

VERSLAG MINI-SYMPOSIUM ZOOGEOGRAFIE 19 NOV. 1988 TE AMSTERDAM

DE VERSPREIDING VAN LANDMOLLUSKEN: DE GONDWANA-THEORIE

door

A.C. van Bruggen

Iedereen die met enige aandacht een globe bekijkt, zal onmiddellijk getroffen worden door het feit dat Zuid-Amerika en Afrika ogenschijnlijk als in een legpuzzel in elkaar passen. Daarbij dient men zich te realiseren, dat de contouren van de continenten pas laat in de geschiedenis bekend geworden zijn. In 1620 ontdekte de Brit Bacon dat al, maar pas in 1911 kwam de Duitse geleerde Wegener tot de conclusie, dat alle continenten eens één geheel gevormd hadden. In 1915 publiceerde hij zijn boek "Die Entstehung der Kontinente und Ozeane", een werk dat veel stof deed opwaaien, niet alleen onder geologen, maar ook onder biologen. Het is hier niet de plaats in te gaan op de argumenten van Wegener. Zijn theorie van drijvende continenten werd echter krachtig verworpen door de geologen. De biologen waren vanaf het begin van deze theorie gecharmeerd geweest, vnl. omdat een aantal verspreidingspatronen van planten en dieren door Wegener's hypothese verklaard zou kunnen worden. Toen de auteur van dit opstel bijna 40 jaar geleden college liep in de geologie, werd hem te verstaan gegeven dat van alles, wat voor de theorie van drijvende continenten pleitte, alleen de biologische argumenten overbleven, waarbij eigenlijk geïmpliceerd werd dat de biologen hun veronderstelde verwantschappen (van bijv. diergroepen in oostelijk Zuid-Amerika en westelijk Centraal-Afrika) maar eens nader dienden te bestuderen. Hier zou o.a. convergente evolutie (evolutie die leidt tot gelijkenis zonder verwantschap) in het spel geweest kunnen zijn...

Pas in de tweede helft van de jaren zestig kwamen nieuwe argumenten naar voren, die na een korte periode de geologische wereld overtuigden en tot grote vreugde stemden bij de biologen. De geoloog Veldkamp heeft, wellicht volkomen terecht, gesteld dat de theorie van de platentektoniek van zo grote betekenis voor de geologische en aanverwante wetenschappen is geweest, dat het effect ervan te vergelijken is met de invloed die Darwin's evolutietheorie op de biologie (en alles wat daarmee samenhangt) gehad heeft.

Kort samengevat komt het op het volgende neer. Men spreekt van platen- of schollentektoniek, d.w.z. de continenten worden meegevoerd op grote schollen van aardkorst. De hoofdfactoren die dit veroorzaken zijn van geofysische aard en men ontleent de argumenten aan drie takken van onderzoek, nl. (1) paleomagnetisme (het magnetisme van vroegere perioden in de aardgeschiedenis, wat tot de conclusie leidde dat de magnetische polen verschoven zijn), (2) oceaانبodemonderzoek (wat o.a. het bestaan van middenoceanische ruggen en het magnetisch anomaliepatroon van de oceaانبodem aantoonde), en (3) seismisch onderzoek (terugkaatsing en breking van trillingen in aardlagen, wat aantoonde dat op een diepte van 50-200 km een laag bestaat, de asthenosfeer, waarin plastische bewegingen kunnen plaatsvinden).

In fig. 1 is aangegeven hoe men denkt dat de schollen zich bewegen. Op de middenoceanische ruggen komt nieuw materiaal naar boven, terwijl de platen in de zg. subductiezones onder de continenten duiken. Deze twee plaatsen zijn de onrustige zones, waar o.a. aardbevingen en vulkanisme gelocaliseerd zijn. Op een wereldkaart kan men de platen, voor zover de grenzen nauwkeurig genoeg bepaald zijn, aangeven. Zo blijkt ten westen van Zuid-Amerika de Nazcaplaats te liggen, die oostwaarts onder de plaat, waarop Zuid-Amerika ligt, schuift. Afrika bijv. ligt op de Afrikaanse plaat die Afrika, Madagascar en het Arabisch schiereiland tot in Perzië omvat; de rug midden in de Atlantische Oceaan vormt de westgrens. Continentverschuiving is een nog steeds voortgaand proces; jaarlijks wordt bijv. de Atlantische Oceaan enkele cm breder en op den duur kan misschien de Somalische plaat (Afrika ten oosten van de Riftvallei) los van Afrika scheuren.

Tabel 1 geeft de geschiedenis van de continenten weer voor zover deze opgespoord kon worden; veel details zijn nog onduidelijk en het is heel goed mogelijk dat Gondwanaland zich veel verder noordelijker uitstreckte (tot in westelijk China?). Uit de tabel is af te lezen dat in meer dan 200 miljoen jaar de continenten hun huidige positie bereikt hebben. Veel details dienen nog uitgezocht te worden, maar de grote lijnen zijn duidelijk. Als eerste trad een scheiding van noord en zuid op, Pangaea werd verdeeld in Laurazië (noorden) en Gondwanaland (zuiden). Het laatste werd vervolgens in twee componenten gesplitst, West-Gondwanaland (Afrika met Zuid-Amerika) raakte los van Oost-Gondwanaland (Australië met Antarctica) en India kwam geheel vrij. Daarna kwamen de verschillende onderdelen meer en meer los van elkaar; als laatsten gingen Australië en het Zuidpoolgebied minder dan 50 miljoen jaar geleden elk hun eigen wegen. Daarnaast ontstonden ook nieuwe contacten, immers Afrika raakte Europa en India botste op Azië met alle gevolgen van dien. Als complicatie kwam er nog bij, dat de continenten niet regelmatig van elkaar wegdreven, maar soms ook rotatie vertoonden (Australië, Zuid-Amerika). Bovendien waren er grote variaties in klimaat; de Zuidpool bijv. was gedurende lange tijd tropisch van aard.

Al deze bewegingen van de continenten hadden natuurlijk gevolgen voor de planten- en dierenwereld op deze platen. Daarbij komt dat ook de zeeën en configuratie veranderden (ontstaan van de Tethyszee en later afsluiting van de oostkant van de Middellandse Zee). Verbindingen werden afgesneden of kwamen tot stand; bepaalde verbindingen werden zelfs meer dan één keer verbroken en hersteld. Het uitgangspunt is dat al deze veranderingen af te lezen moeten zijn aan de verspreiding van planten en dieren. We gaan er dus van uit dat de geologische feiten de achtergrond kunnen zijn voor een verklaring van de verspreidingspatronen. We kunnen eveneens gaan zoeken naar verspreidingspatronen die bijv. de oorspronkelijke samenstelling van Gondwanaland weerspiegelen. Tot de verbeelding sprekende voorbeelden van dieren zijn er genoeg. De apen van Zuid-Amerika vormen een eigen en gesloten groep; zij zijn de zustergroep van de apen van Afrika plus die van Azië. De longvissen zijn beperkt tot de zuidelijke continenten; hun verwantschap weerspiegelt de vroegere samenhang van deze continenten.

Al vroeg bleek dat ook landmollusken, die op de continenten meegedreven waren, daar duidelijk sporen van vertonen wat betreft verwantschap en verspreiding. Het grootsche bezwaar hier was, dat men

eigenlijk pas laat een inzicht kreeg in de verwantschappen en verspreiding van de immers zo talrijke exotische landslakken, waardoor de basis ontbrak voor een zinnige discussie. Het systeem van Thiele, daterend van 1931, bleek onvoldoende; dat van Zilch van 1959-1960 was een grote verbetering, maar pas het systeem van Solem van 1978 bleek een handvat voor analyse aan te reiken. Vroegere discussies als die van Watson in Connolly (1915) en Boettger (1936), zie ook diens literatuurverwijzingen over eerdere beschouwingen hebben dan ook nog slechts historische betekenis.

Gondwanapatronen kunnen aan twee eigenschappen herkend worden, (1) het gaat om relatief oude taxa, en (2) de verspreiding is beperkt tot een of meer van de vroegere deelcontinenten. Wat betreft het eerste, dat zal in dit kader niet verder behandeld worden. Een aantal longslakkenfamilies blijkt, althans geografisch, duidelijke Gondwanapatronen te vertonen. Wij zullen achtereenvolgens aandacht besteden aan de Dorcasidae, Strophocheilidae, Streptaxidae, Rhytididae, Aperidae, Acavidae, Caryodidae, Bulimulidae, Charopidae en Corillidae. Voor de systematiek zie men tabel 2.

De Strophocheilidae van Zuid-Amerika vormen de zustergroep van de Dorcasidae van Zuid-Afrika; zij vertonen beide dus monocontinentale verspreidingspatronen. Samen vormen zij de superfamilie Strophocheilacea, die met de Clausiliacea (Clausiliidae en Cerionidae) weer de orde Mesurethra vormen. De mogelijkheid bestaat dat ook deze beide laatste families een Gondwana-oorsprong hebben, wat dus inhoudt dat de hele orde Mesurethra als geheel hier ontstaan is. Ruimtelijk gescheiden monocontinentale verspreidingspatronen die een zustergroeprelatie vertegenwoordigen, noemt men vicarianten (verschijnsel: vicariantie).

Alle overige Gondwanalandfamilies behoren tot de orde Sigmurethra; de volgende vijf families tot de onderorde Holopodopes, de laatste twee respectievelijk tot de onderorden Aulacopoda (Charopidae) en Holopoda (Corillidae). De onderorde Holopodopes zou zelfs, behalve de superfamilie Achatinacea (wereldwijd verspreid), van Gondwanaland afkomstig kunnen zijn: Streptaxacea (tricontinentaal), Rhytidacea (idem), Acavacea (idem) en Bulimulacea (bicontinentaal).

De Streptaxidae (fig. 2) vertonen een tricontinentaal patroon in Afrika, Zuid-Azië en Zuid-Amerika. Een systematisch wellicht niet verantwoorde tweedeling in Streptaxinae (gehele gebied) en Enneinae (gehele gebied minus Zuid-Amerika) wordt echter wel ondersteund door fossielen; de Enneinae blijken in Zuid-Amerika uitgestorven te zijn.

Van de Rhytidacea zijn de Rhytididae (bicontinentaal, zie fig. 3) en hun zustergroep, de Aperidae (monocontinentaal in Zuid-Afrika) duidelijke Gondwanafamilies, wat nog onzeker is voor de overige families in deze groep - ook hier bestaat echter het vermoeden dat de gehele superfamilie in het zuiden haar ontstaan vond. De Aperidae zijn eigenaardige roofnaaktslakken die vermoedelijk in zuidelijk Afrika van de Rhytididae afgesplitst zijn. Deze groepen zijn overigens voorbeelden van mogelijk dateren van de betreffende familie; omdat de Aperidae niet op Madagascaren voorkomen, kunnen zij pas ontstaan zijn op een ogenblik dat Afrika al geheel geïsoleerd was. De Rhytididae hebben vooral in het Australisch gebied een maximale uitbreiding verkregen door o.a. door te dringen op de oostelijke eilanden van de Indische archipel. Voorkomen op

Nieuw-Zeeland is te verklaren uit de vroegere verbinding van Australië met deze eilandengroep (zie tabel 1). Systematisch gezien zouden de Afrikaanse en Australische Rhytididae elkaars zuster groepen moeten zijn, iets waarover het laatste woord nog niet gesproken is.

De Acavidae werden reeds vroeg geïntepreteerd als Gondwanaelementen (zie o.a. Connolly, 1915 en Boettger, 1936); de begrenzing van die familie was destijds heel anders dan die van tegenwoordig. Wat wij nu onder Acavidae verstaan, is wat bij Zilch (1959-1960) als Acavinae betiteld wordt. De Strophocheilidae en Dorcasiidae horen niet in de Acavidae thuis, omdat zij (anatomisch gezien) tot een andere orde behoren (zie boven en tabel 2). De echte Acavidae omvatten slechts zes geslachten, verspreid over Madagascar (3), de Seychellen (1, waarschijnlijk Gondwanaresten in de vorm van eilandjes in de westelijke Indische Oceaan tussen Madagascar en Ceylon) en Ceylon (2). Hun zuster groep, de Caryodidae, is beperkt tot Australië inclusief Nieuw-Guinea. Beide families zijn in bredere zin monocontinentaal en vertonen dus een vicariante verspreiding. De superfamilie Acavacea als geheel is dus een Gondwanagroep.

De Bulimulidae zijn wederom een voorbeeld van een bicontinentaal patroon, nl. Midden- en Zuid-Amerika plus Australië inclusief Nieuw-Zeeland en Melanesië. Wat betreft details, is deze groep goed bekend door het werk van Breure (1979); een en ander blijkt hier echter heel wat gecompliceerder dan oppervlakkig het geval lijkt te zijn. Dat geldt overigens voor de meeste gevallen van Gondwanaverspreidingen (zie o.a. Van Bruggen, 1980, 1987). Als de Urocoptidae (monocontinentaal) inderdaad de zuster groep van de Bulimulidae zijn, dan zijn ook de Bulimulacea als superfamilie van Gondwana-oorsprong.

Onder de overige Sigmurethra zijn nog tenminste twee families met een Gondwanaverspreiding, nl. de Charopidae (fig. 4, tricontinentaal) en Corillidae (bicontinentaal). De eerste familie is in zoverre merkwaardig dat een uitbreiding noordwaarts in Noord-Amerika zeker voor rekening van dispersie (actieve uitbreiding) komt. Dispersie en vicariante gaan duidelijk hand in hand in de biogeografie van talrijke landslakken. De zaak van de Charopidae is buitengewoon gecompliceerd omdat de zuster groep, de Endodontidae, verspreid is op de platen van de Stille Oceaan en de zuster groep van beide te zamen, de Punctidae, een veel grotere verspreiding over de wereld heeft. Deze drie families (vroeger samengevoegd als Endodontidae) zijn ook nog niet voldoende gedefinieerd. Waarschijnlijk is in ieder geval dat ook de Endodontidae een Gondwanafamilie vormen.

De laatste echte Gondwanafamilie, de Corillidae, vertoont weer een klassiek bicontinentaal, dus vicariante, patroon: Zuid-Afrika en Zuid-Azië. De situatie wat betreft verwantschappen is hier nog echter zeer onduidelijk.

Uit het bovenstaande blijkt dat veel landslakken hun oorsprong vinden in het zuidelijke supercontinent Gondwanaland. Het zal geen toeval zijn, dat de meesten ingedeeld worden bij groepen van longslakken, die als (vrij) primitief bekend staan. Overigens is men eigenlijk nog maar zeer recent begonnen aan het ontrafelen van de verwantschappen en verspreiding in het kader van de continentverschuiving. Het is duidelijk dat nog veel interessante gegevens bo-

ven water zullen komen; wat ook gebleken is, is dat het bouwen van landbruggen zoals tot voor kort gebruikelijk was, eigenlijk geheel overbodig is.

Literatuur:

- BOETTGER, C.R., 1936. Die Verbreitung der Landschneckenfamilie "Acavidae" und ihre Bedeutung. - *Comptes Rend. XIIe Congr. Intern. Zool. Lisbonne 1935*: 1033-1050.
- BREURE, A.S.H., 1979. Systematics, phylogeny and zoogeography of Bulimulinae (Mollusca). - *Zool. Verh. Leiden*, 168: 1-215.
- BRUGGEN, A.C. VAN, 1980. Gondwanaland connections in the terrestrial molluscs of Africa and Australia. - *J. Malac. Soc. Austr.*, 4: 215-222.
- , 1987. Aspects of the biogeography of some terrestrial animals. In: P. HOVENKAMP, red., *Systematics and evolution: a matter of diversity*: 271-282. Utrecht.
- CONNOLLY, M., 1915. Notes on South African Mollusca III. - A monograph of the Dorcasiinae. - *Ann. S. Afr. Mus.*, 13: 120-178.
- SOLEM, A., 1978. Classification of the land mollusca. In: V. FRETTER & J. PEAKE, red., *Pulmonates 2A, Systematics, evolution and ecology*: 49-97. London, enz.
- ZILCH, A., 1959-1960. *Gastropoda Euthyneura*. - *Handb. Paläozool.*, 6 (2): i-xii, 1-834. Berlin-Nikolassee.
- De volgende werken zijn van belang voor Gondwanaland; de titels van Solem verwijzen nogal eens naar landmollusken i.v.m. Gondwanaland.
- COCKS, L.R.M., red., 1981. *The evolving earth*: 1-vii, 1-264. London, enz.
- FOREY, P.L., red., 1981. *The evolving biosphere*: 1-vii, 1-311. London, enz.
- NELSON, G. & N. PLATNICK, 1984. *Biogeography*. Carolina Biology Readers, 119: 1-16. Burlington.
- PIELOU, E.C., 1979. *Biogeography*: 1-ix, 1-351. New York, enz.
- SOLEM, A., 1979. A theory of land snail biogeographic patterns through time. In: S. VAN DER SPOEL, A.C. VAN BRUGGEN & J. LEVER, red., *Pathways in malacology*: 225-249. Utrecht-Den Haag.
- , 1979. Biogeographic significance of land snails, Paleozoic to Recent. In: J. GRAY & A.J. BOUCOT, red., *Historical biogeography, plate tectonics, and the changing environment*: 277-287. Corvallis.
- , 1981. Land snail biogeography: a true snail's pace of change. In: G. NELSON & D.E. ROSEN, red., *Vicariance biogeography: a critique*: 197-221 (-237).

| PERIODE IN DE AARDGESCHIEDENIS | AANTAL MILJOENEN JAREN GELEDEN | BEWEGING VAN DE CONTINENTEN |
|-----------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Pliocéen | 6 | Noord- en Zuid-Amerika weer verbonden door een landbrug |
| Mioceen | 15 | Australië en de Indische Archipel dichter bijeen: mogelijkheid tot 'island hopping' |
| Mioceen | 17 | Europa en Afrika weer verbonden |
| Oligoceen | 30 | Turgai-zeeëngte ten oosten van de Oeral geheel droog gelopen |
| Eoceen | 45 | India botst op Azië |
| Eoceen | 49 | Australië los van Antarctica; verbinding Noord-Amerika met Eurazië verlegd van Noordatlantische Oceaan naar Beringstraat omdat de Atlantische Oceaan breder wordt en Beringia warmer |
| Onder-Paleoceen | 63 | Afrika los van Europa |
| Boven-Krijt | 70 | Contact Noord-Amerika met Siberië |
| Boven-Krijt | 80 | Noord-Amerika los van Europa + Groenland; Antarctica + Australië los van Nieuw-Zeeland + Nieuw-Caledonië |
| Midden-Krijt | 110-100 | Zuid-Amerika los van Afrika ter hoogte van Brazilië; Afrika, Madagascar, India los van elkaar; Afrika, India, Australië drijven noordwaarts |
| Onder-Krijt | 135-125 | Zuid-Amerika los van Afrika in zuiden als gevolg van rotatie |
| Boven-Trias | 180 | West-Laurazië (=Noord-Amerika) los van Afrika; West-Gondwana (=Afrika + Zuid-Amerika) los van Oost-Gondwana (=Australië + Antarctica) |
| Onder-Trias | ≥ 200 | Eén supercontinent: Pangaea. |

Tabel 1. De beweging van de continenten over meer dan 200 miljoen jaar. Naar verschillende bronnen uit de jaren zeventig (Axelrod, Dietz, Holden, Keast, McKenna, Raven).

Klasse Gastropoda (slakken)

Onderklasse Pulmonata (longslakken)

Superorde Stylommatophora

Orde Orthurethra (9 families in 4 superfamilies)

Orde Mesurethra

Superfamilie Clausiliacea

?+Fam. Clausiliidae (Eurazië, Zuid-Amerika, Afrika?)

?+Fam. Cerionidae (Centraal-Amerika)

Superfamilie Strophocheilacea

+Fam. Dorcasidae (Zuid-Afrika)

+Fam. Strophocheilidae (Zuid-Amerika)

Orde Sigmurethra

Onderorde Holopodopes

Superfamilie Achatinacea (wereldwijd, 5 families)

Superfamilie Streptaxacea

+Fam. Streptaxidae (Afrika, Zuid-Azië, Zuid-Amerika)

Superfamilie Rhytidacea

Fam. Haplotrematidae (Noord- en Centraal-Amerika)

?+Fam. Systrophiidae (Zuid- en Centraal-Amerika)

+Fam. Rhytididae (Zuid-Afrika, Australië)

+Fam. Aperidae (Zuid-Afrika)

?+Fam. Macrocyclidae (Zuid-Amerika)

Superfamilie Acavacea

+Fam. Acavidae (Madagascar, Ceylon)

+Fam. Caryodidae (Australië)

Superfamilie Bulimulacea

?+Fam. Urocoptidae (Midden- en Zuid-Amerika)

+Fam. Bulimulidae (Midden- en Zuid-Amerika, Austr.)

Onderorde Aulacopoda (18 families in 3 superfamilies, waaronder

Superfamilie Arionacea met o.a. +fam. Charopidae:

Noord- en Zuid-Amerika, Zuid- en Oost-Afrika,

Zuidoost-Azië, Australië)

Onderorde Holopoda (10 families in 4 superfamilies, waaronder

Superfamilie Polygyracea met o.a. +fam. Corillidae:

Zuid-Afrika en Zuid-Azië)

Tabel 2. Plaats in het systeem van de slakken van de families die als Gondwanalandfamilies opgevat kunnen worden (+).
Systeem volgens Solem (1978),

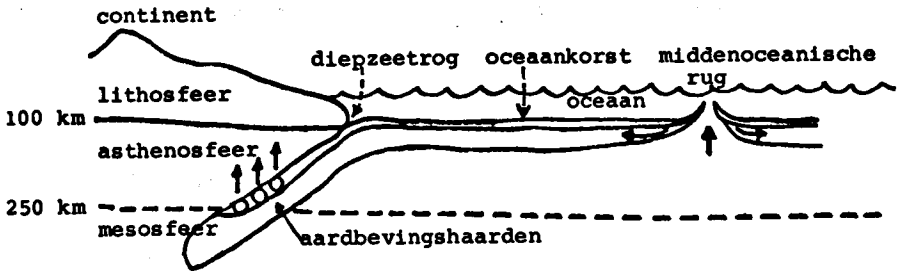


Fig. 1. Opbouw en beweging van de schollen of platen. Een plaat dringt in een subductiezone in de asthenosfeer, bijv. aan de westkust van Zuid-Amerika.

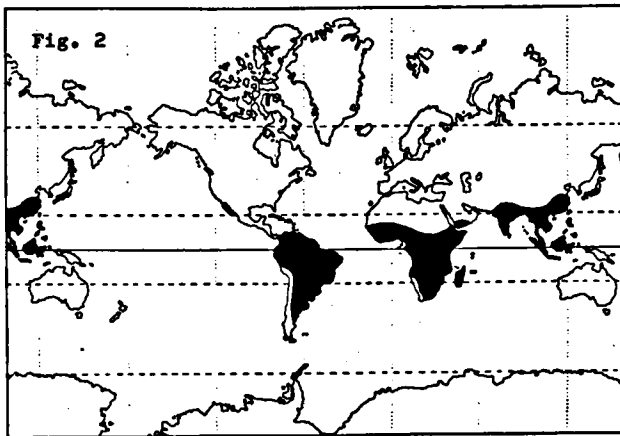


Fig. 2. Verspreiding van de Streptaxidae (tricontinentaal patroon); men lette op voorkomen op de Canarische Eilanden, de eilanden in de Golf van Guinea en in de westelijke Indische Oceaan, en in Japan/Korea. Naar Van Bruggen, 1987.

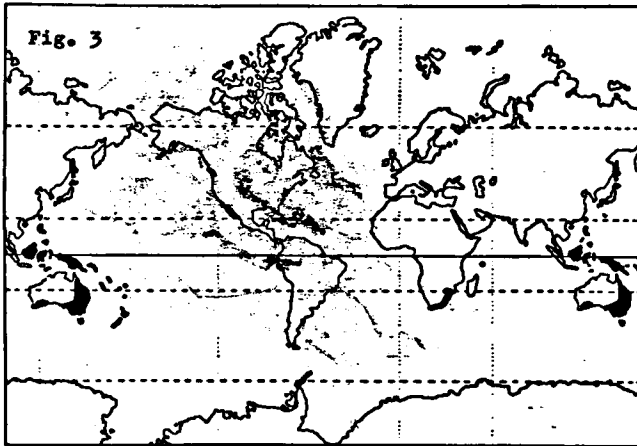


Fig. 3. Verspreiding van de Rhytididae (bicontinentaal patroon); men lette op het voorkomen op de Seychellen ten NW. van Madagascar. Naar Van Bruggen, 1987.

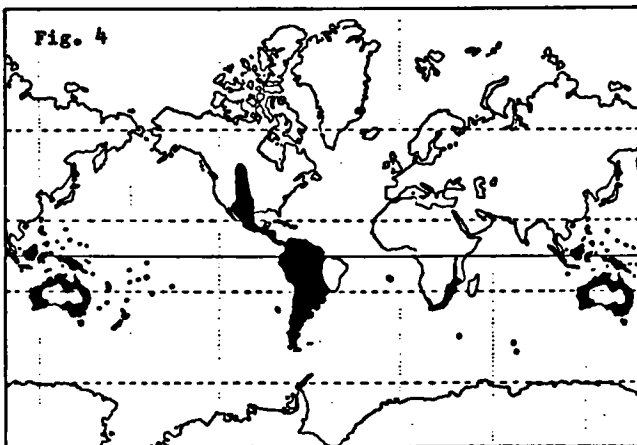


Fig. 4. Verspreiding van de Charopidae (tricontinentaal patroon); men lette op het verspreide voorkomen op de subantarctische eilanden, Sint Helena, eilanden in de westelijke Stille Oceaan, enz. Verspreiding noordwaarts in Amerika is waarschijnlijk een gevolg van actieve uitbreiding. Naar Van Bruggen, 1987.