POSTGLACIALE AREAALVERANDERINGEN VAN SPHAERIIDAE

door

J.G.J. Kuiper

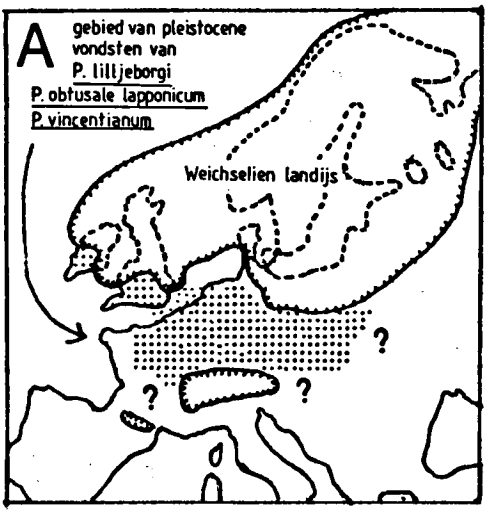
Een boeiend aspect van de soort is haar geografische verspreiding. Het tweedimensionale beeld hiervan, het areaal, lijkt statisch, doch is, in het perspectief van de tijd, in hoge mate bewegelijk. Die bewegelijkheid is de reactie van de soort op veranderende levensomstandigheden en kan resulteren in uitbreiding, inkrimping, verbrokkeling en verplaatsing van het areaal.

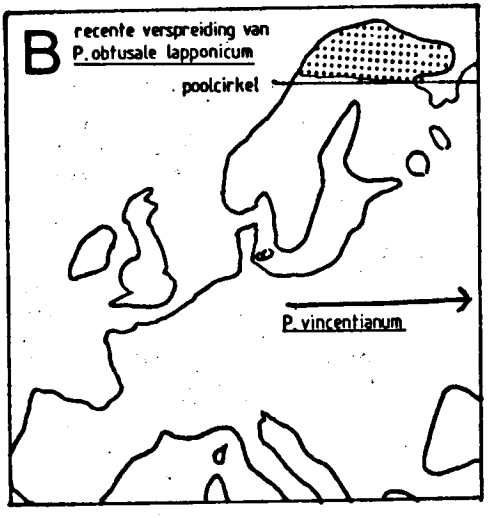
Kleine areaalveranderingen hangen vaak samen met veranderingen van het milieu in engere zin. Ieder kan ze in eigen omgeving waarnemen. Een nieuw duinmeer, ontstaan door verhoging van het grondwaterpeil, is spoedig door een of meer soorten Sphaeriidae bewoond. Bij daling van het waterpeil kan deze plaatselijke fauna weer even snel verdwijnen. Een plek waar men eens met succes verzamelde, levert soms enkele jaren later niets meer op. In een pas gegraven sloot kan een explosieve uitbreiding van een bepaalde soort vastgesteld worden, die daarna numeriek weer teruggedrongen wordt zodra ook predatoren het domein binnendringen. In het hooggebregte kan door terugtrekking van een gletscher een morainemeer ontstaan, dat al gauw door de pioniersoort P. casertanum betrokken wordt. Erodeert op den duur de drempel, dan loopt het meer leeg en verdwijnt de localiteit van casertanum.

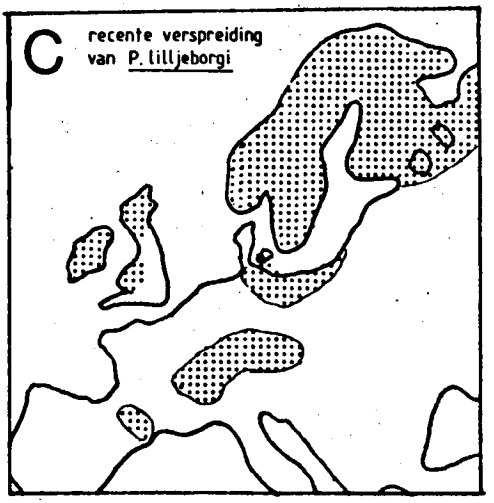
Grote areaalveranderingen zijn het gevolg van ingrijpende veranderingen van het klimaat. Fossielen zijn hier belangrijke getuigen. Er zijn, in dit verband, twee interessante categorieën van verschijnselen, ten eerste de aanwezigheid van fossielen van soorten, die levend niet meer in de desbetreffende streek voorkomen; ten tweede de duidelijke afwezigheid van fossielen van soorten, die levend wel in de desbetreffende streek voorkomen.

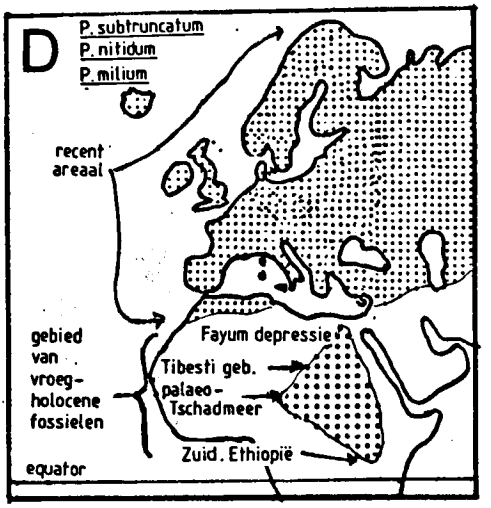
Een voorbeeld moge dit verduidelijken. Aan het eind van de dertiger jaren werd met de constructie van de grote verkeerstunnel onder het Noordzeekanaal bij Velzen begonnen. Daartoe werd een enorme bouwput gegraven, die tot het diepste punt, bijna 25 meter onder de zeespiegel, terrasvormig verliep. Omdat de profielen een ongestoorde opeenvolging toonden van de laatste ijstijd, van het late Weichselien of Tubantien af tot heden, was deze bouwput een trekpleister voor kwartairgeologen en palaeontologen. Uit boringen was de molluskenfauna van dergelijke lagen al vrij goed bekend, maar nog nooit was er in ons land in zulke diepe afgravingen verzameld. Begrijpelijk dus, dat ook C.O. van Regteren Altena en de bekende palynoloog F. Florschütz een excursie belegden. Die vond plaats op 12 september 1942. Ik had het voorrecht, mij bij hen te mogen aansluiten in het bijzonder met het oog op de Sphaeriidae. Hoe belangrijk de resultaten van deze excursie geacht werden, blijkt alleen al uit het feit, dat I.M. van der Vlerk en F. Florschütz in hun boek 'Nederland in het IJstijdvak' (Utrecht 1950, 287 pp.) twee bladzijden tekst aan de Velzener bouwput wijdden. De onderste meters van de afgraving wezen op een periglaciale faciës. De grens van de Weichselien-ijskap lag toen enkele honderden kilometers noordelijk. Er was een toendra-achtig landschap met een subarctisch klimaat. In enkele lagen werden schelpen van Sphaeriidae gevonden. Hieronder drie soorten, die levend niet meer in ons land voorkomen, namelijk Pisidium lilljeborgi Clessin, P. obtusale lapponicum Clessin en P. vincentianum Woodward. Waar zijn die soorten sedertdien gebleven?

Wat lilljeborgi betreft, liggen de dichtstbijzijnde vindplaatsen van levende dieren in Sleeswijk-Holstein, de Vogezen en Wales, dus toch minstens


A
gebied van pleistocene vondsten van
P. lilljeborgi
P. obtusale lapponicum
P. vincentianum
Weichselien landijs
?
?
?


B
recente verspreiding van
P. obtusale lapponicum
poolcirkel
P. vincentianum


C
recente verspreiding
van P. lilljeborgi


D
P. subtruncatum
P. nitidum
P. milium
recent
areaal
gebied
van
vroeg-
holocene
fossielen
Fayum depressie
Tibesti geb.
palaeo-
Tschadmeer
Zuid. Ethiopië
equator

400 kilometer van Velzen vandaan. Fossiel is de soort ook bekend van o.m. België en Noord-Frankrijk. Op het eerste gezicht doet dit denken aan een sterke inkrimping van het soortelijk areaal in het Holoceen. Echter staat tegenover de verdwijning van deze soort in N.W. Europa een enorme uitbreiding naar het Noorden en naar het Alpengebied. Naarmate de Weichselien-ijskap smolt, ontstonden in Scandinavië tienduizenden meren. Met vele andere Pisidium-soorten drong lilljeborgi door passieve verspreiding noordwaarts. De vorming van het zoetwater Ancylus-meer op de plaats waar nu de Oostzee is, zal bovendien de kolonisering van Zuid-Zweden hebben begunstigd. Bijgaande schetskaartjes (vergelijk A en C) geven een beeld van de grote postglaciale areaalverandering van lilljeborgi. Vrijwel het gehele areaal dezer soort heeft zich verplaatst, en men kan dus in feite niet spreken van een verbrokkeling. De huidige discontinuïteit van het areaal in midden-Europa heeft dan ook geen relictair karakter. De tegenwoordige vindplaatsen van lilljeborgi in het Alpengebied en in de Pyreneeën konden namelijk pas ontstaan, nadat de ijskap die deze gebieden bedekte, was verdwenen. In de optiek van dynamische verspreiding kan men hier m.i. beter van pioniersposten spreken. Ook de term refugium vind ik, wat lilljeborgi in de Alpen betreft, aanvechtbaar. Daarentegen zou het recente voorkomen van lilljeborgi in oude morainemeren van Sleeswijk-Holstein en Mecklenburg wel relictair van aard kunnen zijn, doch zekerheid hierover hebben wij eerst, wanneer fossiele vondsten ter plaatse bewijzen, dat lilljeborgi er reeds gedurende het Weichselien woonde.

De tweede Velzener soort, P. obtusale lapponicum, heeft dezelfde weg noordwaarts gevolgd als lilljeborgi. Echter heeft zij niet gepionierd in de Alpen en ook geen relictposten in Noord-Duitsland behouden. Het voorkomen van deze soort is heden ten dage, wat Europa betreft, beperkt tot het uiterste Noorden van Scandinavië. Terwijl zij in het Weichselien vermoedelijk dezelfde verspreiding als lilljeborgi had, is gedurende het holoceen de areagrafische overeenkomst volkomen verdwenen (vergelijk kaartjes B en C). Ik zie hierin een aanwijzing te meer, dat lapponicum geen zelfstandige soort of zelfs ondersoort is, maar een aanpassingsvorm van obtusale, zulks in het bijzonder omdat in het hoge Noorden parallelle vormen (zeer bolle schelp, brede umbo) bij enkele Pisidium-soorten blijken voor te komen.

De morfologische grens tussen obtusale en lapponicum is vaag. Ik heb populaties uit arctisch Noorwegen gezien, waarin lapponicum geleidelijk in de meer typische obtusale overging.

Tenslotte de derde Velzener soort, de gemakkelijk herkenbare P. vincentianum. Die bleef geruime tijd een raadsel. Al vroeg in het Holoceen was deze soort van het toneel verdwenen. Een uitgestorven soort dus? Nu Scandinavië, wat recente Pisidiums betreft, goed onderzocht is, moet wel aangenomen worden, dat vincentianum niet met de andere soorten is meegetrokken naar het Noorden. Aanvankelijk is vincentianum vereenzelvigd met een kleine, Zuid-Europese vorm, waarvan toentertijd enkele vindplaatsen in Zuid-Italië en Griekenland bekend waren. Dat zou betekenen, dat een deel van een periglaciale associatie met het warmer worden van het klimaat niet naar het Noorden is uitgeweken, doch een radicaal andere richting ingeslagen zou hebben, namelijk naar het warme Zuiden. Een periglaciale soort dus, die zich aan een subtropisch klimaat zou hebben aangepast. Van der Vlerk & Florschütz (1950: 243) wisten met deze situatie geen raad en stelden zelfs de vraag of het actualisme, dat met zijn door Lyell geponeerde slagzin "het heden is de sleutel voor het verleden", in zo grote mate de gedachtengang van de geoloog beheerst, althans in details, niet tekort schiet'. Voorzichtig citeerden zij Van Regteren Altena's hypothese, dat het 'zeer goed mogelijk' is, 'dat sommige dieren vroeger andere eisen aan hun milieu stelden dan zij thans doen'.

De oplossing van het raadsel kwam pas veel later, nadat geleidelijk aan meer materiaal uit Azië was onderzocht. Daaruit konden twee conclusies

worden getrokken, namelijk ten eerste, dat de fossiele vorm (vincentianum) van NW Europa soortelijk verschillend is van de kleinere, levende vorm van het (oostelijk) mediterrane gebied en het Zuid-Aziatische achterland; ten tweede, dat vincentianum als soortelijk identiek beschouwd moet worden met reeds eerder gepubliceerde vondsten van levende Pisidiums aan gene zijde van de Oeral, o.a. de uit het centraal Aziatische bergland bekende P. prashadi en P. stewarti. Een nieuwe hypothese lag voor de hand: vincentianum (die volgens de prioriteitswet nu P. stewarti Preston zou moeten heten) zou na de IJstijd niet uitgestorven zijn, doch zich weer achter de Oeral hebben teruggetrokken. Of, anders gezegd, een Aziatische soort, die haar areaal voor een geologisch korte tijd, nl. van af het Riss-Würm Interglaciaal tot het begin van het Holoceen, tot in West-Europa uitgebreid zou hebben. Het zou interessant zijn te weten, of deze soort zich relictair nog ergens aan deze zijde van de Oeral zou hebben kunnen handhaven.

Wanneer wij hier termen gebruiken als terugtrekken, migreren, koloniseren e.d., dan is het duidelijk, dat dit niets te maken heeft met massale verplaatsing van individuen. Het zijn geen dierlijke volksverhuizingen, maar regionaal verdwijnen als gevolg van verslechtering van milieuomstandigheden, en overeenkomstig aangroeien van het areaal in gebieden met betere levensvoorwaarden.

De kleine, mediterrane, voor- en Zuid-Aziatische soort heet nu P. annandalei Prashad, voor het eerst beschreven van Bihar, India. Zij is thans van vele localiteiten bekend, van het Middellandse zeegebied tot de Philippijnen toe, in het gebied ten Zuiden van de Himalaya. Fossiel is zij uit het boven-Mioceen en het Plioceen van Turkije bekend. In het Mioceen moet zij een meer noordelijke verspreiding hebben gehad, getuige de vondsten in boven-Miocene afzettingen van Zuid-Beieren.

In het bovenstaande heb ik geprobeerd duidelijk te maken, dat er bij de wisseling van het klimaat en het ermede samenhangende terugtrekken van het Weichselien-landijs, wat Sphaeriidae betreft, grosso modo twee faunistische bewegingen zijn geweest, namelijk één naar het Noorden, en één naar het Oosten. Beide bewegingen betekenden enorme areaalveranderingen.

Maar er blijkt op het gebied van Sphaeriidae meer te zijn. Naarmate het onderzoek van fossiele vondsten vorderde, werd het steeds duidelijker, dat op zijn minst drie recente, Scandinavische soorten steeds schitteren door afwezigheid in pleistocene afzettingen van West- en midden-Europa, te weten Sphaerium nitidum Clessin, Pisidium waldeni m. en P. hinzi m. Alle drie zijn koud-stenotherm en wijd verspreid in midden- en Noord-Scandinavië. Ook uit Siberië en Canada zijn zij nu bekend. Het betreft dus soorten, in elk geval de eerste twee, met een circumpolair areaal. De conclusie ligt voor de hand, dat deze soorten zich gedurende het Holoceen van Oost naar West, dwz. van Siberië naar Scandinavië verspreid zouden hebben. Misschien moet tot deze Oost-West migranten ook de in Finland en Zuid-Zweden levende P. subtilestriatum Lindholm gerekend worden. Ook deze soort is fossiel niet uit het Pleistoceen van West-Europa bekend.

Behalve deze drie categorieën van grote areaalveranderingen is er in het Holoceen nog een vierde, zeer belangrijke geweest, namelijk in Zuidelijke richting. Het onderzoek van de laatste decennia heeft aangetoond, dat de huidige Europese Pisidiumfauna veel verder naar het Zuiden reikt dan men lange tijd gedurfd heeft te vermoeden. Zo kon in het kustgebied van Noord-Afrika de aanwezigheid van liefst acht Europese Pisidiumsoorten vastgesteld worden. De euryöke P. casertanum werd zelfs 300 km diep in de Sahara, in een oase verzameld. Opzienbarend was de vondst door een Duitse expeditie van subfossiele schelpen van P. milium in het opgedroogde Bégour-kratermeer in het barre Tibestigebergte, in het hart van de Sahara, ongeveer 2000 km van de meest nabije vindplaats van recente milium verwijderd. Koolstof-14 onderzoek wees op een ouderdom van ongeveer 8300 jaar. Subfossiele exemplaren van P. subtruncatum (f. landeroini)

kwamen op verschillende plaatsen tevoorschijn uit jongere afzettingen van het nog zuidelijker gelegen palaeo-Tschadmeer. Deze soort werd ook in palaeolithische afzettingen in Noord- en in Zuid-Egypte gevonden. Ongeloofwaardig leek de publicatie door Grove & Goudie (Nature 234, 1971) van fossiele schelpen van P. moitessierianum uit afzettingen van een uitgedroogd meer op 1600 meter hoogte in equatoriaal Ethiopië, Dit is een typisch Europees-palaearctische soort, die levend niet uit Afrika bekend is. Het materiaal was verzameld door een geologische expeditie van de Universiteit van Cambridge. Ik kwam in contact met een der expeditieleden, die mij grote series fossiele Pisidiums van verscheidene punten in dit gebied ter bestudering toezond. Niet alleen bleek moitessierianum hierin zeer algemeen voor te komen, maar ook andere palaearctische Pisidium-soorten werden aangetroffen nl. milium, nitidum en subtruncatum (zie D). Bovendien nog enkele typisch Afrikaanse soorten. Een mengfauna dus. Koolstof-14 onderzoek heeft uitgewezen, dat de ouderdom van de desbetreffende afzettingen ongeveer 9000 jaar moet zijn. Hoe lang deze palaearctische soorten zich in dit deel van equatoriaal Afrika hebben kunnen handhaven, is, ook bij benadering, niet bekend. In elk geval blijken de restanten van wat eens grote meren waren geen mollusken meer te herbergen en wel als gevolg van natuurlijke chemische verontreiniging. Negen duizend jaar geleden kende Afrika een tijd van verhoogde neerslag. De Sahara was voor een groot deel bewoonbaar. In deze Pluviale periode hadden palaearctische Pisidiums een tijdelijke grote uitbreiding zuidwaarts.

Wat in deze fossiele gezelschappen opvalt, is de afwezigheid van casertanum, terwijl deze soort recent wel in beken van het Ethiopische hoogland verzameld is, evenals ook Musculium lacustre. Het zou kunnen, dat de vestiging van deze twee soorten van betrekkelijk recente datum is.

Samenvattend kom ik tot vier categorieën van grote areaalveranderingen in Europa en noordelijk Afrika gedurende grofweg de laatste 10.000 jaar:

1°. in Zuid-Noord richting (amnicum, casertanum, conventus, henslowanum, hibernicum, lilljeborgi, milium, nitidum, obtusale, personatum, pulchellum),
2°. in West-Oost richting (stewarti= vincentianum),
3°. in Oost-West richting (S. nitidum, P. hinzi, waldeni, subtilestriatum),
4°. in Noord-Zuid richting tot in equatoriaal Afrika (moitessierianum, milium, nitidum, subtruncatum).