

## Mijlpaal: in november 2008 bestond de “kleine schelpengroep Rotterdam” 60 jaar

Rinus van den Bos

Bovengenoemd gegeven is de aanleiding voor een korte terugblik. In deze tijd komt het namelijk nog weinig voor dat een groep zo lang bestaat. Extra bijzonder is dat Jan Nieuwenhuis, onze nestor, van het begin af aan lid is van de groep. Vooral voor de oudere leden zal de naam Jan Nieuwenhuis geen onbekende zijn. Op organisatorisch gebied heeft Jan grote verdiensten gehad voor de NMV. Genoemd kunnen worden zijn 8-jarige periode als lid van het bestuur in de functie van secretaris, het op orde brengen van het archief van de NMV en de vele indexen die hij heeft gemaakt. In de loop der jaren heeft de groep vele leden voortgebracht, die belangrijke bijdragen hebben geleverd aan de NMV, aan de malacologie in ons land en ver daar buiten. Genoemd kunnen worden:

- Louis Pouderoyen, één van de samenstellers van het eerste deel van “de Fossielenatlas”, de Gastropoda van het Westerscheldebekken;
- Arie Janssen en Leen van der Slik, die een groot deel van de bivalven van de “Fossielenatlas” voor hun rekening hebben genomen;
- Wim Backhuys, voormalig voorzitter van de NMV;
- Henk Menkhorst, voormalig secretaris van de NMV;
- Guus Gulden voormalig bestuurlid van de NMV en organisator van 5 grote schelpenbeurzen;
- Ad Hovestadt, 8 jaar secretaris van de NMV en tot op heden redacteur van de Informatiebladen.

Inmiddels bestaat “de kleine groep” nog slechts uit 5 leden, helaas heeft Jan aangegeven om gezondheidsredenen onze groep te moeten verlaten. Zijn omvangrijke collectie van vooral tropische schelpen zal metertijd geschonken worden aan het Natuurhistorisch Museum Rotterdam.

Toen de schelpengroep in 1948 startte was de mobiliteit van de deelnemers nog zeer beperkt. Even naar het strand om te verzamelen betekende toen een tocht met de fiets of de trein. De aandacht ging in die tijd dus vooral uit naar wat er op het Nederlandse strand aanspoelde. Al snel werd een schelpengoudmijn, de legendarische kalkfabriek in den Briel ontdekt. Door de welwillende medewerking van de bedrijfsleiding mochten de leden, ook in het weekend, zoeken in de bergen schelpen afkomstig uit de Westerschelde. Voor een groot deel van de afbeeldingen in de “Fossielenatlas” hebben de schelpen uit deze fabriek model gestaan. Ook Antwerpen, de Kaloot, Miste, Diende en de Maasvlakte werden frequent door een paar leden bezocht, ook hier is veel materiaal verzameld. Een flink deel van dit materiaal is inmiddels opgenomen in de collecties van Naturalis en het Natuurhistorisch Museum Rotterdam.

Doordat de mobiliteit in de loop der jaren toenam, kwamen ook andere stranden binnen bereik. Hierdoor nam het aantal

soorten dat de leden onder ogen kregen enorm toe. Door ruilen of schenken tussen de leden groeiden de collecties dan ook explosief. Ook bij die leden die -om wat voor reden dan ook- niet zelf op de stranden van Europa verzamelden. Wel heeft de groep zich steeds beperkt tot het onderzoeken en determineren van schelpen die voorkomen in het gebied dat de CLEMAM-lijst aangeeft. De laatste jaren zijn de fossielen helaas wat uit de belangstelling geraakt, wellicht zal met het verschijnen van de nieuwe “Fossielenatlas” de belangstelling weer toenemen. De huidige leden Guus Gulden, Peter Hoogerwerf, Ad Hovestadt en Rinus van den Bos, die al vele jaren lid zijn van de groep, hopen nog lang hun plezierige en leerzame bijeenkomsten voort te zetten.

**Adres van de auteur:**  
Langegeer 243  
3075 JJ Rotterdam

### Oude raadsels en nieuwe puzzels in de systematiek van de Chondrinidae (Gastropoda, Pulmonata, Orthurethra)

Bas Kokshoorn

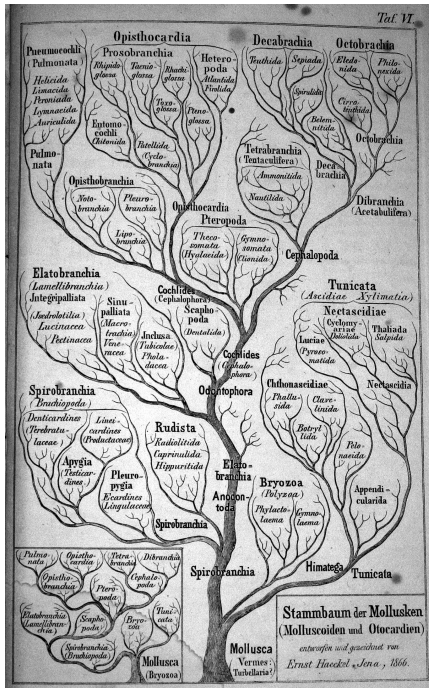
Kokshoorn, B. (2008): Resolving riddles and presenting new Puzzles in Chondrinidae phylogenetics. – Proefschrift, Universiteit Leiden, Nederland, pp. 1-188. ISBN 9789071382567. The thesis can be downloaded from: <https://openaccess.leidenuniv.nl/handle/1887/13342>. A Dutch summary is given of this thesis, that was defended in 2008 by Bas Kokshoorn to obtain his Ph.D. degree from the University of Leiden.

Op 3 december 2008 heb ik mijn proefschrift getiteld “Resolving riddles and presenting new puzzles in Chondrinidae phylogenetics” mogen verdedigen aan de Universiteit Leiden. Hieronder volgt de Nederlandstalige inleiding en samenvatting van het proefschrift.

De evolutietheorie stelt dat het leven op aarde eenmalig is ontstaan. Aanpassingen aan de omgeving (adaptatie), natuurlijke selectie (de minst aangepasten verdwijnen door competitie om bijvoorbeeld voedsel, territorium etc.), en het toeval, resulteren in veranderingen in de genetische samenstelling van

groepen individuen (populaties). Als deze veranderingen worden doorgegeven aan het nageslacht, kan dit proces na verloop van tijd leiden tot het ontstaan van nieuwe soorten. De relaties tussen de soorten kunnen, net als in een stamboom van een menselijke familie, worden weergegeven als de vertakkingen van een boomkruin (fig. 1), waarbij het splitsen van takken het ontstaan van nieuwe soorten verbeeldt.

Fylogenetische systematiek is de wetenschap die zich bezighoudt met het bestuderen en reconstrueren van de verwantschappen tussen soorten, ofwel het reconstrueren van het “vertakkings-patroon” zoals dat in de loop van de evolutie is ont-



**Figuur 1.**  
Een reconstructie van verwantschappen is weer te geven als de vertakkingen van een boom, zoals hier is gedaan voor de weekdieren. Figuur uit: E. Haeckel (1866): *Generelle Morphologie der Organismen*. Jena, Germany. Vol. II, Plate VI.a

staan. Dergelijke reconstructies zijn essentieel voor het bestuderen van de onderliggende processen die verantwoordelijk zijn voor het ontstaan van nieuwe soorten. Deze “macro-evolutie” (in tegenstelling tot de “micro-evolutie”, die zich afspeelt op het niveau van het gen of individu) is niet alleen verantwoordelijk voor de diversiteit aan leven zoals we die nu kennen, maar ook voor de verspreiding en het voorkomen van de uiteenlopende soorten en hogere groepen (taxa). Het bestuderen van de patronen in biodiversiteit levert dus inzicht in de processen die voor deze patronen verantwoordelijk zijn.

Landslakken zijn bij uitstek geschikt voor het bestuderen van evolutionaire patronen. Hun spreekwoordelijke traagheid maakt dat soortvormingsprocessen vaak heel lokaal plaatsvinden. Dit kan resulteren in een hoge diversiteit binnen een relatief klein gebied, wat het bestuderen ervan eenvoudig maakt. De slakken zijn bovendien relatief eenvoudig in grote aantallen in het veld te verzamelen en te bestuderen.

De familie Chondrinidae is een goed voorbeeld van een dergelijke groep landslakken. De familie wordt onderverdeeld in 6 geslachten, te weten *Abida*, *Chondrina*, *Rupestrella*, *Granaria*, *Granopupa* en *Solatopupa*. De soorten in deze geslachten hebben veelal een beperkte verspreiding. Zij zijn allemaal strikt afhankelijk van kalkhoudend gesteente. Dit heeft ervoor gezorgd dat de soorten in principe alleen op kalkhoudende “eilanden” voorkomen, soms beperkt tot een klein deel van een gebergteketen. In totaal bevatten deze 6 geslachten 78 bekende soorten. Het aantal soorten is echter niet evenredig verdeeld. Waar *Granopupa*, *Granaria* en *Solatopupa* (voor zover we nu weten) samen slechts 14 soorten bevatten, kennen we nu alleen al 37 *Chondrina* soorten (en 25 ondersoorten) en in *Abida* 12 soorten, met daarbij één uitzonderlijk variabele soort, die wordt opgesplitst in niet minder dan 18 geografische rassen of ondersoorten.

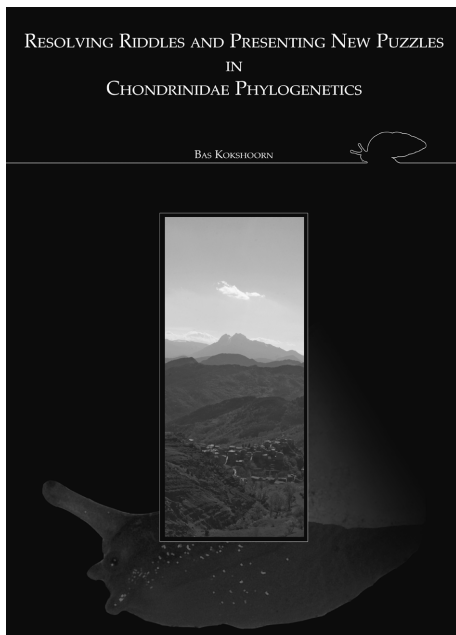
Het proefschrift spitst zich vooral toe op de diversiteit in *Abida* en *Chondrina*. Naast het feit dat deze twee geslachten samen verreweg het grootste deel van de soorten-diversiteit in

de familie bevatten, vinden we hier ook twee bijzonder interessante patronen. Zo is er een enorme uiterlijke (morfologische) diversiteit van ondersoorten binnen de soort *Abida secale*. In *Chondrina* zien we een veel beperktere variatie in een complex van soorten in wat tot nu toe *Chondrina farinesii* heette. In het proefschrift worden de evolutionaire verwantschappen binnen deze complexen en hun nauwste verwanten gereconstrueerd. Dit wordt gedaan op basis van DNA gegevens van de diverse slakken. De mate van verschil tussen het DNA van twee slakken levert informatie over de mate van onderlinge verwantschap. Kleine verschillen betekenen dat ze een gemeenschappelijke voorouder hebben die naar verhouding kort geleden leefde, terwijl grote verschillen wijzen op een voorouder in het diepere geologische verleden. Op basis van dit principe is het mogelijk om voor grote aantallen individuen een verwantschapsschema (een stamboom) op te stellen. Op basis hiervan worden mogelijke verklaringen besproken voor de waargenomen patronen.

In hoofdstuk 2 worden de verwantschappen besproken op een hoger niveau binnen de familie Chondrinidae. Hiertoe worden de evolutionaire relaties tussen een selectie van vertegenwoordigers van de 6 geslachten gereconstrueerd. Bovendien worden twee scenario's m.b.t. tot de ouderdom van de verschillende groepen getest. Uit dit onderzoek blijkt dat er een diepe “vertakking” binnen de familie Chondrinidae bestaat. Dit resulteert in twee groepen van soorten, nl. *Granaria*, *Granopupa* en *Solatopupa*, samen aangeduid met de naam Granariinae, en als tweede groep *Chondrina*, *Abida* en *Rupestrella*, ofwel de Chondrininae. De tweede groep omvat 82% van de soorten-diversiteit binnen de familie. Mede daardoor krijgen de Chondrininae in het proefschrift extra veel aandacht. De oudste bekende fossielen die tot de Chondrinidae worden gerekend stammen uit het Eoceen, 57,8 - 36,6 Miljoen jaar geleden (in het Engels afgekort als Mya). Meer specifiek kennen we twee soorten uit het Lutetiën, een tijdperiode die binnen het Eoceen valt (52 - 43,6 Mya). Afgaande op deze gegevens kunnen we de oorsprong van de Chondrinidae dateren als minimaal 43,6 miljoen jaar geleden. De fossielen laten namelijk zien dat er al Chondrinidae waren aan het eind van het Lutetiën. De familie kan heel wel nog ouder zijn, maar niet jonger. Als we deze minimum leeftijd voor de verschillende vertakkingen doorrekenen komen we op een zeer hoge ouderdom voor alle groepen. Dit lijkt sterk in strijd met de gegevens die we hebben over onder meer de verspreiding en de geologie van de gebieden waar deze taxa voorkomen. Het tweede scenario gaat uit van de opvallende verspreiding van het geslacht *Rupestrella*. Gebaseerd op de geologische geschiedenis van het westelijk Middellandse Zee-gebied, wordt aangenomen dat binnen deze groep, d.w.z. de eerste voorouder van een aantal soorten, ca. 5,3 Miljoen jaar geleden ontstond. Als de hele stamboom van de familie met behulp van dit laatste gegeven “gecalibreerd” wordt, blijkt dat de uitkomst hiervan beter aansluit bij de huidige aannames m.b.t. de ouderdom van de diverse groepen.

Als we het tweede scenario daarom aannemen als de ‘juiste’ leeftijd (in beide gevallen gaat het om minimum-leeftijden!), vallen de fossielen die we kennen vanaf het Eoceen dus buiten de huidige radiatie van soorten. Met andere woorden; de huidige radiatie van soorten is recenter dan (en waarschijnlijk een afgeleide van) een oudere radiatie die inmiddels is uitgestorven.

Hoofdstuk drie behandelt de verwantschappen binnen het ge-



Omslag proefschrift

slacht *Chondrina*. De grote diversiteit aan soorten in *Chondrina* op het Iberische schiereiland suggereert dat daar de oorsprong van dit geslacht ligt. De fylogenetische reconstructie van de verwantschappen binnen de groep laat dit ook zien. Basaal in de stamboom vinden we een soort die slechts in één, zeer klein gebied in Andalusië (Spanje) voorkomt. Vervolgens 'zien' we een groep van soorten ontstaan, die bekend zijn van de Kaukasus, de zuidelijke Balkan en de zuidzijde van de Alpen. Van deze gebieden is bekend dat ze tijdens de ijstijden hebben gefunctioneerd als "refugia", ofwel gebieden buiten de directe invloed van het landijs waar soorten de koude periode konden overleven. De overige soorten die we nu uit Europa kennen blijken 'jongere' soorten te zijn die nl. hoger in de stamboom aftakken. Hieruit kunnen we afleiden dat het geslacht *Chondrina* inderdaad is ontstaan in (het zuiden van) het Iberische schiereiland om zich vervolgens over Europa te verspreiden. Klimatologische veranderingen (ijstijden) hebben sommige soorten teruggedrongen in de refugia waar ze (of hun afstammelingen) nu nog gevonden worden. Een nog weer latere kolonisatiegolf heeft vervolgens Europa bevolkt met hoofdzakelijk twee (onder)soorten: *Chondrina avenacea* *avenacea* en *C. arcadica clienta*.

De groep die we gemakshalve *Chondrina farinesii* noemen, bestaat uit aanzienlijk meer dan één soort. De DNA gegevens, in combinatie met een gedetailleerde studie van de uiterlijke (morfologische) kenmerken en de verspreiding, suggereren een radiatie die geleid heeft tot tenminste 14 meer of minder duidelijk herkenbare soorten. De gebruikelijke kenmerken voor het identificeren van soorten in de familie Chondrinidae, zoals de tandjes in de mondopening van de schelpjes, bleken maar zeer ten dele bruikbaar voor het onderscheiden van deze soorten.

In hoofdstuk vier gaat het over twee opvallende patronen die in de evolutie van, onder meer, landslakken worden waargenomen. Uit de analyse van de gegevens van *Chondrina* blijkt dat één enkele soort (*Chondrina maginensis*) die in een zeer klein gebied in Andalusië voorkomt, als zgn. zustergroep naast de overige, huidige *Chondrina*-soorten geplaatst moet worden. Dit betekent dat er in één 'tak' ruim twintig soorten zijn ontstaan, terwijl de andere tak ofwel niet gediversificeerd

is, of vrijwel uitgestorven is, op één enkele 'overblijver' (de "remnant-species" *C. maginensis*) na. Een dergelijke ongelijkheid wordt vaker aangetroffen binnen groepen van landslakken.

Daarnaast zien we binnen bijv. een genus geregeld dat de meeste soorten erg beperkt zijn in hun voorkomen, ten opzichte van één enkele (onder)soort die juist een zeer groot verspreidingsgebied inneemt. Een dergelijke breed verspreide soort duiden we aan met de term "prime-species". Opvallend is dat prime-species vaak 'jonge' soorten zijn, d.w.z. ze takken hoog in de stamboom af. Remnant-species daarentegen blijken vrijwel steeds juist de 'oudere' soorten te zijn. Naast het introduceren van beide concepten, bespreken we in dit hoofdstuk enkele voorbeelden en mogelijke verklaringen voor deze fenomenen.

Hoofdstukken 6 en 7 hebben betrekking op het geslacht *Abida* en meer specifiek *Abida secale*. Hoofdstuk vijf geeft eerst enige achtergrond-informatie over het gebied waarbinnen *A. secale* een extreem grote morfologische variatie laat zien, de Sierra del Cadí in Spanje. Gegevens over geologie, vegetatie en klimaat geven enig inzicht in het gebied dat een grote rol speelt in beide volgende hoofdstukken.

*Abida secale* komt voor van Engeland in het westen tot Slowakije in het oosten en zuidelijk tot in het noordoosten van Spanje. In het grootste deel van het verspreidingsgebied is de soort in uiterlijke kenmerken zeer constant. Echter, in het zuidwesten van het verspreidingsgebied, noordoostelijk Spanje en de Franse oostelijke Pyreneeën, wordt een uitzonderlijk grote variatie aan vormen aangetroffen, waarbinnen momenteel 17 ondersoorten worden onderscheiden.

In hoofdstuk zes wordt een verwantschapsschema voor het geslacht *Abida* gepresenteerd, met een nadruk op de variatie binnen *Abida secale*.

Opvallend is dat *A. secale* in twee groepen ('takken' ofwel 'clades') uiteen valt. Deze clades volgen echter niet strikt de morfologische grenzen tussen de op zich goed herkenbare ondersoorten. De scheidslijn tussen de clades loopt door de verschillende ondersoorten heen, waardoor vertegenwoordigers van één enkele ondersoort in beide clades worden teruggevonden. Die clades zijn bovendien geen zuster groepen van elkaar. De een heeft *Abida attenuata* als zuster groep, de ander de gecombineerde *Abida ateni* en *Abida vergnesiana*. Gebaseerd op onder meer de geografische verspreiding en de verschillen in genetische variatie binnen beide clades wordt geconcludeerd dat er sprake is van introgressie van het mitochondriaal DNA van *Abida attenuata* in *Abida secale*. Dit houdt in dat een deel van het DNA (dat alleen van moeder op kinderen overerft via het mitochondrion) van de soort *A. attenuata* door een geval van ongebruikelijke hybridisatie in de soort *A. secale* terecht is gekomen (introgressie). Door een onbekend adaptief voordeel zou dit stuk DNA zich vervolgens binnen *A. secale* hebben kunnen verbreiden ten koste van het originele mitochondrion.

Dit fenomeen maakt het hoe dan ook lastig om de verwantschappen tussen de ondersoorten met behulp van dit stuk DNA te reconstrueren. Ook de gegevens van een stuk kern DNA (ITS-1) leverden geen oplossing voor dit probleem. Wel werd duidelijk dat het ontbreken van grote morfologische variatie in *A. secale* in het grootste deel van Europa te wijten is aan een relatief recente kolonisatie van dit gebied.

In hoofdstuk 7 wordt dieper ingegaan op de morfologische



variatie die *A. secale* laat zien bij toenemende hoogte. Van de dalen naar de toppen van de gebergtekets laat *A. secale* een min of meer graduele verandering zien. Waarschijnlijk als een aanpassing aan grote hoogte, met relatief korte seizoenen, lagere temperaturen en een hogere vochtigheid, verandert de schelpvorm van de naar verhouding grote 'dalvorm' in een kleinere, eenvoudiger gebouwde 'hoogteform'. De verschillen kunnen daarbij zo groot worden, dat men geneigd is de extremen als aparte soorten te beschouwen (fig. 2), ware het niet dat er tal van intermediaire populaties bestaan. Daarnaast verschillen de diverse hoogtevormen ook van elkaar, afhankelijk van de ondersoort die ter plaatse in het dal voorkomt. Dit levert een complex patroon dat feitelijk niet goed in categorieën als ondersoorten te vatten is. Hoewel het patroon en de achterliggende processen hier duidelijk zijn, is het systeem van naamgeving hier lastig objectief toe te passen. De verschillende mogelijkheden om met een dergelijk fenomeen om te gaan in het kader van de huidige nomenclatuur regels worden in dit hoofdstuk besproken.

Hoofdstuk 8 bevat de diverse nomenclatorische wijzigingen en toevoegingen die naar aanleiding van de voorgaande hoofdstukken naar voren zijn gekomen. In totaal worden 2 nieuwe soorten en 4 nieuwe ondersoorten beschreven, naast enkele aanpassingen in de naamgeving van bekende soorten en soortgroepen. Ook wordt de morfologische variatie in zowel *Chondrina* als *Abida secale* geïllustreerd in 14 platen met afbeeldingen.

Voorheen werd aangenomen dat de ondersoorten van *Abida secale* in het Cadí gebied een ringsoort vormde. Dit houdt in dat de verspreiding van de ondersoorten rond de bergketen aan een soort verbogen hoefijzer doet denken waarvan de uiteinden overlappen. Deze uiteinden, in dit geval de hoogtevormen *Abida secale cadica* en *Abida secale cadiensis*, zijn via de andere ondersoorten (genetisch) met elkaar verbonden. Op de plaats waar zij samen voorkomen zouden zij elkaar echter niet meer als soortgenoten herkennen en zich gedragen als twee gescheiden soorten. Deze aanname was gebaseerd op de uiter-



**Figuur 2.**  
Voorbeelden van een dalvorm (*Abida secale margaridae*, 1.325 m alt.) en de geassocieerde hoogteform (*A. s. merijni*, 2.530 m alt.).

lijk kenmerken van *Abida secale*. De moleculaire resultaten laten echter zien dat dit niet het geval is en dat er wel degelijk uitwisseling van genetisch materiaal is tussen *A. s. cadica* en *A. s. cadiensis*. Daarom wordt in dit hoofdstuk een nieuwe hypothese gesteld die de morfologische variatie binnen *A. secale* kan verklaren. Deze zou uitgangspunt kunnen zijn voor vervolgonderzoek aan dit interessante complex.

**Adres van de auteur:**  
e-mail: bkokshoorn@yahoo.com

## Verschillen tussen *Candidula intersecta* (Poiret, 1801) en *Candidula gigaxii* (L. Pfeiffer, 1847)

C.M. Neckheim

### Differences between *Candidula intersecta* (Poiret, 1801) and *Candidula gigaxii* (L. Pfeiffer, 1847)

During inventorying the molluscs of Amsterdam (de Bruyne & Neckheim eds., 2001) we found many shells of the genus *Candidula*, but it was not always easy to distinguish the shells of *Candidula intersecta* and *Candidula gigaxii*. Shells of some populations in Amsterdam did not always show the specific characteristics of the species. This provoked me to write about the determination of both species. The author compares shells of the species of the genus *Candidula* from the surroundings of Amsterdam but also discusses shells that are collected from outside of Amsterdam and the Netherlands. The distribution range of both species is mentioned.

### Inleiding

Tijdens de inventarisatie van de Amsterdamse weekdieren (de Bruyne & Neckheim eds., 2001) hebben we vele slakkenhuisjes uit het geslacht *Candidula* verzameld in Amsterdam. Het viel ons toen op dat er af en toe huisjes werden gevonden, die niet eenvoudig als *C. intersecta* of *C. gigaxii* gedetermineerd konden worden omdat de karakteristieke kenmerken niet aanwezig waren. Dit was de reden om tot dit artikel te komen. In dit artikel bespreek ik de gevonden slakkenhuisjes uit "Groot Amsterdam" van het geslacht *Candidula*, die er niet specifiek uit zien als *C. intersecta* of *C. gigaxii*. Er worden ook voor-

beelden gebruikt van buiten Amsterdam en Nederland. De verspreiding van beide soorten van over de hele wereld wordt beschreven.

### Beschrijving van de huisjes

Om de afwijkende slakkenhuisjes te kunnen beschrijven is het zinvol om eerst de karakteristieke kenmerken te geven van beide soorten. In de volgende tabel worden de kenmerken van volgroeide verse huisjes van beide soorten tegenover elkaar gezet: