

SEMPER ALIQUID NOVI EX AFRICA

AFSCHEIDSCOLLEGE

21607

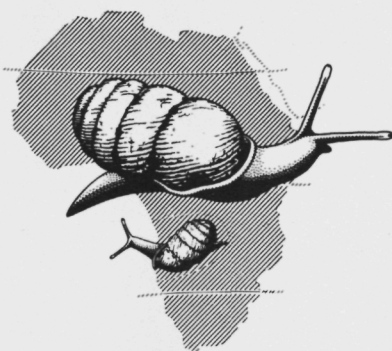


Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

Dr. A.C. van Bruggen



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute



VLIZ (vzw)
VLAAMS INSTITUUT VOOR DE ZEE
FLANDERS MARINE INSTITUTE
Oostende - Belgium

21607

SEMPER ALIQUID NOVI EX AFRICA

AFSCHEIDSCOLLEGE

Dr. A.C. van Bruggen

Universitair Hoofddocent
Systematische Dierkunde
Instituut voor Evolutionaire en Ecologische Wetenschappen
Rijksuniversiteit Leiden

29 september 1994

Leiden, oktober 1994

SEMPER ALIQUID NOVI EX AFRICA

'Semper aliquid novi ex Africa' - bijna iedereen kent deze befaamde uitspraak van Plinius Secundus, de grote Romeinse natuurvorser uit de eerste eeuw na Christus (jaar 77). Dat zou dan zo veel betekenen als 'uit Afrika valt steeds weer iets nieuws te melden'. Het is o.a. in enigszins gewijzigde vorm de lijfspreuk van het museum in Kaapstad geworden ('Semper aliquid novi Africa affert'). Ik heb echter de moeite genomen een en ander na te trekken (gelukkig is er nog een afdeling Klassieke Talen binnen onze universiteit!) en het blijkt nu dat de uitspraak, die correct luidt "semper aliquid novi Africam adferre"⁽¹⁾, ontleend is aan Aristoteles, voor Plinius al weer bijna drie eeuwen terug en dat de desbetreffende volledige zin vertaald kan worden als 'Dit is inderdaad de oorsprong van het in Griekenland veel gehoorde gezegde dat Afrika altijd wat nieuws oplevert.' Waar slaat dit nu op? Als men het voorgaande bij Plinius goed bestudeert, blijkt dat het om een lichtelijk pornografische paragraaf gaat. De gewraakte passage treft men aan in een beschouwing over het sexleven van de mannelijke leeuw, die, althans volgens de zegslieden van Plinius, laten we zeggen, weinig kieskeurig optreedt. Aan de oevers van de weinige rivieren in Afrika was het destijds blijkbaar zo'n gedrang dat het gedrag van de mannetjesleeuwen leidde tot, zoals er letterlijk staat, 'vele variëteiten van hybriden'. De direct daarop volgende zin luidt dan dus 'Dit is inderdaad de oorsprong van het in Griekenland veel gehoorde gezegde dat Afrika altijd wat nieuws oplevert.' Vervolgens gaat Plinius verder met boeiende details van wat een mannetjesleeuw doet als hij een vrouwtjesluipaard te pakken neemt e.d. meer. In deze context is dit niet relevant. Dit alles heeft echter wel twee interessante consequenties; enerzijds is het duidelijk dat de uitspraak van Plinius uit zijn verband is gerukt en zodoende een eigen leven is gaan leiden (niets nieuws onder de zon dus), anderzijds blijkt Plinius een evolutiebioloog letterlijk avant la lettre te zijn door te veronderstellen dat nieuwe soorten via een proces van hybridisatie kunnen ontstaan.

Voor de Grieken en Romeinen was Afrika, hier beperkt tot Afrika bezuiden de Sahara, de Afrotropische Regio, een ver en geheimzinnig land, waarmee men sporadische contacten onderhield, enerzijds via Egypte, anderzijds via incidentele scheepvaart om de West. Zonder twijfel stammen de eerste berichten over gorilla's en/of chimpanzees (soorten pas als afzonderlijk herkend in de tweede helft van de vorige eeuw) van zeevaarders uit de Klassieke Oudheid die bij toeval of per intentie in West-Afrika terecht kwamen. Ook voor ons westerlingen is Afrika lang een geheimzinnig en vooral vergeten continent gebleven. Het dun bevolkte Afrika immers, diende aanvankelijk slechts als tussenstation naar het rijke Oosten, de beroemde specerij-eilanden. Als laatste van de tropische continenten is Afrika door het Westen 'ontdekt' en gekoloniseerd⁽²⁾; dat is maar heel geleidelijk gebeurd vanaf de kusten het binnenland in en heeft geleid tot laat bekend worden van flora en fauna van dit voor velen zo charismatische continent. Lang werden de witte plekken op de kaart van Afrika uit pure onkunde opgevuld met afbeeldingen van olifanten. Reeds Jonathan Swift (1667-1745) heeft dat al lang geleden heel mooi onder woorden gebracht:

"So geographers in Afric maps,
With savage pictures fill the gaps;
And o'er unhabitable downs
Place elephants in place of towns."⁽³⁾

Ontdekkingen op kleine schaal zijn nog steeds aan de orde van de dag. Het in het westen bekend worden van de grote dieren kwam echt pas laat op gang. Ik moge herinneren aan de eerste wetenschappelijke beschrijving van de dwergchimpansee van Zaïre (1929, het jaar van mijn geboorte), de oostelijke laaglandgorilla (1914) en de berggorilla (1923), twee van de drie ondersoorten van de gorilla dus, de bergnyala van Ethiopië (1910, een grote antilooop), de okapi van Zaïre (1901, de bosgiraffe), en een wijd in Centraal-Afrika verspreide vorm als het reuzenzwijn (1904). Dit zijn tamelijk grote dieren, de dwergchimpansee weegt tot 45 kg, de gorilla's tot 200 kg, de andere drie genoemde diersoorten, allen hoefdieren, tussen 100 en 300 kg⁽⁴⁾. Momenteel is alle aandacht gericht op Zuidoost-Azië, waar in een uithoek van Noord-Vietnam een recentelijk ontdekt centrum van endemisme zich in de vorm van enige opvallende zoogdieren aan het publiek presenteert⁽⁵⁾. Wat men zich niet realiseert, is dat iets dergelijks zich bij voortduring in Afrika voordoet. In de laatste paar jaar zijn bijvoorbeeld voortdurend nieuwe ondersoorten van apen in Midden-Afrika ontdekt en in 1988 zelfs een heel opvallende nieuwe soort aap in Gabon, *Cercopithecus solatus*, zonder dat daar echte ruchtbaarheid aan gegeven is⁽⁶⁾ - wellicht een kwestie van 'public relations'? Eerder dit jaar is zelfs nog een nieuwe soort en geslacht van vogels opgedoken, *Xenoperdix udzungwensis*, een uiterst zeldzame gebeurtenis⁽⁷⁾. Recentelijk is bovendien het vermoeden ontstaan dat er twee soorten wrattenzwijnen⁽⁸⁾ en wellicht zelfs een derde chimpansee zouden zijn⁽⁹⁾. Vooral dat laatste is in de context van de nauwe, ja bijna benauwende en soms misschien wel onbehaaglijke, verwantschap met onszelf, van groot wetenschappelijk belang. Eigenlijk moeten we hier dan van een vierde chimpansee spreken, wijzelve zijn immers de derde. Afrika staat echter helaas al geruime tijd negatief in de publiciteit - hongersnood, stammen/burgeroorlogen, grootscheepse stroperij, beangstigende bevolkingsgroei, inflatie en misoogst, gebrek aan enige vorm van vooruitgang, economisch of anderszins, enz.⁽¹⁰⁾.

Vanouds heeft het destijds zo dun bevolkte Afrika een magische aantrekkingskracht op de bioloog uitgeoefend, het beloofde land van het grote wild, van de eindeloze steppen en het eeuwige oerwoud en, naar later bleek, de wieg der mensheid. Ook ik heb me niet kunnen en willen onttrekken aan die zuigkracht en ik heb het geluk gehad deel uit te kunnen maken van het veelzijdige wetenschappelijk onderzoek op het gebied van de taxonomie en biogeografie van de dierenwereld van de Afrotropische Regio, dat deel van het continent ten zuiden van de Saharawoestijn.

Staat U mij toe hier iets over te vertellen. Destijds in Zuid-Afrika ben ik begonnen mij bezig te houden met de landslakken, een heel karakteristieke groep van weekdieren die door een aantal factoren als relatief grote ouderdom en geringe dispersiepotentie een ideale basis voor taxonomisch/biogeografische studies vormt. Bovendien zijn landmollusken een belangrijke schakel in de omzetting van organisch materiaal op de bodem. De vraagstellingen van de biogeografie kunnen samengevat worden als (a) Wat komt waar voor? en (b) Hoe zou een dergelijk patroon tot stand gekomen zijn?

Ter gelegenheid van het verschijnen van het honderdste deel van het in België gepubliceerde internationaal tijdschrift *Revue de Zoologie Africaine* in 1986 heb ik getracht een analyse van de landslakkenfauna van Afrika bezuiden de Sahara te maken⁽¹¹⁾. Dat is dus een beantwoording van de eerste vraag op het niveau van een (sub)continent. Conservatieve getallen geven totaal 34 families, waarvan 9 of 26%

endemisch, met totaal ca. 190 genera, waarvan 80 % endemisch. Een schatting van het soortental op 6000 ligt wellicht te hoog. Endemisme op specifiek niveau is in geheel Afrika eigenlijk de regel (men kent slechts zeer weinig multicinentaal verspreide slakken), op genusniveau is dat blijkbaar ook hoog. Van de conclusies stip ik er drie aan; het gaat om naaktslakken, carnivoren en reuzenslakken.

In eerste instantie blijkt Afrika de grootste specifieke diversiteit van naaktslakken te huisvesten. Naaktslakken identificeert men normaliter niet met een continent bekend om zijn droge steppen en woestijnen. Naaktslakken, of correcter naakte slakken, zijn slakken die geen schelp hebben of een schelp die zodanig gereduceerd is dat deze uitwendig niet of nauwelijks zichtbaar is⁽¹²⁾. De selectiedrukken die geleid hebben tot de ontwikkeling van naaktslakken zijn constante vochtigheid en gebrek aan calciumbronnen. Dat impliceert dat naaktslakken per se niet onderling verwant behoeven te zijn; het type 'naaktslak' is een adaptatie aan een bepaalde leefwijze en is een aantal malen ontstaan in verschillende evolutielijnen binnen de longslakken, dus vanuit verschillende uitgangsposities. Afrika omvat minimaal 135 soorten naaktslakken in vier verschillende, niet-verwante radiaties, waarvan bovendien nog twee endemisch. Twee van de vier families met naaktslakken in Afrika bestaan uitsluitend uit naaktslakken. Een ander continent telt wellicht evenveel soorten naaktslakken, nl. Zuid-Amerika - deze echter vertegenwoordigen slechts één enkele, niet-endemische radiatie, nl. van de vrijwel circumtropische naaktslakkenfamilie Veronicellidae. Waarom vindt men zoveel naaktslakken in Afrika en Zuid-Amerika en niet in het andere zuidelijke continent Australië⁽¹³⁾, terwijl alle drie onderworpen zijn geweest aan een regime van expansie en restrictie van het woudmilieu (hier kom ik nog op terug), in de meeste gevallen toch essentieel voor de ontwikkeling van naakte slakken. Daarvoor zouden twee verklaringen geponeerd kunnen worden, nl. (1) het feit dat Australië altijd al zoveel meer ariede (zelfs in de werkelijk natte perioden) is geweest dan de beide andere zuidelijke continenten, en (2) dat de basisgroepen waaruit naaktslakken zouden kunnen ontstaan, daar niet in die mate aanwezig waren als in Afrika en Zuid-Amerika.

Een tweede opvallende zaak in Afrika is, dat het lijkt alsof de carnivoren onder de landslakken oververtegenwoordigd zijn. Deze vleeseters behoren tot drie families, waaronder één van naaktslakken, en variëren in grootte van minder dan 2 mm tot ongeveer 82 mm - een scala dus van micro- en minipredatoren. Hieronder bevindt zich de grootst bekende roofslak ter wereld - ik kom hier ook nog op terug.

Als derde punt noem ik de aanwezigheid van reuzenslakken, de grootste landslakken ter wereld. Het gaat hier om de endemische familie van de agaatslakken, de Achatinidae. Afrika immers, is het land van de superlatieven, het huisvest niet alleen het grootste land(zoog)dier (de Afrikaanse olifant), de grootste primate (de gorilla), het grootste zwijn (het reuzenzwijn) en de grootste vogel (de struisvogel), maar ook de grootste landslak, *Achatina reticulata* met een schelpenlengte van maximaal 21 cm en het grootste roofdier onder de slakken, *Natalina cafra* met een maximale schelpdoorsnede van 82 mm. Elders in de wereld komen ook wel hier en daar reuzenslakken voor, doch nimmer van een dergelijke grootte en nooit in zulk een opvallende diversiteit. Overigens, een van deze reuzenslakken is door toedoen van de mens sterk verspreid geraakt in Zuid-Azië en op talrijke eilanden in de Stille Oceaan en is berucht geworden door de in plantages aangerichte schade. Pogingen tot biologische bestrijding door inzetten van niet-Afrikaanse roofslakken hebben tot

dramatische gevolgen voor de buitengewoon boeiende endemische landslakken-fauna geleid⁽¹⁴⁾. Waarom is juist Afrika het hoofdkwartier van reuzenslakken? Elders vindt men ook wel reuzenslakken o.a. in Zuid-Amerika, maar niet in die mate en niet in die orde van grootte. Het waarom is hier ook in het duister gebleven . . .

Onder de talrijke roofslakken in Afrika domineert één familie, (d.w.z. één van de families met een opvallend groot soortental), nl. die der Streptaxidae⁽¹⁵⁾. Die familie is interessant om een veelheid van redenen als daar zijn diversiteit en verspreiding, morfologie van de schelp, leefwijze, etc. Deze zeer soortenrijke familie bestaat nl. geheel uit roofdieren, carnivoren, micropredatoren dus. Als men aan carnivoren en predatoren denkt dan heeft men in een aflopende reeks naar grootte leeuwen, wolven, vossen, hermelijnen en wezels in gedachten. Er zijn echter ook talloze veel kleinere vormen, zelfs onder de zoogdieren - het kleinst bekende zoogdier, een dwergspitsmuis, is immers ook een predator/carnivoor! In tegenstelling tot wat men algemeen denkt, is onze wereld gevuld met micropredatoren; ik hoef maar te herinneren aan de spinachtigen en talrijke families van kevers. Carnivore landslakken zijn een tamelijk zeldzaam verschijnsel; de meerderheid van de landslakken bestaat immers uit vreedzame algen-, schimmel- of zwammen- en plantenschrapers. Vermoedelijk vormen de Streptaxidae de soortenrijkste groep onder de slakken-carnivoren. Zij voeden zich met ongepantserde ongewervelde dieren inclusief andere slakken (waaronder jonge agaatslakken) en hebben daartoe een radula (rasptong) met spitse tanden ontwikkeld. Deze familie is met talrijke soorten verspreid door vrijwel geheel de Afrotropische Regio, soorten die variëren van grootte van minder dan 2 tot 54 mm - vermoedelijk zitten vertegenwoordigers van deze familie aan de ondergrens van wat nog mogelijk is voor een slak en behoren dus tot de kleinst bekende terrestrische slakken. De familie neigt sterk tot endemisme op soortsniveau, ook buiten Afrika, want de verspreiding reikt tot ver in Zuidoost-Azië en ook in Zuid-Amerika. Slechts weinig soorten zijn bijvoorbeeld door geheel tropisch Afrika verbreid, in tegenstelling tot de talrijke taxa die beperkte tot uiterst beperkte gebieden bewonen (men denke dan aan een minimum van enige vierkante kilometers, misschien zelfs wel van enige tientallen vierkante meters). Daarnaast hebben deze microcarnivoren een fascinerend exoskelet in de vorm van vaak zeer fraai gevormde schelpjes. De uitgang van deze schelpjes waardoor de slak naar buiten komt, eigenlijk als het ware vloeit (foutief mond genoemd), is aan de randen gewapend met een samenstel van lijsten en tanden die kennelijk de toegang tot de edele delen versperren. Deze mondbewapening blijkt specifiek, of zoals men tegenwoordig foutief zegt 'soortspecifiek',

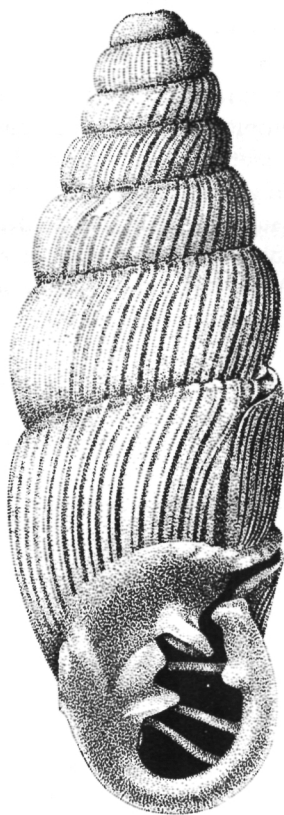


Fig. 1. Schelp van *Ptychotrema (Excisa) boangolense* van Fernando Poo, hoogte 6,2 mm (H. Heijn del., naar Van Bruggen, 1971).

te zijn, is kennelijk onderworpen aan bepaalde regels en vertoont weinig individuele variatie (fig. 1, 6). Ik heb veel aan deze familie gewerkt, maar de vraag blijft: Waarom zoveel roofofslakken in Afrika? Het zoeken naar een oorzaak van dit verschijnsel heeft nog tot niets geleid . . .

De dierenwereld van Afrika is in haar diversiteit en verspreiding in grote trekken gevormd door twee gebeurtenissen, een op macroniveau en lang geleden, de ander relatief meer op microniveau en naar verhouding veel recenter van aard. Wat nu Afrika is, heeft eens deel uitgemaakt van het zuidelijke supercontinent Gondwanaland wat bestond uit Zuid-Amerika, Afrika, India plus wat ongeregelde stukken land ten oosten daarvan, Australië en Antarctica; het eiland Madagascar werd later van oostelijk Afrika afgesplitst. Dat heeft zich allemaal afgespeeld over een lange tijd. De leer van de plaattectoniek stelt dat tegen het einde van het Perm, zo'n 225 miljoen jaar geleden, alle continenten samengepakt waren in één geheel wat men Pangaea noemt. In het late Trias, omstreeks 180 miljoen jaar geleden, dreef Pangaea uiteen in een noordelijk supercontinent Laurazië en een zuidelijk supercontinent Gondwanaland. Tegen het einde van het Krijt, circa 65 miljoen jaar geleden, dreven Zuid-Amerika, Afrika, India, Australië en Antarctica min of meer los van elkaar, waarbij vooral Antarctica uitblonk door een andere richting, nl. ruwweg zuid-oostwaarts. Afrika botste vervolgens op Europa en India op Azië. Vandaag de dag is Australië nog bezig tegen Azië op te duwen.

Continentverschuiving is geenszins tot stilstand gekomen als een verschijnsel uit een voorbijgaande tijd; een ieder zal zich de recente aardbevingen in Californië herinneren, voorbeelden van de bewegingen van de grote schollen. Wat zullen de gevolgen op de lange termijn voor Afrika zijn? Het continent zal vermoedelijk wel eens kunnen scheuren langs de naden van de Rift Valley, in de steeds breder wordende reet zal de Indische Oceaan doordringen, de meren zullen leeglopen en het oostelijk deel van het continent zal loskomen en noordoostwaarts schuiven. De rijke fauna's van de drie grote meren Malawi, Tanganyika en Victoria zullen totaal verloren gaan. De kans op interessante evolutionaire ontwikkelingen op het dan gevormde Oostafrikaanse eiland voor wat betreft het ontstaan van nieuwe olifanten-, neushoorn-, giraffen- en leeuwensoorten is nihil, omdat die tegen die tijd al lang totaal uitgeroeid zullen zijn. Alleen op het gebied van de kleinere terrestrische invertebraten zijn er wellicht hier en daar nog mogelijkheden . . . Ik stel U gerust; zoals U allen daar zit, zult U geen last hebben van de gevolgen van continentverschuiving; wat echter veel treuriger is, de jongeren onder U zullen wel het einde van olifanten en neushoorns meemaken.

Welke invloed heeft continentverschuiving op de huidige verspreiding van de landslakken van Afrika gehad? Het traceren van verspreidingspatronen op familie-niveau heeft geleid tot het onderkennen van zg. Gondwanafamilies, d.w.z. oude groepen van landslakken waarvan de verspreiding de Mesozoïsche constellatie van de continenten reflecteert - wat overigens niet altijd direct evident is⁽¹⁶⁾. In deze context onderscheidt men mono-, bi- en tricontinentale typen van verspreiding. Ik heb aan kunnen tonen dat de beperkt verspreide Rhytididae een bicontinentaal beeld vertonen (fig. 2); recentelijk is ook het voorkomen van de familie op Madagascar bekend geworden⁽¹⁷⁾. Diversiteit op soortsniveau is het grootst in Australië en Nieuw-Zeeland. De veel verder verbreide familie Charopidae vertoont een tricontinentaal beeld (fig. 3).

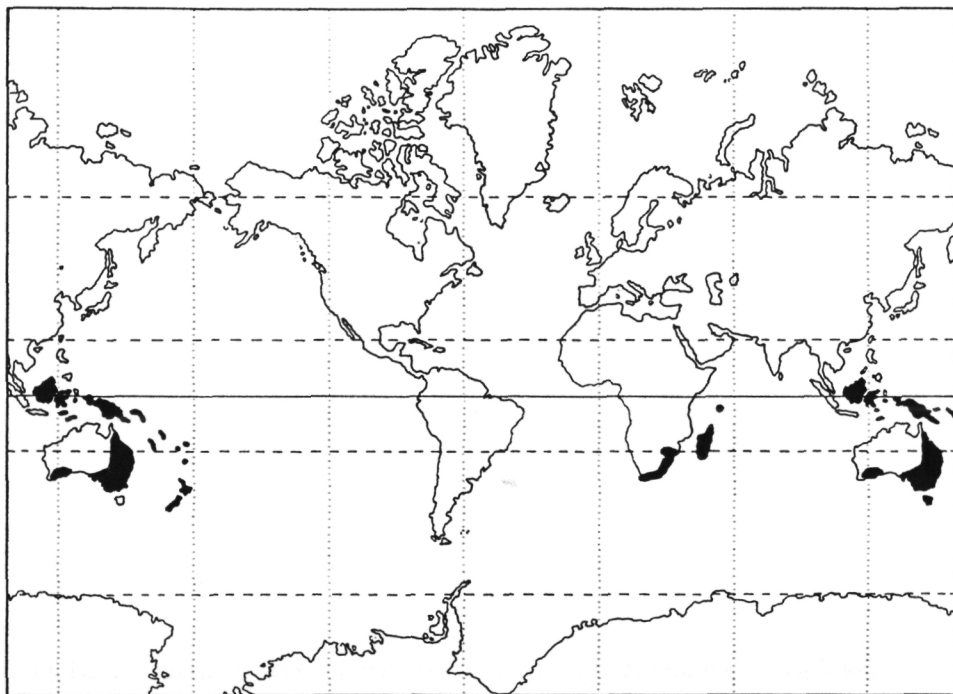


Fig. 2. Verspreiding van de landslakkenfamilie Rhytididae (Paryphantidae); de westgrens in Zuidoost-Azië ligt waarschijnlijk ergens in Indo-China (gewijzigd naar Van Bruggen, 1980; aanvankelijk was Madagascar niet ingevuld, nieuwe gegevens ontleend aan Emberton, 1990).

Ik wil nog wijzen op een eigenaardigheid van Afrika in de context van de verspreiding van de Gondwanalandslakken wereldwijd. Op de kaarten zult U zien dat in het algemeen de verbreiding van deze oude families zich als regel benoorden de evenaar en in bepaalde gevallen nog veel verder noordwaarts uitstrekt. In Afrika, daarentegen, zijn deze archaïsche families duidelijk beperkt tot het zuiden, de meeste ten zuiden van de Zambezirivier, de grote meerderheid zelfs ten zuiden van de Limpopo, de klassieke scheidslijn tussen Zuid- en Centraal-Afrika. Waarom is dat op de andere zuidelijke continenten zo verschillend? Ik denk dat een en ander samenhangt met, c.q. af te leiden is van, de geschiedenis van het Afrikaanse continent. In de loop van het uiteenvallen van Gondwanaland is Afrika als geheel geïsoleerd eiland noordoostwaarts gedreven. Zou de botsing van Afrika met, en de vasthechting aan, Eurazië (de oostelijke rest van Laurazië, het oude supercontinent in het noorden), die eerstgenoemd gebied open stelde voor de in Eurazië ontstane nieuwe, opvallend gediversifiëerde en sterk apomorfe oftewel geavanceerde groepen van landslakken, zou die invasie geleid kunnen hebben tot het terugdringen of vervangen of ten minste frustreren van een noordwaartse dispersie van die oude Gondwana-elementen in Afrika? Men diene hier immers te bedenken dat zowel Zuid-Amerika als Australië zich heel lang als eiland gemanifesteerd hebben, naar verhouding ontzaglijk veel langer dan Afrika. Echte verbindingen tussen Zuid- en Noord-Amerika en van Australië met westelijker gebieden zijn relatief recent, wat dus de grotere systematische diversiteit en de veel noordelijker verspreiding van

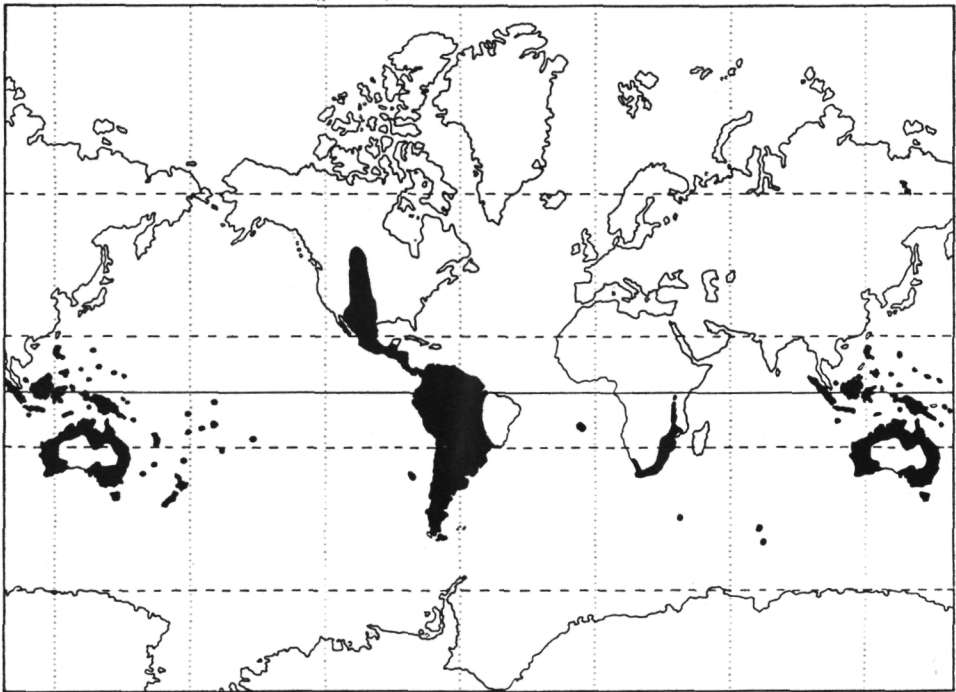


Fig. 3. Verspreiding van de landslakkenfamilie Charopidae; de verbreiding noordwaarts in Noord-Amerika zou een gevolg van dispersie kunnen zijn (naar Van Bruggen, 1980).

deze Gondwanafamilies zou kunnen verklaren. Bovendien is hier in het geval van de Charopidae duidelijk sprake van dispersie noordwaarts in Noord-Amerika als verschijnsel complementair aan de vicariantie.

Wat is er op microniveau in Afrika gebeurd? Het continent zoals wij het nu kennen is onderworpen geweest aan talloze veranderingen, niet in het minst op het gebied van gebergtevorming. Wat echter wellicht de grootste invloed op dieren- en plantenwereld uitgeoefend heeft, zijn de gevolgen van de ijstijden op het noordelijk halfrond. In Afrika manifesteerde zich dit in klimaatschommelingen van koel en vochtig naar warm en droog⁽¹⁸⁾. Dat had weer gevolgen voor de vegetatie; de basisvegetatietypen in Afrika vertonen in grote trekken een duidelijke driedeling, enerzijds het tropisch regenwoud en/of derivaten daarvan, dus in het algemeen het woud, anderzijds de savannen, die weer zonder scherpe grens overgaan in veel drogere typen van steppen, halfwoestijnen en woestijnen (fig. 4). Soms echter kunnen die grenzen scherp en abrupt zijn. Men kan zich voorstellen dat met toenemende regenval de woudzone zich uitbreidde en dat in het tegenovergestelde geval de savannen grotere oppervlakken in beslag konden nemen. Als gevolg van een en ander ontstonden overal mozaiektopatronen naast de grote blokken van min of meer uniforme vegetatie. U kunt zich dat best voorstellen, een woudgebied kan gefragmenteerd raken en in het uiterste geval zelfs uitsluitend uit refugia, resten dus, bestaan - dat moet natuurlijk zijn invloed uitgeoefend hebben op de bosfauna/flora van die gebieden. Fragmentatie (tegenwoordig vrijwel gedekt door het begrip

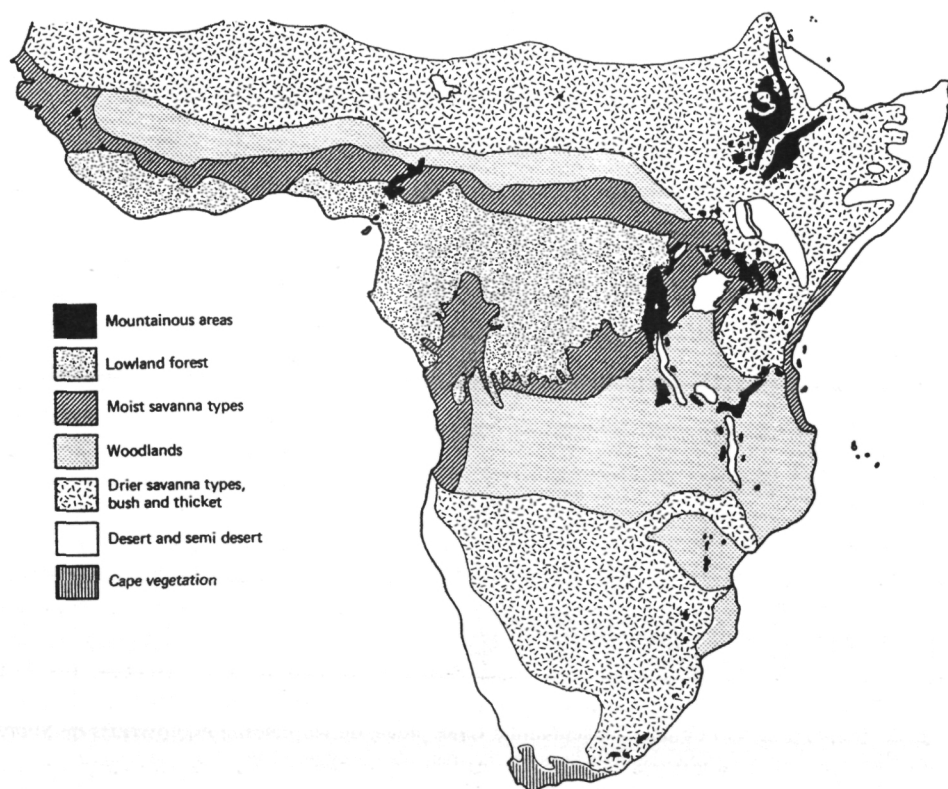


Fig. 4. Vegetatie van Afrika (naar Kingdon, 1990: 19). De zeven hier aangegeven vegetatietypen kunnen in grote trekken tot vier samengevat worden, nl. (1) mountainous areas, lowland forest en moist savanna types (= bos s.l.), (2) drier savanna types, bush and thicket (= savanne), (3) desert and semi desert (= woestijn), en (4) Cape vegetation (= Kaapse regio, een sterk afwijkend type van vegetatie).

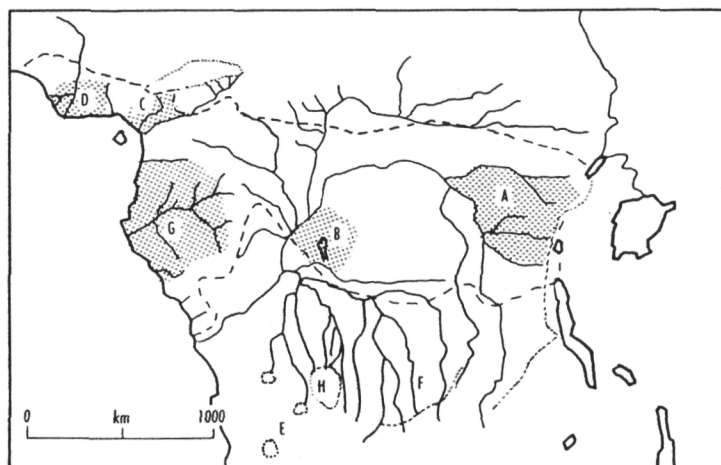


Fig. 5. Refugia droge periode; het genoemde refugium met okapi, watercivetkat en congo-pauw is hier aangeduid met een A (naar Sayer, Harcourt & Collins, red., 1992: 22, fig. 2.7, zie noot 18).

vicariantie) heeft uiteraard een geweldige evolutionaire betekenis gehad en is waarschijnlijk verantwoordelijk voor de soortenrijkdom van de huidige woudzone, die zich nu, althans in Midden-Afrika, aan ons als een min of meer aaneengesloten blok manifesteert. In West-Afrika ligt de zaak nog veel gecompliceerder. Een voorbeeld van opvallende vertebraten kan dit illustreren. De okapi, watercivetkat en Congopauw blijken in hun verspreiding beperkt te zijn tot noordoost Zaïre, terwijl bijvoorbeeld de voedselplanten van de okapi een veel groter oppervlak bezetten. Hebben deze drie uitzonderlijke dieren eens een enkel woudrefugium in het noordoosten als laatste verblijfplaats in een droge periode gehad en zijn zij nog niet toegekomen aan verdere verspreiding toen de boscilanden weer met elkaar verbonden werden^(18, 19) (fig. 5)? Dat zij nog niet uitwaaiëden naar de rest van het bos na de opheffing van de isolatie in een vochtiger periode, kan liggen aan het feit dat zo iets wellicht nog relatief recent gebeurd is. Overigens dient men zich te realiseren dat Afrika momenteel een nieuwe periode van uitdroging ondergaat met alle oecologisch/evolutionaire gevolgen van dien. Analoge gevallen onder de landslakken, zeer terughoudende verspreiders immers, zijn al ten dele ontmaskerd; hier ligt nog een fascinerend terrein van onderzoek. De details van het voorkomen van de soorten van de Achatinidae, de al eerder genoemde reuzenslakken, bosbewoners par excellence en zeker van origine, zal goeddeels te verklaren zijn vanuit de theorie van de refugia. De urgentie van dergelijk onderzoek is evident, want ook in Afrika valt ruisend het regenwoud gelijk het spreekwoordelijke graan.

Mijn onderzoek in deze heeft de laatste paar jaar aan diepgang kunnen winnen door mijn aanstelling als honorair wetenschappelijk medewerker aan het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen te Brussel. Ik heb daar het wetenschappelijk beheer van dat deel van de nalatenschap van de befaamde malacoloog Adam (overleden in 1988) op mij genomen, dat betrekking heeft op zijn onderzoek van de landmollusken van tropisch Afrika. Als gevolg hiervan zullen de nog ongepubliceerde en onvoltooide vruchten van zijn arbeid ter algemene beschikking komen. Ik ben de directie van het instituut in Brussel buitengewoon erkentelijk voor de mogelijkheid tot uitdiepen van mijn onderzoek direct gelieerd aan het verantwoord beheren van de erfenis van Adam.

De laatste jaren heeft het onderzoek zich toegespitst op Malawi, het vroegere Nyassaland, wat ten dele een bewuste keuze en ten dele een gelukkige samenloop van omstandigheden is geweest. Malawi ligt in zuidoostelijk Centraal-Afrika, in het gebied waar Mozambique, Zambia en Tanzania aan elkaar grenzen. Het land is om meer dan één reden een buitengewoon interessant gebied. In de praktijk blijkt dat door de geografische situatie de malacofauna elementen bevat met verwantschappen in zuidelijk, oostelijk en westelijk-centraal Afrika. Het land bevat wat door de bijbehorende fauna als geïsoleerde uitlopers van het grote West- of Centraalafrikaanse woudcomplex beschouwd dient te worden, terwijl ook elementen normaliter endemisch in zuidelijk Afrika en eveneens Oostafrikaanse savannetaxa voorkomen. Malawi heeft een sterk geaccidenteerd topografie en is nog voor een niet onbelangrijk deel bedekt met verscheidene, vnl. montane, typen van bos, waarvan de dierenwereld patronen van de in het verleden verschoven grenzen van bos en savanne reflecteert; bovendien zijn er sporen van zeer recente ontwikkelingen. Het is bijvoorbeeld bekend dat de zuidelijke punt van het aspect-bepalende Malawimeer pas binnen de laatste tweehonderd jaar ontstaan is en dat de ontwikkeling van de daar endemische

vertegenwoordigers van de vissenfamilie der Cichlidae een voorbeeld van razendsnelle punctuated equilibria zou kunnen zijn ⁽²⁰⁾. Deze wijziging in land-waterverdeling heeft uiteraard ook haar effect op de terrestrische fauna niet gemist. Door de inspanningen van mijn collega Hazel Meredith met haar medewerkers in de jaren 1975-1988 is een grote hoeveelheid landslakkenmateriaal van vindplaatsen verspreid over geheel Malawi bijeengebracht. Bovendien hebben wij in de laatste zes jaar zelf nog drie maal uitgebreid veldwerk ter plaatse kunnen verrichten, wat alles tot gevolg heeft dat Malawi, althans op het gebied van de landmollusken, het best onderzochte gebied in Centraal-Afrika is. Uiteraard is al dit materiaal in het museum ondergebracht. Veel daarvan is al geëvalueerd en gepubliceerd ⁽²¹⁾, 15 % van de malacofauna van Malawi is na 1970 beschreven, vnl. vanuit Leiden, een percentage dat met voortgezet onderzoek alleen nog maar kan toenemen. Hier is duidelijk nog een aantal jaren werk weggelegd.

Ook in Malawi is de eerder genoemde familie van roofslakjes, de Strep-taxidae, dominant wat betreft het niveau van de soortendiversiteit ⁽²²⁾. Het is hier de plaats nog even terug te komen op de verspreiding van deze groep. In Afrika geven zij het reguliere beeld van afnemende diversiteit op verscheidene niveaus zuidwaarts, eigenlijk een algemeen kenmerk van de fauna's van zowel Zuid-Amerika als Afrika - naarmate men via de subtropische regionen gematigde regionen bereikt, komt men steeds minder tropische elementen tegen. Dat zijn typisch continentale patronen; in Afrika is dat in zoverre gecompliceerd dat hier de tropen zich in een steeds vernauwende strook zuidoostwaarts uitstrekken. Het centrum van zuidelijk Afrika immers, bestaat uit een plateau, dat door de hoogte slechts een subtropisch klimaat kent ⁽²³⁾. In een continentale situatie is ogenschijnlijk geen sprake van duidelijke caesuren in een terrestrisch biogeografische context. Echter, een nadere beschouwing leert dat er talrijke mechanismen zijn als bijv. geïsoleerde bergmassieven, ariede corridors en grote rivieren, die een evident isolerende werking hebben; hier en daar kan men zelfs van terrestrische eilandsituaties spreken. Niet voor niets draagt het recente boek van Kingdon over de evolutie van de zeldzame dieren en planten van Afrika als titel "Island Africa" ⁽²⁴⁾. Speciatie in het enorme basin van de Congorivier is op talrijke niveaus sterk beïnvloed juist door de aanwezigheid van die enorme rivier - iets wat o.a. zijn sporen nagelaten heeft bij groepen van Primaten ⁽²⁵⁾ (genera *Colobus* en *Cercopithecus*). Ook bij landslakken is dat soms duidelijk aantoonbaar. Echte eilandenrijken zijn door de verbrokkeling van de terrestrische milieus bijzonder boeiend voor de biogeograaf. Genoemde familie Streptaxidae bereikt haar oostgrens in Zuidoost-Azië, waar de speciatie hier en daar tot opvallende radiaties geleid heeft, bijvoorbeeld op de Filippijnen ⁽²⁶⁾. Elders, o.a. op het eiland Celebes, reflecteert de verspreiding en verwantschap van deze roofslakjes vermoedelijk ook de bewogen historie van dit en andere eilanden ontstaan door botsing gevolgd door vasthechting van brokken van tectonische platen. Ik heb de oostgrens van de familie onderzocht, wat geresulteerd heeft in een paar zeer interessante bevindingen ⁽²⁷⁾. Ik heb nog een plank vol materiaal van de Filippijnen om de laatste eindjes hiervan aan elkaar te knopen; ook hier ligt dus nog een arbeidsterrein dat ik vooralsnog niet van plan ben op te geven.

Ik heb U slechts een paar voorbeelden gegeven van de problematiek van de verspreiding van de landmollusken in continentaal Afrika. Veel van mijn onderzoek heeft nieuwe problemen opgeroepen; ik heb U slechts gewezen op één naar aanlei-

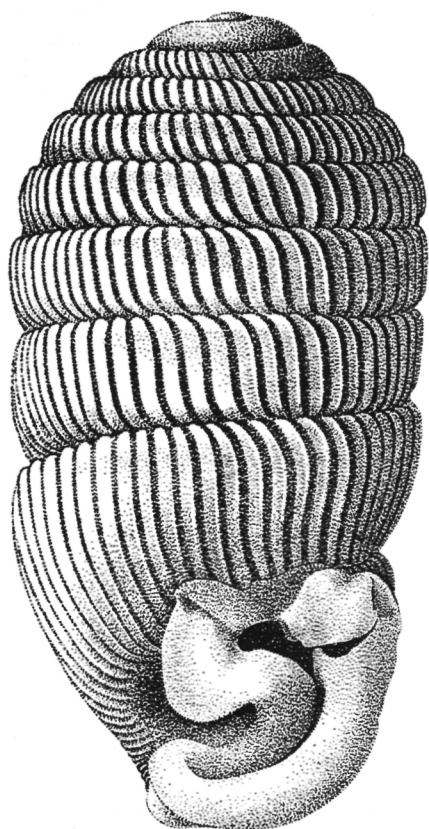


Fig. 6. Schelp van *Gulella incurvidens* van Oost-Transvaal, hoogte 3,7 mm (H. Heijn del., naar Van Bruggen, 1972).

wij, mijn mede-auteur Verdcourt en ik, doopten het geslacht *Dendrotrichia*, de boomhaarslak dus. Een andere uitzonderlijke vondst wil ik U eveneens niet onthouden, nl. die van een soort van de boven genoemde familie Streptaxidae waarbij de gehele columella van de schelp naar rechts ingebogen bleek te zijn, *Gulella incurvidens*, endemisch in een beperkt bosgebied in de oostelijke Transvaal⁽³⁰⁾ (fig. 6). En dan spreek ik nog niet eens van een slak in Malawi met een kroon op het hoofd⁽³¹⁾, enz. - de tijd reikt niet om al dergelijke merkwaardigheden op te sommen. Ik moge volstaan met er op te wijzen dat de systematiek een wetenschap van voortdurende kleine en grote ontdekkingen is. Elke bescheiden bijdrage, zelfs de ontdekking en evaluatie van één enkele nieuwe soort, voegt weer een steentje aan het mozaïek toe, een mozaïek waarvan het patroon langzaam zichtbaar begint te worden. Plinius, of liever de door hem aangehaalde Aristoteles, had wel degelijk gelijk toen hij stelde dat Afrika altijd wat nieuws oplevert. Men kan negentien eeuwen later slechts hopen dat de sterke bevolkingsgroei en de daarmee gepaard gaande milieuvernietiging een dergelijke uitspraak niet te snel tot een anachronisme zullen maken.

ding van de verbreiding van Gondwanafamilies in Afrika. Een andere vraag blijft: vormen de Streptaxidae ook een echte Gondwanafamilie? Voor het beantwoorden van deze vragen is in principe het materiaal in het Leidse museum beschikbaar.

Het boeiendste veldwerk dat wij, mijn vrouw en ik, hebben kunnen doen was in Zimbabwe, maar drie excursies in het Kruger Nationale Park in Zuid-Afrika in de jaren zestig en zeventig blijven het meest prominent in de herinnering. Dit zeer uitgestrekte reservaat ligt in een aantal verschillende vegetatie- en klimaatszones en de uitkomsten waren alleszins interessant en verrassend⁽²⁸⁾. Drie excursies in Malawi waren evenzeer een uitdaging in meer dan één opzicht; ook hier waren de resultaten buitengewoon boeiend. Ik geef twee voorbeelden van opvallende ontdekkingen. De merkwaardigste vondst die wij ooit hebben gedaan was die van een in oostelijk Zimbabwe en aangrenzend gebied van Mozambique in regenwoud voorkomend slakje met behaard huisje⁽²⁹⁾ - nu zult U, ik bedoel eigenlijk de deskundigen, zeggen 'behaarde slakken zijn toch aan de orde van de dag', toegegeven, maar de samengestelde = vertakte haren op het schelpje van deze soort bleken uniek in de slakkenwereld -

Ik heb me mijn gehele professionele leven tussen systematici bewogen; het beoefenen van de taxonomie *sensu lato* is een geweldige wetenschappelijke uitdaging, bepaald niet alleen vanwege de overweldigende diversiteit op soortsniveau. Ik heb in de loop der jaren een grote bewondering voor mijn collega's gekregen. De schattingen van het aantal soorten levende wezens belopen momenteel 10 tot 30 miljoen; de verschijningsvormen van de individuele soorten vervelvoudigen dit getal nog eens. Een taxonoom die met een onbekend organisme geconfronteerd wordt, weet echter onveranderlijk raad. Recentelijk is nog een waarschijnlijk geheel nieuw fylum (hoofdafdeling) van het dierenrijk ontdekt, dat voorlopig als *Silicoarthropoda* betiteld wordt⁽³²⁾. Door een Duitse onderzoekster is een monster diatomeeën, geschraapt van enige rotsen in een riviertje in Borneo, op de gebruikelijke wijze bewerkt, d.w.z. gekookt in geconcentreerd zwavelzuur, welk procédé elke vorm van organisch weefsel oplost. Tussen de diatomeeënskeletten werd een geleed exoskelet van 0,12 mm lengte aangetroffen. Dat tamelijk ingewikkeld gebouwd omhulsel lijkt wat op dat van een arthropode (geleedpotig dier); de chemische bewerking impliceert dat dit skelet van kiezelzuur is, een stof die in het dierenrijk slechts bij de sponzen verbreid is en zeker niet bij de Arthropoda. Het is zonneklaar dat dit dier hierdoor niet tot de Arthropoda kan behoren. Ik laat de details voor wat ze zijn, het geheel dient slechts als voorbeeld voor wat ik wilde zeggen naar aanleiding van de expertise van de taxonomen in het algemeen. In de laatste decaden heeft onze tak van wetenschap een geweldige vooruitgang doorgemaakt, enerzijds door een strakker methodologie binnen het nieuwe denken (mede door de inzet van computers), anderzijds door de ontwikkeling van technieken die het mogelijk maken gegevens op moleculair niveau te verkrijgen. Dergelijke uitkomsten hebben een wezenlijke bijdrage geleverd en zullen dat in toenemende mate gaan doen, vooral nu de mogelijkheid bestaat ook gegevens te extraheren uit oud museum-materiaal. Dergelijk materiaal, immers, zal nooit zijn betekenis verliezen.

Ik wil mijn verhaal besluiten met wat persoonlijke details. Mijn ene grootvader heeft in Amsterdam gestudeerd, de ander in Leiden. Mijn vader is in Amsterdam begonnen (hij behaalde zijn titel echter uiteindelijk toch in Leiden), ik heb het voorrecht gehad in Leiden te studeren. Ik behoorde tot het roemruchte biologenjaar 1949, een jaar waarvan bijna 50 % als taxonoom afgestudeerd is en ook grotendeels beroepsmatig gepractiseerd heeft, in wezen allemaal collega's die hun stempel op onderdelen van ons fascinerende vak gedrukt hebben⁽³³⁾. De studie destijds was totaal anders dan die van vandaag de dag en met immense dank herinner ik mij mijn leermeesters, allemaal aan de top van hun vak - ik zal hier slechts de hoogleraren Boschma en Lam vermelden. Ik kom hier dadelijk nog op terug. Na tien jaar in het buitenland (Zuid-Afrika) gewerkt te hebben, werd ik in 1966 teruggeroepen (teruggelokt) naar de universiteit, waar ik tot 1 augustus j.l. gebleven ben. Ik heb mijn vak met liefde beoefend en ik hoop dat nog lang te kunnen voortzetten. Ik heb eveneens met hart en ziel aan het onderwijs gewerkt - ik heb alleen maar plezierige herinneringen aan college, practicum en tentamen, en ook de onderwijscommissie of hoe die dan ook tegenwoordig weer mag heten. De door een jeugdige collega zo genoemde 'regel van Van Bruggen' (die gelukkig nog niet internationaal ingang gevonden heeft en volgens hem overigens niet opgaat) is o.a. uit dat onderwijs voortgekomen⁽³⁴⁾. Sinds 1966 zijn alle Leidse studenten in de biologie mij gepasseerd; ik hoop dat zij

iets gehad hebben aan en iets meegenomen hebben van, mijn college's. Veel is er veranderd binnen de universiteit, bij het opmaken van de balans blijkt die naar de negatieve kant uit te slaan. Er zal nog veel meer veranderen, vrees ik met grote vreze, waartegenover ik mag stellen dat er altijd biologen zullen zijn en blijven. Ik heb deel gehad aan en heb veel tijd moeten steken in, bestuur en administratie; ook dat heb ik niet als onaangename plicht gevoeld, vooral het medebesturen van BION heeft mij deugd gedaan. Het bekleden van dergelijke functies is een kwestie van vertrouwen - ik hoop dat ik U niet te vaak teleurgesteld heb. Als dank voor de aangename jaren binnen de Afdeling Biologie heb ik een royaal geschenk in de vorm van meer dan 200 dagen vacantie en meer dan 50 ADV-dagen aangeboden.

Een paar laatste woorden wil ik wijden aan het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie. In Mei 1947, 47 jaar geleden dus, betrad een schuchtere gymnasiast in het kielzog van zijn vader, een hooggeplaatst ambtenaar die een bespreking met de directeur zou hebben, voor het eerst de heilige hallen van het museum. Weinig besepte ik toen dat deze destijds nog universitaire instelling voor mij zoveel zou gaan betekenen. Dat wereldberoemde instituut wekte al heel vroeg in mijn studie een uitgesproken loyaliteit, die velen in en aan de periferie van het museum zullen herkennen. Ik ben in het buitenland aan soortgelijke instituten verbonden geweest - een zo diep gewortelde loyaliteit vermochten die niet op te roepen. Waar ook ter wereld en in welk dienstverband dan ook, als er enige waardevolle specimina gevonden werden, werd altijd het mooiste bestemd voor Leiden. Voor ons is er maar één museum, ook maar één in Leiden; niet voor niets stond destijds op de vogelringen als retouradres alleen maar 'Museum Leiden, Nederland'. Vier opeenvolgende directeuren heb ik goed gekend, de eerste, de formidabele Professor Boschma, was mijn leermeester. Ik heb zijn assistent mogen zijn en aanbevelingsbrieven van hem hebben voor mij deuren geopend, mijn carrière geïnitieerd en richting gegeven. De tweede, Professor Brongersma, helaas vorige maand overleden, was mijn promotor en tijdelijk ook mijn chef; hij is er voor verantwoordelijk geweest dat ik een van de eerste wetenschappelijke hoofdmedewerkers in Nederland werd. De derde, Professor Vervoort, werd een goede vriend en de vierde, Professor Wiebes, was jaargenoot en goede vriend; ook aan deze beide directeuren heb ik veel verplichtingen. Zij allen hebben bijgedragen aan de wereldreputatie van dit instituut en hebben daarmee een last gelegd op de schouders van de volgende generatie om dit alles te behouden en uit te bouwen. Verstaat U mij goed, ikzelf ben helaas nooit verbonden geweest aan dit roemruchte instituut. Ik heb het gevoel dat ik in 1966 bij vergissing bij de toenmalige Subfaculteit Biologie aangesteld ben, ik verkeerde echt in de veronderstelling naar het museum terug te keren - ik ben er echter in geslaagd in het gebouw gehuisvest te worden en te blijven om het nooit meer te verlaten . . . Ik ben eigenlijk een perifeer persoon in het museum, een randfiguur dus, wat niet wegneemt dat ik meer van het museum weet dan menige huidige werknemer! Om terug te komen op deze vier directeuren, mijn hart vloeit over van dankbaarheid voor wat zij voor mij betekenden en nog betekenen. Ik heb mijn best gedaan en ik doe nog steeds mijn best op allerlei wijzen deze schuld terug te betalen. De nieuwste generatie ben ik zeer erkentelijk voor het feit dat zij toegezegd hebben dat ik het gebruik van mijn kamer en de faciliteiten van het museum kan behouden.

Het is mij totaal onmogelijk de zeer talrijke personen die mij in mijn loopbaan bijgestaan hebben, persoonlijk te bedanken - dat zou te ver voeren. Ik besepte en

besef nog dat wij, zeker in ons vak, sterk afhankelijk zijn van assistentie, wetenschappelijk, technisch, artistiek, administratief en anderszins; ik hoop en vertrouw dat het comité niemand in Nederland aan wien ik verplichtingen heb, vergeten heeft uit te nodigen. Toch wil ik drie uitzonderingen maken. U houde mij ten goede dat ik moeilijk woorden vinden kan om iets te zeggen over de heel bijzondere vrouw die al bijna 40 jaar naast mij staat. Mijn moeder's broer nam mij, nog voordat ik lopen kon, mee naar de al meer dan een halve eeuw niet meer bestaande Haagse Dierentuin - zo ontstond een levenslange passie. Mijn ouders hebben mij na enige aarzeling in staat gesteld biologie te studeren, iets wat mijn leven richting en diepgaande inhoud gegeven heeft; helaas kan mijn moeder door omstandigheden vandaag niet aanwezig zijn, mijn vader is al heel lang geleden overleden. Als derde, maar geenszins laatste, wil ik mijn oprechte dank betuigen aan het comité dat deze bijeenkomst georganiseerd heeft. Toen ik aan de directeur van het EEW, ons instituut voor evolutionaire en ecologische wetenschappen, te kennen gaf niet geheel onopgemerkt te willen verdwijnen, had ik niet durven verwachten dat men er zo veel werk van zou maken - ik ben zeer dankbaar voor de grote moeite die U zich gegeven heeft. Dat U allen vandaag voor mij gekomen bent, stel ik op hoge prijs en ontroert mij; het geeft een warm gevoel en ook een gevoel van voldoening - ik heb mijn best gedaan.

Noten

(1) Rackham, H., 1956. Pliny Natural History with an English translation in ten volumes 3 (libri VIII-XI) (Loeb Classical Library). Londen, etc. De hier gerefereerde passage vindt men op pp. 32 (Latijn) en 33 (Engels). De schrijver is dank verschuldigd aan de afdeling Klassieke Talen van de Rijksuniversiteit Leiden voor assistentie in deze.

(2) Zie kaartjes op pp. 18, 20, 22, 25 en 26 van Carr, A. (en de redactie van Life), 1965. De dierenwereld van Afrika (vertaling J.G. Nieuwendijk). Parool/Life Natuurserie. Amsterdam. Het merkwaardige aan deze, overigens zeer informatieve, kaartjes is dat de *bekende* gebieden hier als witte plekken gepresenteerd worden - immers, gewoonlijk duidt men *onbekende* streken als 'witte plekken' op de kaart aan.

(3) Swift beseft niet hoezeer hij gelijk had. De Afrikaanse olifant was destijds over vrijwel geheel Afrika verspreid en had zich geadapteerd aan het leven in woestijnen, half-woestijnen, savannen en vrijwel alle typen van bos. Bovendien kwamen zij voor van zeeniveau tot hoog in de bergen (tot ca. 5000 m).

(4) Haltenorth, Th., & H. Diller, 1979. Elseviers gids van de Afrikaanse zoogdieren (herzien en bewerkt door C. Smeenk). Amsterdam-Brussel.

(5) Zie o.a. Chng Soh Koon, 1994. In the "Lost World" of Vu Quang. - WWF Features 16/94: 1-5.

(6) Harrison, M.J.S., 1988. A new species of guenon (genus Cercopithecus) from Gabon. - J. Zool. London 215: 561-575.

(7) Dinesen, L., T. Lehmborg, J.O. Svendsen, L.A. Hansen & J. Fjeldsø, 1994. A new genus and species of perdicine bird (Phasianidae, Perdicini) from Tanzania; a relict form with Indo-Malayan affinities. - Ibis 136: 2-11. Deze merkwaardige vogel werd eigenlijk in een kookpot ontdekt; de kok van een Deens team van onderzoekers had i.p.v. kip gewoon een vogel in het bos gestroopt en opgediend. De etende Denen vonden de 'kippenpoten' wel erg afwijkend . . . (zie S., J.T.R., 1994. Strangest-ever discovery? - Brit. Birds 87: 346).

(8) Zie p. 591 in Skinner, J.D., & R.H.N. Smithers, 1990. The mammals of the Southern African Subregion. Pretoria. Hier wordt in de toekomst zeker op moleculair niveau aan gewerkt.

(9) Morell, V., 1994. Decoding chimp genes and lives. - Science 265: 1172-1173; Dawkins, R., 1993. Meet my cousin, the chimpanzee. - New Scientist 5.VI.1993: 36-38.

(10) Zie o.a. de volgende recente artikelen in het weekblad Elsevier: Rijckevorsel, R. van, 1994. Afrika. Getto van de wereld. - Elsevier 16.VII.1994: 28-33; Johnson, P., 1994. De kolonie was zo gek nog niet. - Elsevier 16.VII.1994: 34-36.

- (11) Bruggen, A.C. van, 1986. Aspects of the diversity of the land molluscs of the Afrotropical Region. - Rev. Zool. Afr. 100: 29-45.
- (12) Solem, A., 1974. The shell makers. Introducing mollusks. New York, etc.
- (13) Smith, B.J., 1992. Non-marine Mollusca. In: Houston, W.W.K., red., Zoological catalogue of Australia 8: i-xii, 1-405. Canberra. Volgens dit werk telt Australië slechts zeven soorten indigene naaktslakken.
- (14) Het gaat hier om de soort *Achatina fulica*, die men vooralsnog tevergeefs tracht te bestrijden door het inzetten van de Amerikaanse roofslak *Euglandina rosea* (familie Spiraxidae). In plaats van de agaatslak te decimeren, heeft deze roofslak de buitengewoon interessante endemische landslakken van een aantal eilanden in de Stille Oceaan uitgeroeid of aan de rand van uitsterven gebracht.
- (15) Bruggen, A.C. van, 1967. An introduction to the pulmonate family Streptaxidae. - J. Conch. Lond. 26: 181-188.
- (16) Bruggen, A.C. van, 1980. Gondwanaland connections in the terrestrial molluscs of Africa and Australia. - J. Malac. Soc. Austr. 4: 215-222. De relaties van fauna en flora van de zuidelijke continenten, vooral die van Afrika en Zuid-Amerika, heeft ook recentelijk herhaaldelijk aandacht gekregen, zij het dat dit vrijwel altijd op het niveau van de vertebraten is. Ik verwijs naar de volgende twee titels. George, W., & R. Lavocat, 1993. The Africa-South America interchange. Oxford, etc. (recensie in TREE 9: 347-348); Goldblatt, P., red., 1993. Biological relationships between Africa and South America. New Haven-London (recensie in TREE 9: 348-349, 1994).
- (17) Emberton, K.C., 1990. Acaavid land snails of Madagascar: subgeneric revision based on published data (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora). - Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 142: 101-117.
- (18) Zie o.a. hoofdstuk 2 in Sayer, J.A., C.S. Harcourt & N.M. Collins, red., 1992. The conservation atlas of tropical forests. Africa. Basingstoke.
- (19) Zie o.a. Hart, T.B., & J.A. Hart, 1992. Between sun and shadow. - Natural History 1992 (11): 29-34. De theorie van de refugia is vooral uitgewerkt voor vertebraten; een belangrijke titel in deze is Hamilton, A.C., 1988. Guenon evolution and forest history. In: Gautier-Hion, A., F. Bourlière, J.-P. Gautier & J. Kingdon, red., A primate radiation: evolutionary biology of the African guenons: 13-34. Cambridge, etc. Het boek van Kingdon (zie noot 23) bevat ook talrijke relevante gegevens over de gehele periode van Gondwanaland tot op heden.
- (20) Meyer, A., 1993. Phylogenetic relationships and evolutionary processes in East African cichlid fishes. - TREE 8: 279-284.
- (21) Twee samenvattende publicaties zijn Bruggen, A.C. van, & H.M. Meredith, 1984. A preliminary analysis of the land molluscs of Malawi. In: A. Solem & A.C. van Bruggen, red., World-wide snails. Biogeographical studies on non-marine Mollusca: 156-171. Leiden; Bruggen, A.C. van, 1993. Studies on the terrestrial molluscs of Malawi, an interim progress report with additions to the checklist. - Arch. Molluskenk. 122: 99-111.
- (22) In zuidelijk Afrika, d.w.z. Afrika bezuiden de Cunene en Zambezi (twee grote rivieren), komen meer dan 135 soorten Streptaxidae voor; zij maken ca. 21 % van de malacofauna uit. Slechts één andere familie telt meer dan 100 soorten. De malacofauna van zuidelijk Afrika is opgebouwd uit zes dominante families, tezamen goed voor ca. 73 % van de soorten. De overige 21 families omvatten gezamenlijk slechts ongeveer 175 soorten [gegevens ontleend aan p. 83, fig. 28 in Bruggen, A.C. van, 1969. Studies on the land molluscs of Zululand with notes on the distribution of land molluscs in Southern Africa. - Zool. Verh. Leiden 103: 1-116; zie ook p. 881, fig. 1 in Bruggen, A.C. van, 1978. Land molluscs. In: M.J.A. Werger (& A.C. van Bruggen), red., Biogeography and ecology of Southern Africa (2): 877-923. Monographiae Biologicae 31. Den Haag]. In noordelijker landen in Afrika neemt het aandeel van de Streptaxidae nog duidelijk toe (bijv. in Malawi wellicht 40 %, of misschien nog wel meer).
- (23) Zie fig. 27 in Van Bruggen, 1969 (zie noot 22). Zie ook Bruggen, A.C. van, 1969. Notes on the distribution of terrestrial molluscs in Southern Africa. - Malacologia 9: 256-258.
- (24) Kingdon, J., 1990. Island Africa. The evolution of Africa's rare animals and plants. Londen.
- (25) Colyn, M., 1991. L'importance zoogéographique du bassin du fleuve Zaïre pour la spéciation: le cas des primates simiens. - Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Sci. Zool. 264: I-IX, 1-250. De Congorivier (Zaïre) kan tot 30 km breed zijn.
- (26) Bruggen, A.C. van, 1974. Streptaxidae (Mollusca, Gastropoda Pulmonata) from Palawan, Philippine Islands. - Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. (C) 77: 272-282.

(27) Bruggen, A.C. van, 1972. On a new streptaxid (Mollusca, Gastropoda Pulmonata) from Sangihe Island, Malay Archipelago, with notes on the distribution of streptaxids in Southeast Asia. - Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. (C) 75: 391-401.

(28) Bruggen, A.C. van, 1966. The terrestrial Mollusca of the Kruger National Park: a contribution to the malacology of the Eastern Transvaal. - Ann. Natal Mus. 18: 315-399. Hierop verscheen later nog een aanvulling: Bruggen, A.C. van, 1968. Additional data on the terrestrial molluscs of the Kruger National Park. - Ann. Natal Mus. 20: 47-58.

(29) Bruggen, A.C. van, & B. Verdcourt, 1965. Trachycystis (Dendrotrichia) sylvicola, a new subgenus and species from Rhodesia (Mollusca, Gastropoda Pulmonata: Endodontidae). - Zool. Meded. Leiden 40: 219-224.

(30) Bruggen, A.C. van, 1972. On a peculiar new species of Gulella (Mollusca, Gastropoda Pulmonata: Streptaxidae) from the Transvaal. - Rev. Zool. Bot. Afr. 85:169-173.

(31) Bruggen, A.C. van, & A.J. de Winter, 1990. Carinazingis regalis nov. gen. nov. spec. from Malawi, an urocyclid snail with a frontal organ and not belonging to Gymnarion (Mollusca, Gastropoda Pulmonata: Urocyclidae). - Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. 93: 235-252.

(32) Maschwitz, U., D. Metzeltin & H. Lange-Bertalot, 1994. Ein Mikroarthropode mit Kieselpanzer? - Natur u. Mus. 124: 29-37.

(33) De zoölogen Mevr. Dr. C.L. Deeleman-Reinhold, Dr. G.F. Mees, Dr. G.L. Spoek en Dr. J.T. Wiebes, en de botanici Dr. M. Jacobs† en Dr. W. Vink. Dr. J.P.D.W. Payens promoveerde op een systematisch-botanisch onderwerp, maar gaf daarna de beoefening van het vak op.

(34) Wat Drs. P. Koomen, wellicht schertsenderwijs, de 'regel van Van Bruggen' genoemd heeft, is de veronderstelling dat bij de Chelicerata als regel de cheliceren goed ontwikkeld zijn, als de pedipalpen dat niet zijn en omgekeerd. Dit is echter slechts als een ad hoc constatering tijdens college op te vatten.

De schrijver is zijn collega Dr. C. van Achterberg (vooraanstaand taxonoom die bij de auteur in de collegebanken zat) dankbaar voor de assistentie bij het publiceren van dit afscheidscollege.



