

DE WEST-EUROPESE LITTORINA-SOORTEN : EEN STAND VAN ZAKEN IN HET ONDERZOEK EN BESCHRIJVING VAN DE VERSCHILLENDE SOORTEN.

TH. WARMOES

1. INLEIDING.

Ter beëindiging van mijn biologiestudies in 1986 had ik de gelegenheid een eindwerk te maken over (de systematiek van) onze Littorina-soorten (Alikruikken). Bij het veldwerk werd ik daarbij geholpen door een tweetal SWG-ers, met name E. Dumoulin en R. Vanwalleghem. Langs deze weg wil ik deze mensen nogmaals bedanken. Als tegenprestatie beloofde ik hen "iets" neer te pen- nen over de groep Littorina voor "De Strandvlo".

Het belangrijk kleur- en vormpolymorfisme* en de sterk ver- schillende voortplantingsbiologie van de diverse soorten in het genus *Littorina* hebben, samen met het feit dat de dieren gemak- kelijk te verzamelen zijn, altijd al gezorgd voor een zeer ruime belangstelling voor deze diertjes vanwege de biologen (ecologen, fysiologen, genetici, ...). PETTITT (1974) geeft een lijst van 736 referenties uit de periode 1758-1973 betreffende de familie *Littorinidae* en hij zag zich later genoodzaakt de lijst uit te breiden met een behoorlijk aantal aanvullingen (PETTITT, 1979).

Er is dus al enorm veel onderzoek verricht op het genus, maar naarmate het onderzoek vordert, wordt de zaak steeds com- plexer en komen er meer vragen bij. De laatste tien jaar werden gekenmerkt door een grondige revisie van de systematiek en de taxonomie van de familie *Littorinidae*. Zowel voor Europa als voor de tropen is deze revisie nog steeds aan de gang (zie b.v. REID, 1986). Door de grote hoeveelheid te verwerken literatuur dreigt de (niet-gespecialiseerde) amateur in deze diergroep to- taal verloren te lopen. Daarom deze bijdrage.

2. ALGEMENE BESCHRIJVING VAN HET GENUS *LITTORINA* FERUSSAC, 1822.

Het genus *Littorina* (Alikruikken) hoort thuis in de familie

* : deze termen worden in het glossarium uitgelegd.

Littorinidae, subklasse Prosobranchia (Voorkieuwigen), klasse Gastropoda (Slakken).

Littorina-soorten delen een aantal kenmerken met de overige Prosobranchia. Ze bezitten een operculum (sluitplaatje), waarmee ze bij droogte of gevaar hun schelp afsluiten. De mond staat op een verlengde en beweeglijke snuit. De dieren hebben één paar tentakels, met aan de basis hiervan kleine oogjes. Spijsverterings-, voortplantings- en uitscheidingsstelsel monden uit in de mantelholte*. In deze mantelholte, die in verbinding staat met de buitenwereld, bevinden zich ook de kieuwen. De dieren zijn van gescheiden geslacht, maar het uitwendig sexueel dimorfisme* is in de regel erg beperkt.

Het bijzondere aan deze dieren is dat ze enkel in de getijdenzone voorkomen en sommige soorten komen er zo hoog voor (tot in de spatzone) dat ze in feite de grens aanduiden tot waar mariene organismen op het land kunnen overleven.

Het innemen van deze toch wel speciale ecologische niche* heeft de *Littorinidae* een succesrijke ontwikkeling verzekerd en overal ter wereld komen zij dan ook talrijk voor. Dit was mogelijk doordat ze een heel aantal fysiologische en ethologische aanpassingen hebben ontwikkeld, zoals een grotere weerstand tegen uitdroging en verlaagde saliniteit en het wegkruipen in spleetjes in de rotsen bij laag water. Morfologisch verschillen de *Littorinidae* echter niet erg van de overige Prosobranchia.

Schelpkleur en -vorm zijn bij alikruiken erg variabel. De variabiliteit wordt waarschijnlijk bepaald door een combinatie van genetische en milieufactoren. De voortplantingsbiologie is zeer verschillend van soort tot soort. Men heeft ovipare* en ovovipare* soorten. In de groep der ovipare soorten kan men nog een onderscheid maken tussen soorten met pelagische* en soorten met benthische* eieren.

Er zijn soorten waarbij uit de eieren een pelagisch larfje komt en andere waar de ontwikkeling direct gebeurt, d.w.z. dat de larvale stadia* in het ei zelf worden doorlopen; uit het ei komt dus een miniatuur-slakje geslopen. Voor de Europese soorten is het zo dat de ovovipare soorten en de soorten met benthische eieren (voor zover hun voortplantingsbiologie gekend is)

een directe ontwikkeling kennen, terwijl de soorten met pelagische eieren een larvaal stadium hebben. Voor de tropische vormen is de situatie echter complexer. Er zijn daar inderdaad soorten die benthische eieren hebben, maar planktonische larven, terwijl sommige soorten er in verschillende delen van hun verspreidingsgebied verschillende voortplantingswijzen op na houden (MILEIKOVSKI, 1975).

3. OVERZICHT VAN DE VERSCHILLENDE SOORTEN OF SOORTCOMPLEXEN.

3.1. *Littorina littorea* (LINNAEUS, 1758) - Gewone Alikruik

L. littorea is onze grootste alikruik; ze wordt tot 35 mm hoog en 25 mm breed. De schelp is stevig en de windingen afgevlakt. De top is scherp en beslaat 15 tot 20% van de totale schelphoogte. De sculptuur bestaat uit talrijke vlakke ribjes. De mondopening is ovaal en neemt 60 à 70% van de totale hoogte in. De schelpkleur is meestal zwart, zwartbruin, bruinig of grijs, met vaak vele donkere lijnen of banden. Zeldzamer zijn bleke of roodachtige schelpen.

De morfologische variatie in *L. littorea* is niet erg groot. Dit wordt in het algemeen toegeschreven aan de voortplantingsbiologie van deze soort. Inderdaad, doordat de soort pelagische eieren en larven heeft, is de uitwisseling van genetisch materiaal tussen de verschillende populaties belangrijk en de effectieve populatiegrootte hoog (BERGER, 1973; 1977; BEARDMORE & MORRIS, 1978; WILKINS et al., 1978; MORRIS, 1979; WILKINS & O'REGAN, 1980; JANSON, in press), waardoor een differentiatie tussen deze populaties min of meer verhinderd wordt; de soort wordt dan homogeen voor de meest leefbare vorm in het meest voorkomend biotoop (LEVINS, 1968). Volgens NEWKIRK & DOYLE (1979), JANSON (1982a, b) en ATKINSON & WARWICK (1983) is bij *L. saxatilis* minstens een deel van de morfologische variatie erfelijk bepaald. Aangenomen mag worden dat dit ook voor *L. littorea* geldt.

De soort plant zich voort in de periode januari-juni/juli volgens ALIFERAKIS & BERRY (1980) of gans het jaar door met een vermindering van de eileg in januari-februari en in juli-augustus volgens FRETTER & GRAHAM (1980). De eileg gebeurt doorlo-

pend, maar met een piek bij springtij. De eieren worden in kleine aantallen (1-9) gegroepeerd in een sferische capsule, welke geproduceerd wordt door het terminaal deel van de oviduct*, dat men capsuleklier* noemt. Uit de eieren komt een veligerlarve* geslopen, die gedurende 4 à 7 weken deel uitmaakt van het plankton. Daarna volgt een metamorfose, en het dier zet zich op een hard substraat vast. De geslachtsrijpheid wordt bereikt na 12 à 18 maand (schelphoogte = 10-12 mm). De dieren worden gemiddeld 4 à 5 jaar oud, uitzonderlijk tot 20 jaar.

L. littorea voedt zich vooral met Zeesla *Ulva lactuca* en Darmwier *Enteromorpha intestinalis* en hun kiemplantjes (WATSON & NORTON, 1985), maar ook met diatomeën en plantaardig afval (FRETTER & GRAHAM, 1980). Het is een typische bewoner van rotsige kusten, alhoewel de soort ook voorkomt op modderige plaatsen. Haar voorkomen in de getijdenzone is afhankelijk van plaatselijke factoren; ze reikt van de hoogwaterlijn van springvloed (MHWS)* tot in het sublittoraal; de grootste concentratie vindt men meestal rond de laagwaterlijn van doortij (MLWN)*.

L. littorea is inheems op de Europese kusten van Noord-Spanje tot de Witte Zee. De soort werd ingevoerd in Noord-Amerika en komt daar voor van Labrador tot New Jersey (BEQUAERT, 1943; ABBOTT, 1974). Ze is aanwezig op Groenland, in de Baltische Zee tot Bornholm, maar afwezig in de Middellandse Zee.

We hebben hier vrijwel zeker te maken met een goede en welomlijnde soort, waarop al zeer veel fysiologisch en ethologisch onderzoek is gebeurd. De soort wordt traditioneel samen met *L. obtusata* s.l. en *L. saxatilis* s.l. in het subgenus *Littorina* ondergebracht. Omwille van de belangrijke verschillen met *L. littorea*, dienen *L. obtusata* s.l. en *L. saxatilis* s.l. echter in een ander subgenus, het subgenus *Neritrema* ondergebracht te worden (BANDEL, 1974; REID, in prep.; WARMOES, in prep.). *L. Littorea* is inderdaad het type* van het subgenus *Littorina*.

3.2. Het *Littorina saxatilis*-soortencomplex.

Afhankelijk van de auteur, onderscheidt men in deze groep momenteel drie tot zes soorten. Verreweg de meeste auteurs weerhouden er echter vier : *L. nigrolineata* GRAY, 1839; *L. neglecta*

BEAN, 1844; *L. arcana* HANNAFORD-ELLIS, 1978 en *L. saxatilis* (OLIVIER, 1792) s.s.. Tot voor kort werden deze beschouwd als slechts één soort : *L. saxatilis* s.l.

De verschillende soorten hebben inderdaad een aantal kenmerken gemeen. Ze hebben ongeveer dezelfde schelpvorm, alhoewel die erg variabel is : de schelp is hoger dan breed, de top steekt duidelijk uit boven de laatste winding en maakt een hoek van ongeveer 90° (80°-100°), de mondopening is afgerond ovaal en beslaat zowat 60 à 75% van de totale schelphoogte. De mondrand is meestal verdikt en de sculptuur bestaat uit een aantal longitudinale ribjes en groefjes.

Het zijn uitgesproken rotsbewonende dieren, die hoog in de getijdenzone leven. Bij eb kleven ze hun schelp met de mondopening aan de rots door middel van een verhardend slijm ofwel beschermen ze zich tegen uitdroging door in spleetjes of hopen weg te kruipen. Ze zijn zeer goed aangepast aan droogte- en koudestress en zijn vooral actief als de zee zich pas teruggetrokken heeft en de rotsen nog vochtig zijn. Alle soorten zijn omnivoor en voeden zich met micro-organismen, die ze van de rotsen afschrappen.

De vertegenwoordigers van deze groep komen in Europa voor van Nova-Zembla of verder oostwaarts tot aan de Portugese kust. Alleen *L. saxatilis* s.s. komt verder zuidwaarts voor : tot aan Gibraltar; verder zijn er enkele reliktpopulaties van deze soort in de Middellandse Zee (Golf van Venetië, Tunesië), op de Azoren en in Zuid-Marokko. Fossiele vondsten tonen inderdaad aan dat *L. saxatilis* in het Kwartair veel zuidelijker voorkwam dan nu het geval is (FISCHER-PIETTE et al., 1970; zie ook JANSON, 1985). De groep is ook autochtoon* aanwezig aan de Noord-Amerikaanse Oostkust (van Ontario tot New Jersey), op Groenland en op IJsland (BEQUAERT, 1943). In de Baltische Zee komt de groep voor tot Rügen (DDR). *L. saxatilis* s.s. komt verder nog voor aan de Noord-amerikaanse Westkust, tot Puget Sound (ABBOTT, 1974; FRETTER & GRAHAM, 1980) en in Zuid-Afrika (HUGHES, 1979). Omdat het complex slechts recent werd opgesplitst is de verspreiding van de verschillende soorten slecht gekend.

De groep is op zich ook enorm polymorf. Dit polymorfisme weerspiegelt zich o.a. in de schelpkleur (alleen blauwe en groene

schelpen werden nooit gevonden), in de schelpvorm (hoogte/breedte verhouding, relatieve hoogte van de mondopening) en in de sculptuur. De dieren zijn ook genetisch sterk polymorf (WIUM-ANDERSEN, 1970; BERGER, 1973; 1977; SNYDER & GOOCH, 1973; CAUGANT, 1979; CAUGANT & BERGERARD, 1979; WARD & WARWICK, 1980; WILKINS & O'REGAN, 1980; JANSON & WARD, 1985; WARD et al., 1986; JANSON, 1986). De oudere auteurs, zoals DAUTZENBERG & FISCHER (1912), beschreven de uitwendige variabiliteit door in de soort een aantal kleur- en vormvariëteiten te onderscheiden.

De publicaties van FISCHER-PIETTE en medewerkers (1961a, 1961b, 1963, 1964, 1966, 1967, 1971) gaan al iets verder : er wordt gepoogd het polychromatisme* te verklaren door de invloed van milieufactoren zoals beschutting, saliniteit en temperatuur. Ook SACCHI & TORELLI (1973) en SACCHI (1974) zoeken het in die richting. Deze hoofdzakelijk Franse "ecologische school" is er echter nooit in geslaagd het polychromatisme afdoend te verklaren. Dat moeten ze zelf toegeven : "Nos publications n'éclaircissent pas fort le problème de cette espèce ... les études précédents n'apportent que peu d'explication en vue des problèmes complexes" (FISCHER-PIETTE et al., 1967).

De (Engelse) "ecogenetische school" legt vooral de nadruk op de rol van de visuele selectie : *L. saxatilis* s.l. heeft vele predatoren (PETTITT, 1975) en niet-cryptische kleurvormen worden dan ook weggeselecteerd. Welke individuen niet cryptisch zijn hangt natuurlijk af van de kleur van de rots op een bepaalde plaats en zo komt het dat er tussen de populaties zulke grote verschillen zijn in kleurvormfrequenties (PETTITT, 1973; HELLER, 1975a; RAFFAELLI, 1979b; ATKINSON & WARWICK, 1983).

Ook de vormverschillen kunnen geïnterpreteerd worden als zijnde het gevolg van verschillende selectiedrukken* : actie van wind en golven, droogte en predatie bepalen in sterke mate grootte, vorm en dikte van de schelp. Zo geeft een stevige schelp met een nauwe mondopening een goede bescherming tegen droogte en predatie (vooral door de Strandkrab *Carcinus maenas*), terwijl een schelp met een grote mondopening een grotere en sterkere voet toelaat, wat een betere houvast voor gevolg heeft (NEWKIRK & DOYLE, 1975; HELLER, 1976; RAFFAELLI, 1978a; RAFFAELLI & HUGHES, 1978; NAYLOR & BEGON, 1982; FALLER-FRITSCH & EMSON, 1985; JOHAN-NESON, 1986).

ATKINSON & NEWSBURY (1984) becritiseren echter deze interpretatie van het vormpolymorfisme. Ze vinden o.a. dat dieren uit klifpopulaties minder resistent zijn tegen droogte dan dieren van keistranden, terwijl juist de kliffen het droogste milieu vormen. Grote exemplaren van keistranden kunnen ook goed overleven op kliffen, waar kleine dieren leven. De auteurs wijzen er ook op dat de mortaliteit bij de klifpopulaties veel hoger ligt. De voortplantingsstrategie bestaat er bij deze dieren dan ook in dat ze meer en kleinere nakomelingen produceren dan hun soortgenoten uit de keistranden.

Op systematisch vlak verandert er heel wat in de jaren '70. Eerst wordt *Littorina nigrolineata* GRAY als volwaardige soort herkend. De eerste stappen in die richting worden door DEYGLUN (1955) gezet; zij wijst voor het eerst op de belangrijke verschillen tussen de ondersoort *nigrolineata* en de typische *L. saxatilis*. Haar studie wordt echter nooit gepubliceerd en krijgt dan ook weinig bekendheid. De definitieve afsplitsing van *L. nigrolineata* gebeurt uiteindelijk door SACCHI (1974, 1975) en kort daarop door HELLER (1975b).

L. nigrolineata is in het veld meestal gemakkelijk te onderscheiden van de overige vertegenwoordigers van het complex. De soort wordt veel groter (schelphoogte tot 30 mm, doch meestal kleiner : ca. 20 mm). Schelp en mondrand zijn sterk verdikt. De top steekt vrij sterk uit boven de laatste winding (10 à 25% van de totale schelphoogte) en maakt gewoonlijk een hoek van 86-87°. De mondopening beslaat 65-75% van de totale schelphoogte. De sculptuur bestaat uit 12-21 brede en vrij vlakke ribben (op de laatste winding). Typisch is de aanwezigheid van donkere (bruine of paarse) lijnen in de groeven, maar deze zijn niet zelden afwezig (var. *compressa*). Het kleurpolymorfisme is bij *L. nigrolineata* beperkt en veruit de meeste schelpen zijn geelbruin. Er komen echter ook roodbruine en witte exemplaren voor, deze laatsten vooral op beschutte stranden met veel wierbegroeiing (NAYLOR & BEGON, 1982).

Anatomisch is het verschil met *L. saxatilis* s.s. nog groter. *L. nigrolineata* is ovipaar : het legsel is ingebed in een geleïachtige massa die op een hard substraat wordt vastgekleefd. *L. saxatilis* s.s. is ovovivipaar : de eieren ontwikkelen zich in

een tot broedzak omgevormd terminaal deel van de oviduct. Wijfjes (FF) van *L. nigrolineata* hebben in plaats van deze broedzak een geleiklier*. Er is bij de FF nog een ander verschil : *L. nigrolineata*-FF bezitten een ovipositor*, *L. saxatilis* (s.s.)-FF niet. Ook de mannetjes (MM) van *L. nigrolineata* zijn gemakkelijk te herkennen : in tegenstelling tot wat men bij de andere soorten kan waarnemen is de penis enkel aan zijn terminaal uiteinde bezet met kliertjes; deze zijn gering in aantal (tot 12).

L. nigrolineata komt vooral voor op beschutte plaatsen en men vindt de soort ook lager in de getijdenzone dan *L. saxatilis* s.s.. Dit zou duiden op een lagere resistentie tegen uitdroging van *L. nigrolineata* en heeft als gevolg dat de ecologische niches* van de beide soorten enigszins gescheiden zijn (SACCHI, TESTARD & VOLTOLINA, 1977; FRETTER & GRAHAM, 1980).

L. nigrolineata wordt algemeen aanvaard als een goede soort, die reeds werd aangetroffen aan de Franse en Spaanse Atlantische kusten en aan alle Britse kusten, uitgezonderd de ZO-kusten (FRETTER & GRAHAM, 1980; FISCHER-PIETTE & GAILLARD, 1971). Ze ontbreekt in Noorwegen (SNELI & VAN MARION, 1979). CAUGANT (1979), CAUGANT & BERGERARD (1979), KNIGHT & WARD (1986) en WARMOES (1986) vonden reeds interessante electroforetische verschillen met de andere ruwe alikruiken. Een goede Nederlandse naam voor deze soort is misschien "Zwartgelijnde Alikruik".

Na de erkenning van *L. nigrolineata*, splitste HELLER (1975b) het *L. saxatilis*-complex op in vier soorten : *L. nigrolineata* GRAY, 1839; *L. neglecta* BEAN, 1844; *L. patula* THORPE, 1844 en *L. rudis* (MATON, 1797). Deze splitsing gebeurde op grond van een studie van schelpmaten, penismorfologie, radula, electroforetische* patronen en gegevens over voortplanting en ecologie op een totaal van 15000 dieren.

L. neglecta is een dwergsoort die maximaal 5 mm groot wordt en daardoor vaak over het hoofd wordt gezien. De schelp is dun, breekbaar en bijna glad; men bemerkt enkel zeer fijne spiraalricheltjes. De mondopening is bijna rond van omtrek. De kleur van de schelp is donker (zwart of grijs) met vrijwel steeds bleke banden of vlekjes ("getesseleerd") en er zijn ontogenetische verschillen* in dit patroon (HANNAFORD-ELLIS, 1984). Er komen

ook rood- en oranjebruine exemplaren voor, maar die zijn eerder zeldzaam.

De mannetjes worden gekenmerkt doordat hun penis een verlengde tip heeft en slechts tot 9 klieren telt, die groot zijn in verhouding tot de penislengte. Deze klieren zijn steeds in één rij geschikt. Er zijn aldus belangrijke anatomische verschillen met *L. saxatilis* s.s. (geen verlengde tip, tot 35 klieren in meerdere rijen), maar voor al deze kenmerken is er een overlap.

L. neglecta is ovovivipaar, en alhoewel sommige (grotere) wijfjes gans het jaar door embryo's dragen, is er duidelijk een piek van de voortplantingsactiviteit in de late lente en zomer en mogelijks ook in het najaar. De dieren zijn reeds geslachtsrijp bij een grootte van 1.4-1.7 mm voor de MM en van 1.6-1.8 voor de FF. De dieren worden tot twee jaar oud, zeer zelden tot drie jaar (ROBERTSON & MANN, 1982; FISH & SHARP, 1985).

L. neglecta leeft in de zeepokzone, waar ze zich bij eb verschuilt in en tussen dode zeepokken en in kleine spleetjes; ze is echter ook bekend van zoutmoerassen (FISH & SHARP, 1985), van Laminaria-voetstukken en Corallina (FRETTER & GRAHAM, 1980) en van zeegrasvelden (ROBERTSON & MANN, 1982). Ze bewoont de zone tussen MHWN* en MLWN*; meestal is ze beperkt tot de middelste en bovenste delen van de zeepokzone. Het aantal ter beschikking zijnde schuilplaatsen (dode zeepokken en spleetjes) heeft een rechtstreekse invloed op de populatiegrootte en -dichtheid op een bepaalde plaats (RAFFAELLI, 1978b).

Ook *L. neglecta* wordt thans algemeen aanvaard als een goede soort. Ze werd reeds aangetroffen op de Britse, Franse, Noorse en Noord-Amerikaanse (Massachusetts) kusten (FRETTER & GRAHAM, 1980; SNELI & VAN MARION, 1979). Voor deze soort bedacht ik de Nederlandse naam "Dwergalikruik".

RAFFAELLI (1979a) toonde aan dat *L. patula* en *L. rudis* sensu HELLER (1975b) voor alle kenmerken een grote overlap vertonen en hij beschouwde *L. patula* dan ook als een synoniem van *L. rudis*. HANNAFORD-ELLIS (1979) toont aan dat de *L. patula* van HELLER bestaat uit een mengsel van twee sterk gelijkende soorten: *L. rudis* (MATON) sensu HELLER (1975b) en *L. arcana* HANNAFORD-ELLIS, 1978.

Deze *L. arcana* is zeer gelijkend op *L. saxatilis* s.s. (= *L. rudis* sensu HELLER, 1975b). Op schelpkenmerken kunnen beide soorten niet onderscheiden worden. Het voornaamste verschil is dat *L. saxatilis* s.s. ovovivipaar is, terwijl *L. arcana* ovipaar is. SESHAPPA (1947) beschreef reeds gevallen van ovipariteit bij *L. saxatilis*, maar trok hieruit geen taxonomische conclusies. *L. saxatilis*-FF hebben een broedzak, *L. arcana*-FF een geleiklier.

De MM zijn moeilijker uit elkaar te houden; er zijn belangrijke verschillen in de penismorfologie, maar er is hierin een kleine overlap tussen de twee soorten, zodat deze kenmerken niet volledig betrouwbaar zijn. Het enige diagnostische kenmerk dat voorhanden zou zijn, de grootte van een gecilieerd veld nabij de anus, is zeer moeilijk te vinden, vooral bij gefixeerde dieren (HANNAFORD-ELLIS, 1979, 1980). Inmiddels heeft HANNAFORD-ELLIS mij echter meegedeeld dat dit kenmerk wel goed opging voor de exemplaren die zij bestudeerde, maar dat exemplaren van andere localiteiten in Groot-Brittannië wel voor problemen konden zorgen. En dan nog niet gesproken van de "continentale" populaties ...

Schelpvorm en -kleur zijn zowel bij *L. arcana* als bij *L. saxatilis* s.s. zeer variabel. De enorme variabiliteit van het *L. saxatilis*-soortencomplex wordt grotendeels bepaald door deze twee soorten. De schelp is stevig, hoger dan breed met een vrij sterk uitstekende top (17-24% van de totale hoogte) die een hoek maakt van ca. 100°. De sculptuur bestaat uit een afwisseling van ribjes en groefjes, maar deze kunnen ook afwezig zijn en aantal en vorm van de ribjes en groefjes zijn erg variabel. De mondopening is nogal breed en ovaal en beslaat 55 à 63% van de totale hoogte. De mondrand is meestal verdikt. De schelp wordt tot 18 x 14 mm groot.

Alle grondkleuren zijn mogelijk voor de schelp, uitgezonderd zuiver groen en blauw; bovenop de grondkleur is dan nog een patroon mogelijk van banden, strepen en vlekjes van een andere kleur.

L. arcana en *L. saxatilis* s.s. (= *L. rudis*) komen meestal sympatrisch* voor, maar HANNAFORD-ELLIS (1983, 1985) toonde aan dat *L. arcana* vooral in het najaar vruchtbaar is en in deze periode migreert naar de lagere delen van de getijdenzone om daar de eieren af te zetten. *L. saxatilis* s.s. daarentegen is, als

enige soort in het complex, gans het jaar door vruchtbaar en zeer sedentair; de migratie (in een willekeurige richting) is volgens JANSON (1983) begrepen tussen één tot vier meter per drie maand. Het voortplantingsvermogen van *L. saxatilis* s.s. is enorm : een pas gestichte populatie groeide op vijf maand tijd uit van 13 adulte en 50 juveniele exemplaren tot naar schatting 24000 exemplaren (JANSON, 1987).

Terwijl *L. arcana* een voorkeur schijnt te vertonen voor (sterk) geëxposeerde plaatsen (HANNAFORD-ELLIS, 1979; GRAHAME & MILL, 1986), komt *L. saxatilis* s.s. in zowat alle mogelijke biotopen voor : op sterk geëxposeerde tot sterk beschutte plaatsen, op modder-, kei- of rotsstranden en kliffen, in zout tot matig brak water, van de spatzone tot in de zeepokzone.

Omwille van de geringe verschillen beschouwen CAUGANT (1979) en CAUGANT & BERGERARD (1980) *L. arcana* dan ook als een reproductieve vorm van *L. saxatilis*. De ovovivipariteit zou een aanpassing zijn aan de (zomer)droogte. De overgang van ovipariteit naar ovovivipariteit is vrij gemakkelijk te verwezenlijken, vermits ze enkel een wijziging inhoudt van de structuur van het terminaal deel van de oviduct. Deze overgang zou bovendien (voor-) al bepaald worden door milieufactoren. Ook HUGHES & ROBERTS (1981) menen dat *L. arcana* wel eens een reproductieve vorm van *L. saxatilis* zou kunnen zijn.

De meeste Britse en Zweedse onderzoekers (WARD & WARWICK, 1980; WARD & JANSON, 1985), koplopers in het huidige Littorina-onderzoek, vinden echter de belangrijke verschillen in allelfrequenties* tussen sympatrische populaties van beide soorten -gecombineerd met de eerder aangehaalde verschillen in voortplantingsbiologie- voldoende om het bestaan van twee afzonderlijke soorten aan te nemen. Wat men er ook van moge denken, het verdient aanbeveling het onderscheid tussen beide vormen te blijven maken tot de zaak opgehelderd is. Men kan spreken van de "Levendbarende" en de "Eierleggende ruwe alikruik" (zijnde resp. *L. saxatilis* en *L. arcana*).

Recent slaagde men erin *L. saxatilis* met *L. arcana* te kruisen (WARD et al., 1986). Wonderbaarlijk is dat niet, vermits men al vaker vastgesteld heeft dat Littorina-soorten zeer weinig kieskeurig zijn bij de copulatie. Zo heeft men al paringen ge-

meld tussen *L. nigrolineata* en *L. saxatilis* (RAFFAELLI, 1977) en tussen mannetjes van *L. saxatilis* onderling (STROUD & KNUDSEN, 1982). Wat wel interessant is, is dat de nakomelingen van de paringen *saxatilis-arcana* leefbaar zijn (maar over hun fertiliteit is nog niets geweten) en dat men er enkel in slaagde MM van *L. saxatilis* met FF van *L. arcana* te kruisen (en niet omgekeerd).

Omdat *L. saxatilis* s.s. levendbarend en uitgesproken sedentair is, is de genetische uitwisseling tussen de verschillende populaties zeer gering. Daardoor krijgt men binnen de soort een ganse reeks vormen, die min of meer sterk verschillen in afmetingen, schelpvorm en fysiologie. Dit staat in scherp contrast met de homogeniteit van *L. littorea* (BERGER, 1973, 1977; BEARDMORE & MORRIS, 1978; WILKINS et al., 1978; MORRIS, 1979; WILKINS & O'REGAN, 1980; JANSON, 1982a, b; JANSON & SUNDBERG, 1983; ATKINSON & NEWSBURY, 1984). Elke vorm is specifiek voor een bepaald biotoop; men kan spreken van klifvormen, keistrandvormen, brakwater-vormen, enz.. Regelmatig zijn er één of enkele auteurs die menen dat ze niet met twee vormen van dezelfde soort, maar met twee verschillende soorten te maken te hebben. Dit leidt dan natuurlijk tot controverses.

Een eerste probleem hieruit voortvloeiend situeert zich op nomenclatorisch vlak; het betreft de naam zelf van de overblijvende soort uit het complex. HELLER (1975b) noemde die *L. rudis* (MATON) en latere auteurs namen die naam over. Maar zoals RAFFAELLI (1982) aantoonde, is die naam een jongere synoniem van *L. saxatilis* (OLIVI). RAFFAELLI's bewering gaat natuurlijk alleen op als *L. rudis* en *L. saxatilis* inderdaad conspecifiek* blijken te zijn. Ondanks het feit dat de oorspronkelijke beschrijvingen vaag zijn en de types verloren zijn gegaan, wordt dit algemeen aangenomen (FRETTER & GRAHAM, 1980; RAFFAELLI, 1982; S. SMITH, 1982; JANSON & SUNDBERG, 1983).

JANSON (1985) vergeleek de *L. saxatilis*-populatie van Venetië, de type-localiteit, met een aantal Zweedse en Britse populaties (= *L. rudis* sensu MATON). Zij stelde een vrij hoge genetische identiteit* vast, maar vermits de genetische identiteit lager ligt dan die tussen *L. saxatilis* en *L. arcana* kan zij de mogelijkheid niet uitsluiten dat het om verschillende soorten

gaat; omwille van het ontbreken van enig duidelijk biometrisch*, anatomisch of elektroforetisch verschil tussen beide types stelt zij wel voor ze als één soort te beschouwen.

Alleen J. SMITH (1981) pleit voor een scheiding tussen *L. rudis* en *L. saxatilis*, maar aangezien zijn studie enkel betrekking heeft op de schelpkenmerken (die zeer variabel zijn!) werd zijn studie eerder sceptisch onthaald. JANSON & SUNDBERG (1983) vonden trouwens op talrijke plaatsen intermediären. Men kan dus spreken van ecomorfen*, maar hoogstwaarschijnlijk niet van soorten.

Sommige auteurs, waaronder S. SMITH (1979, 1982) beschouwen ook *L. tenebrosa* (MONTAGU, 1803) als een afzonderlijke soort. De schelp van *L. tenebrosa* is kleiner, dunner en donkerder dan die van *L. saxatilis*. WARD & JANSON (1985) toonden echter door elektroforetisch en morfometrisch* onderzoek aan dat *L. tenebrosa* duidelijk niets meer is dan een brakwatervorm van *L. saxatilis*. Ze vinden o.a. een geleidelijke overgang over een saliniteitsgradient van de typische *tenebrosa* naar de typische *saxatilis*.

Uiteindelijk dienen hier nog *L. jugosa* (MONTAGU, 1803) en *L. groenlandica* MENKE, 1830 vermeld te worden. Hun status is nog onzeker, maar hoogstwaarschijnlijk betreft het hier enkel vormen van *L. saxatilis* (S. SMITH, 1982). Er zijn nochtans een aantal min of meer belangrijke elektroforetische en ecologische verschillen tussen de Westeuropese en de Groenlandse populaties van *L. saxatilis* (PETERSEN, 1962; MUUS, 1967; WIUM-ANDERSEN, 1970; STROUD & KNUDSEN, 1982). Morfologisch zijn de verschillen echter zeer gering of onbestaande.

3.3. Het *Littorina obtusata*-soortencomplex.

Momenteel onderscheidt men in dit complex twee soorten : *L. mariae* SACCHI & RASTELLI, 1966 en *L. obtusata* (LINNAEUS, 1758) s.s... Tot voor kort werd voor deze laatste soort in West-Europa regelmatig de naam *L. littoralis* (LINNAEUS, 1758) gebruikt. COLMAN (1932) heeft nochtans duidelijk de aanwezigheid van een ganse reeks intermediären aangetoond tussen de Scandinavische en

en de Westeuropese vorm (resp. *L. obtusata* en *L. littoralis* sensu DAUTZENBERG & FISCHER, 1914). Beide vormen zijn conspecifiek en *L. littoralis* wordt dan ook beschouwd als een synoniem voor *L. obtusata* (door paginatie in LINNAEUS' 10de editie van *Systema Naturae*).

De soorten van dit complex zijn meestal gemakkelijk te onderscheiden van de overige Littorina-soorten. Een typische schelp is iets breder dan hoog en stevig. De top steekt zeer weinig uit boven de laatste winding (hoogte $\leq 8\%$ totale hoogte) en vormt een stompe hoek ($\geq 114^\circ$). Schelp en mondrand zijn sterk verdikt. De sculptuur bestaat uit een zeer fijn gereticuleerd patroon, dat met het blote oog moeilijk waarneembaar is. De schelp is meestal glanzend.

Ook de soorten van dit complex vertonen een uitgesproken kleurpolymorfisme. Daar waar het polymorfisme bij *L. saxatilis* echter continu is (de verschillende kleurvormen zijn door tussenvormen met elkaar verbonden), bestaat het bij *L. obtusata* s.l. uit een (beperkt) aantal discrete fenotypes*. De belangrijkste hiervan zijn : *olivacea* (alle tinten van groen, uniform, met paarse mondrand), *citrina* (uniform geel), *aurantia* (uniform oranje), donker *reticulata* (donker zigzagpatroon op donkere achtergrond), en licht *reticulata* (donker zigzagpatroon op lichte achtergrond). De andere kleurvormen zijn veel zeldzamer (SACCHI, 1974; D. SMITH, 1976) : *rubens* (uniform rood), *fusca* (uniform donker kastanjebruin), *inversicolor* en *alternata* (beide gebandeerd) om er enkele te noemen.

Ook hier heeft men een ecologische school die het polychromatisme tracht te verklaren op basis van een interactie tussen ecologie en fysiologie van de dieren. De rol van de sterkte van de golfslag zou hierbij zeer belangrijk zijn, terwijl bepaalde vormen minder bestand zijn tegen uitdroging en belichting. Er zijn ook verschillen tussen de verschillende vormen in de mate van negatieve geotaxis* en in de voorkeur voor bepaalde wiersoorten (BARKMAN, 1955; VAN DONGEN, 1956; SACCHI, 1961, 1962, 1963, 1964, 1966a, 1974).

De ecogenetische school wordt vertegenwoordigd door D. SMITH (1976) en REIMCHEN (1979). D. SMITH (1976) stelt vast dat

voor *L. obtusata* s.s. elke kleurvorm geassocieerd lijkt met een bepaalde wiersoort. Omdat dit telkens die wiersoort is waar die bepaalde kleurvariëteit het minst opvalt (omdat de schelp gelijkijkt op de luchtblazen van dat wier), schrijft ze dit toe aan disruptieve selectie* voor crypsis*. Meteen is ook de ongelijke verdeling van de kleurvormen over de getijdenzone verklaard, vermits elke wiersoort slechts op een beperkt deel van het strand aanwezig is.

REIMCHEN (1979) komt, na een prachtig opgezette studie op *L. mariae*, tot het besluit dat visuele selectie door de Slijmvis *Lipophrys pholis* (LINNAEUS, 1758) voor een ongelijke verdeling van de kleurvormen op *Fucus serratus* (LINNAEUS) zorgt. De gele exemplaren zijn beter gecamoufléerd op de thallus (dat onder water geel is) en de donkere exemplaren op de "stam".

Het vormpolymorfisme wordt bij *L. obtusata* s.l. vooral bepaald door de relatieve hoogte van de uitstekende top en door de hoogte/breedte verhouding van de mondopening. De relatieve hoogte van de uitstekende top is groter in de noordelijke streken en KNUDSEN (1949) legt een verband tussen die maat en de gemiddelde watertemperatuur.

L. obtusata s.l. komt alleen voor daar waar wieren aanwezig zijn. Mogelijk heeft dit te maken met het feit dat deze soorten minder goed tegen uitdroging bestand zijn dan de andere Littorina-soorten (BARKMAN, 1955). DAGUZAN (1976b) stelde immers vast dat de wieren een belangrijke temperende werking hebben op temperatuur en vochtigheid. Men vindt *L. obtusata* s.l. tussen bosjes grote bruinwieren : *Ascophyllum nodosum* (LINNAEUS), *Fucus spiralis* LINNAEUS, *Fucus vesiculosus* LINNAEUS en *Fucus serratus* (LINNAEUS). Sporadisch komen ze ook voor op *Zostera* en *Lamina-ria*. Ze leven dus tussen gemiddeld hoog water van doodtij (MHWN*) en gemiddeld laag water van springtij (MLWS*); soms komen ze ook voor in het sublittoraal (tot 5 m). Ze verdragen brak water tot een saliniteit van 1‰, maar het is niet zeker of ze daarin ook tot voortplanting komen. De grootste dichtheden vindt men op matig geëxposeerde plaatsen : tot 3750 exx./m² (RUSANOVA, 1963).

De dieren voeden zich met de wieren waar ze op leven, hetzij vers, hetzij in afbraak, en met de epibionte diatomeeën van deze wieren. WILLIAMS (pers. med.) vond belangrijke verschillen

in dieet tussen *L. mariae* en *L. obtusata*. De eerste soort zou vooral leven van de epibionten*, terwijl de tweede vooral de wieren zelf zou eten.

De vertegenwoordigers van het *L. obtusata*-complex zijn ovipaar en hebben benthische eieren. De FF bezitten dus een oviduct met geleiklier. Het broedseizoen loopt gans het jaar door, met een afname van het aantal legfels in de zomer. In het noorden kan het broedseizoen beperkt zijn tot enkele maanden. De eiermassa's worden vooral afgezet op *Ascophyllum*, maar ook regelmatig op *Fucus*. De jongen komen na drie à vier weken uit (bij 13° C). De dieren zijn na twee jaar geslachtsrijp en kunnen een ouderdom bereiken van drie tot zeven jaar (RUSANOVA, 1963; GOODWIN, 1978; DAGUZAN, 1976b; FRETTER & GRAHAM, 1980).

L. obtusata s.l. komt langs de Westeuropese kusten voor van de westelijke Middellandse Zee (o.a. op Corsica) tot Nova Zembla; in de Baltische Zee tot aan de Lübecker Bucht. In Noord-Amerika is de groep autochtoon aanwezig van Newfoundland tot New Jersey. Verder komt *L. obtusata* s.l. ook voor op Groenland en IJsland (BEQUAERT, 1943; FRETTER & GRAHAM, 1980).

L. obtusata s.l. werd door SACCHI & RASTELLI (1966) op grond van morfometrische en anatomische gegevens opgesplitst in twee soorten: *L. mariae* SACCHI & RASTELLI, 1966 en *L. obtusata* (LINNAEUS, 1758) s.s.. Voortaan bedoelen we in deze tekst met *L. obtusata* enkel de soort zoals SACCHI & RASTELLI (1966) deze herdefiniëerden (*L. obtusata* s.s.). Indien we het complex als geheel bedoelen, dan zal dit expliciet vermeld worden. S. SMITH (1982) toont aan dat *L. mariae* eigenlijk *L. fabalis* TURTON, 1825 zou moeten genoemd worden. Voorlopig houden we echter de naam *L. mariae* aan, omdat ook de andere auteurs dit doen, maar vooral omdat we eerst SMITH's argumentatie willen controleren.

L. obtusata en *L. mariae* verschillen in een aantal schelpkenmerken. Er is allereerst een belangrijk verschil in grootte. *L. obtusata* wordt tot 15 x 17 mm groot, *L. mariae* wordt nooit groter dan 11 x 12 mm. De seksuele rijpheid wordt bij *L. obtusata* bereikt bij 7-8 mm hoogte, bij *L. mariae* vanaf 4 mm. REIMCHEN (1982) stelt vast dat de juveniele schelpen van *L. obtusata*

en *L. mariae* gemakkelijk te breken zijn door kleine krabjes. De geringe grootte van adulte *L. mariae* zou daarom een aanpassing zijn voor een verkort juveniel stadium daar waar de predatie belangrijk is. Opvallend is dat *L. obtusata* het grootst wordt op beschutte stranden, terwijl *L. mariae* daar op zijn kleinst is; omgekeerd is *L. obtusata* kleiner op geëxposeerde plaatsen, waar *L. mariae* het grootst wordt. Op deze laatste plaatsen kan er dus een belangrijke overlap zijn in grootte.

Er zijn echter nog een aantal andere kenmerken voorhanden die een onderscheid in het veld mogelijk maken. De hoogte van de top is bij *L. mariae* sterk gereduceerd en vaak steekt hij zelfs niet uit; de apicale hoek benadert 180° ($114-134^\circ$ bij *L. obtusata*), zodat de bovenkant van de schelp bijna vlak is. De hechting van de mondopening aan de lichaamswinding ligt zeer hoog; de mondopening beslaat daardoor 83-90% van de totale schelp-hoogte, tegenover 75-80% bij *L. obtusata*. De hechting gebeurt bij *L. mariae* ongeveer loodrecht op de schelpas, maar bij *L. obtusata* onder een hoek van 100 à 120° .

Al deze verschillen hebben tot gevolg dat de schelp van *L. mariae* een andere vorm krijgt dan die van *L. obtusata*. *L. mariae* verschilt bovendien van juveniele *L. obtusata* ondermeer doordat de mondrand veel sterker verdikt is bij *L. mariae* en doordat de hechting van de mondlip aan de basis van de schelp naar beneden verlengd is bij juveniele *L. obtusata*, maar niet bij *L. mariae* (GOODWIN & FISH, 1977).

Een ander belangrijk verschil tussen *L. obtusata* en *L. mariae* vindt men in de frequentie van de verschillende kleurvormen. Terwijl *olivacea* een zeer veel voorkomende vorm is bij *L. obtusata*, is ze zeer zeldzaam en lokaal bij *L. mariae*. De overheersende kleurvormen bij *L. mariae* zijn *citrina*, *aurantia*, licht en donker *reticulata*. *Citrina* en donker *reticulata* komen ook vrij talrijk voor bij *L. obtusata*, maar *aurantia* en licht *reticulata* zijn bij deze soort zeldzaam. Op beschutte plaatsen domineert *citrina* bij *L. mariae* en *olivacea* bij *L. obtusata*; op geëxposeerde plaatsen vindt men bij beide soorten vooral *reticulata*.

Ook anatomisch zijn er verschillen tussen beide soorten; vooral bij de MM zijn deze belangrijk. Mannetjes van *L. mariae* hebben een penis met een sterk verlengde draadvormige tip. Bij MM van *L. obtusata* is de tip kort. SACCHI & RASTELLI (1966) vonden op 28000 gedisseceerde MM slechts een tiental individuen voor dewelke dit kenmerk niet opging (maar dan nog waren er diagnostische verschillen te vinden in de rusthouding van de penis). SACCHI (1966b) denkt dat deze verlengde tip bij *L. mariae* een aanpassing is voor de copulatie in sterk bewogen water. Daarenboven verschillen de MM van beide soorten ook wat betreft aantal en schikking van de penisklieren : 5-16 op één rij (zeer zeldzaam op twee rijen) bij *L. mariae*, 16-59 klieren op minstens twee rijen bij *L. obtusata* (SACCHI, 1966b; GOODWIN & FISH, 1977).

Er zijn ook verschillen in radulamorfologie en electroforetische patronen tussen beide soorten (REIMCHEN, 1974; GOODWIN & FISH, 1977; MOYSE et al., 1982; WARMOES, 1986). *L. mariae* leeft lager in de getijdenzone dan *L. obtusata*.

Uniek onder de Littorina-soorten is dat men bij *L. mariae* een overschot vindt aan MM (gewoonlijk heeft men 50 à 55% MM); bij *L. obtusata* zijn er meestal 40 à 50% MM (SACCHI, 1984).

Er is bij *L. mariae* ook een belangrijk geslachtsdimorfisme dat bij *L. obtusata* ontbreekt : de FF worden beduidend groter dan de MM. Dit grootteverschil neemt toe met afnemende expositie; met dit laatste gaat immers een afname in grootte gepaard bij beide geslachten, maar deze afname gebeurt sneller bij de MM dan bij de FF (GOODWIN & FISH, 1977). Verder zijn er tussen beide geslachten ook vormverschillen, maar die zijn niet erg groot (SACCHI, 1968b).

Uit bovenstaande gegevens blijkt duidelijk dat *L. obtusata* en *L. mariae* een groot aantal verschilpunten vertonen. Men heeft dus wellicht met twee verschillende taxa te maken. Als Nederlandse namen lijken mij "Afgevlakte" (voor *L. mariae*) en "Stompe" (voor *L. obtusata*) alikruik interessant. *L. mariae* werd reeds gemeld van de Britse eilanden (GOODWIN & FISH, 1977), Ierland (REIMCHEN, 1982), Noorwegen (SNELI & VAN MARION, 1979), Denemarken (NIELSEN, 1980), Frankrijk (SACCHI, 1968b) en Spanje (SACCHI, 1984). Toch blijven er binnen dit soortencomplex nog

een aantal problemen op te lossen.

Een eerste probleem vormt de status van *L. palliata* (SAY, 1821). Deze "soort" heeft een sterker uitstekende top dan de typische *L. obtusata*. Ze is bollier en blijft meestal ook kleiner. Een aantal auteurs, waaronder SARS (1878), ODHNER (1910) en THORSON (1941) beschouwen *L. palliata* als een aparte soort. THOMPSON (1852) denkt dat het om een kruising gaat tussen *L. saxatilis* en *L. obtusata*, terwijl HUBENDICK & WARREN (1976) ze als "mengvorm" van deze beide soorten beschrijven. DAUTZENBERG & FISCHER (1914), COLMAN (1932), KNUDSEN (1949) en GOODWIN & FISH (1977) wijzen echter op het bestaan van intermediären met *L. obtusata* en beschouwen *L. palliata* dan ook als een variëteit van deze laatste; MACPHERSON (1971), ABBOTT (1974) en FRETTER & GRAHAM (1980) sluiten zich hierbij aan.

Een ander probleem vormen de brakwatervormen van het complex. JEFFREYS (1869) beschreef deze als *L. obtusata* var. *aestuarii*. De schelp is kleiner, heeft een hogere top en een nauwere mondopening. FRETTER & GRAHAM (1980) laten uitschijnen dat deze vorm wel eens een derde soort in het complex zou kunnen zijn. MOYSE et al. (1982) tonen echter duidelijk aan dat deze *L. aestuarii* anatomisch, zowel als electroforetisch niet te onderscheiden is van *L. obtusata*. S. SMITH (1979) beschrijft een brakwatervorm van *L. mariae*; ook deze vorm heeft een hogere top en een nauwere mondopening. S. SMITH geeft ze de naam *L. mariae beensis*.

SEELEY (1986) toont aan dat *L. palliata* electroforetisch zeer sterk gelijkt op *L. obtusata* en als een vorm van deze soort dient aanzien. De palliata-vorm zou veel gevoeliger zijn voor predatie door *Carcinus maenas* (LINNAEUS, 1758), zodat met de introductie en opkomst van deze krab in New England (VS), de palliata-vorm verdween ten voordele van de meer resistente, lage obtusata-vorm.

Tenslotten stelt REIMCHEN (1981) dat *L. mariae* op zich wel eens een complex van minstens twee soorten zou kunnen zijn. Hij vindt namelijk in deze soort twee vormen die verschillen in afmetingen, kleurvormfrequenties, sculptuur, relatieve lengte van de penistip en microhabitat. Omdat er echter voor het merendeel

van deze verschillen een min of meer grote overlap is, kan de auteur uit zijn gegevens geen taxonomische besluiten trekken. Ik vond in de bestaande literatuur geen andere verwijzingen naar deze vormen van *L. mariae*.

3.4. *Littorina neritoides* (LINNAEUS, 1758) - Kleine Alikruik.

L. neritoides wordt maximaal 10 mm hoog. De top maakt een scherpe hoek (70-75°) en neemt ca. 25% van de totale hoogte in. De mondopening is ovaal en loopt bovenaan uit in een punt; ze beslaat 55 à 60% van de totale hoogte. De mondrand is dun en niet verdikt. De schelp is glad en vaak sterk afgesleten.

De schelpvorm wijkt dus sterk af van die der andere hier beschreven *Littorina*-soorten. *L. neritoides* wordt daarom, maar ook om anatomische en ecologische redenen, in een apart subgenus, het subgenus *Melarthaphe* MENKE, ondergebracht. WARMOES (1986) en KNIGHT & WARD (1986) vonden daarenboven zeer belangrijke elektroforetische verschillen met de overige *Littorina*-soorten. Thans vindt het voorstel om *L. neritoides* in een afzonderlijk genus onder te brengen, ingang (REID, 1986; REID, in prep.; WARMOES, in prep.). De soort krijgt dan de naam *Melarthaphe neritoides* (LINNAEUS, 1758).

De schelpkleur is zwart, grijs- of bruinachtig of ook wit-tig. Soms is er een patroon van lichte en/of donkere banden of van afwisselend lichte en donkere verticale strepen te zien. Deze patronen blijven echter in de meeste gevallen vaag. Het kleurpolymorfisme is bij deze soort dus gering en de schelp geeft een grauwe indruk.

L. neritoides komt zeer hoog voor in de getijdenzone : van het Pelvetia-niveau (80% emersie) tot hoog in de spatzone. Het dier is dan ook zeer goed bestand tegen uitdroging : het kan vijf maand droogte overleven (PATANE, 1933) en zonder problemen één derde van zijn water verliezen. De mantelholte is zeer sterk doorbloed en gelijkend op de "long" van de echte land-Prosobranchia zoals *Pomatias elegans* (MUELLER).

Bij droogte schuilen de dieren in spleetjes in de rotsen. Vaak doen ze dit in "groep", waarbij ze in trosjes aan de rots

hangen. De dieren worden slechts actief bij hoge luchtvochtigheid en het maakt niet uit of deze vochtigheid afkomstig is van zee- dan wel van regenwater.

L. neritoides voedt zich vooral met korstmossen (DAGUZAN, 1976a), maar wellicht ook met microscopische algjes en plantaardig afval (FRETTER & GRAHAM, 1980).

Men heeft lang gedacht dat *L. neritoides* ovovivipaar was (zie b.v. STOCK, 1950). De soort is echter ovipaar met planktonische eieren en larven. Het voortplantingsseizoen valt in de winter en in het voorjaar. De geslachtsverhouding is 2 FF : 1 M. De FF migreren naar de lagere delen van de rotsen om hun eieren af te zetten. Dit afzetten van de eieren gebeurt volgens een endogeen* 15-daags ritme dat overeenkomt met de springtijden (LYSAGHT, 1941). De eicapsules bevatten elk slechts één ei en leiden gedurende één tot drie weken een pelagisch leven. De hieruit voortkomende veliger-larven zetten zich na enkele dagen tot drie weken (afhankelijk van de auteur) vast tussen zeepokken. Na de metamorfose zullen de jonge slakjes dan geleidelijk naar boven toe migreren. De meeste dieren worden slechts één jaar oud, een zeer klein aantal bereikt de leeftijd van drie jaar.

In tegenstelling tot de andere hier behandelde soorten is *L. neritoides* een zuidelijke soort. Ze komt algemeen voor in de Zwarte en de Middellandse Zee en langs de Westeuropese kusten tot Calais (CRISP & SOUTHWARD, 1958). Noordelijker komt ze enkel plaatselijk en/of tijdelijk voor; sommige populaties kunnen zich enkel handhaven door de aanvoer van larven uit andere gebieden. Zo vindt men *L. neritoides* ook in Nederland (STOCK, 1950, 1975; VADER, 1976), op Helgoland (KUNZE, 1952), in NW-Denemarken (NIELSEN, 1980), Zweden (Gullmarfjord) en in Noorwegen (Bergen) (LEWIS & TAMBS-LYCHE, 1962). In Groot-Brittannië komt de soort voor langs de ganse kust, voor zover het substraat en de stromingen (larvenaanovoer!) gunstig zijn (LEWIS, 1964). Langs Het Kanaal komt ze daar echter slechts voor tot aan het eiland Wight.

4. SLOTWOORD.

Momenteel werk ik aan een inventarisatie van de Littorina-

soorten aan de Belgische kust; in feite is die bijna rond. Na publicatie van de resultaten hiervan in het Bulletin van het K.B.I.N., zal ik ze herschrijven voor "De Strandvlo". In het kader van die inventarisatie zou ik graag zoveel mogelijk gegevens, w.o. waarnemingen van SWG-ers, tot mijn beschikking willen hebben; vooral oude gegevens interesseren mij bijzonder. Met dank bij voorbaat voor uw medewerking! Uiteraard kan de lezer steeds bij mij terecht voor probleemgevallen, kritische opmerkingen of voor meer informatie.

Literatuur.

- ABBOTT, R.T., 1974. American Seashells.- Van Nostrand Reinhold, New-York, 663 pp.
- ALIFIRAKIS, N.S. & BERRY, A.J., 1980. Rythmic egg-release in Littorina littorea (Mollusca : Gastropoda).- J. Zool., 190 : 297-307.
- ATKINSON, W.D. & NEWSBURY, S.F., 1984. The adaptations of the rough winkle, Littorina rudis, to dessication and to dislodgement by wind and waves.- J. Anim. Ecol., 53 : 93-105.
- ATKINSON, W.D. & WARWICK, T., 1983. The role of selection in the colour polymorphism of Littorina rudis MATON and Littorina arcana HANNAFORD-ELLIS (Prosobranchia, Littorinidae).- Biol. J. Linn. Soc., 20 (2) : 137-151.
- BANDEL, K., 1974. Studies on Littorinidae from the Atlantic.- Veliger, 17 (2) : 92-114.
- BARKMAN, J.J., 1955. On the distribution and ecology of L. obtusata (L.) and its subspecific units.- Arch. néerl. Zool., 11 : 22-86.
- BEARDMORE, J.A. & MORRIS, S.R., 1978. Genetic variation and species coexistence in Littorina.- NATA Conf. Ser. (Mar. Sc.), 2 : 123-140.
- BEQUAERT, J.C., 1943. The genus Littorina in the western Atlantic.- Johnsonia, 1 (7) : 1-27.
- BERGER, E.M., 1973. Gene-enzyme variation in three sympatric species of Littorina.- Biol. Bull., 145 : 83-90.
- BERGER, E.M., 1977. Gene-enzyme variation in three sympatric species of Littorina. II. The Roscoff population with a note on the origin of North-American L. littorea.- Biol. Bull., 153 : 255-264.

- CAUGANT, D., 1979. Variabilité enzymatique chez quelques espèces du genre Littorina.- Thèse présentée pour obtenir le titre de docteur troisième cycle, Université de Paris-Sud.
- CAUGANT, D. & BERGERARD, J., 1979. Variabilité de la leucine aminopeptidase chez Littorina saxatilis (OLIVI) et Littorina nigrolineata (GRAY), (Gastéropodes, Prosobranches).- Arch. Zool. exp. gén., 120 : 247-262.
- CAUGANT, D. & BERGERARD, J., 1980. The sexual cycle and reproductive modality in Littorina saxatilis (OLIVI), (Mollusca, Gastropoda).- Veliger : 23 (2) : 107-111.
- COLMAN, J.J., 1932. A statistical test of the species concept in Littorina.- Biol. Bull., 62 : 223-243.
- CRISP, D.J. & SOUTHWARD, A.J., 1958. The distribution of intertidal organisms along the coasts of the English Channel.- J. mar. biol. Ass., 37 : 157-208.
- DAGUZAN, J., 1976a. Contribution à l'écologie des Littorinidae. I.- Cah. Biol. Mar., 17 : 213-236.
- DAGUZAN, J., 1976b. Contribution à l'écologie des Littorinidae. II.- Cah. Biol. Mar., 17 : 275-293.
- DAUTZENBERG, P. & FISCHER, H., 1912. Mollusques provenant des campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse Alice dans les Mers du Nord.- Résult. Camp. Scient. Prince Albert I. Moll. Hirondell., 37 : 1-629.
- DAUTZENBERG, P. & FISCHER, H., 1914. Etude sur Littorina obtusata et ses variations.- J. Conch. (Paris), 62 : 87-128.
- DEYGLUN, C., 1955. Biologie comparée de deux sous-espèces de Littorina saxatilis (OLIVI).- Travail présenté pour l'obtention de Diplôme d'Etudes, Univ. de Paris.
- FALLER-FRITSCH, R.J. & EMSON, R.H., 1985. Causes and patterns of mortality in Littorina rudis (MATON) in relation to intraspecific variation : a review.- In : "The Ecology of Rocky Coasts", MOORE, P.G. & SEED, R. (Eds.), London, 1985, 467 pp.
- FISCHER-PIETTE, E. & GAILLARD, J.-M., 1961a. Etudes sur les variations de Littorina saxatilis. III. Comparaison des points abrités, au long des côtes françaises et ibériques.- Bull. Soc. Zool. France, 86 : 163-172.
- FISCHER-PIETTE, E. & GAILLARD, J.-M., 1966. Sur les variations de Littorina saxatilis. VII. Des populations qui changent actuellement d'aspect.- Cah. Biol. Mar., 7 : 375-382.

- FISCHER-PIETTE, E. & GAILLARD, J.-M., 1971. La variabilité (morphologique et physiologique) des Littorina saxatilis (OLIVI) ibériques et ses rapports avec l'écologie.- Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. (Paris), Sér. A, Zool., 70 : 1-99.
- FISCHER-PIETTE, E., GAILLARD, J.-M. & DELMAS, D., 1967. Sur les variations de Littorina saxatilis. VIII. Les populations de la Ria de Camarinas.- Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (Paris), Sér. 2, 38 (6) : 874-897.
- FISCHER-PIETTE, E., GAILLARD, J.-M. & JAMES, B.L., 1963. Etudes sur les variations de Littorina saxatilis. V. Sur des cas de variabilité extrême.- Cah. Biol. Mar., 4 : 1-22.
- FISCHER-PIETTE, E., GAILLARD, J.-M. & JAMES, B.L., 1964. Etudes sur les variations de Littorina saxatilis. VI. Quelques cas qui posent de difficiles problèmes.- Cah. Biol. Mar., 5 : 125-171.
- FISCHER-PIETTE, E., GAILLARD, J.-M. & JOUIN, C., 1961b. Etudes sur les variations de Littorina saxatilis. IV. Comparaison des points battus, au long des côtes européennes. A. Côtes ibériques.- Bull. Soc. Zool. France, 86 (2-3) : 320-328.
- FISCHER-PIETTE, E., GAILLARD, J.-M., PANOUSE, J.B. & BELLON-HUMBERT, C., 1970. Littorina saxatilis (Moll. Gaster.) dans le sud Marocain.- Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (Paris), Sér. 2, 42 (5) : 970-974.
- FISH, J.D. & SHARP, L., 1985. The ecology of the periwinkle, Littorina neglecta BEAN.- IN : "The Ecology of Rocky Coasts", MOORE, P.G. & SEED, R. (Eds.), London, 1985, 467 pp.
- FRETTER, V., 1980. Observations on the gross anatomy of the female genital duct of British Littorina spp.- J. Moll. Stud., 46 : 148-153.
- FRETTER, V. & GRAHAM, A., 1962. British Prosobranch molluscs.- Ray Society, London, 755 pp.
- FRETTER, V. & GRAHAM, A., 1980. The Prosobranch molluscs of Britain and Denmark. Part 5. Marine Littorinacea.- J. Moll. Stud., Suppl. 7 : 243-284.
- GOODWIN, B.J., 1978. The growth and breeding cycle of Littorina obtusata (Gastropoda, Prosobranchia) from Cardigan Bay.- J. Moll. Stud., 44 : 231-242.
- GOODWIN, B.J. & FISH, J.D., 1977. Inter- and intraspecific variation in L. obtusata and L. mariaae.- J. Moll. Stud., 43 : 241-254.
- GRAHAME, J. & MILL, P.J., 1986. Relative size of the foot of two species of Littorina on a rocky shore in Wales.- J. Zool. (London), 208 : 229-236.

- HANNAFORD-ELLIS, C.J., 1978. Littorina arcana sp. nov. : a new species of winkle (Gastropoda, Prosobranchia, Littorinidae).- J. Conch. (London), 29 : 304.
- HANNAFORD-ELLIS, C.J., 1979. Morphology of the oviparous rough winkle, Littorina arcana HANNAFORD-ELLIS, 1978, with notes on the taxonomy of the L. saxatilis species-complex (Prosobranchia, Littorinidae).- J. Conch. (London), 30 : 43-56.
- HANNAFORD-ELLIS, C.J., 1980. British rough winkles : aspects of their anatomy, taxonomy and ecology.- Ph. D. thesis, Univ. of Wales.
- HANNAFORD-ELLIS, C.J., 1983. Patterns of reproduction in four Littorina species.- J. Moll. Stud., 49 : 98-106.
- HANNAFORD-ELLIS, C.J., 1984. Ontogenetic change of shell colour patterns in L. neglecta BEAN (1844).- J. Conch., 31 : 343-347.
- HANNAFORD-ELLIS, C.J., 1985. The breeding migration of Littorina arcana HANNAFORD-ELLIS, 1978 (Prosobranchia, Littorinidae).- Zool. J. Linn. Soc., 84 : 91-96.
- HELLER, J., 1975b. The taxonomy of some British Littorina species, with notes on their reproduction (Mollusca : Prosobranchia).- Zool. J. Linn. Soc., 56 : 131-151.
- HELLER, J., 1976. The effects of exposure and predation on the shell of two British winkles.- J. Zool. (London), 179 : 201-213.
- HUBENDICK, B. & WARREN, A., 1976. Framgälade snäckor fran Svenska västkusten.- Särtryck ur Göteborgs Naturhistoriska Museums Arstryck (1969-1976).
- HUGHES, R.N., 1979. South African populations of Littorina rudis.- Zool. J. Linn. Soc., 65 : 119-126.
- HUGHES, R.N. & ROBERTS, D.J., 1981. Comparative demography of Littorina rudis, L. nigrolineata and L. neritoides on three contrasted shores in North Wales.- J. Anim. Ecol., 50 : 251-268.
- JANSON, K., 1982a. Genetic and environmental effects on the growth rate of Littorina saxatilis.- Mar. Biol., 69 : 73-78.
- JANSON, K., 1982b. Phenotypic differentiation in Littorina saxatilis OLIVI (Mollusca, Prosobranchia) in a small area on the Swedish west coast.- J. Moll. Stud., 48 : 167-173.
- JANSON, K., 1983. Selection and migration in two distinct phenotypes of Littorina saxatilis in Sweden.- Oecologia, 59 : 58-61.

- JANSON, K., 1985. A morphologic and genetic analysis of Littorina saxatilis (Prosobranchia) from Venice, and on the problem of saxatilis-rudis nomenclature.- Biol. J. Linn. Soc., 24 : 51-59.
- JANSON, K., 1986. Polymorphisms, causes and evolutionary consequences in a marine prosobranch species, Littorina saxatilis.- Avhandling för filosofie doktorsexamen i zoologi, Göteborgs Univ.
- JANSON, K., 1987. Genetic drift in small and recently founded populations of the marine snail Littorina saxatilis.- Heredity, 58 : 31-37.
- JANSON, K., in press. Allozyme and shell variation in two marine snails (Littorina, Prosobranchia) with different dispersal abilities.- Biol. J. Linn. Soc.
- JANSON, K. & SUNDBERG, P., 1983. Multivariate morphometric analysis of two varieties of Littorina saxatilis from the Swedish west coast.- Mar. Biol., 74 : 49-53.
- JANSON, K. & WARD, R.D., 1985. The taxonomic status of Littorina tenebrosa MONTAGU as assessed by morphological and genetic analysis.- J. Conch., 32 : 9-15.
- JEFFREYS, J.G., 1869. British Conchology 5.
- JOHANNESON, B., 1986. The shell morphology of Littorina saxatilis OLIVI : the relative importance of physical factors and predation.- J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 102 : 183-195.
- KNIGHT, A.J. & WARD, R.D., 1986. Purine Nucleoside Phosphorylase polymorphism in the genus Littorina (Prosobranchia : Mollusca).- Bioch. Gen., 24 (5/6) : 405-413.
- KNUDSEN, J., 1949. Geographical variation of Littorina obtusata (L.) in the North-Atlantic.- Vidensk. Meddr. Dansk. Naturh. Foren., 111 : 247-255.
- KUNZE, L., 1952. Erstfund des prosobranchiers Littorina (Melarhaphe) neritoides (L.) in der Deutschen Bucht.- Zool. Anz., 147 : 91-94.
- LEVINS, R., 1968. Evolution in changing environments.- Princeton University Press, Princeton.
- LEWIS, J.R., 1964. The Ecology of Rocky Shores.- The English University Press Ltd., London, 323 pp.
- LEWIS, J.R., & TAMBS-LYCHE, 1962. Littorina neritoides in Scandinavia.- Sarsia, 7 : 7-10.

- LYSAGHT, A.M., 1941. The biology and trematode parasites of the Gastropod species L. neritoides of the Plymouth freshwater.- J. mar. biol. Ass., 25 (1) : 41-67.
- MACPHERSON, E., 1971. The Marine Molluscs of Arctic Canada.- Nat. Mus. Nat. Sc., Publ. Biol. Oceanograph., 3, Ottawa, 139 pp.
- MILEIKOVSKY, S.A., 1975. Types of larval development in Littorinidae (Gastropoda, Prosobranchia) of the World Ocean, and ecological patterns of their distribution.- Mar. Biol., 30 : 129-135.
- MORRIS, S.R., 1979. Genetic variation in the genus Littorina.- Ph. D. thesis, Univ. of Wales.
- MOYSE, J., THORPE, J.P. & AL-HAMADANI, E., 1982. The status of Littorina aestuarii JEFFREYS, an approach using morphology and biochemical genetics.- J. Conch., 31 : 7-15.
- MUUS, B.J., 1967. Littorina saxatilis.- In : "The fauna of Danish estuaries and lagoons", Medd. Danm. Fisk. Havunders., N.S. 1 (5) : 1-316.
- NAYLOR, R. & BEGON, H., 1982. Variation within and between populations of Littorina nigrolineata GRAY on Holy Island, Anglesey.- J. Conch., 31 : 17-30.
- NEWKIRK, G.F. & DOYLE, R.W., 1975. Genetic analysis of shell-shape variation in Littorina saxatilis on an environmental cline.- Mar. Biol., 30 : 227-237.
- NEWKIRK, G.F. & DOYLE, R.W., 1979. Clinal variation at an esterase locus in Littorina saxatilis and Littorina obtusata.- Can. J. Genet. Cytol., 21 : 505-513.
- NIELSEN, C., 1980. On the occurrence of the Prosobranch Littorina neritoides, L. mariae and L. obtusata in Denmark.- J. Moll. Stud., 46 : 312-316.
- ODHNER, N., 1910. Marine Mollusca of Iceland in the collections of the Swedish State Museum.- Ark. Zool., 7 (4) : 1-31.
- PATANE, L., 1933. Sul comportamento di 'Littorina neritoides' L. mantenuta in ambiente subaereo ed in altre condizioni sperimentali.- Rend. Acc. Lincei., (6), 17 (11) : 961-967.
- PETERSEN, G.H., 1962. The distribution of B. balanoides and L. saxatilis OLIVI, var. groenlandica MENKE in northern West Greenland.- Meddr. Grönl., 159 (9) : 1-42.

- PETTITT, C.W., 1973. An examination of the distribution of shell pattern in Littorina saxatilis (OLIVI), with particular regard to the possibility of visual selection in this species (Proc. Fourth Europ. Malac. Congr.).- Malacologia, 14 : 339-343.
- PETTITT, C.W., 1974. An Indexed Bibliography of the Family Littorinidae (Gastropoda : Mollusca) 1758-1973.- Manchester Mus. Publ., New Ser., 4.74, 36 pp.
- PETTITT, C.W., 1975. A review of the predators of Littorina, especially those of L. saxatilis (OLIVI), (Gastropoda, Prosobranchia).- J. Conch., 28 : 343-357.
- PETTITT, C.W., 1979. An Indexed Bibliography of the Family Littorinidae 1758-1973. First supplement : Corrections and Additions.- Manchester Mus. Computer Publ., 4, 9 pp.
- RAFFAELLI, D., 1977. Observations on the copulatory behaviour of Littorina rudis (MATON) and Littorina nigrolineata (GRAY).- Veliger, 20 : 75-77.
- RAFFAELLI, D.G., 1978a. The relationship between shell injuries, shell thickness and habitat characteristics of the intertidal snail Littorina rudis MATON.- J. Moll. Stud., 44 : 166-170.
- RAFFAELLI, D.G., 1978b. Factors affecting the population structure of Littorina neglecta BEAN.- J. Moll. Stud., 44 : 223-230.
- RAFFAELLI, D.G., 1979a. The taxonomy of the Littorina saxatilis species-complex, with particular reference to the systematic status of L. patula JEFFREYS.- Zool. J. Linn. Soc., 65 : 219-232.
- RAFFAELLI, D.G., 1979b. Colour polymorphism in the intertidal snail Littorina rudis (MATON).- Zool. J. Linn. Soc., 67 : 65-73.
- RAFFAELLI, D.G., 1982. Recent ecological research on some european species of Littorina.- J. Moll. Stud., 48 : 342-354.
- RAFFAELLI, D.G. & HUGHES, R.N., 1978. The effects of crevice size and availability on populations of Littorina rudis and Littorina neritoides.- J. Anim. Ecol., 47 : 71-83.
- REID, D., 1986. The Littorinid molluscs of mangrove forests in the Indo-Pacific regions - the genus Littoraria.- British Museum (Natural History), London, Publ. no. 978, 228 pp.
- REIMCHEN, T.E., 1974. Studies on the biology and colour polymorphism of two sibling species of marine gastropods (Littorina).- Ph. D. thesis, Univ. Liverpool.

- REIMCHEN, T.E., 1979. Substratum heterogeneity, crypsis and colour polymorphism in an intertidal snail (Littorina mariae).- Can. J. Zool., 57 : 1070-1085.
- REIMCHEN, T.E., 1981. Microgeographical variation in Littorina mariae SACCHI & RASTELLI and a taxonomic consideration.- J. Conch., 30 : 341-350.
- REIMCHEN, T.E., 1982. Shell size divergence in Littorina mariae and L. obtusata and predation by crabs.- Can. J. Zool., 60 : 687-695.
- ROBERTSON, A.I. & MANN, K.H., 1982. Population dynamics and life history adaptations of Littorina neglecta BEAN in an eelgrass meadow (Zostera marina) in Nova Scotia.- J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 63 : 151-171.
- RUSANOVA, M.N., 1963. A short account of the biology of some important species of invertebrates of the region of Cape Kartesh.- In : "Data for a comprehensive Study of the White Sea, Z.G. Palenichko, Moscow-Leningrad.
- SACCHI, C.F., 1961. Contribution à l'étude des rapports écologie/polychromatisme chez un prosobranchie intercotidal, Littorina obtusata (L.) à Roscoff.- Cah. Biol. Mar., 2 : 271-290.
- SACCHI, C.F., 1962. Relazioni ecologia-polycromatismo nel Prosobranchio intercotidale L. obtusata (L.) a Roscoff. II. Richerche biometriche.- Boll. Zool., 28 : 517-528.
- SACCHI, C.F., 1963. Contribution à l'étude des rapports écologie/polychromatisme chez un prosobranchie intercotidal, Littorina obtusata (L.). III. Données expérimentales et diverses.- Cah. Biol. Mar., 4 : 299-313.
- SACCHI, C.F., 1964. Relazioni tra ecologia-policromatismo nel Prosobranchio intercotidale L. obtusata (L.). IV. Studio sulla Ria de Vigo.- Arch. Zool. ital., 49 : 93-156.
- SACCHI, C.F., 1966a. Contribution à l'étude des rapports entre variabilité et écologie chez un prosobranchie intercotidal, Littorina obtusata (L.). V. Recherches dans le Plymouth Sound.- Cah. Biol. Mar., 7 : 281-294.
- SACCHI, C.F., 1966b. Sur le dimorphisme du pénis chez Littorina obtusata (L.).- C. R. Acad. Sci. Paris, 262 : 2370-2372.
- SACCHI, C.F., 1968a. Sur le dimorphisme sexuel de Littorina mariae SACCHI & RASTELLI (Gastropoda, Prosobranchia).- C. R. Acad. Sci. Paris, 266D : 2483-2485.
- SACCHI, C.F., 1968b. Une population exceptionnelle de Littorina mariae (Gastropoda, Prosobranchia) à Brest (Nord-Finistère).- Nature (Milano), 59 : 213-219.

- SACCHI, C.F., 1974. Le polychromatisme des Littorines (Gastropodes, Prosobranches) d'Europe : points de vue d'un écologiste.- Mém. Soc. Zool. France, 37 : 61-101.
- SACCHI, C.F., 1975. Littorina nigrolineata (GRAY), (Gastropoda, Prosobranchia).- Cah. Biol. Mar., 16 : 111-120.
- SACCHI, C.F., 1984. Recherches sur l'écologie comparée de Littorina obtusata (L.) et de L. mariaae SACCHI & RASTELLI dans la Ria de Arosa, Espagne nord-occidentale.- Atti. Soc. ital. nat. Mus. civ. stor. nat. Milano, 125 (3-4) : 209-232.
- SACCHI, C.F. & RASTELLI, M., 1966. Littorina mariaae, nov. sp. : Les différences morphologiques et écologiques entre 'nains' et 'normaux' chez l'espèce L. obtusata (L.), (Gastropoda, Prosobranchia) et leur signification adaptative et évolutive.- Atti. Soc. ital. sci. nat., 105 : 351-369.
- SACCHI, C.F., TESTARD, P. & VOLTOLINA, D., 1977. Recherches sur le spectre trophique comparé de Littorina saxatilis (OLIVI) et de L. nigrolineata (GRAY), (Gastropoda, Prosobranchia) sur la grève de Roscoff.- Cah. Biol. Mar., 18 : 499-505.
- SACCHI, C.F. & TORELLI, A.M., 1973. Présence, variabilité et cycle biotique de Littorina saxatilis (OLIVI), (Gastropoda, Prosobranchia) dans la lagune de Venise.- Atti. Soc. Peloritana Sci. Fis. Mat. Natur., 3-4 : 181-188.
- SARS, G.O., 1878. Bidrag til kundskaben om Norges Arktiske Fauna. I. Mollusca regionis arcticae norvegicae - Oversigt over de I Norges Arktiske region Forrekomende Bløddyr.- Christiana.
- SEELEY, R.H., 1986. Intense natural selection caused a rapid morphological transition in a living marine snail.- Proc. Natl Acad. Sci. USA, 83 : 6897-6901.
- SESHAPPA, G., 1947. Oviparity in L. saxatilis (OLIVI).- Nature (London), 60 : 335-336.
- SMITH, D.A.S., 1976. Disruptive selection and morph-ratio clines in the polymorphic snail Littorina obtusata (L.), (Gastropoda : Prosobranchia).- J. Moll. Stud., 42 : 114-135.
- SMITH, J.E., 1981. The natural history of shell variation in the periwinkles Littorina saxatilis and Littorina rudis.- J. mar. biol. Ass. U.K., 61 : 215-241.
- SMITH, S., 1979. Littorinas beware - or cave Littorinae.- The Littorinid Tidings, 8 : 1-2.
- SMITH, S., 1982. A review of the genus Littorina in Britain and Atlantic waters (Gastropoda : Prosobranchia).- Malacologia, 22 : 535-539.

- SNELI, J.A. & VAN MARION, P., 1979. Nye strandsnegler i norsk fauna.- Fauna (Oslo), 32 : 4-8.
- SNYDER, T.P. & GOOCH, J.L., 1973. Genetic differentiation in Littorina saxatilis (Gastropoda).- Mar. Biol., 22 : 177-182.
- STOCK, J.H., 1950. Littorina neritoides petraea (MONTAGU, 1803) op drie plaatsen in Nederland autochtoon aangetroffen.- Basteria, 14 : 11-14.
- STOCK, J.H., 1975. Littorina neritoides petraea (MONTAGU, 1803) in Nederland en aan de Franse Kanaalkust.- Basteria, 39 : 63-68.
- STROUD, D.A. & KNUDSEN, J., 1982. The demography and reproduction of Littorina rudis MATON, 1797 from Greenland.- IN : "Report of the 1979 Greenland Whitefronted Goose Study Expedition to Eqalungmiut Nunât, West Greenland" - FOX, A.D. & STROUD, D.A. (Eds.), Aberystwyth.
- THOMPSON, W., 1852. On Littorina palliata.- Ann. mag. nat. Hist., 10 : 75-76.
- THORSON, G., 1941. Marine Gastropoda Prosobranchiata.- IN : "The Zoology of Iceland, 4 (60)", Copenhagen & Reykjavik, 150 pp.
- VADER, W., 1976. Waar komen onze Kleine alikruiken (Littorina neritoides) vandaan ?- Basteria, 40 : 17-20.
- VAN DONGEN, A., 1956. The preference of Littorina obtusata for Fucaceae.- Arch. néerl. Zool., 11 : 373-386.
- WARD, R.D. & JANSON, K., 1985. A genetic analysis of sympatric subpopulations of the sibling species Littorina saxatilis (OLIVI) and Littorina arcana HANNAFORD-ELLIS.- J. Moll. Stud., 51 : 86-94.
- WARD, R.D. & WARWICK, T., 1980. Genetic differentiation in the molluscan species Littorina rudis and Littorina arcana (Prosobranchia : Littorinidae).- Biol. J. Linn. Soc., 14 : 417-428.
- WARD, R.D., WARWICK, T. & KNIGHT, A.J., 1986. Genetic analysis of ten polymorphic enzyme loci in Littorina saxatilis (Prosobranchia, Mollusca).- Heredity, 57 : 233-241.
- WARMOES, T., 1986. Een inleidende systematische en taxonomische studie van het genus Littorina.- Eindverhandeling; Universitaire Instelling Antwerpen, Antwerpen, 128 pp.
- WATSON, D.C. & NORTON, T.A., 1985. Dietary preferences of the common periwinkle L. littorea.- J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 88 : 193-211.

- WILKINS, N.P. & O'REGAN, D., 1980. Gereric (sic!) variation in sympatric sibling species of Littorina.- Veliger, 22 (4) : 355-359.
- WILKINS, N.P., O'REGAN, D. & MOYNIHAN, E., 1978. Electrophoretic variability and temperature sensitivity of Phosphoglucose Isomerase and Phosphoglucomutase in Littorinids and other marine molluscs.- NATO Conf. Ser. (Mar. Sc.), 2 : 141-155.
- WIUM-ANDERSEN, G., 1970. Haemoglobin and protein variation in three species of Littorina.- Ophelia, 8 : 267-273.

GLOSSARIUM

allelfrequentie : zie onder electroforese.

autochtoon : inheems, niet ingevoerd.

benthisch : op de bodem of op een substraat levend, of vastgehecht.

biometrie : de statistische wijze van het bestuderen van levende wezens (d.i. vnl. het bestuderen van hun afmetingen).

capsuleklier : zie onder oviduct.

conspecifiek : behorend tot dezelfde soort.

cryptisch : verborgen, onopvallend, gecamouflageerd.

disruptieve selectie : selectie ten voordele van de extreme en tegen de intermediaire vormen. Deze vorm van selectie leidt vaak tot een polymorfisme binnen de soort.

ecomorf : een vorm van een soort, die enkel voorkomt in een welbepaald biotoop.

electroforese : een laboratoriumtechniek, die het mogelijk maakt geladen moleculen (in dit geval eiwitten), aanwezig in een oplossing, te scheiden op basis van onderlinge verschillen in loopsnelheid in een elektrisch veld. Deze loopsnelheid wordt o.m. bepaald door de lading bij een gegeven zuurtegraad en door het moleculair gewicht van het eiwit. Het hangt m.a.w. samen met de aard/chemische samenstelling van het eiwit. Omdat die

chemische samenstelling van het eiwit in grote mate erfelijk bepaald is, kan men zeggen dat hoe groter de electroforetische verschillen (=verschillen in loopsnelheid) tussen twee organismen zijn, hoe kleiner hun genetische identiteit (=gelijkheid) is. Indien men aanneemt dat een bepaalde variant van een eiwit overeenkomt met een bepaalde allel (=één van de genen die kan voorkomen op een welbepaalde plaats op een chromosoom), dan kan men de frequentie van de verschillende allelen in een populatie bepalen door de frequentie van elke variant van dat eiwit in de populatie te berekenen. Verschillen in allelfrequentie tussen verschillende populaties zijn genetische verschillen tussen deze populaties. Ze kunnen zodoende aangewend worden om de genetische verwantschap (=genetische identiteit) tussen die populaties te bepalen.

endogeen : binnen het organisme ontstaan, inwendig.

epibiont : organisme levend op een ander organisme.

fenotype : het geheel van uitwendige kenmerken die een organisme vertoont.

geleiklier : zie onder oviduct.

genetische identiteit : zie onder electroforese.

geslachtsdimorfisme : het fenomeen waarbij mannetjes en wijfjes van eenzelfde soort van elkaar te onderscheiden zijn op andere kenmerken dan die van het voortplantingsapparaat.

MHWN : Mean High Water of Neap Tides (=gemiddeld hoog water van dood tij).

MHWS : Mean High Water of Spring Tides (=gemiddeld hoog water van springtij).

MLWN : Mean Low Water of Neap Tides (=gemiddeld laag water van dood tij).

MLWS : Mean Low Water of Spring Tides (=gemiddeld laag water van springtij).

mantelholte : een binnen het lichaam gelegen holte, die in verbin-

ding staat met de buitenwereld en waarin de kieuwen gelegen zijn en de spijsverterings-, voortplantings- en uitscheidingsstelsels uitmonden.

morfometrie : de studie van de vorm en de afmetingen.

negatieve geotaxis : de eigenschap zicht voort te bewegen in een richting tegengesteld aan die van de zwaartekracht, m.a.w. naar boven.

niche : plaats en functie die een organisme/populatie in een levensgemeenschap inneemt.

ontogenetisch : met betrekking tot het ontwikkelingsstadium waarin een organisme zich bevindt.

oviduct : eileider. Het terminaal deel hiervan is bij Littorina-soorten omgevormd tot een aantal klieren :

- als eerste is er de albumineklier, die rond het bevruchte ei een laag eiwitten (=voedingsstoffen) afzet;
 - de tweede klier is de membraanklier. Haar rol is nog onduidelijk, maar verondersteld wordt dat ze de buitenste lagen rond het ei afzet. Deze klier is sterk ontwikkeld bij de soorten met planktonische eieren (*L. littorea*, *L. neritoides*), matig ontwikkeld bij soorten met benthische eieren (*L. obtusata*, *L. mariae*, *L. arcana*, *L. nigrolineata*) en zeer klein bij de eierlevendbarende soorten (*L. saxatilis*, *L. neglecta*);
 - de derde klier is zeer sterk verschillende naargelang de voortplantingsbiologie van de soort.
- 1) bij de soorten met planktonische eieren heeft men een capsuleklier, die hoofdzakelijk instaat voor het omringen van de eieren door een capsule, die een voor de soort typische vorm heeft en de eieren moet beschermen;
 - 2) bij de soorten met benthische eieren is er een geleiklier, die een geleachtige substantie produceert, waarin de eieren ingebed worden bij de eileg. Rond deze geleimassa met de eieren wordt dan een beschermende laag aangelegd en het geheel wordt dan vastgehecht op een of ander substraat;
 - 3) bij de ovovivipare soorten is er een broedzak, verdeeld door tussenschotten, die een fysiologische oplossing bevat

waarin de eieren zicht ontwikkelen tot de jonge slakjes -reeds voorzien van een schelpje- uitsluipen. Vermeld dient hier dat de types 2 en 3 van oviduct nauw aan elkaar verwant zijn, terwijl deze twee qua structuur weinig gemeen hebben met type 1.

ovipaar : eierlegend.

ovipositor : een stel van vouwen aan de rechterkant van het lichaam dat enkel voorkomt bij ovipare soorten en dat dient om de eieren af te zetten.

ovovivipaar : eierlevendbarend; d.w.z. levendbarend, met dien verstande dat de embryo's of larven gevoed worden met stoffen afkomstig uit het ei zelf.

pelagisch : vrijlevend, zwervend.

polychromatisme : het bestaan van verschillende kleurvormen binnen één soort.

polymorfisme : het bestaan van verschillende vormen binnen één soort.

selectiedruk : een factor die inwerkt op de natuurlijke variatie in een populatie, zodat er selectie optreedt van de aan die factor best aangepaste vorm(en) (voorwaarde is dat minstens een deel van de variatie erfelijk bepaald is). B.v. : predatie is een selectiedruk die de best gecamoefleerde exemplaren bevoordeligt (selecteert).

sympatrisch : op dezelfde plaats voorkomend.

type : aan elke naam (hetzij de naam van een soort, van een genus of van een familie) is een type verbonden :

- voor een soort is het type één specifiek individu;
- voor een genus is het type een welbepaalde soort;
- voor een familie is het type een welbepaald genus.

De betekenis van het "type" is puur nomenclatorisch. Het type is steeds verbonden met z'n naam en is er steeds de referentie voor, mocht er twijfel bestaan over een bepaalde naam. M.a.w. splitst men een genus in twee, dan krijgt de groep waartoe de type-soort behoort steeds de naam van het oude genus en de andere groep krijgt een "nieuwe" naam, waarvoor dan weer een type moet geselecteerd worden.

veligerlarve : een larvaal stadium van de weekdieren, dat reeds voorzien is van een schelp en een voet, maar ook van een velum (=een dunne plooi, voorzien van trilharen).

Rijksuniversitair Centrum Antwerpen
Leerstoel voor Algemene Dierkunde
Groenenborgerlaan, 171
2020 Antwerpen

LEGENDE VAN DE REFERENTIES BIJ DE FIGUREN 1-9 :

- FG, 62 : FRETTER & GRAHAM (1962)
SR, 66 : SACCHI & RASTELLI (1966)
S, 74 : SACCHI (1974)
S, 75 : SACCHI (1975)
H, 75b : HELLER (1975b)
HW, 76 : HUBENDICK & WARREN (1976)
GF, 77 : GOODWIN & FISH (1977)
H, 80 : HANNAFORD-ELLIS (1980)
F, 80 : FRETTER (1980)
FG, 80 : FRETTER & GRAHAM (1980)
R, 82 : RAFFAELLI (1982)
H, 84 : HANNAFORD-ELLIS (1984)
J, 86 : JANSON (1986)

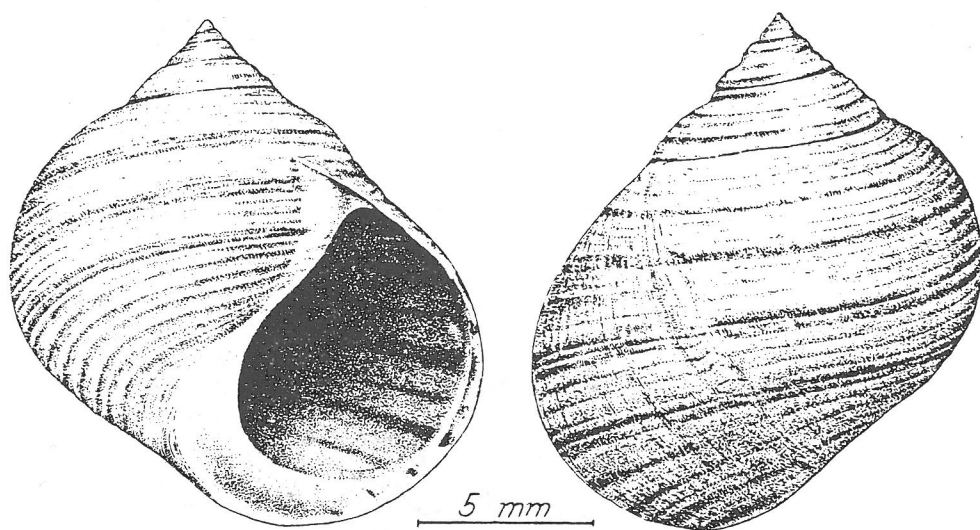


Fig. 1.1 Littorina littorea : schelp (FG, 80)

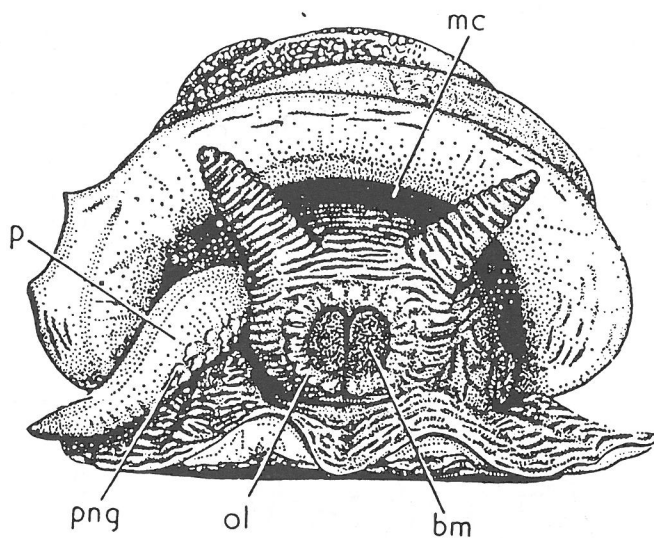


Fig. 1.2 L. littorea : ♂ uit de schelp gehaald, in vooraanzicht.

bm : buccale massa, ol : buitenste lip, mc : mantelholte,
p : penis, png : penisklieren (FG, 62).

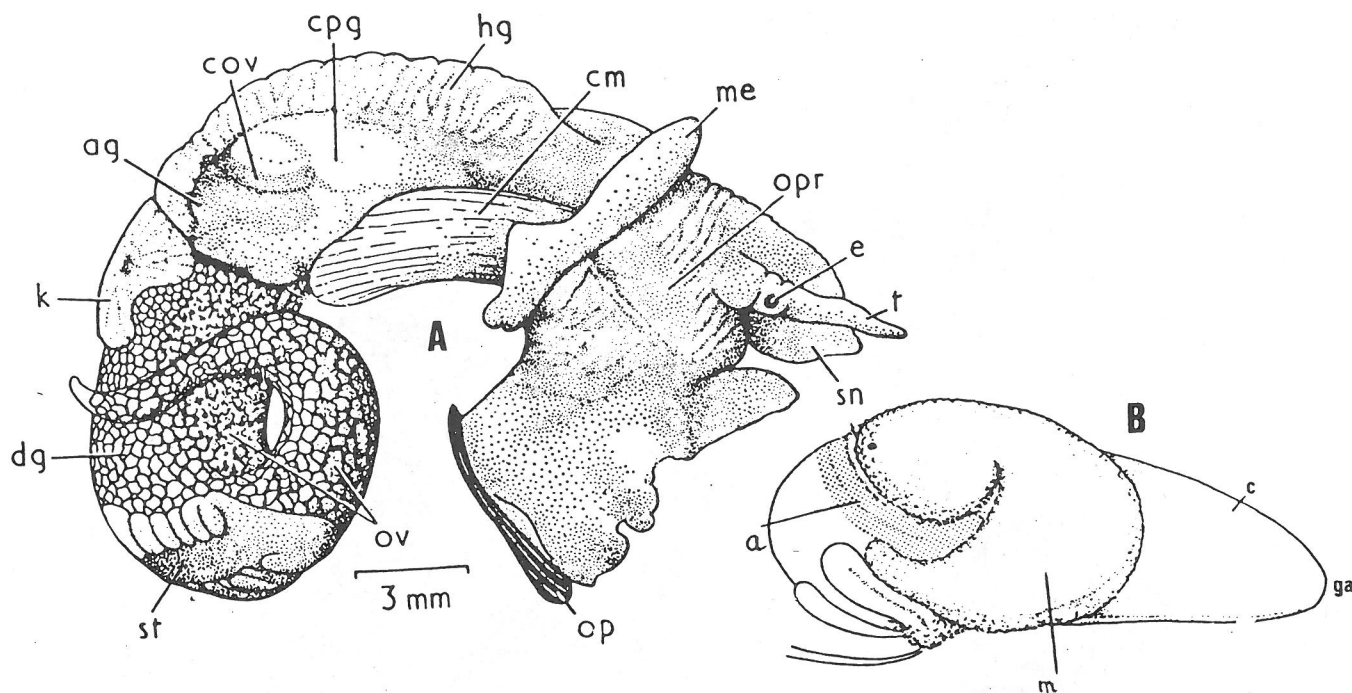


Fig. 1.3 *L. littorea* : A ♀ uit de schelp gehaald, gezien van de rechterkant. ag : albumineklier, cm : colu-
mellaire spier, cov : membraanklier, cpq : capsuleklier, dg : spijsverteringsklier, e : oog, hg : hypo-
branchiale klier, k : nier, me : mantelrand, op : operculum, opr : ovipositor, ov : ovarium, sn : snuit,
st : maag, t : tentakel (FG, 62). B oviduct, schematisch. a : albumineklier, c : capsuleklier, ga : geni-
taalopening, m : membraanklier (F, 80).

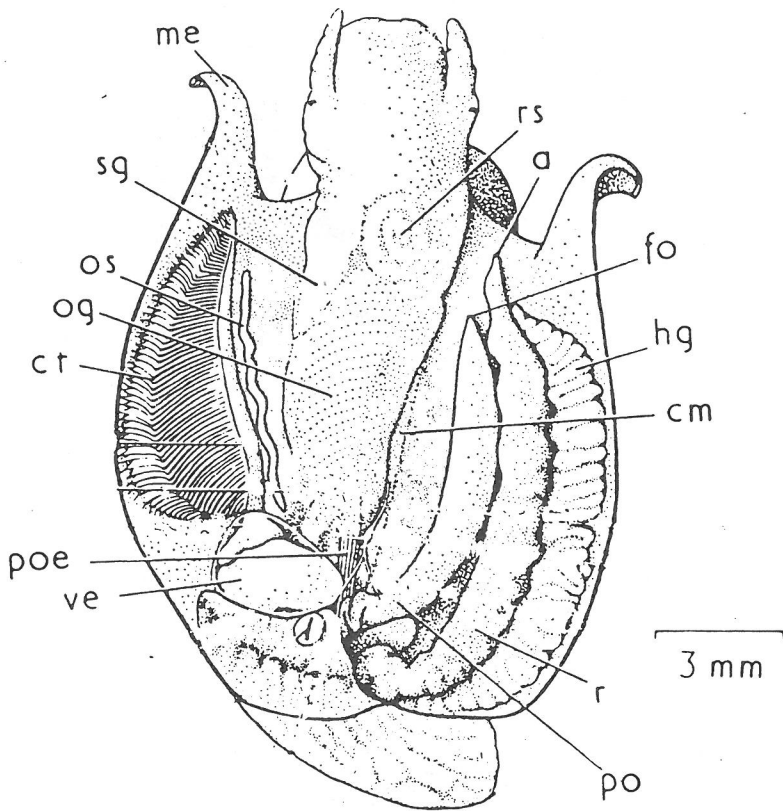


Fig. 1.4 *L. littorea* : dissectie, dorsaal zicht op de opengeplooidde mantelholte. a : anus, cm : columellaire spier, ct : ctenidium (kieuw), fo : vrouwelijke geslachtsopening, hg : hypobranchiale klier, me : mantelrand, og : oesophagusgland, os : osphradium, po : palliale oviduct, poe : achterste deel van de oesophagus, r : rectum, rs : radulazakje, sg : speekselklier, ve : ventrikel (FG, 62).

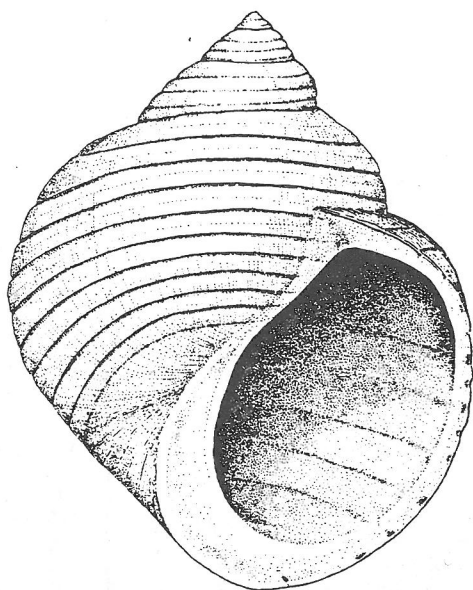


Fig. 2.1 L. nigrolineata : schelp (FG, 80)

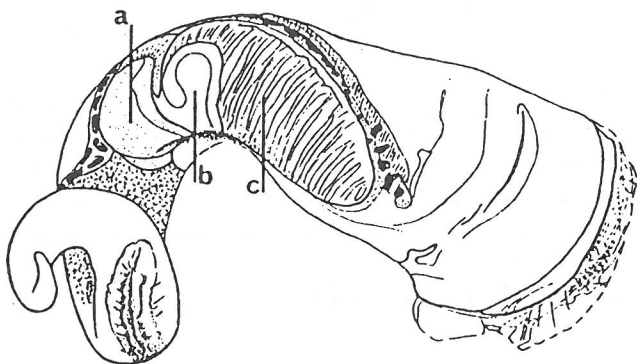


Fig. 2.2 L. nigrolineata : oviduct. a : albumineklia,
b : membraanklia, c : geleiklia (S, 75).

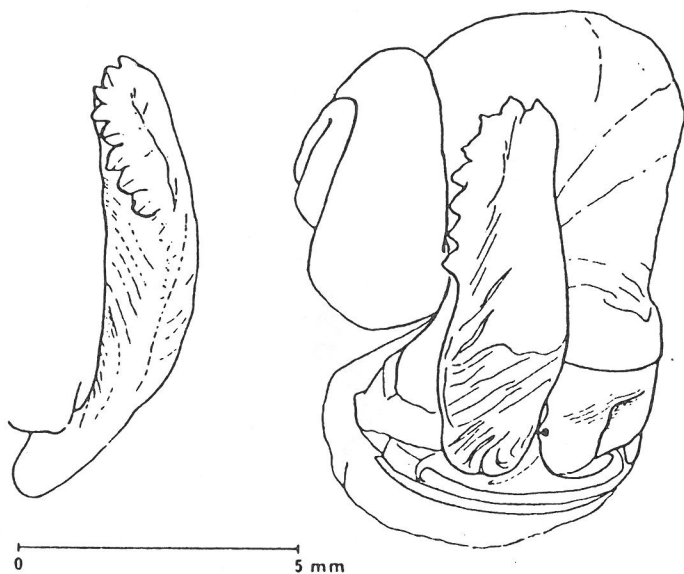
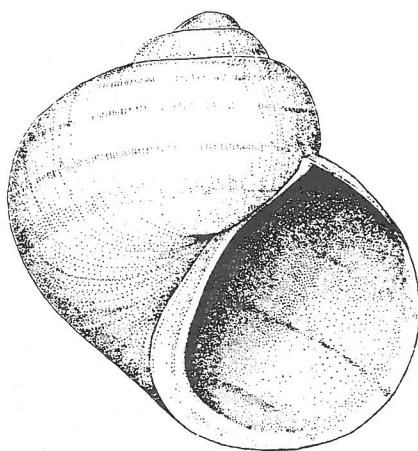


Fig. 2.3 *L. nigrolineata* : penis in vooraanzicht en in situ (S, 75).



Fig. 3.1 *L. neglecta* : ontogenetisch kleurverschil (H, 84).



0.5 mm

Fig. 3.2 L. neglecta : schelp (FG, 80)

1 mm

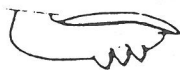


Fig. 3.3 L. neglecta : penis (H75b).

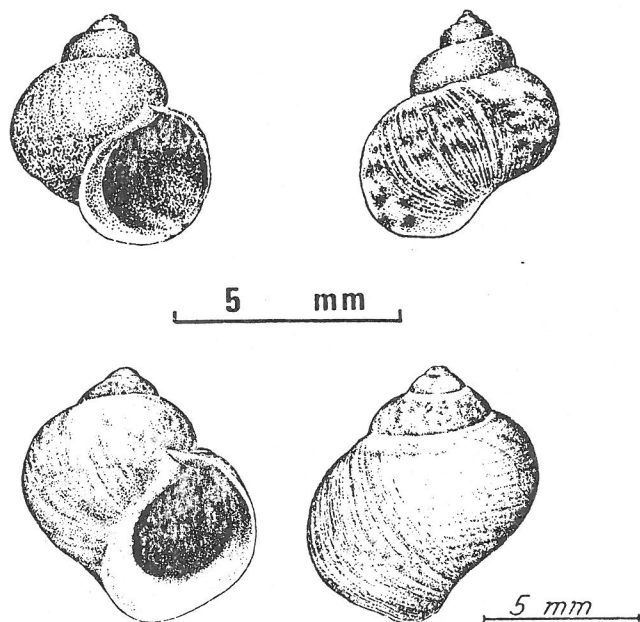


Fig. 4.1 *L. saxatilis* : schelp (FG, 80).

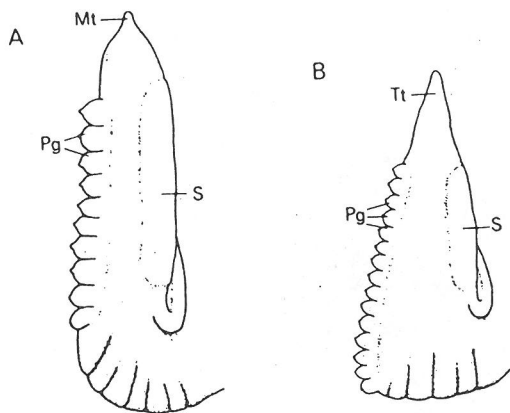


Fig. 5.1 *L. saxatilis* (A) en *L. arcana* (B) : typische penis. Mt : "mucronate tip", Pg : penisklieren, S : zwelorgaan, Tt : "tapering tip" (H, 80).

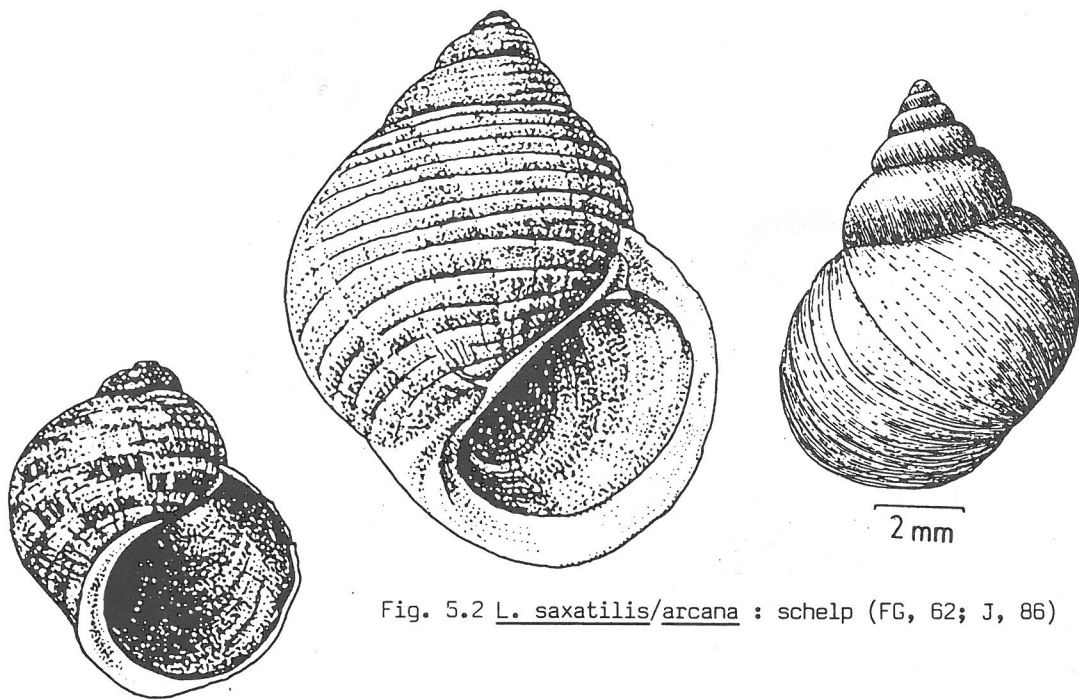


Fig. 5.2 L. saxatilis/arcana : schelp (FG, 62; J, 86)

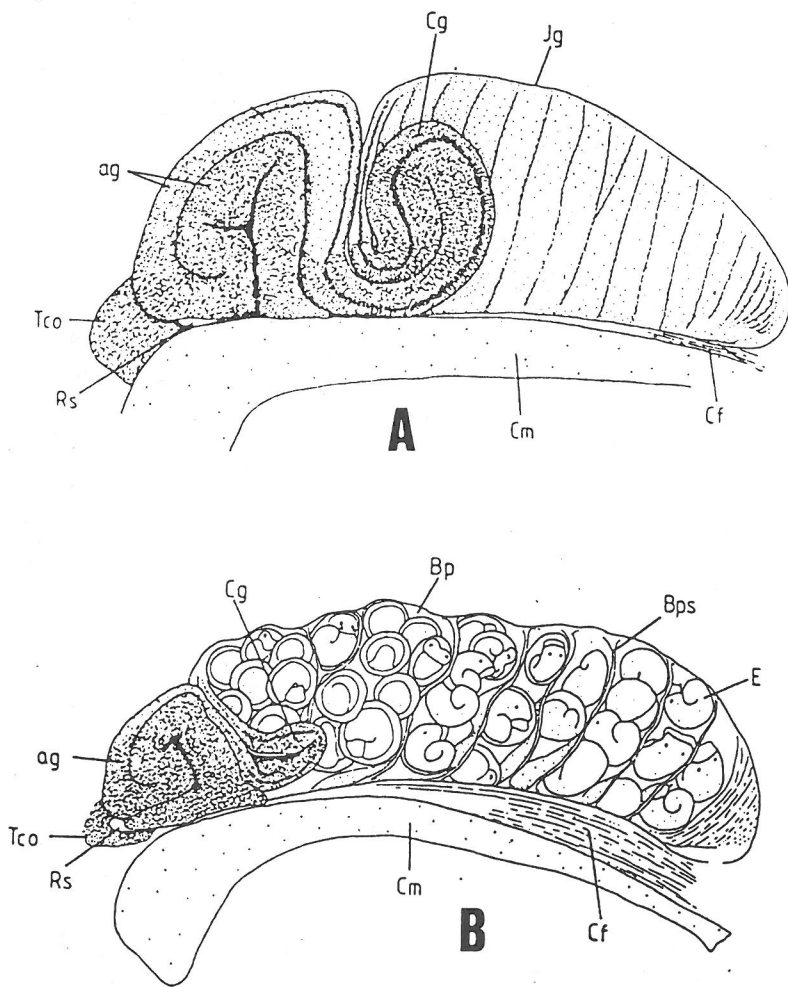


Fig. 5.3 *L. arcana* (A) en *L. saxatilis* (B) : oviduct. ag : albumineklier, Bp : broedzak, Bps : broedzaksepta, Cf : gecilieerd veld (determinatiekenmerk), Cg : membraanklier, Cm : columellaire spier, E : embryo, Jg : geleiklier, RS : receptaculum seminis, Tco : tubulair gewonden oviduct (H, 80).

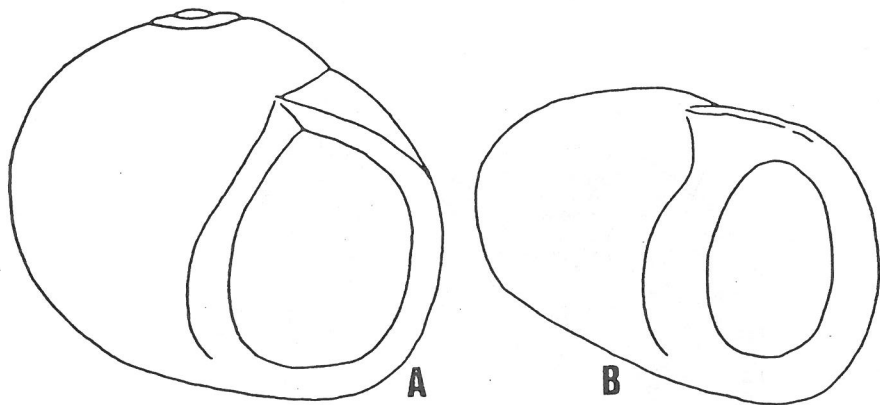


Fig. 6.1 L. obtusata (A) en L. mariaae (B) : schelp (GF, 77)

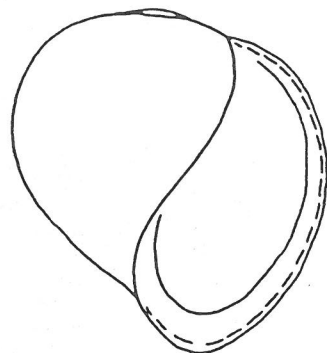


Fig. 6.2 L. obtusata, juv. :
schelp (GF, 77).

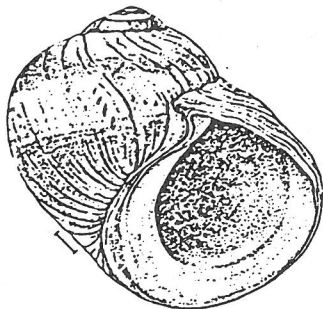


Fig. 7 L. palliata : schelp (HW, 76).

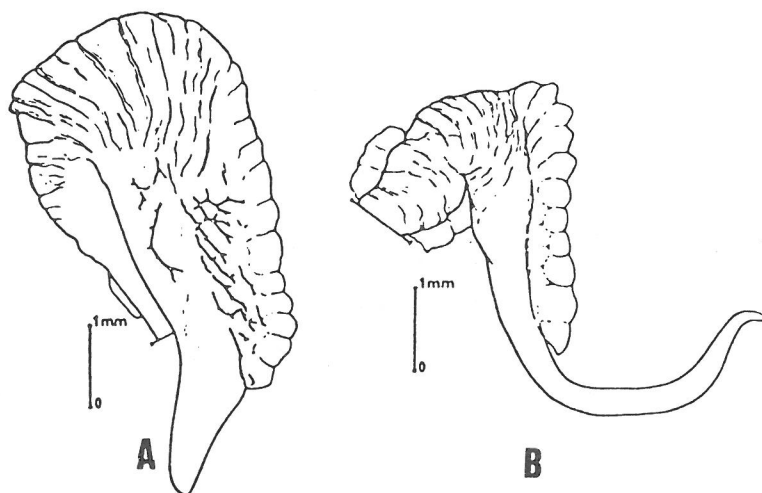


Fig. 6.3 *L. obtusata* (A) en *L. mariae* (B) : penis (SR, 66)

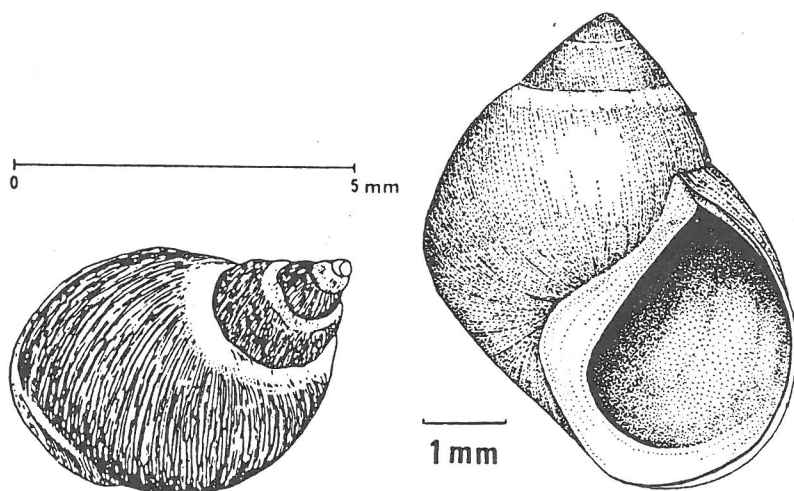


Fig. 8 *L. neritoides* : schelp (S, 74; FG, 80)

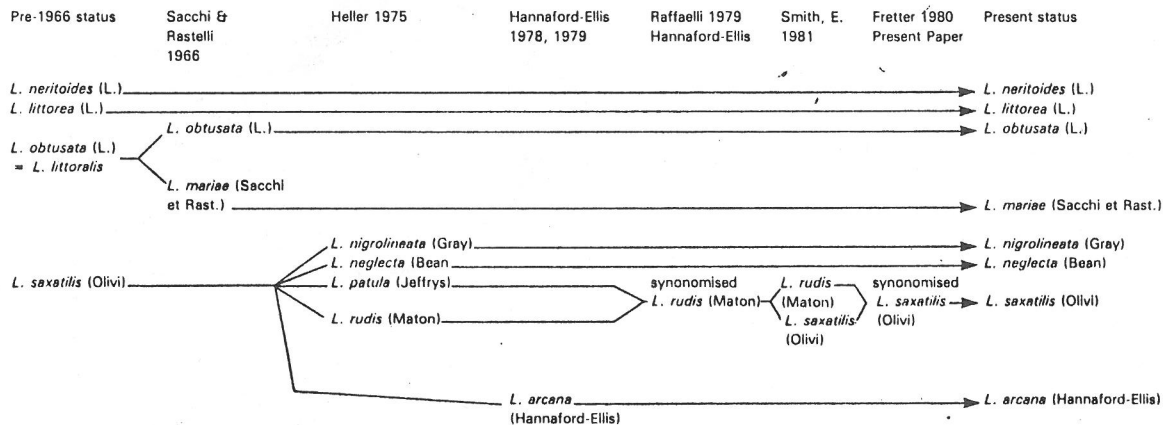


Fig. 9 : overzicht van de (recente) wijzigingen in de nomenclatuur van het genus Littorina in Europa (R, 82).