is meestal niet bevredigend te verklaren. Alle in de inleiding genoemde punten zullen een rol hebben gespeeld. We moeten proberen ver in het verleden terug te kijken, wat het aantal onzekerheden uiteraard groot maakt. Hoe moeten we verklaren dat alle negen Abida soorten in de Pyreneeën voorkomen (slechts twee tevens daarbuiten)? Het verschil met Granaria, zeven soorten, voorkomend tussen Pakistan in het Oosten en Spanje in het Westen, is zeer opvallend. Wellicht hangt de soortvorming binnen het geslacht Abida nauw samen met de wordingsgeschiedenis van de Pyreneeën (3). Veel meer valt er op dit moment niet te zeggen. Het voorkomen van Plagyrona debeauxiana in Portugal en Algerije zou men kunnen verklaren uit het feit dat het Iberisch schiereiland ooit veel meer oostelijk ten opzichte van Noord-Afrika gelegen was, ware het niet dat deze situatie zich ruim 150.000.000 jaar geleden voordeed. Het lijkt niet erg waarschijnlijk dat genoemde soort al zo lang bestaat en bovendien gedurende de lange periode na het uit elkaar scheuren van het verspreidingsgebied (3), in de deelgebieden ondanks het isolement gelijkvormig bleef. Veel waarschijnlijker zijn verklaringen uit categorie 2 of 6.

Het in Amerika ontbreken van de in Europa zo rijk vertegenwoordigde Helicidae geeft grond aan de veronderstelling dat deze familie pas ontstond toen Amerika en Eurazië al uit elkaar gedreven waren. Toen er op de plaats van de huidige Bering Straat een landbrug aanwezig was (pas minder dan 25.000 jaar geleden verdwenen), waren er kennelijk geen Helicidae in de buurt om daar gebruik van te maken. (Ook nu kennen we geen Helicidae zo ver in het Oosten). Het geslacht Vallonia komt naar we weten zowel in Europa als in Amerika al gedurende tientallen miljoenen jaren voor. Mogelijk dateert het geslacht uit de periode dat beide delen van de aardkorst veel dichter opeen lagen.

Het onderzoek van fossielen maakt soms ogenschijnlijk vreemde verspreidingspatronen beter begrijpelijk. De weinige Poiretia soorten die in het mediterrane gebied voorkomen lijken daar helemaal niet thuis te horen. Hun zeer talrijke verwanten leven allemaal in tropisch Amerika. Inmiddels weten we evenwel dat de groep al tenminste sinds het begin van het Tertiair in Europa vertegenwoordigd is, met een flink aantal soorten. Kennelijk hadden de dieren in

Amerika meer succes (4) dan in Europa, waar de familie Oleacinidae vrijwel uitstierf.

Tenslotte nog iets over "relicten", soorten of soortengroepen die ergens voorkomen waar ze ver geïsoleerd zijn in ruimte en/of tijd van hun naaste verwanten. (De term "relict" wordt overigens in uiteenlopende betekenissen gebruikt). We zouden de Europese Poiretia's relicten kunnen noemen. Fraaie voorbeelden van relicten vinden we in grotten. Zo leeft er in enkele grotten in de omgeving van Dubrovnik, Joegoslavië, een soort, Pholeoteras euthrix, die, naar we sinds kort weten, tot de Cyclophoridae behoort, een familie die men in Europa al tientallen miljoenen jaren geleden uitgestorven dacht. De familie is in de tropen met talrijke soorten vertegenwoordigd. Een vrij sterk op P. euthrix lijkende soort leeft in Nieuw-Zeeland!

x x x

Het voorafgaande kan op tal van punten worden aangevochten, ten dele door de bewust sterk vereenvoudigde voorstelling van zaken. Het doel is evenwel bereikt wanneer men zich realiseert dat het ontstaan van bepaalde verspreidingspatronen meestal slechts ten dele en met het nodige voorbehoud verklaard zal kunnen worden. De problematiek is fascinerend, maar buitengewoon complex.

