

DE MEDITERRANE MOLLUSKENFAUNA.

(De heer H. Stoll heeft in de hierna volgende uiteenzetting een bewerking voor het Correspondentieblad gegeven van de door hem op 29 december 1956 in de wetenschappelijke vergadering te Amsterdam gehouden voordracht).

De voorgeschiedenis van de Middellandse Zee reikt terug tot in het Cambrium. Reeds in dit tijdvak bestond er een grote zee, de zgn. Thetis, die zich dwars over het grootste deel der aarde in oost-westelijke richting uitstreckte, zodat de continenten uiteenvielen in noordelijke en zuidelijke. Deze zee verbond dus Pacifische Oceaan, Atlantische Oceaan, Middellandse Zee en Indische Oceaan. Tot aan het midden-Tertiair heeft ze met korte en locale onderbrekingen bestaan.

In het Europese Thetis-gebied waren alle diergroepen, die in het oud-Tertiair voorkwamen vertegenwoordigd door vele tropische soorten. Overblijfselen van een dergelijke tropische molluskenfauna vindt men in de eo- en oligocene lagen van het Bekken van Parijs.

Na het Oligoceen verdwijnt de tropische fauna uit de Europese zeeën door een snelle sterfte t.g.v. een achteruitgang van het klimaat. In plaats daarvan verschijnen nu noordelijke vormen, die vroeger niet in de Thetis voorkwamen.

In het Mioceen heeft nog een andere gebeurtenis plaats, nl. het ontstaan van een landbrug tussen Azië en Afrika en een tweede tussen noord- en zuid-Amerika, zodat we vanaf deze tijd te maken hebben met een aparte atlanto-mediterrane en een indo-pacifische fauna. Vooral de eerste wordt door de achteruitgang van het klimaat getroffen.

Een gedeelte van de uit de Middellandse Zee verdwenen fauna is zuidwaarts naar west-Afrika getrokken, bv. soorten van de geslachten Oliva, Cypraea en Fossarus. Dat verscheidene andere vroegere mediterrane soorten en geslachten hier niet worden aangetroffen, komt, omdat er t.g.v. hydrografische of andere oorzaken geen uitgebreide tropische litoraalfauna kan gedijen, terwijl bovendien deze kust in het midden-Pleistocene een kouder zeeklimaat heeft gehad dan thans, getuige een fossiele fauna uit die tijd aan de kust van Senegal met soorten, die tegenwoordig noordelijker voorkomen, bv. Cardium edule L., Venerupis aurea (Gm.), Bittium reticulatum (DaC.) en Hydrobia ulvae (Penn.) Toen in het Quartair het klimaat verbeterde, kwam aan de Amerikaanse kant van de Atlantische Oceaan het tropische klimaat en een dito fauna, weer terug naar west-Afrika en vooral de Middellandse Zee kregen slechts een onbetekenend gedeelte van de oorspronkelijke fauna terug.

Door de aanzienlijke uitwisseling van soorten, die er heeft plaats gehad (en nog plaats heeft) tussen Middellandse Zee en Atlantische Oceaan kan men niet spreken van een afgesloten gebied, dat de meest uitgebreide overgangszone ter wereld tussen het tropische en het boreale gebied voorstelt. Een en ander wordt bevorderd door de klimaatsomstandigheden van de oostelijke Atlantische Oceaan: west-Afrika is nogal koel t.g.v. opstijgend koud dieptewater en west-Europa is nogal warm door de Golfstroom.

De mediterrane fauna in engere zin vindt men in de Middellandse Zee en in het zgn. lusitanische gebied, dat de kusten van Portugal, N.W. Spanje, N.W. Afrika tot Senegal, de Azoren, Kaap-Verdische en Canarische eilanden omvat. De Straat van Gibraltar blijkt geen grens te zijn voor de mediterrane litoraalfauna.

De mediterrane mollusken fauna bestaat uit:

a. slechts weinige, uit het begin-Tertiair overgebleven endemische soorten. Hun naaste verwanten bevinden zich in het indo-pacifische gebied. Ze hebben zich in de loop der tijden in de Middellandse Zee aangepast aan de veranderde omstandigheden en zijn tot andere soorten veranderd.

Endemisch voor de Middellandse Zee zijn: Haliotis lamellosa Lam., Pecten jacobaeus (L.), Pinna nobilis L., Lithophaga lithophaga (L.),

en voor het mediterraan-atlantische gebied: Mytilus galloprovincialis Lam., Spondylus gaederopus L., Pteraria hirundo (L.), Panopea glycymeris (Born), Charonia nodifera (Lam.).

b. en groot aantal immigranten uit de noordelijke Atlantische

Oceaan. Hiertoe behoren allereerst soorten als Saxicava arctica (L.), die zowel in de Middellandse Zee als in de Noordzee thuis zijn. (mediterraan-boreale soorten) en verder echt-noordelijke soorten, die de Middellandse Zee alleen gedurende de IJstijd bewoonden en haar daarna weer geheel verlaten hebben. Men vindt ze dus fossiel in vroeg-quartaire lagen van het mediterrane gebied, bv. Pecten tigrinus Müller, Pecten islandicus Müller, Cyprina islandica (L.), Panopea norvegica (Spengl.) en Buccinum undatum L.

Gedurende de tijd tussen de beide laatste ijstijden was er een zodanige klimaatsverbetering, dat de noordelijke immigranten hun plaats moesten afstaan aan zuidelijke, zoals: Strombus bubonius Lam., Cymatium trigonum (Gm.) Brachyodontes puniceus Gmel. (= Mytilus senegalensis Lam.) en Cardita senegalensis Reeve. Ook deze soorten vindt men er tegenwoordig alleen nog fossiel; ze komen levend voor aan de westafrikaanse kust.

/Men heeft veeleer te maken met een mediterraan-atalantisch gebied,

Van de echte boreale vormen die gedurende de laatste ijstijd in de Middellandse Zee leefden hebben waarschijnlijk enkele soorten zich gehandhaafd in de diepere noordelijke en dus koelere gedeelten van deze zee. In het diepe water van de Golfe du Lion schijnt zo'n kolonie van noordelijke soorten bewaard te zijn gebleven, waaronder een echte grote Buccinum, nl. Buccinum ventricosum Kiener, die nauw verwant is met de engelse Buccinum humphreysianum Benn. Ook in de Carnaro ten oosten van Istrië (Adriatische Zee) komen noordelijke soorten voor. Hier leeft bv. de atlantische soort Pecten maximus (L.) i.p.v. de gewone mediterrane Pecten jacobaeus (L.). De mossel heeft er een eigen vorm: Mytilus croaticus Brus., die nauwer verwant is met de atlantische Mytilus edulis L. dan met de mediterrane Mytilus galloprovincialis Lam. Wat betreft de mediterrane-boreale soorten, heeft Sars (1878) nagegaan, dat van de noorse molluskenfauna 68% van de Lamellibranchia- en 61% van de Gastropoda-soorten ook in de Middellandse Zee leven. Van deze fauna zijn het meest warmtebehoevend: Glossus humanus (L.) (= Isocardia cor L.), Pecten varius (L.), Arca tetragona Poli, Ostrea edulis L. en Venerupis decussata (L.). De eieren van deze dieren ontwikkelen zich bij een watertemperatuur tussen 8 en 23° C. Vandaar, dat deze soorten in de Middellandse Zee hun eieren 's winters afzetten, terwijl ze dat in de noordelijke zeeën 's zomers doen.

In het Kanaal vindt men een tamelijk duidelijke zuidgrens voor de meest karakteristieke noordelijke soorten, zodat men hier wel de grens van het mediterrane-atlantische gebied legt. Bovendien vinden verscheidene mediterrane-atlantische soorten hier een barrière voor hun verspreiding naar het noorden, zoals bv. Haliotis tuberculata L., Patella lusitanica Gm., Diodora gibberula (Lam.), Charonia nodifera (Lam.), Thais haemastoma (L.), Tritonalia edwardsi (Payr.), Nassa corniculum (Ol.), Nassa semistriata Broc., Dentalium filum Sow. (= gracile Jeffr.), Leda fragilis (Chemn.), Musculus gibberulus (Caill.), Mytilus minimus Poli, Pecten pes-felis (L.), Ostrea cochlear Poli, Codakia reticulata (Poli), Cardium paucicostatum Sow., Cardium papillosum Poli en Tellina serrata Ren.

Doordat de kust van Mauretanië (N.W.Afrika) anormaal koud is door opstijgend dieptewater vindt men hier sommige soorten van de koude wateren, die niet in de Middellandse Zee voorkomen. bv. Helcion pellucidus (L.), Nucella lapillus (L.) en Macoma balthica (L.). Verder komen aan deze kust typisch afrikaanse soorten voor, waarvan enkele via de marokkaanse kust en de Straat van Gibraltar de kusten van zuid-Spanje en Algerië hebben bereikt, zoals Turris undatiruga (Biv.), Cymbium papillatum Schum., Trivia candidula (Gask.) Siphonaria algesirae Quoy, Patella safiana Lam en Cardium hians Broc.

Een aantal lusitanische soorten ontbreekt in de eigenlijke Middellandse Zee of komt alleen in het voorste deel ervan voor, bv. Panopea glycymeris (Pom), Stendella rugosa (Helbl.), Nassa semistriata Broc., Natica flammulata Req. (= sagrayana d'Orb.), Cancellaria cancellata (L.) en Mesalia varia (Kiener). Ze hebben hun oostgrens bij Malaga en Algiers. Deze soorten zouden pas geïmmigreerd kunnen zijn.

Bij Tanger en Gibraltar schijnt een groot aantal soorten, die gewoon zijn de oceaankusten te volgen, niet de Middellandse Zee binnen te dringen: Patella intermedia Jeffr., Alvania striata (Ads.), Littorina obtusata (L.), Littorina saxatilis (Ol.), Nucella lapillus (L.), Cantharus modestus (Powis), Pecten tigrinus (Müller), Kellia lactea (Bronn), Phacoides borealis (L.), Macra elliptica Brown, Spisula solida (L.), Donax vittatus (DaC.), Teredo norvegicus Spengl.

Door de Straat van Gibraltar gaat een oppervlaktestroom in oostelijke richting. De tegenstroom is een dieptestroom, die het sterkst is op 200 à 300 m. diepte. Ten westen van de Straat van

Gibraltar bevindt zich een onderzeese rug, waarvan de top slechts 320 m. onder de zeespiegel ligt. Hierdoor wordt het diepere oceaanwater uit de Middellandse Zee gehouden. Als kritische diepte voor het binnendringen van de Middellandse Zee geldt het grensniveau tussen de onder- en de bovenstroom door de zeestraat. Het oceaanwater blijkt nu al vanaf ongeveer 160 m diepte buiten de Middellandse Zee te worden gehouden, zodat de toevoer van relatief zoutarm, koel en zuurstofrijk atlantisch dieptewater wordt verhinderd. Het mediterrane dieptewater heeft derhalve zuurstofarmoede, een relatief hoog en ongeveer constant zoutgehalte en een hoge en tamelijk constante temperatuur. Doordat de temperatuur tot in de diepte ongeveer 13° C. blijft, kan hier geen echte diepzee fauna leven. De soorten die in de diepte voorkomen zijn alle soorten die ook in het onderste litoraal leven, zoals Benthonella tenella (Jeffr.), Dentalium filum Sow., Leda striolata Brugn., Malletia cuneata Jeffr., Lima nivea Brocchi, Lima crassa Forb., Thyasira flexuosa (Mtg.), Pholadomya loveni Jeffr. en Xylophaga dorsalis (Turt.).

De oorspronkelijke Middellandse Zee schijnt uit twee gescheiden hoofdbekken te hebben bestaan met als scheiding de Straat van Sicilië. Een aanwijzing hiervoor is het voorkomen van een aantal mollusken uitsluitend in het achterste bekken tot aan de oostkust van Sicilië, bv. Charonia seguenzae (Arad. et Ben.) i.p.v. de gewone mediterrane Charonia nodifera (Lam.). Dit is een soort met naaste verwanten in de tropen, zoals de japanse Charonia sauliae (Reeve). Verder zijn volgens Kobelt alleen van het achterste bekken bekend: Nassa gibbosula (L.), Cantharus leucozona (Phil.), Chauvetia candidissima (Phil.) en enkele Lamelli-branchia. De oorspronkelijke bekken waren veel kleiner: grote gedeelten van de tegenwoordige Middellandse Zee waren met land bedekt in het midden-Tertiair, o.a. de recente Egeïsche Zee en het noordelijke deel van de Adriatische Zee, terwijl er een landbrug bestond tussen Europa en Afrika over Sicilië. Nog steeds bestaat er tussen Sicilië en Afrika een plateau (de Adventure Bank) waarboven nergens meer dan 100 m. water staat. Een groot gedeelte van het vroegere mediterrane land is in een breuk verdwenen en in plaats daarvan zijn de Alpen opgerezen.

De molluskenfauna van de Adriatische Zee is vooral rijk in de zeestraten tussen de dalmatische eilanden, omdat hier voortdurend rijkelijk voedsel aanwezig is door de krachtige waterwisseling. De adriatische fauna behoort tot die van het achterste mediterrane bekken, getuige het voorkomen van Charonia seguenzae (Arad. et Ben.). Brusina (1885) noemt van de dalmatische kust 18 soorten, die verder niet in de Middellandse Zee voorkomen, w.o. Alvania schwartziana Brus., Rissca oenonensis Brus., Circulus costatus Dan. et Sandri, Acera tricolorata Renier, Pecten dalmaticus Brus. en Tellina daniliana Brus. (= adriatische vorm van Tellina incarnata L.).

Van de molluskenfauna van de Egeïsche Zee is vrij weinig bekend; ze schijnt in hoofdzaak overeen te komen met die van de Tyrreense Zee. In de jong-pliocene lagen van het eiland Rhodes komen enkele noordelijke mollusken voor, nl. Cyprina islandica (L.), Pecten septemradiatus Müller, Dosinia lupinus (L.) (= lincta Pult) en Dentalium entalis L., maar ook de fossiele vorm van de tegenwoordig senegalese Strombus hubcnus Lam.

De Rode Zee was oorspronkelijk een langgerekt meer. Eind Pliocen/begin Quartair ontstond in dit gebied een aanzienlijke verzakking, waardoor een brede verbinding tussen Middellandse Zee, Rode Zee en Indische Oceaan tot stand kwam. Vanaf deze tijd zijn een aantal Rode Zee-soorten in de Middellandse Zee te vinden en omgekeerd een aantal mediterrane (bv. Cardium edule L.) in de Rode Zee. Aan het begin van de recente tijd heeft er in het noordelijke Rode Zee-gebied weer een opheffing plaats gehad, waardoor de landengte van Suez ontstond, die de beide zeeën weer scheidde. Een tweede verbinding tussen Middellandse

Zee en Rode Zee was het kanaal, dat de oude Egyptenaren groeven vanuit een zijtak van de Nijl naar de Golf van Suez. Het kanaal was met zoet Nijlwater gevuld, zodat er geen mariene dieren door konden migreren. Sinds 1869 bestaat er weer een zoutwaterverbinding tussen de zeeën in de vorm van het Suezkanaal.

Uit verscheidene studies van de molluskenfaunae aan weerszijden van de landengte van Suez bleek, dat Middellandse en Rode Zee slechts enkele soorten gemeenschappelijk bezaten, o.a.:

Pirenella conica (Blainv.) (= caillaudi Pot. et Mich.), Philine aperta (L.) (= vaillanti Issel), Arca lactea L., Lima inflata (Chemn.), Spondylus gaederopus L. (= aculeatus Chemn. Var.), Irus irus (L.) (= Venerupis macrophylla Desh.), Petricola lithophaga (Retz.) (= hemprichii Issel), Rocellaria dubia (Penn.) (= rüppellii Desh.) en Pholas dactylus L. (= erythraea Gray).

Tegenwoordig heeft echter door het Suezkanaal een tamelijk drukke uitwisseling van soorten plaats. Hierbij overneerst de migratie van de Rode naar de Middellandse Zee. De stroming in het kanaal is nl. gedurende het grootste deel van het jaar (oktober tot mei) naar het noorden gericht en deze is bovendien sneller dan de stroming naar het zuiden in de maanden juni tot oktober. De migrerende soorten bevinden zich voornamelijk in de laterale delen van het kanaal met zijn talrijke lagunes (Timsahmeer), waar de omstandigheden gunstiger zijn dan in het midden, dat bijna steriel is t.g.v. het opwervelen van slikachtig zand bij de passage van schepen. Het hoge zoutgehalte van de Bittermeren schijnt niet zo'n nadelige invloed op de migratie te hebben als sommigen menen. Het zoutgehalte van het diepere water in het midden is weliswaar overdreven hoog door de aanwezigheid van zoutbanken, maar het oppervlaktewater is er nauwelijks zouter dan in het kanaal, terwijl het bodemwater aan de rand van de meren een bijna normaal zoutgehalte bezit. Bovendien bezitten de meeste mariene dieren pelagische larven, zodat deze gemakkelijk kunnen passeren.

Rode Zee-soorten die tot aan Port-Said of zelfs tot in de Middellandse Zee zijn doorgedrongen zijn o.a.: Trochus erythraeus Broc., Planaxis savignyi Desh., Cerithium scabridum Phil., Murex tribulus L., Fusus tuberculatus Chemn. (= marmoratus Phil.), Thais carinifera Lam., Arca natalensis Krauss, Brachiodontes variabilis (Krauss) (= Mytilus pharaonis Fischer), Pteria vulgaris (Schum.) (= Meleagrina occa Reeve), Dosinia erythraea Römer, Pitaria savignyi (Jonas) (= Crista pectinata Reeve), Cardium papyraceum (Chemn.), Macra clorina Phil., Mytilus pharaonis en Macra clorina werden reeds in 1882 te Port-Said gesignaleerd.

Daar in de Middellandse Zee een constante stroom langs de afrikaanse kust oostwaarts loopt om dan langs de palestijnse en syrische kust naar het noorden om te buigen, worden de immigranten veelal naar deze kusten getransporteerd, bv. Cerithium scabridum, Mytilus pharaonis en Pteria vulgaris. Pteria vulgaris heeft zich echter ook in westelijke richting uitgebreid langs het litoraal van Lybië tot in de Golf van Gabès, waar hij in 1895 door Dautzenberg werd aangetroffen.

De mediterrane soorten zijn i.h.a. nog niet zo ver naar het zuiden doorgedrongen in het kanaal. Tot in het Timsahmeer zijn doorgedrongen: Murex trunculus L., Natica josephina Risso var. aegyptiaca Recl., Ostrea stentina Payr., Macoma cumana (Costa), Barnea candida (L.), Solen vagina L. en Gastrana fragilis (L.), terwijl Modiolus barbatus (L.) zelfs al sporadisch in het zuidelijk deel van het kanaal voorkomt.

De Zwarte Zee is tegenwoordig met de Middellandse Zee verbonden d.m.v. de Zee van Marmora. De Zee van Marmora was reeds in het Tertiair met de Zwarte Zee verbonden en samen maakten ze deel uit van een zelfstandige en uitgebreide binnenzee, de Sarmatische Zee. De verbinding met de Egeïsche Zee ontstond pas in het Pleistoceen bij de afbraak van het vasteland tussen Griekenland en Klein-Azië en de doorbraak van de Dardanellen. Doordat er een levendige uitwisseling bestaat met de Egeïsche Zee, heeft

zich in de Zee van Marmora een geheel mediterrane fauna gevestigd, hoewel deze soorten armer is dan die van de Egeïsche Zee.

De oorspronkelijke Sarvatische Zee strekte zich uit over Centraal-Europa tot aan Wenen; zuid-Rusland, de recente Zwarte Zee, Kaspische Zee en het Aralmeer. Het zoutgehalte was als dat van de tegenwoordige Kaspische Zee; derhalve kwamen in de sarvatische fauna brakwatermollusken voor. Eind-Tertiair ontstond de scheiding tussen Zwarte en Kaspische Zee, nadat de gehele binnenzee al sterk was ingekrompen.

Door het binnendringen van mediterraan water met een hoger zoutgehalte sinds het Pleistoceen is de oorspronkelijke brakwaterfauna voor het grootste deel vernietigd. Relicten van deze fauna kunnen we nog aantreffen in de Zee van Azow, die veel zoeter is dan de Zwarte Zee, en in de mondingen van de zuidrussische rivieren. Hier leven o.a. Neritina liturata Eichw., Bithinia tentaculata L., Micromelania linota Mil., Dreissena polymorpha (Pallas), Monodacna colorata Eichw., Adacna vitrea Eichw., Adacna relicta Mil. (= plicata Eichw.). Overigens bevinden zich ook in de Zee van Azow al een groot aantal geïmmigreerde mediterrane soorten, bv. Solen vagina L. var. pontica Mil.

Van de oorspronkelijke fauna zijn vele fossiele overblijfselen gevonden, o.a. in de kalklagen van de zuidrussische steppen, nl. Neritina liturata Eichw., Hydrobia variabilis Eichw., Hydrobia caspia (Eichw.), Micromelania caspia Eichw., Dreissena caspia Eichw., Dreissena rostriformis Desh., Cardium edule L., Didacna trigonoides Pallas, Adacna relicta Mil.

Tengevolge van de geringe diepte van de Bosporus zijn praktisch alle mediterrane immigranten litorale vormen. Men vindt ze vooral aan de kust van Klein-Azië.

Daar in de Zwarte Zee een lagere temperatuur heerst dan in de Middellandse Zee, verblijven er nog steeds een aantal noordelijke mollusken, die tijdens het glaciaaltijdperk het mediterrane gebied bewoonden. Het meest karakteristieke voorbeeld hiervan is Modiolus phaseolinus (Phil.), die tegenwoordig in de gehele Zwarte Zee in het sublitoraal leeft en bijna uit de Middellandse Zee is verdwenen. Deze soort komt hier tezamen voor met Trophon breviatus Jeffr., Cardium fasciatum Mtg., Spisula subtruncata (DaC.) en Abra alba (Wood).