

VERSLAG MINI-SYMPOSIUM ZOOGEOGRAFIE 19 NOV. 1988 TE AMSTERDAM

DE VERSPREIDING VAN LANDSLAKKEN: ALGEMENE ASPECTEN

door

E. Gittenberger

Inleiding

Zoögeografie kan gedefinieerd worden als een onderdeel van de biologie, waarbij het er om gaat (1) de recente en vroegere verspreidingsgebieden van uiteenlopende "taxa", diersoorten en andere systematische categorieën (zoals bijv. ondersoorten, families, orden, enz.), vast te stellen, (2) daaruit meer algemene, d.w.z. zich herhalende, patronen en processen af te leiden, (3) theoretische en praktische verklaringen voor de gevonden wetmatigheden en/of daarvan afwijkende waarnemingen op te stellen. Om dit alles mogelijk te maken, is kennis aangaande de systematiek en de ecologie van de betreffende organismen een eerste vereiste. De diersoorten moeten goed herkend kunnen worden en ook hun leefwijze en milieu-eisen moeten redelijk goed bekend zijn; een slecht bekende diergroep kan voor zoögeografisch onderzoek niet gebruikt worden. Ook geologische gegevens, betreffende de opbouw en de geschiedenis van de aardkorst, zijn van wezenlijk belang.

Lange tijd was de zoögeografie geen echt zelfstandige tak van de biologische wetenschap, maar slechts een soort aanhangsel in de diersystematische publicaties. Gedurende de laatste tientallen jaren is het vakgebied zelfstandiger geworden, verschenen er diverse biogeografische handboeken (bijv.: Pielou, 1979; Brown & Gibson, 1983; Myers & Giller, 1988) en tijdschriften, en kreeg de theoretische basis veel aandacht. Twee stromingen tekenden zich daarbij min of meer duidelijk af: (1) de aanhangers van het "vikariantie-model", waarbij ter verklaring van patronen in principe wordt aangenomen dat een bestaand verspreidingsgebied secundair in deelgebieden uiteengevallen is (door geologische factoren, zoals oprijzende gebergtekens, uiteendrijvende aardschollen, enz.) en (2) de aanhangers van het "dispersie-model", waarbij men aanneemt dat bijv. soorten in één bepaald gebied (soortvormingscentrum) ontstaan en vervolgens door vergroting van hun arealen (dispersie) hun uiteindelijke verspreidingsgebieden verkrijgen. Model (1) is biologisch meer statisch ("blijf zitten waar je zit"), terwijl model (2) dynamischer is. Er is alle reden om aan te nemen dat de waarheid sterk zal afhangen van de eigenschappen van de individuele soorten en in vele gevallen ergens tussen beide extremen in zal liggen.

Dispersie en vikariantie bij landslakken

Landslakken hebben enkele eigenschappen, waardoor ze zeer geschikt zijn voor bepaalde typen van zoögeografisch onderzoek. Ze zijn spreekwoordelijk traag, leven vaak erg verborgen en raken relatief gemakkelijk geïsoleerd, doordat ze bovendien niet kunnen vliegen of zwemmen. Het vikariantie-model lijkt hen meer op het

lijf geschreven dan het dispersie-model.

Bij metingen werd vastgesteld dat slakken door actief kruipen geen grote afstanden afleggen (zie Baur, 1986). Zo is 86 m in één jaar een absoluut record voor Cepaea hortensis. Voor Cepaea nemoralis werden door verschillende onderzoekers als maxima respectievelijk 20 m en 46 m per jaar gemeten.

Passieve verplaatsing door water, bijv. meegesleurd worden door rivieren, of vastgehecht op drijfhout grote afstanden afleggen over zee, zal zeker een belangrijke rol spelen. De desbetreffende konkrete gegevens zijn nog schaars.

Verplaatsing door de lucht (Rees, 1965) zal in sommige streken op aarde door het regelmatig voorkomen van wervelstormen wellicht niet onbelangrijk zijn. Meestal wordt evenwel aan luchttransport door vogels gedacht. Er zijn daarover vrij weinig gegevens in de literatuur te vinden, maar het aantal gepubliceerde waarnemingen is voldoende om aan te mogen nemen dat we hier met een belangrijk mechanisme te maken hebben. Wie heeft ooit vogels op slakken geïnspecteerd en de resultaten van zo'n onderzoek vervolgens gepubliceerd? Slechts een minimale fractie van alle vogels werd gericht onderzocht en toch weten we inmiddels al heel wat.

De meest frequent waargenomen "passagier" van uiteenlopende soorten vogels is Vitrina pellucida, een landslakje dat in de veren van bonte kraal, graspieper, vink, tapuit en Noorse waterlijster werd aangetroffen. Het record als "transporteur" heeft Bartram's ruiter (Bartramia longicauda), al gaat het daarbij niet om land- maar om zoetwaterslakjes (Physa spec.), die bij alle daarop onderzochte vogels voorkwamen, in aantallen van 10 tot 41 per vogel.

Het is niet uitgesloten dat transport van slakken ook in het maag/darmkanaal van vogels kan plaatsvinden. Bij slakken met opercula lijkt dit nog het beste mogelijk, omdat hierbij het huisje optimaal kan worden afgesloten. De slakken zouden vervolgens kunnen worden uitgebraakt; ze zouden nog levend in de faeces terecht kunnen komen, of ze zouden "in vrijheid kunnen worden gesteld" door een predator die de betreffende vogel verscheurt.

Al met al zijn er nog vele raadsels, wanneer het gaat om de dispersie van slakken. Zeker is wel, dat land- en/of zoetwaterslakken op de meest onwaarschijnlijke plaatsen terecht kunnen komen. Dat blijkt o.a. uit de faunasamenstelling van zeer geïsoleerde gelegen vulkanische eilanden. Daarnaast kan toch ook worden gesteld dat het om dieren gaat die van nature niet tot het afleggen van grote afstanden "voorbested" lijken. Sommige slakkesoorten "kunnen" desalniettemin heel wat, zoals bijv. Theba pisana gedurende het Holoceen in het mediterrane gebied en langs de Atlantische kusten heeft laten zien; de soort heeft het aanvankelijk kleine areaal toen in relatief korte tijd zeer aanzienlijk uitgebreid (Gittenberger & Ripken, 1987). Welke eigenschappen in zulke gevallen het belangrijkste zijn, is vooralsnog onduidelijk. Dat is trouwens meer een ecologisch, dan een zoögeografisch probleem.

Het gebied centraal

Grote en kleinere deelgebieden en hun relaties

Algemeen bekende en aanvaarde zoögeografische begrippen zijn palearctisch, nearctisch, holarctisch, neotropisch, enz. Het gaat

hierbij om benamingen voor grote gebieden met karakteristieke, eigen fauna's. Wat betreft de landslakken vinden we bijv. in de nearctische regio (Noord-Amerika) geen Clausiliidae, maar wel in de neotropische (Zuid-Amerika) en in de palearctische regio (Eurazië en Afrika ten noorden van de Sahara). In die laatste twee grote gebieden vinden we verschillende subfamilies van de Clausiliidae, zodat het mogelijk is om de drie genoemde regio's óók op basis van de verspreiding van de Clausiliidae te karakteriseren. (Terloops kan hier nog aan toegevoegd worden, dat het verspreidingspatroon van de Clausiliidae niet eenvoudig te verklaren valt). De algemeen bekende Helicidae zijn in principe beperkt tot het palearctische gebied; hun "plaats" in het geheel wordt in de nearctische regio door andere families ingenomen (door de mens ingevoerde soorten buiten beschouwing gelaten). Zo zouden er nog meer voorbeelden genoemd kunnen worden.

De grote zoögeografische regio's op aarde kunnen dus in principe ook op basis van hun landslakkenfauna's gekarakteriseerd worden. Dat neemt niet weg dat er landslakken bekend zijn, die in diverse regio's voorkomen. Het record wat dat betreft, is hoogstwaarschijnlijk in "handen" van een kleine soort uit de Endodontidae, die in Europa eerst vooral bekend werd onder de naam Pleuropunctum micropleuros (uit het mediterrane gebied), die vervolgens Toltecia pusilla ging heten (oorspronkelijk van de Atlantische eilanden beschreven), en die nu waarschijnlijk de naam Paralaoma caputspinulae (uit Nieuw-Zeeland beschreven!) zal moeten gaan dragen. Het gaat om een soort, waarvan stapje voor stapje het zeer grote verspreidingsgebied bekend wordt (nog groten-deels ongepubliceerd). We kennen vondsten uit het mediterrane gebied, van de Atlantische eilanden (óók bijv. op St. Helena), uit Zuid-Afrika, Zuid-Amerika, Noord-Amerika (Californië), Nepal, Indonesië, Nieuw-Zeeland, enz.! Het is niet erg waarschijnlijk dat we hier met een slakje te maken hebben, dat pas in de historische tijd, onder invloed van de mens, dit immense verspreidingsgebied kon krijgen. Of het gaat om een soort die zich op basis van nog onbekende eigenschappen relatief gemakkelijk kan verspreiden (dispersie), dan wel om een zeer oud fauna-element, daterend uit een vroege periode in de aardgeschiedenis, toen de zuidelijke continenten één landmassa (Gondwanaland) vormden, is onduidelijk.

Een groot probleem bij het onderverdelen van het aardoppervlak in (veel) kleinere eenheden dan de zojuist genoemde grote regio's, is het individualistische karakter van soorten en/of soortengroepen. Dit nog onvoldoende onderkende probleem doet zich sterker gevoelen, naarmate de nagestreefde zoögeografische onderverdeling verfijnder wordt. Een indeling gebaseerd op verspreidingspatronen van bijv. vogels of vliegende insecten, zal (sterk) kunnen afwijken van een indeling gebaseerd op gegevens ontleend aan landslakken. Dat is zeer begrijpelijk, wanneer men zich realiseert dat organismen die kunnen vliegen minder snel in deelpopulaties geïsoleerd raken en daar tot afzonderlijke (onder)soorten evolueren, dan slakken. Slakken en vogels zullen dus vaak verschillende verspreidingspatronen vertonen. Slakken kunnen bovendien niet zwemmen, waardoor (zee)water een vrijwel onoverkomelijke barrière voor deze dieren is. Wie dan ook zonder veel nadenken een grote hoeveelheid verspreidingsgegevens van zeer uiteenlopende diergroepen aan een computer voedt en vervolgens zijn apparatuur

vraagt om op basis van de talrijke individuele patronen meer algemene patronen uit te rekenen, krijgt wél een antwoord, maar een antwoord dat biologisch gezien weinig relevantie meer heeft. Men kan verspreidingspatronen van vogels en van slakkesoorten niet eenvoudig optellen, als men verfijnde zoögeografie wil bedrijven.

De Atlantische Oceaan is door de grote breedte een barrière voor tal van organismen uit zeer verschillende groepen, terwijl bijv. de nauwe Straat van Gibraltar dat in veel mindere mate is. Het is duidelijk dat hier de individuele eigenschappen van de gebruikte soorten een belangrijke rol gaan spelen. Zo redenerend kan men diverse onderzoeksniveaus onderscheiden: (1) biogeografie, geldend voor planten, dieren, paddestoelen, enz., (2) zoögeografie, waarbij het alleen om dieren gaat, en (3) malacogeografie, wanneer uitsluitend mollusken de verspreidingspatronen leveren. Anders gezegd, naarmate men de regio's gaat opdelen in steeds kleinere eenheden, krijgen die eenheden steeds minder een algemeen biologisch of zoölogisch karakter. Hun betekenis wordt dan steeds meer gekoppeld aan uitsluitend bepaalde groepen van organismen.

Zelfs wanneer men voor gedetailleerd zoögeografisch onderzoek, indachtig het voorafgaande, alleen geselecteerd onderzoeksmateriaal zou gaan gebruiken en dus in feite geen zoö- maar bijv. malacogeografie zou gaan beoefenen, blijven er problemen. Uiteenlopende ecologische eigenschappen van soorten en verschillen in zowel geologische ouderdom als in soortvormingsmechanismen en snelheid ("species turnover"), maken het disputabel om soorten, hun individuele eigenschappen en wordingsgeschiedenis verwaarlozend, als waren het eenvormige knikkers op één hoop te gooien om zodoende meer of minder sterk "verwante" gebieden puur getalsmatig te kunnen onderscheiden. Er zijn biologisch gezien veel interessanter benaderingen, waarbij men, het computer-evangelie terzijde schuivend, bijv. malacogeografische relaties tussen gebieden van beperkte omvang kan vaststellen.

Wanneer de landslakkenfauna's van de Griekse eilanden Korfoe, Lefkas en Kephallinia vergeleken worden, blijkt dat er grote onderlinge verschillen bestaan (Gittenberger, 1986). Slechts 35 van de 112 (onder)soorten die er in totaal voorkomen, komen op alle drie de eilanden voor. Van Korfoe en Kephallinia zijn vijf gemeenschappelijke (onder)soorten bekend die op Lefkas ontbreken, terwijl op Korfoe en Lefkas vijf andere (onder)soorten voorkomen, die op Kephallinia niet gevonden werden. We kennen vier (onder)soorten van Kephallinia en Lefkas samen, die op Korfoe ontbreken. Deze aantallen zeggen op zich weinig. Het wordt pas interessant, als we nagaan, om welke soorten het in de drie gevallen gaat. Dan blijkt namelijk dat Kephallinia en Lefkas een viertal soorten met relatief kleine verspreidingsgebieden gemeenschappelijk hebben (o.a. Hypnophila zacynthia), terwijl de soorten die Korfoe met slechts één van de twee andere eilanden deelt, (zeer) grote verspreidingsgebieden hebben (o.a. Rupestrella rhodia, Helicopsis apicina en Vallonia enniensis). Op basis van deze extra gegevens kan gezegd worden, dat Kephallinia en Lefkas onderling malacogeografisch nauwer verwant zijn, dan Korfoe met één van beide eilanden. Een slotconclusie die, gezien de ligging van de drie eilanden, weinig verbazing zal wekken.

Verrassender zijn de nog grotendeels ongepubliceerde resultaten aangaande de malacofauna van het Griekse eilandje Antikythira, gelegen tussen Kreta en Kythira en ongeveer even ver (30 km) van deze beide eilanden verwijderd. De zee rond het eilandje (20 km²; hoogste punt 378 m) is momenteel honderden meters diep, maar de landslakkenfauna dwingt ons aan te nemen, dat dat ooit heel anders geweest is. De soorten die Antikythira met Kythira gemeen heeft, zijn wijd verspreid (o.a. *Helix aspersa*), terwijl Antikythira en Kreta diverse meer lokale soorten en genera (o.a. *Trochoidea cretensis* en *Metafruticicola spec.*) gemeenschappelijk hebben. Op basis van de huidige water/landverdeling en de zeediepten zou men dat totaal niet verwachten. Het is zelfs zo, dat tijdens de laatste grote koudeperiode van het Pleistoceen, ca. 25.000 jaar geleden, Antikythira door de zeespiegel-daling destijds niet alleen groter was dan tegenwoordig, maar toen bovendien dichterbij Kythira lag dan bij Kreta (dit afgeleid uit het hedendaagse reliëf van de zeebodem rond het eilandje). De opvallende malacogeografische grenslijn tussen Antikythira en Kythira moet zijn oorsprong dus in een vroeger tijdperk hebben. Vermoedelijk mag men er uit afleiden, dat deze "lijn", naar de ontdekker de "lijn van O. Boettger" genoemd, nu nog laat zien, w ar de zee miljoenen jaren geleden een aanvankelijk aaneengesloten gebergtektonen tussen de huidige Peloponnesus en Klein-Azi  voor het eerst onderbrak. Dit is niet in strijd met geologische gegevens.

Refugia

De analyse van verspreidingspatronen heeft o.a. geleid tot de ontdekking van zgn. refugia, naar verhouding kleine gebieden waar soorten relatief ongunstige perioden konden doorstaan. In "massifs de refuge" in de Alpen, dat zijn gedurende een pleistocene glaciatie tenminste 's zomers ijs- en sneeuwvrije "vlucht-huvels" temidden van de grote gletsjers, konden in isolement diverse landslakkesoorten overleven. Soms ging dat overleven samen met differentiatie, (onder)soortvorming. De verspreiding van de ondersoorten van *Chilostoma cingulata* illustreert dit (onder)soortvormingsmodel vrij overtuigend (Pfeiffer, 1951). De grenzen tussen de ondersoorten vallen ten dele nog samen met de ligging van vroegere gletsjers.

Ook het geïsoleerde voorkomen van *Charpentieria stenzii letochana* kan men verklaren door het aannemen van een vroeger massif de refuge, waarin de ondersoort zich differentieerde (zie Bank, 1987).

Aangezien refugia uiteraard door een aantal soorten werden bevolkt, zouden er parallelle speciatieprocessen in plaatsgevonden kunnen hebben. Te verwachten valt dan ook, dat er diverse endemische soorten samen gevonden zullen worden.

De soort centraal

In het voorafgaande stonden niet soorten of soortengroepen centraal, maar ging het primair om het classificeren en karakteriseren van meer of minder grote gebieden op basis van hun (malaco)fauna. Betoogd werd dat het alleen bij de indeling in de allergrootste regio's biologisch zinvol is om eenvoudig de aantallen overeenkomstige en verschillende, diersoorten en hogere systema-

tische categorieën te vergelijken. Naarmate men kleinere gebieden wil karakteriseren, wordt het steeds meer noodzakelijk om selectief te zijn en alleen bepaalde, voor het doel geschikte, diersoorten te selecteren.

Uitzonderlijke patronen

Het is ook mogelijk en boeiend om de individuele soorten centraal te stellen en te trachten hun verspreidingsgebieden te verklaren. Dan wordt men al gauw geconfronteerd met een reeks van min of meer uitzonderlijke patronen, die vaak niet eenvoudig begrijpelijk gemaakt kunnen worden. Soms is het noodzakelijk om aan te nemen dat wat nu wordt waargenomen erg secundair is, d.w.z. het resultaat moet zijn van een lange, wellicht voor altijd onontwaaerbare geschiedenis met causale samenhangen en toevalligheden. Enkele opmerkelijke verspreidingsgebieden van Europese landslakken kunnen duidelijk maken, wat er bedoeld wordt (zie Kerney & Cameron, 1980 (Nederlandse editie)).

Zoogenetus harpa kennen we van tal van plaatsen in Scandinavië en bovendien, zeer ver daarvandaan, van één plaats hoog in de Alpen (bij Zermatt) en uit de Kaukasus. Hoe dit patroon tot stand gekomen is, is nog niet helemaal duidelijk. We kennen de soort niet fossiel, uit een koudeperiode, uit Midden-Europa, zodat het onwaarschijnlijk is dat ze zich na zo'n periode in drie richtingen zou hebben teruggetrokken, de koude volgend.

Lange tijd werd aangenomen, dat de "noordelijke" soort Spermodaea lamellata in het Mantinger Bos, één van de gemiddeld koudste plekjes van ons land, de zuidgrens van haar verspreidingsgebied op het Europese vasteland bereikte (de soort is er nu uitgestorven). Inmiddels werd bekend, dat diezelfde soort ook in Portugal voorkomt. Een tweede Spermodaea-soort leeft op de Azoren. Verder is het genus alleen fossiel bekend. Vermoedelijk is S. lamellata tussen Noord-Nederland en Portugal uitgestorven.

Bijzonder moeilijk te verklaren patronen vinden we bij grotenslakken (Gittenberger, 1986), die in feite een zoögeografisch hoofdstuk apart vormen. Zo kennen we Pholeoteras euthrix uit één grot op Korfoe en, ca. 350 km noordelijker, uit enkele grotten in Zuid-Joegoslavië; we moeten welhaast aannemen, dat er ooit één samenhangend areaal van grotten geweest is. Iets dergelijks geldt voor de slakjes uit het genus Zospeum, die in een aaneengesloten gebied van Dalmatië tot in de Italiaanse provincie Brescia, westelijk van het Garda Meer, voorkomen en pas honderden kilometers verderop naar het westen in grotten in de Pyreneeën opnieuw gevonden worden. (Gebrek aan gegevens speelt bij deze twee voorbeelden van grottenlakken vermoedelijk geen belangrijke rol).

Ecologisch bepaalde patronen

Uit sommige verspreidingspatronen, wanneer die tenminste gedetailleerd genoeg zijn weergegeven, kan men direct iets over de ecologie van de betreffende soort afleiden. Zo is bijv. Theba pisana op Korfoe (Gittenberger, 1986: fig. 3), en zeker niet alleen daar, in voorkomen tot de kuststrook beperkt. Een kaartje met de vindplaatsen laat dat heel duidelijk zien. Een nauwkeurig verspreidingskaartje van Cylindrus obtusus maakt duidelijk, dat deze soort tot het hooggebergte beperkt is (Klemm, 1974: 449).

Diverse door Klemm (1974) gepubliceerde kaartjes aangaande

het voorkomen van Oostenrijkse landslakken hebben betrekking op kalkminnende soorten: duidelijk is dan de tweedeling in deelarealen in respectievelijk de noordelijke en de zuidelijke Kalkalpen te zien. Het is daarbij steeds weer opnieuw de vraag of een aanvankelijk samenhangend verspreidingsgebied door de geologische ontwikkelingen in de Alpen (het ontstaan van de kalkarme centrale keten) in tweeën gesplitst werd (vikariantie), of dat de soort van origine in één van de huidige deelgebieden thuishoort en daarvandaan op een of andere manier in een nieuw deelgebied terechtgekomen is (dispersie).

Literatuur:

- BANK, R.A., 1987. Zur rassenmässigen Gliederung der *Charpentieria (Itala) stenzii* (Rossmässler, 1836) (Gastropoda Pulmonata: Clausiliidae) in den Südalpen. - *Basteria*, 51: 135-140.
- BAUR, B., 1986. Patterns of dispersion, density and dispersal in alpine populations of the land snail *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae). - *Holarctic Ecology*, 9: 117-125.
- BROWN, J.H. & A.C. GIBSON, 1983. *Biogeography: i-xi*, 1-643. The C.V. Mosby Compagny, Louis, Toronto & London.
- GITTENBERGER, E., 1986. Zoogeographical notes concerning the terrestrial Mollusca of the Ionian islands Kerkyra, Lefkas and Kephallinia. - *Biol. Gallo-Hellenica*, 12: 363-370.
- GITTENBERGER, E. & Th.E.J. RIPKEN, 1987. The genus *Theba* (Mollusca: Gastropoda: Helicidae), systematics and distribution. - *Zool. Verh. Leiden*, 241: 1-59.
- KERNEY, M.P. & R.A.D. CAMERON, 1980. Elseviers slakkengids: 1-310. Elsevier, Amsterdam & Brussel.
- KLEMM, W., 1974. Die Verbreitung der rezenten Land-Gehäuse-Schnecken in Österreich. - *Denkschr. Österr. Akad. Wiss. (math. nat. Kl.)* 117: 1-503.
- MYERS, A.A. & P.S. GILLER (eds.), 1988. *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions: i-xiii*, 1-578. Chapman and Hall, London, etc.
- PFEIFFER, K.L., 1951. *Chilostoma (Cingulifera) cingulata* (Studer). Versuch einer monographischen Darstellung des Rassenkreises. - *Arch. Molluskenk.*, 80: 89-214.
- PIELOU, E.C., 1979. *Biogeography: i-ix*, 1-351. John Wiley & sons, New York, etc.
- REES, W.J., 1965. The aerial dispersal of Mollusca. - *Proc. malac. Soc. London*, 36: 269-282.

VAN DE REDACTIE

In verband met de lengte van de mini-symposiumverslagen worden de mutaties van de leden in het november-nummer geplaatst.