

VI. — VERTIGO SUBSTRIATA JEFFREYS, FAUNAE NEERLANDICAE NOVA SPECIES, EEN ZOOGENAAMD GLACIAALRELIKT. (AVEC UN RÉSUMÉ EN FRANÇAIS.)

DOOR DR. A. L. J. SUNIER.

I. HET NEDERLANDSCHE MATERIAAL VAN VERTIGO SUBSTRIATA JEFFR..

Onder het vaak interessante materiaal van Nederlandsche Mollusca, dat den laatsten tijd door de Heeren W. F. van Hell en J. A. Nijkamp, studenten in de biologie te Leiden, aan 's Rijks Museum van Natuurlijke Historie werd afgestaan, trof ik in Mei van dit jaar (1925) een aantal exemplaren aan van *Vertigo substriata* Jeffreys. Voor zoover ik kan nagaan, werd van deze soort het voorkomen in Nederland nog nimmer in de litteratuur vermeld. Wel noemde Druyvesteyn (71) <sup>1)</sup> in 1922 *Vertigo substriata* Jeffr. als een soort, die misschien ook in Nederland gevonden zou kunnen worden.

Mejuffrouw W. S. S. van Benthem Jutting, assistente aan het Zoölogisch Museum der Universiteit van Amsterdam, die ik steeds bereid vond mij met haar litteratuurkennis op malacologisch gebied bij te staan, schreef mij, dat ook zij van meening is, dat *Vertigo substriata* Jeffr. inderdaad nieuw is voor de Nederlandsche fauna.

's Rijks Museum van Natuurlijke Historie bezit thans van *Vertigo substriata* Jeffr. het volgende Nederlandsche materiaal:

- a. 6 exemplaren, coll. W. F. van Hell, Meer en Bosch bij Loosduinen, 15 IV 1925;
- b. 4 exemplaren, coll. J. A. Nijkamp, Meer en Bosch bij Loosduinen, 12 V 1925;
- c. 1 exemplaar, coll. P. P. de Koning, Noordwijkerhout, 21 V 1925;
- d. 3 exemplaren, coll. J. A. Nijkamp, Meer en Bosch bij Loosduinen, 28 V 1925;
- e. 3 exemplaren, coll. A. L. J. Sunier, Meer en Bosch bij Loosduinen, 1 VI 1925;
- f. 8 exemplaren, coll. P. P. de Koning, Meer en Bosch bij Loosduinen, 13 VIII 1925;
- g. 21 exemplaren, coll. A. L. J. Sunier, Meer en Bosch bij Loosduinen, 13 VIII 1925;

1) Deze tusschen haakjes geplaatste cijfers verwijzen naar achterstaand lijstje van geraadpleegde litteratuur.

- h. 10 exemplaren, coll. P. P. de Koning, Meer en Bosch bij Loosduinen, 20 VIII 1925;  
 i. 15 exemplaren, coll. A. L. J. Sunier, Meer en Bosch bij Loosduinen, 27 IX 1925;  
 j. 5 exemplaren, coll. A. L. J. Sunier, Meer en Bosch bij Loosduinen, 10 I 1926;  
 k. 17 exemplaren, coll. A. L. J. Sunier, Meer en Bosch bij Loosduinen, 24 I 1926;  
 totaal 93 exemplaren.

De soort werd in 1833 beschreven door Jeffreys (1) als *Alaea substriata* in zijn Supplement to the „Synopsis of testaceous pneumonobranchous Mollusca of Great Britain”. Hierin vindt men echter slechts een korte Latijnsche diagnose, die bovendien een onjuistheid bevat, welke later (1862) door Jeffreys (7) zelf gecorrigeerd werd in zijn British Conchology, pagina 262, waarin hij ook den oorspronkelijk door hem voor de rechtsgewonden *Vertigo*-soorten ingevoerden geslachtsnaam *Alaea*, als „geheel overbodig en onverdedigbaar”, weder laat vervallen (pag. 265). In het Manual of Conchology wordt door Pilsbry (63) bij de bespreking van *Vertigo substriata* Jeffr. dan ook niet Jeffreys' diagnose van 1833, maar diens beschrijving van 1862 aangehaald.

In 1837 werd de soort nog eens, aan de hand van materiaal afkomstig uit Beieren, als nieuw beschreven door Held, onder den naam *Pupa curta*. De diagnose van Held (in Isis, 1837, pagina 304) wordt woordelijk en volledig aangehaald door Pfeiffer (3). Ook Kobelt (25) citeert haar, echter met weglating der door Held vermelde afmetingen. Reeds Pfeiffer (3) (1848) noemt *Pupa curta* Held synoniem met *Alaea substriata* Jeffr.. Het is mij niet bekend, of deze synonymie vastgesteld is kunnen worden door vergelijking van het materiaal van Held met typische exemplaren van *Vertigo substriata* Jeffr.. De Latijnsche diagnose van Held, al is die dan ook beknopt, maakt het m. i. echter zeer waarschijnlijk, dat hij met dezelfde soort te doen had als Jeffreys.

Met de zoo juist genoemde beschrijvingen van Jeffreys (1, 7) (1833 en 1862), Held <sup>1)</sup> (1837) en Pilsbry (63) (1919) kon ik nog vergelijken die van Pfeiffer (3) in zijn Monographia Heliceorum viventium (1848), van Küster (4) in het Systematisches Conchylienkabinet van Martini en Chemnitz (1852) van Forbes en Hanley (5) in hun History of British Mollusca and their shells (1853), van Westerlund (8, 11, 18, 26) in zijn Exposé critique (1871), in zijn Prodrômus (1878), in zijn Fauna (1887) en in zijn Synopsis (1897), van Clessin (15) in zijn Deutsche Excursions-

1) cf. Pfeiffer (3) of Kobelt (25).

Mollusken-Fauna (1884), van Kobelt (25) in de Iconographie van Ross-mässler (1899), van Geyer (40) in Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken (1909) en van Steenberg (46) in Danmarks Fauna; Landsnegle (1911). Daar van deze beschrijvingen laatstgenoemde een der beste en meest volledige is, meen ik goed te doen hier de vertaling van den Deenschen tekst van Steenberg (46) in te lasschen.

„[Denemarkens Fauna, 10. C. M. Steenberg. Weekdieren. I. Land-„slakken (pagina 162)] 4. *Vertigo (Alaea) substriata* Jeffreys (*Pupa curta* „Held). (Fig. 133 <sup>1)</sup>). Dier kort, tegen het staarteinde met een zwakke „kiel. Kleur grauwwachtig; rug donker, soms bijna zwart, zijden en voet-„zool lichter. — Schelp ovaal-eivormig <sup>2)</sup> met  $4\frac{1}{2}$ —5 nogal sterk convexe „windingen. Van deze is de laatste zeer zwak en onregelmatig gestreept, „soms bijna glad, de voorlaatste gesierd met zeer grove regelmatig ge-„stelde, op ribben gelijkende strepen, de voor-voorlaatste met iets fijnere „en dichter gestelde strepen, de bovenste  $1\frac{1}{2}$  winding glad. Laatste win-„ding bij de monding afgeplat, met krachtig ontwikkelde nekzwelling <sup>3)</sup> „en nekvore <sup>4)</sup>. Navel gesloten. Monding ongeveer ovaal, naar boven „schuin afgesneden door den mondingswand <sup>5)</sup>, met een zwakke inbochtig „aan de buitenzijde, iets voorbij het midden. Peristoom slechts zwak „teruggebogen in de bovenste, tamelijk sterk in de onderste mondings-„bocht; peristoom-uiteinden verbonden door een fijne witte lijst langs den „mondingswand. Tandbezetting zeer constant. Men vindt in den regel <sup>6)</sup> „6 witte tanden: 2 lamelvormige (V 2, 3) op den mondingswand; 2 op „den spil, de spiltand (A 2) groot en lamelvormig, de basaaltand (B) kegel-„vormig <sup>7)</sup> en zwak ontwikkeld; aan het verhemelte 2 lange lijsten „(G 3, 5). Verhemelte met een dikke, witte of vaak zwak roodachtig ge-„kleurde verhemeltezwelling, die de tanden G 3, G 5 en B verbindt en die „door de schelp heen schijnt en van buiten te zien is (onder de nek-„zwelling) als een lichte dwarsband. Ook de twee verhemelteplooiën <sup>8)</sup>

1) Pilsbry (63) heeft reeds de aandacht gevestigd op de bewonderenswaardige teekeningen van Steenberg. Nimmer zag ik betere afbeeldingen van *Vertigo*-horentjes. Figuur 8 van Steenberg (46) (pag. 13) is een reproductie op iets grooter schaal van dezelfde tekening als die, waarnaar ook zijn figuur 133 vervaardigd werd.

2) Wat Steenberg precies met de woordverbinding ovaal-eivormig (oval-aegformet) wil uitdrukken, is mij niet duidelijk. Etymologisch is deze woordverbinding een pleonasme. De schelp van *Vertigo substriata* Jeffr. is eivormig tot eivormig-cylindrisch.

3) nekzwelling = callus cervicalis transversus = Deensch: Nakkevalk; Engelsch: crest, of collar; Fransch: bourrelet extérieur; Duitsch: Nackenwulst.

4) nekvore = sulcus cervicalis transversus.

5) mondingswand = paries aperturalis.

6) cf. hieronder, pagina 117.

7) Dit is niet geheel juist; cf. hieronder, pagina 122.

8) verhemelteplooiën = plicae palatales, te voren door Steenberg lijsten (G 3, 5) genoemd = de door het verhemelte gedragen „tanden”.

„vertoonen zich van buiten af als twee lange, horizontaal verloopende, „witachtige strepen. Op deze twee plaatsen, vooral aan den buitenkant „van de onderste, vindt men uitwendig een zwakke, gootvormige inzing. De schelp is zijde-glanzend, geelachtig, minder vaak hoornkleurig <sup>1)</sup>. „Grootte en vorm zijn zeer variabel, zelfs bij individuen van een en „dezelfde localiteit (zie fig. 133). De afmetingen van de 2 afgebeelde „exemplaren bedragen 1,8 mm.  $\times$  1,1 mm. en 1,5 mm.  $\times$  1,05 mm..”

De verschillende hierboven genoemde beschrijvingen kloppen goed met elkaar en met het Nederlandsche materiaal van 's Rijks Museum van Natuurlijke Historie, alsook met eenig uit Zweden afkomstig, aan het Zoölogisch Museum te Amsterdam toebehoorend materiaal, hetwelk mij met groote bereidwilligheid ter bestudeering werd toegezonden.

Een en ander houdt verband met het feit, dat *Vertigo substriata* Jeffr. zeker een zeer constante vorm is, d. w. z. een vorm van een zoodanige genotypische zuiverheid, dat hij een goed gekarakteriseerde, duidelijk tegen haar verwanten afgegrensde soort uitmaakt, hetgeen misschien, althans voor een deel, weer samenhangt met den grooten ouderdom van de soort, die zoo goed als zeker reeds uit het Plioceen dateert. Het soms vrij sterk varieeren van kenmerken, zooals afmetingen (en daarmede vorm), kleur, graad van ontwikkeling der „tanden” en, althans tot op zekere hoogte, ook van nek- en verhemeltezwelling, zijn ongetwijfeld modificatie's, die aan invloeden van het milieu (in den ruimsten zin des woords), d. w. z. van niet-erfelijke ontwikkelingsfactoren toegeschreven moeten worden. In dit verband wil ik nog vermelden hoe Geyer (80) er onlangs (1925) op gewezen heeft, dat bij *Vertigo*-soorten een droge standplaats kleine, lichtgekleurde schelpjes met sterk ontwikkelde mondbewapening doet ontstaan, terwijl vochtigheid grooter (ruimer) en donkerder gekleurde schelpen met zwakker dentuur tot ontwikkeling doet komen.

In één opzicht bestaat er een verschil tusschen de beschrijvingen van Jeffreys (1, 7) van 1833 en 1862 (waarvan de laatste, zooals ik hierboven reeds zeide, door Pilsbry (63) in het *Manual of Conchology* werd overgenomen) en die der overige auteurs. Terwijl n.l. alle andere schrijvers aangeven, dat *Vertigo substriata* Jeffr. 6 „tanden” bezit, spreekt Jeffreys in 1833 van 5—6 en in 1862 van 4—6 tanden.

1) Reeds Jeffreys (1) (1833) beschrijft de schelp van *Vertigo substriata*, wat de kleur betreft, als fulvo-cornea, in welke uitdrukking het begrip hoorn dus ook een rol speelt. Bij vele latere auteurs vindt men overeenkomstige uitdrukkingen terug, zooals „corneo-flavida”, „yellowish horncoloured”, „gelblich hornfarben” enz. Het wil mij voorkomen, dat het begrip hoorn hierin slaat op een zekere structuurvertoonende doorzichtigheid van de schelp. Of dan ook de uitdrukking „hoornkleurig”, zonder meer, een voldoende nauwkeurige aanduiding eener kleur is, lijkt mij twijfelachtig. Op de kwestie van de kleur der schelpjes van *Vertigo substriata* Jeffr. kom ik hieronder nog terug.

Ik meen te moeten aannemen, dat deze opgaven van Jeffreys in zoverre onjuist zijn, dat de schelp van *Vertigo substriata* Jeffr., althans in volwassen toestand <sup>1)</sup> en afgezien van eventueele, onder invloed van abnormale omstandigheden tot ontwikkeling komende exceptioneele afwijkingen, steeds 6 tanden bezit. In de kleinheid van het materiaal en in het gebruik van zwakke lenzen bij het beschouwen daarvan, zullen wel de oorzaken van deze onjuistheden gezocht moeten worden. Met deze opvatting is in overeenstemming het feit, dat Forbes en Hanley (5), die ook van 6 tanden spreken, daarbij opmerken: „Of these” (sc. de 6 tanden) „. . . . . four alone are generally visible to lenses of ordinary power”. Ik bekeek de schelpjes steeds door den binoculairen microscoop en wel door de objectieven paren  $a_2$  of  $a_3$  van Zeiss. Daarbij vond ik in meer dan 100 gevallen bij volgroeide Nederlandsche en Zweedsche schelpjes steeds 6 tanden.

Wel zegt ook Clessin (15), na *Vertigo substriata* als „6-zähnig” beschreven te hebben: „Wie bei alle *Vertigo*-arten bleiben auch bei dieser „Art die einzelnen Zähnen der Mündung aus. Eine solche vier-zähnige „Form habe ich als *Pupa Shuttleworthiana* in der ersten Auflage p. 127 „f. 123 abgebildet” <sup>2)</sup>, het lijkt mij echter niet uitgesloten, dat hier een vergissing in het spel zou zijn <sup>3)</sup>. Maar zelfs indien Clessin werkelijk met een volgroeid, slechts vier tanden bezittend schelpje van *Vertigo substriata* Jeffr. te maken had, dan moet ik nog, gezien de beschrijvingen van verschillende auteurs en mijn eigen waarnemingen, concludeeren, dat dit een exceptioneele afwijking is. Het een enkele maal voorkomen van een dergelijke afwijking is natuurlijk heel iets anders dan het werkelijk van 4 tot 6 varieeren van het aantal tanden. Dat dit laatste het geval zou zijn, zou overigens alleen uit de beschrijvingen van Jeffreys (1, 7) afgeleid kunnen worden.

Voorts zal het wel onder invloed van de beschrijvingen van Jeffreys (1, 7) en misschien ook van de zoo juist geciteerde passage van Clessin (15) zijn, dat Steenberg (46), na eerst opgemerkt te hebben: „Tandbezetting zeer constant”, verder zegt: „Men vindt in den regel 6 witte tanden”. De woorden „in den regel” kunnen hier m. i. gerust vervallen.

Het Zweedsche materiaal van het Zoölogisch Museum te Amsterdam, dat ik met de Nederlandsche voorwerpen van 's Rijks Museum van Natuurlijke Historie vergelijken kon, bestaat uit de volgende exemplaren:

1) Aangaande het aantal tanden van jonge, nog niet volgroeide schelpjes, verg. hieronder, pagina 123.

2) In deze passage zijn bij Clessin (15) een aantal drukfouten blijven staan, die ik hier verbeterde.

3) De eerste druk van Clessin, met de bedoelde figuur 123, ken ik niet.

- I. 5 exemplaren; C. A. Westerlund; Blekinge;  
 II. 16 exemplaren; Hans Lohmander; Oestergötland, van de met loofbosch begroeide Oosthelling van den Omberg; 20 VIII 1919;  
 III. 20 exemplaren; Hans Lohmander; Skonen: Söderåsen bij Skärålid (rotshelling met loofbosch bedekt); 19 X 1919.

Hieronder volgt thans een lijstje van de afmetingen van het materiaal, waarover ik kon beschikken. Het eerste cijfer geeft aan de lengte van de schelp, gemeten als de afstand van twee loodrecht op de lengte-as van de schelp staande vlakken, waarvan de een de spits van de schelp en de ander het 't verst van de spits verwijderde gedeelte van het peristoom raakt. Het tweede cijfer geeft aan de grootste breedte, gemeten als de afstand van twee met elkaar en met de lengte-as van de schelp evenwijdige vlakken, waartusschen de schelp ingeklemd gedacht is en die daarbij gewoonlijk de een de laatste, de ander, aan de andere zijde, de voorlaatste winding raken. De afmetingen, bepaald door den microscop, met behulp van een object-micrometer, zijn uitgedrukt in tienden van een millimeter. De fractie's van  $\frac{1}{10}$  mm. ( $\frac{1}{4}$ ,  $\frac{1}{2}$ ,  $\frac{3}{4}$ ) zijn geschat. De letters a tot en met k en de Romeinsche cijfers I, II en III, ontleend aan beide bovenstaande lijstjes van het Nederlandsche en Zweedsche materiaal, geven daarbij aan, tot welk gedeelte van het materiaal het schelpje behoort, waarbij de opgegeven afmetingen werden geconstateerd.

Alleen van volwassen exemplaren, d. w. z. van schelpjes met volgroeide mondbewapening en peristoom zijn de afmetingen in onderstaand lijstje opgenomen. Het materiaal is daarbij gerangschikt naar de lengte, bij gelijke lengte naar de grootste breedte.

g. $21\frac{1}{2}$ — 11	k. $20\frac{1}{2}$ — $11\frac{1}{4}$	i. 20 — $11\frac{1}{2}$	k. 20 — 11
h. 21 — $11\frac{1}{2}$	f. $20\frac{1}{2}$ — 11	j. 20 — $11\frac{1}{2}$	k. $19\frac{3}{4}$ — $11\frac{1}{2}$
k. 21 — $11\frac{1}{2}$	g. $20\frac{1}{2}$ — 11	f. 20 — $11\frac{1}{4}$	h. $19\frac{3}{4}$ — 11
g. 21 — 11	g. $20\frac{1}{2}$ — 11	i. 20 — $11\frac{1}{4}$	i. $19\frac{1}{2}$ — $11\frac{1}{2}$
e. $20\frac{3}{4}$ — $11\frac{1}{2}$	g. $20\frac{1}{4}$ — $11\frac{1}{2}$	k. 20 — $11\frac{1}{4}$	k. $19\frac{1}{2}$ — $11\frac{1}{2}$
e. $20\frac{3}{4}$ — $11\frac{1}{2}$	c. $20\frac{1}{4}$ — 11	a. 20 — 11	h. $19\frac{1}{2}$ — $11\frac{1}{4}$
g. $20\frac{3}{4}$ — 11	g. $20\frac{1}{4}$ — 11	a. 20 — 11	b. $19\frac{1}{2}$ — 11
g. $20\frac{3}{4}$ — 11	a. 20 — $11\frac{1}{2}$	a. 20 — 11	b. $19\frac{1}{2}$ — 11
i. $20\frac{1}{2}$ — 12	d. 20 — $11\frac{1}{2}$	f. 20 — 11	b. $19\frac{1}{2}$ — 11
i. $20\frac{1}{2}$ — 12	f. 20 — $11\frac{1}{2}$	g. 20 — 11	b. $19\frac{1}{2}$ — 11
i. $20\frac{1}{2}$ — 12	g. 20 — $11\frac{1}{2}$	h. 20 — 11	d. $19\frac{1}{2}$ — 11
g. $20\frac{1}{2}$ — $11\frac{1}{2}$	g. 20 — $11\frac{1}{2}$	i. 20 — 11	f. $19\frac{1}{2}$ — 11
k. $20\frac{1}{2}$ — $11\frac{1}{2}$	i. 20 — $11\frac{1}{2}$	i. 20 — 11	h. $19\frac{1}{2}$ — 11
g. $20\frac{1}{2}$ — $11\frac{1}{4}$	i. 20 — $11\frac{1}{2}$	i. 20 — 11	h. $19\frac{1}{2}$ — 11

h. $19\frac{1}{2}$ — 11	f. 19 — 11	e. $18\frac{3}{4}$ — 11	III. $17\frac{1}{2}$ — 11
i. $19\frac{1}{2}$ — 11	f. 19 — 11	g. $18\frac{3}{4}$ — 11	III. $17\frac{1}{2}$ — $10\frac{1}{2}$
j. $19\frac{1}{2}$ — 11	g. 19 — 11	II. $18\frac{3}{4}$ — 11	III. $17\frac{1}{4}$ — $11\frac{1}{4}$
k. $19\frac{1}{2}$ — 11	g. 19 — 11	III. $18\frac{3}{4}$ — 11	III. $17\frac{1}{4}$ — 11
k. $19\frac{1}{2}$ — 11	g. 19 — 11	III. $18\frac{3}{4}$ — 11	II. $17\frac{1}{4}$ — $10\frac{3}{4}$
k. $19\frac{1}{2}$ — 11	g. 19 — 11	III. $18\frac{1}{2}$ — $11\frac{1}{2}$	III. 17 — $11\frac{1}{2}$
k. $19\frac{1}{2}$ — 11	i. 19 — 11	j. $18\frac{1}{2}$ — 11	III. 17 — 11
II. $19\frac{1}{2}$ — 11	j. 19 — 11	II. $18\frac{1}{2}$ — 11	III. 17 — 11
a. $19\frac{1}{4}$ — 11	j. 19 — 11	III. $18\frac{1}{4}$ — 11	III. 17 — 11
g. $19\frac{1}{4}$ — 11	k. 19 — 11	I. 18 — 11	II. 17 — $10\frac{3}{4}$
h. $19\frac{1}{4}$ — 11	k. 19 — 11	II. 18 — 11	II. 17 — $10\frac{3}{4}$
i. $19\frac{1}{4}$ — 11	k. 19 — 11	II. 18 — 11	III. 17 — $10\frac{3}{4}$
I. $19\frac{1}{4}$ — 11	I. 19 — 11	h. 18 — $10\frac{3}{4}$	II. $16\frac{3}{4}$ — $10\frac{3}{4}$
k. 19 — $11\frac{3}{4}$	I. 19 — 11	III. $17\frac{3}{4}$ — $11\frac{1}{4}$	II. $16\frac{1}{2}$ — $10\frac{3}{4}$
a. 19 — $11\frac{1}{2}$	h. 19 — $10\frac{1}{2}$	III. $17\frac{3}{4}$ — 11	III. $16\frac{1}{2}$ — $10\frac{1}{2}$
i. 19 — $11\frac{1}{2}$	f. $18\frac{3}{4}$ — $11\frac{1}{4}$	II. $17\frac{3}{4}$ — $10\frac{3}{4}$	III. $16\frac{1}{4}$ — $10\frac{1}{2}$
k. 19 — $11\frac{1}{4}$	k. $18\frac{3}{4}$ — $11\frac{1}{4}$	III. $17\frac{1}{2}$ — $11\frac{1}{4}$	II. 16 — $10\frac{3}{4}$
d. 19 — 11	I. $18\frac{3}{4}$ — $11\frac{1}{4}$	III. $17\frac{1}{2}$ — $11\frac{1}{4}$	

De in bovenstaand lijstje neergelegde gegevens kunnen wij als volgt samenvatten:

	maximum lengte	minimum lengte	maximum grootste breedte	minimum grootste breedte	gemidd. lengte en gemiddelde grootste breedte
Nederlandsch materiaal (a t/m k)	$21\frac{1}{2} \frac{\text{mm.}}{10}$	$18 \frac{\text{mm.}}{10}$	$12 \frac{\text{mm.}}{10}$	$10\frac{1}{2} \frac{\text{mm.}}{10}$	$20 - 11\frac{1}{4} \frac{\text{mm.}}{10}$
Zweedsch materiaal (I, II & III)	$19\frac{1}{2} \frac{\text{mm.}}{10}$	$16 \frac{\text{mm.}}{10}$	$11\frac{1}{2} \frac{\text{mm.}}{10}$	$10\frac{1}{2} \frac{\text{mm.}}{10}$	$17\frac{1}{2} - 11 \frac{\text{mm.}}{10}$

Wij zien dus, dat het Nederlandsche materiaal over het algemeen langer is dan het Zweedsche, maar dat de grootste breedte der Zweedsche exemplaren over het geheel slechts weinig kleiner is dan die der Nederlandsche voorwerpen.

In de litteratuur vond ik de volgende maten opgegeven voor de schelpjes van *Vertigo substriata* Jeffr.:

Jeffreys (1) (1833)	Long.	[0.06 inch =] 1,5 mm.	Diam.	[0.04 inch =] 1 mm.
Jeffreys (7) (1862)	L.	[0.065 inch =] 1,65 mm.	B.	[0.04 inch =] 1 mm.
Pfeiffer (3) (1848)	Long.	2 mm.	Diam.	$1\frac{1}{3}$ mm.
Westerlund (8) (1874)	Long.	2 mm.	Diam.	$1\frac{1}{3}$ mm.
Westerlund (11) (1878)	Long.	$1\frac{2}{3}$ — $1\frac{3}{4}$ mm.	Diam.	$1$ — $1\frac{1}{4}$ mm.
Westerlund (18) (1887)	G.	$1\frac{2}{3}$ — $1\frac{3}{4}$ mm.	:	$1$ — $1\frac{1}{4}$ mm.
Westerlund (26) (1897)	Long.	$1\frac{3}{4}$ —2 mm.	Lat.	$1\frac{1}{4}$ mm.
Clessin (15) 1884)	Länge	1,5 mm.	Durchm.	1 mm.
Kobelt (25) (1899)	Long.	2 mm.	Diam.	$1\frac{1}{3}$ mm.
Geyer (40) (1909)	H.	1,8 mm.	Br.	1,1 mm.

Van de beide door Steenberg (46) (1911) afgebeelde exemplaren bedroegen de afmetingen, zooals hierboven reeds bleek,  $1,8 \times 1,1$  en  $1,5 \times 1,05$  mm. <sup>1)</sup>

Uit al het bovenstaande cijfermateriaal blijkt in de eerste plaats, dat, zooals Steenberg (46) in zijn hierboven vertaalde beschrijving reeds opmerkte, de lengte van het schelpje van *Vertigo substriata* Jeffr. nogal varieert.

In de tweede plaats blijkt, dat onze Nederlandsche exemplaren van Meer en Bosch tot de grootste bekende vertegenwoordigers der soort behooren.

Behalve in lengte, wijken de Nederlandsche en Zweedsche voorwerpen ook in kleur van elkaar af, terwijl er ten slotte nog een gering verschil bestaat, wat betreft den graad van ontwikkeling der tanden.

Terwijl de kleur der kleinere Zweedsche exemplaren het best met het woord „beige” aangeduid kan worden, is de kleur der Nederlandsche voorwerpen die van lichte bruine oker met een koperbrouzen weerschijn.

Ten slotte zijn, over het algemeen, de tanden der Nederlandsche voorwerpen wel goed, maar toch misschien iets minder sterk ontwikkeld dan die der Zweedsche schelpjes.

Waar nu, zooals ik hierboven reeds mededeelde, Geyer (80) opgemerkt heeft, dat grootere lengte, een donkerder kleur en minder sterke ontwikkeling der tanden onder invloed eener vochtige standplaats optreden en waar inderdaad, zooals hieronder nader beschreven wordt, het milieu van onze slakjes in Meer en Bosch zeer vochtig is, mogen wij veilig aannemen, dat de verschillen tusschen het Nederlandsche en Zweedsche materiaal op rekening van invloeden van milieu, m. a. w. van niet-erfelijke

1) Küster (4) (1852) geeft nog op: Höhe  $\frac{2}{3}$ ''' , Breite  $\frac{2}{5}$ ''' . Het is mij niet duidelijk welke lengte-eenheid Küster gebruikte. Indien ik n.l. aanneem, zooals voor de hand ligt, dat Küster met Beiersche voeten van 0,2919 M. (1 Fusz = 12 Zoll = 144 Linien) werkte, dan wordt  $\frac{2}{3}$ ''' = 1,35 mm. en  $\frac{2}{5}$ ''' = 0,8 mm., hetgeen, blijkens de opgaven der overige auteurs, te klein is voor de lengte en grootste breedte van *Vertigo substriata* Jeffr.. Ook de opgave van Held (1837) (cf. Pfeiffer (3)): Long.  $\frac{3}{4}$ ''' , lat.  $\frac{1}{2}$ ''' kan ik niet met zekerheid omrekenen.



ontwikkelingsfactoren geschreven mogen worden. Bovendien bevinden zich onder het Zweedsche materiaal van den Omberg in Oestergötland exemplaren, die sterk naderen tot de Nederlandsche voorwerpen.

Vertegenwoordigers van de van *Vertigo substriata* Jeffr. beschreven var. *mitis* Boettger (12), var. *monas* Westerlund (8), var. *sextana* Gredler (9) en forma *viridana* Lindholm (42) komen onder het Nederlandsche materiaal niet voor.

De nek- en verhemeltezwelling (callus transversus cervicalis en palatalis) zijn juist beschreven door Sterki (19) en Steenberg (46). Iets minder juist lijkt mij de jongste beschrijving van Geyer (80) <sup>1)</sup>. Bij mijn materiaal van *Vertigo substriata* Jeffr. zijn nek- en verhemeltezwelling de buiten- en binnenzijde van een dwarse, bandvormige verdikking van den laatsten omgang van de schelp, even voor de mondopening. Daarop volgt naar de mondopening toe een dunnere dwarse strook, die aan de buitenzijde den vorm krijgt van een goot (nekvore of sulcus transversus cervicalis), doordat het peristoom een weinig naar buiten omgebogen is (peristoma patulum sive parum expansum). Deze ombuiging is, zooals Steenberg (46) in zijn hierboven vertaalde beschrijving opmerkt, het zwakst in de bovenste mondbocht, die door den verhemeltehoek <sup>2)</sup> van de onderste mondbocht gescheiden wordt.

Waar het peristoom voorts aan de binnenzijde min of meer witachtig is, krijgt men dikwijls den indruk van een, zij het zeer zwakke, lipvorming. Zoo zegt Westerlund dan ook van het schelpje van *Vertigo substriata* Jeffr. „dünn gelippt” (18) en elders „tenue labiatum” (11). Ook Kobelt (25) spreekt van „dünn gelippt”. Het lijkt mij evenwel zeer de vraag, of wij hier inderdaad met een grootere afzetting van schelpsubstantie en derhalve met een werkelijke lipvorming te doen hebben. Aan mijn materiaal kon ik dit niet met volkomen zekerheid uitmaken. In dit verband moge er even aan herinnerd worden, dat Sterki (19) en ook Steenberg (46) (pag. 155) meenen, dat de callus transversus palatalis het homologon is van de verdikte lip bij andere landslakken.

Waar Geyer (40) zegt: „Mundsaum gegen die stark aufgetriebene, rötlichgelbe Gaumenwulst stark eingeschnürt”, kan men wel begrijpen, dat hij met deze woorden de nekvore heeft willen aanduiden. Het komt mij echter voor, dat hij zich aldus niet zoo heel nauwkeurig uitgedrukt heeft.

De „tanden” van *Vertigo substriata* Jeffr., gelegen binnen de mondopening, dus in de keel (fauces), zou ik willen aanduiden volgens de

1) Geyer houdt de nekvore voor de buitenzijde van de verhemeltezwelling. Dit is, althans wat *Vertigo substriata* Jeffr. betreft, onjuist.

2) = „Ganevinkel”, Steenberg (46) pag. 155 en pag. 156, fig. 127.

terminologie van Pfeiffer (3), zooals die door een aantal latere auteurs werd uitgebreid (cf. Pilsbry (63)).

Op den mondingswand (paries aperturalis) vindt men twee tanden: de lamella angularis (A), het dichtst bij het insertie-punt van den margo externus van het peristoom, en de lamella parietalis (P), het dichtst bij de columella; binnen den margo internus van het peristoom vindt men eveneens twee tanden n.l. de lamella columellaris (C), het bovenst of dichtst bij den apex van de schelp en wel juist tegen het onder eind der columella gelegen, en de lamella basalis (B), het onderst of verst van den apex verwijderd; binnen den margo externus ten slotte ook nog twee tanden: de plica palatalis inferior (Pi), het onderst of verst van den apex en de plica palatalis superior (Ps), het bovenst of minst ver van den apex verwijderd. Alle tanden zijn wit.

Voor een vergelijking met de in de hierboven vertaalde beschrijving van Steenberg (46) gebruikte terminologie diene het volgende lijstje:

	Steenberg (46)
A (lamella angularis)	= V 2
P (lamella parietalis)	= V 3
C (lamella columellaris)	= A 2
B (lamella basalis)	= B
Pi (plica palatalis inferior)	= G 5
Ps (plica palatalis superior)	= G 3

Al deze tanden zijn, zooals de termen lamella en plica reeds aangeven, kortere of langere platen of kammen, waarvan de lengterichting vrijwel loodrecht staat op het vlak der mondopening van de schelp.

Wel kan B en soms ook C den indruk geven stomp kegelvormig te zijn, bij nauwkeurig toezien blijkt echter steeds, dat ook deze „tanden” platen zijn. Wanneer Steenberg (46) in zijn hierboven vertaalde beschrijving dan ook zegt: „basaaltand kegelvormig”, dan is dit niet geheel juist. A en P zijn smalle platen. Pi en Ps zijn kammen, minder smal dan A en P; de vorm dezer kammen is die van een lage frequentiekromme. P is gewoonlijk dikker dan A en ook meestal bijna twee maal zoo hoog. Zoo is ook C vaak ongeveer twee maal zoo hoog als B. Ps en Pi zijn gewoonlijk het hoogst, dan volgt C en daarna P, terwijl B en A, zooals reeds werd opgemerkt, meestal belangrijk kleiner zijn. Ps en Pi zijn ook het langst, daarop volgt P, dan C en A, terwijl B weer veel korter is. Wanneer ik de tanden rangschik naar gelang zij dichter bij de mondopening of dieper in de keel staan, dan krijg ik, van buiten naar binnen, deze volgorde: A, Ps, P, C en B, Pi. Pi en Ps beginnen binnen (of boven) de verhemelte-zwelling, Pi eindigt, gerekend van binnen (boven) af, even voorbij den binnen (boven) rand, Ps ongeveer op het midden der verhemeltezwelling.

Onder het Zweedsche materiaal van den Omberg in Oestergötland trof ik een nog niet volgroeid schelpje aan van  $16\frac{3}{4}$ — $11\frac{\text{mm.}}{10}$ , waarbij pas vier tanden tot ontwikkeling waren gekomen. Het waren Pi, Ps, P en een kleine C. De bij de volgroeide schelp minst krachtig ontwikkelde tanden A en B worden dus het laatst gevormd.

Pas wanneer de schelp geheel volgroeid is, vormt zich een callus op den paries aperturalis, waardoor de margo externus en margo internus verbonden worden, zoodat een peristoma continuum ontstaat.

Hierboven vermeldde ik reeds, dat de kleur der Nederlandsche schelpjes die is van lichte bruine oker met een koperbronzen weerschijn. Ik kan hieraan nog toevoegen, dat het periostracum satijnachtig glanzend is.

De eivormige tot eivormig-cylindrische schelp heeft ongeveer  $4\frac{1}{2}$  winding. Ter aanvulling van de beschrijving van Steenberg (46) diene nog, dat de oudste 1 à  $1\frac{1}{2}$  winding wit en glad is, daarna volgen ruim twee sterk transversaal gestreepte windingen en ten slotte één, of iets minder dan één winding, die veel zwakker gestreept is. De nekwelling en nekvore zijn weer sterker transversaal gestreept.

De schelpjes zijn dikwijls min of meer sterk verweerd. Waar het periostracum verdwenen is, zijn zij vuil-gelig wit en maken dan soms een min of meer stopverfachtigen indruk. In een verder stadium verdwijnt de buitenste kalklaag met de sculptuur. Het lijkt dan alsof deze buitenste, de sculptuur vertoonende kalklaag van de daaronder volgende laag afgeschilferd is. Deze laatste, nu blootgekomen kalklaag heeft een grauwgrijsachtig witte kleur, dezelfde kleur, die de eerste 1 à  $1\frac{1}{2}$  winding gewoonlijk vertoonen. Op nog hun periostracum bezittende gedeelten van de schelpjes treft men vaak min of meer ronde, ring- of schijfvormige ingevreten plekken aan.

Bij oudere, min of meer sterk verweerde schelpjes en bij schelpjes, die na den dood van het dier verzameld zijn, is voorts vaak het peristoom tot aan de nekvore afgesleten.

## II. KAN VERTIGO SUBSTRIATA JEFFR. EEN GLACIAALRELIKT GENOEMD WORDEN?

### 1. Tegenwoordige opvattingen van het begrip glaciaalrelikt.

*Vertigo substriata* Jeffr. wordt door een aantal schrijvers een glaciaalrelikt genoemd. Ik trachtte na te gaan, op welke feiten deze qualificatie gebaseerd is, kwam daarbij echter niet tot een bevredigend resultaat.

In de eerste plaats wijken de verschillende auteurs vaak belangrijk van elkaar af, wat betreft hun opvatting van het begrip glaciaalrelikt.

Even moge hier in herinnering gebracht worden, hoe het woord „relikt” wel gebruikt wordt, wanneer men te doen heeft met systematisch geïsoleerd staande vormen, die de overlevenden blijken te zijn van een in vroegere geologische perioden door een veel grooter aantal, thans uitgestorven soorten vertegenwoordigd type. Om, blijvende bij de Mollusca, een enkel voorbeeld te noemen: men kan, in dezen systematischen, of, als men wil, phylogenetischen zin, de enkele weinige, thans nog levende *Nautilus*-soorten relikten noemen van de in vroegere geologische perioden zoo vormenrijke groep der Cephalopoda Tetrabanchiata, waartoe, behalve de talrijke geslachten en soorten der Nautiloidea, mogelijk ook het geheele leger der Ammonitoidea behoorde.

Het begrip glaciaalrelikt slaat echter in de eerste plaats op het verspreidingsgebied van een soort, of op een bepaald gedeelte daarvan. Het woord „relikt” wordt hierbij dus in biogeographischen zin gebruikt.

Een zeer uitvoerige analyse van dit begrip vindt men bij Schröter (55) in zijn verhandeling over genetische plantengeographie in het Handwörterbuch der Naturwissenschaften <sup>1)</sup>. Zooals overigens ook reeds blijkt uit het gedeelte, waarin de alpenrozen behandeld worden, van zijn werk over het Plantenleven der Alpen (34), heeft Schröter een n. m. b. m. zeer rationeele opvatting van het begrip glaciaalrelikt, die ik als volgt meen te kunnen weergeven.

Uitgangspunt is het voorkomen van een soort in een bepaald, vaak eenigszins beperkt gebied, dat zoodanig van de overige verspreidingsgebieden van die soort geïsoleerd is, dat bezetting langs natuurlijken weg van het geïsoleerde gebied van uit deze overige verspreidingsgebieden niet mogelijk geacht wordt.

Een dergelijk gebied is nu een glaciaalreliktgebied en de soort in kwestie wordt in dit gedeelte van haar geheele verspreidingsgebied als glaciaalrelikt beschouwd, wanneer het, vooral in biologisch en palacontologisch opzicht bekend geworden feitenmateriaal er toe leidt aan te nemen, dat bedoeld gebied een rest is van een vroeger over een grooter areaal samenhangend verspreidingsgebied, dat onder, gedurende een Pleistocenen ijstijd vigeerende, van de huidige afwijkende en wel voor de soort, waarmede men te maken heeft, gunstiger omstandigheden bezet is kunnen worden. Dank zij een plaatselijk complex van gunstige omstandigheden kon dan dit restgebied tot heden toe bezet blijven, terwijl, in verband

---

<sup>1)</sup> Even wil ik hier ter plaatse wijzen op de groote overeenkomst, wat betreft de verspreidingsmogelijkheid, tusschen landslakken en zaadplanten.

met veranderingen in de conditie's van milieu na het verstrijken van den ijstijd, de soort in de omgeving van bedoeld restgebied weer verdween.

Het zal duidelijk zijn, dat, volgens deze opvatting van het begrip glaciaalrelikt, naast één of meer reliktgebieden ook een eigenlijk, normaal- of hoofd-verspreidingsgebied aanwezig kan zijn, in welk geval de soort in kwestie in een bepaald gedeelte van haar verspreidingsgebied wel, in een ander gedeelte niet als relikt beschouwd moet worden.

Een verspreidingsgebied bestaande uit een hoofd-verspreidingsgebied plus een of meer reliktgebieden, dan wel alleen uit eenige reliktgebieden, noemt men niet-continu of disjunct.

Uit het bovenstaande volgt nog, dat een „relikt” een bewijs is voor het plaats gegrepen hebben van veranderingen in de conditie's van milieu, welke conditie's, ten tijde, dat het tegenwoordige reliktgebied bezet werd, althans in sommige opzichten gunstiger waren voor de soort in kwestie dan thans. Schröter (55) zegt zelfs: „Die Reliktpflanze befindet sich also „in ökologischer Disharmonie mit ihrer Umgebung und ist im Rückgang „begriffen”.

Volgens de opvatting van Schröter, die, zij het met kleine afwijkingen hier en daar, door vele botanici en zoölogen gedeeld wordt, moet men zich dus, wat de tegenwoordige glaciaalrelikten betreft, voorstellen, dat de, in verband met de grootere nabijheid van het gletscherijs, in een ijstijd in hun tegenwoordig glaciaalreliktgebied gerealiseerde conditie's van milieu gunstiger voor hen waren, dan de thans daar heerschende uitwendige levensomstandigheden. Onder de glaciaalrelikten in den zin van Schröter c. s. zal men dus kunnen aantreffen arctische en subarctische, resp. alpiene en subalpiene vormen, die hun tegenwoordige, niet arctische of subarctische, resp. niet alpiene of subalpiene reliktgebieden bereikten, toen ook aldaar, onder den invloed van een ijstijd, arctische of subarctische levenconditie's werden aangetroffen.

Dat het hierbij niet mijn bedoeling is, om met de woorden arctische en subarctische, resp. alpiene en subalpiene vormen een scherpen grens te trekken, spreekt wel van zelf. Immers, het is zeer goed denkbaar, dat ook oorspronkelijk in iets mildere dan subarctische resp. subalpiene streken thuis behorende levensvormen door de nadering van het Pleistocene landijs voortgedrongen werden en tengevolge daarvan thans reliktgebieden bezet houden in streken, waar de levensomstandigheden tegenwoordig nog sterker van het glaciale afwijken, dan oorspronkelijk normaal voor hen was.

Wat nu betreft de in de boven aangehaalde woorden van Schröter bedoelde oecologische disharmonie met hunne omgeving, waarin de tegenwoordige glaciaalrelikten zouden verkeeren, alsook wat aangaat het hier-

voor door mij genoemde locale complex van gunstige omstandigheden, waardoor het bezet blijven van relictgebieden mogelijk werd, zoo wil ik er nog even op wijzen, dat wij hierbij in aanraking komen met uiterst ingewikkelde en voor ons nog vrijwel onoplosbare problemen. Immers, voor welke plant- of diervormen hebben wij een ook maar bij benadering volledig overzicht van de klimatogene, edaphische (resp., bij in het water levende organismen, hydrographische) en biogene conditie's van milieu, die gerealiseerd moeten zijn en van de grenzen, die bij het varieeren van deze conditie's niet overschreden mogen worden, wil een bepaald gebied voor den levensvorm in kwestie blijvend bewoonbaar zijn?

In dit verband wil ik alleen nog even in herinnering brengen het onlangs door Geyer (72) gereleveerde feit, dat klimatogene factoren als zonnearmte en regen op de meeste levensvormen en zeer zeker op landslakken niet direct inwerken, maar eerst door bemiddeling van den bodem, die daarbij als accumulator en transformator fungeert. Geyer (72) wijst er voorts nog op, hoe bij biologische beschouwingen betreffende klimatogene conditie's van milieu veelal zoo goed als uitsluitend aan de temperatuur aandacht geschonken werd, terwijl toch het klimaat niet alleen door de temperatuur, maar daarnaast ook nog door andere factoren, zooals in de eerste plaats de vochtigheid, bepaald wordt. Zelfs is gebleken, dat in vele streken de verspreiding van landslakken veel meer van de vochtigheid van de lucht dan van de temperatuur afhankelijk is. Ook hierop wees Geyer (72) in 1922. Niemand minder dan Ed. von Martens (6) schreef echter ook reeds in 1855: „Hauptsächlich ist es aber das Klima, „d. h. die Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnisse, welche die Verbreitung der Schnecken bedingen. Die ersteren sind leider noch wenig „übersichtlich bekannt geworden, . . .”

Bij de beoordeeling van klimatogene levensomstandigheden is voorts nog van veel belang het feit, dat in het eigenlijke, vaak, wat de afmetingen betreft, zeer beperkte milieu van een levensvorm als b.v. een kleine landslak, m. a. w. in de vaak nauwe ecologische nis, waarbinnen het leven van een dergelijk dier zich afspeelt, het „klimaat” geheel kan afwijken van het, op grond van meteorologische waarnemingen bekende klimaat van de landstreek, waarin het dier voorkomt. Men denke hierbij b.v. aan vochtigheid, temperatuur, luchtcirculatie en lichtverhoudingen in het milieu van een slakje, dat, zooals *Vertigo substriata* Jeffr. op de mij bekende vindplaats bezuiden den Haag, dicht bij water, op een laaggelegen, vochtigen, zandigen veenbodem, onder afgevallen bladeren en afgebroken takjes in de schaduw van elzen en eschdoorns leeft.

Dat ook negatieve conditie's van milieu, zooals het ontbreken van concurrenten of vijanden en parasieten, een belangrijke rol kunnen spe-

len bij de wording van het verspreidingsgebied van een soort, spreekt wel van zelf <sup>1)</sup>.

Waar ik hier het vraagstuk der conditie's van milieu, waaraan het voorkomen van een bepaalden levensvorm gebonden is, aangeroerd heb, wil ik ook nog even de aandacht vestigen op de wel eens over het hoofd geziene vraag, of een levensvorm, dien wij als een soort beschouwen en die ons, in fossielen staat, reeds van voor of uit de Pleistocene ijstijden bekend is, terwijl hij ook tegenwoordig nog levend en, voor zoover wij kunnen oordeelen, morphologisch onveranderd in een glaciaalreliktgebied wordt aangetroffen, werkelijk ook in physiologisch of, als men wil, biologisch opzicht geheel dezelfde is gebleven en of hij niet veeleer o. a. in een nieuw oecologisch evenwicht gekomen is, m. a. w. zich min of meer aan veranderde conditie's van milieu aangepast heeft <sup>2)</sup>.

De beantwoording dezer vraag behoeft wel is waar niet van overwegend belang te zijn, wanneer het er om gaat uit te maken, of een vorm al dan niet als glaciaalrelikt beschouwd moet worden, voor een juist inzicht in het wezen der glaciaalrelikten is zij echter wel degelijk van beteekenis.

Bij het maken van enkele, in dit verband noodzakelijke opmerkingen, wil ik vooral verwijzen naar de belangrijke, in de laatste jaren verschenen publicatie's van A. L. Hagedoorn en A. C. Hagedoorn-Vorstheuvcl La Brand (69, 77).

Het wil mij voorkomen, dat tegenwoordig wel aangenomen mag worden, dat isolatie, in den zin van beperking van het aantal individuen, dat een bepaald gebied met zijn nakomelingen kan blijven bevolken, een zeer groote rol kan spelen bij het ontstaan van soorten, of, om mij voorzigtiger uit te drukken, bij het erfelijk varieeren, m. a. w. zich wijzigen der genotypische samenstelling van populatie's, die men soorten noemt; althans wanneer men te doen heeft met vormen met groote (erfelijke <sup>3)</sup>) variabiliteit, berustende op groote genotypische onzuiverheid, zooals die

1) In dit verband zou ik nog even willen wijzen op de mogelijkheid, dat sommige, thans slechts in arctische gebieden aangetroffen vormen, geen eigenlijke voorliefde voor, doch slechts een voldoende weerstandsvermogen tegen arctische levensomstandigheden zouden bezitten, terwijl het bevolken van streken met een milder klimaat hen onmogelijk zou zijn in verband met het aldaar voorkomen van in het arctische gebied ontbrekende concurrenten, die hen misschien ook vroeger uit bedoelde streken met een milder klimaat verdreven hebben.

Men vergelijk hierbij de opvatting der botanici, die van meening zijn, dat onze Ericaceëenheide slechts op een armen bodem wordt aangetroffen, omdat zij op een rijkeren bodem niet kan concurreeren met de aldaar gevestigde plantengenootschappen.

2) Weer is het Schröter (55) (pag. 908 en 912/913), die ook deze kwestie aanroert. Zij wordt echter ook even, zij het in een ander verband, besproken door Hans Menzel (43).

3) In tegenstelling met modificatie's onder invloed van niet-erfelijke ontwikkelingsfactoren, d. w. z. van conditie's van milieu.

vaak wordt aangetroffen bij wijd verspreide, in oecologisch opzicht weinig gespecialiseerde „soorten”<sup>1)</sup>.

Kunnen van een dergelijken vorm, waarvan aanvankelijk een groote populatie een uitgebreid samenhangend gebied bewoont, enkele vertegenwoordigers zich in een beperkt relictgebied onder zich wijzigende levensomstandigheden (b.v. het terugwijken van het landijs en al wat daarmee verband houdt) staande houden, dan zullen hun nakomelingen veel kans hebben zuiver te worden voor een eigen stel genen, bij welk proces aanpassing aan de gewijzigde levensomstandigheden kan (niet moet) plaats vinden.

Men bedenke hierbij nog, dat, naar de ervaring, opgedaan bij verschillende groepen van planten en dieren, geleerd heeft, vormen, die slechts uiterst geringe, of zelfs in het geheel geen waarneembare morphologische verschillen vertoonen, toch physiologisch en daarmee ook oecologisch wel sterk van elkaar kunnen afwijken.

Het wil mij dan ook voorkomen, dat wij volstrekt niet altijd maar als vaststaand mogen aannemen, dat tegenwoordig nog levende „soorten”, waarvan ons ook, in fossielen staat, vertegenwoordigers uit de Pleistocene ijstijden bekend zijn, toenmaals aan precies dezelfde conditie's van milieu aangepast of aan dezelfde grenzen bij het variceren van die conditie's gebonden waren als tegenwoordig het geval is<sup>2)</sup>.

Vandaar, dat het mij niet veroorloofd lijkt, om, zooals Schröter (55) doet, aan te nemen, dat glaciaalrelikten per se in oecologische disharmonie met hun omgeving moeten verkeereren.

Met de tot nu toe bij bovenstaande beschouwingen vooral in het oog gehouden opvatting van den botanicus Schröter komt, op limnologisch gebied, die van den Zweedschen zoöloog Sven Ekman vrijwel overeen.

Ekman (59) vat als volgt samen aan welke eischen een (in het zoete water levende) soort in een bepaald gedeelte van haar verspreidingsgebied voldoen moet, wil ze aldaar als glaciaalrelikt opgevat mogen worden:

- 1°. de soort moet een stenotherme koudwater bewoonster zijn;
- 2°. de verspreiding, of beter gezegd, de verspreidingsoecologie moet bewijzen, dat het actieve en passieve migratie-vermogen zoo gering is, dat de soort niet als stenotherme koudwater cosmopoliet opgevat kan worden.
- 3°. het gedeelte van het verspreidingsgebied, waarbinnen de soort als

1) Ook Pelseneer (67) en Geyer (72) maken, door de ervaring geleerd, onderscheid tusschen zeer weinig variabele, aan zeer speciale conditie's van milieu aangepaste, vaak minder wijd verspreide soorten en sterk varicerende, wijd verspreide, ubiquitaire species.

2) Het zou mij te ver voeren hier nader op deze kwestie in te gaan, die overigens pas van overwegend belang wordt, wanneer men wil trachten, op grond van ons bekende fossiele resten van Pleistocene ijstijd-fauna's, conclusie's te trekken betreffende het klimaat, dat gedurende dien ijstijd heerschte. Men verlijeke dienaangaande vooral Geyer (72) en ook Menzel (43).



glaciaalrelikt beschouwd wordt, moet, sedert aldaar glaciële levensomstandigheden heerschten, bezet gebleven zijn. Is dit niet het geval, dan heeft men hoogstens met een pseudorelikt <sup>1)</sup> te doen.

Tegenover de opvattingen van Schröter en Ekman c.s. van het begrip glaciaalrelikt zou ik thans nog even die van Zschokke willen stellen, die, *mutatis mutandis*, o.a. door de botanici Axel Blytt (Noorwegen) en August Schulz (Duitschland) en door vele zoölogen gedeeld wordt.

Zschokke (38) gaat uit van de ijsvrije strook van Midden-Europa, waar-door het arctische landijs en het alpiene gletscherijs van elkaar gescheiden werden. Gedurende den tijd der grootste uitbreiding van het ijs (Risz-ijstijd) zou deze strook, waarin, volgens hem, levensomstandigheden geheerscht zouden hebben, die dicht naderden tot die van het tegenwoordige arctische toendragebied, slechts ongeveer 300 K.M. breed geweest zijn. Zschokke stelt zich nu voor, dat op deze ijsvrije strook de door het naderende ijs van uit het Noorden en van uit de Alpen respectievelijk Zuid- en benedenwaarts gedreven vormen tezamen gedrongen werden met de overlevende, meest resistente, eurytherme resten der praeglaciële Midden-Europeesche fauna. Daarbij wijst hij erop, dat alleen koude-minnende en hoogstens ook nog tegen koude voldoende bestande eurytherme vormen op deze strook het leven konden houden. Zelfs neemt hij aan, dat vormen met een voldoende aanpassingsvermogen zich gedurende de ijstijden stenotherm aan lage temperaturen aanpasten.

Alle tegenwoordig nog levende nakomelingen van deze glaciële, tusschen de beide ijsgebieden tezamengedrongen gemengde fauna noemt Zschokke (38) nu glaciaalrelikten <sup>2)</sup>, in tegenstelling met de diervormen, die postglaciaal, tijdens het heerschen van een milder klimaat, van verschillende zijden Midden-Europa en daarmee ook het te voren door landijs bedekte gebied binnendrongen en bevolkten.

Zschokke (38) zegt verder, dat er twee criteria zijn, met behulp waarvan zijn resten der ijstijdfauna herkend kunnen worden, een geographisch en een biologisch. Zijn glaciaalrelikten bewonen n.l. gebieden, die in het Pleistoceen met ijs bedekt waren, dan wel onder klimatologischen en hydrographischen invloed van het land- resp. gletscherijs stonden, terwijl

1) „Pseudorelikt” (Nathorst, Ekman) = „Secundorelikt” (Jägerskiöld, von Hofsten) = „Wanderrelikt” (Schröter). Ik meen hiervan de volgende definitie te mogen geven: Een pseudorelikt is een kolonie of populatie (in den zin van het Duitsche Bestand) van een levensvorm, die een nieuw verspreidingsgebied heeft kunnen bezetten, direct, dan wel indirect, via andere gebieden, van uit een ouder verspreidingsgebied, waarin de levensvorm zich gedurende en dank zij van de tegenwoordige afwijkende uitwendige levensomstandigheden te voren had kunnen vestigen. In laatstbedoeld gebied kan de levensvorm dan uitgestorven, of als echt relikt overgebleven zijn.

2) In zijn latere publicatie's heeft Zschokke (47, 56) voor zijn glaciaalrelikten de benamingen „Trümmer der glacialen Mischfauna” en „eiszeitliche Faunenreste” ingevoerd.

hun voorkomen en levenswijze bovendien afhankelijk zijn van hun voorliefde voor lage temperaturen.

Op het eerste gezicht lijkt het, dat in deze opvatting van Zschokke tot zekere hoogte een tegenstrijdigheid gelegen is. Immers aan den eenen kant neemt Zschokke aan, dat de fauna in het ijsvrije Europa gedurende de maximale uitbreiding van het landijs niet alleen uit van uit Noordelijke streken en van uit de Alpen verdreven vormen bestond, maar ook uit vormen, die bedoeld gebied reeds vóór den ijstijd bewoonden, d.w.z. in het praeglaciale begin van het Pleistoceen en in het Pliocene, toen, naar men algemeen aanneemt, het klimaat in deze streken iets milder was dan tegenwoordig. Toch noemt hij, aan den anderen kant, als een der criteria voor de toekenning van glaciaalreliktkarakter niet alleen het bestand zijn tegen, maar zelfs bepaalde voorliefde voor lage temperaturen.

Aan deze tegenstrijdigheid kan men alleen ontkomen door aan te nemen, dat Zschokke's criterium der voorliefde voor lage temperaturen niet berust op een bij al zijn glaciaalrelikten terug te vinden karaktertrek, maar slechts een der herkenningsteekens is van die resten zijner gemengde ijstijdfauna, die reeds vóór de Pleistocene ijstijden stenotherm aan lage temperaturen aangepast waren dan wel zich gedurende die ijstijden daaraan aanpasten.

Dat Zschokke, overeenkomstig bovenstaande weergave van zijn opvattingen, inderdaad tot zijn glaciële gemengde fauna ook rekent de eurytherme vormen, die in het praeglaciale Pleistoceen in de Midden-Europese vlakten leefden, in een klimaat, dat vermoedelijk iets milder was dan het tegenwoordige en die niet bij het tot ontwikkeling komen der ijstijden te gronde gingen dan wel zich stenotherm aan lage temperaturen aanpasten, blijkt niet alleen uit zijn oorspronkelijke uiteenzetting op de Jaarvergadering der Deutsch. Zoolog. Gesellschaft te Stuttgart, in 1908, maar ook uit een latere publicatie (56), waarin hij zich woordelijk als volgt uitdrukt: „Am schwersten wird es natürlich sein, eurytherme Eiszeittiere „von den späteren Zuwanderern zu unterscheiden. Die Frage, ob ein „eurythermes Geschöpf der glacialen Mischfauna angehörte oder nicht, „wird unentschieden bleiben müssen, wenn nicht fossile Funde, das Vorkommen in eiszeitlichen Ablagerungen, die Antwort im Sinne der ersten „Alternative bestimmen.

„Eine weitere Komplikation liegt darin, dass die Vorfahren stenothermer „Ueberreste der glacialen Mischfauna nicht notwendigerweise ursprünglich „im Kaltwasser des Nordens oder des Gebirgs zu Hause sein mussten. „Sie können präglacial eurytherme Bewohner der Ebene gewesen sein „und erst im Lauf der Eiszeit die Eigenschaft der Stenothermie angenommen haben.”

Het is ook op deze passage, dat Arndt (68) doelt, wanneer hij zegt: „Er” (sc. Zschokke (56)) „deutet dabei an (pag. 116) dasz seine Trümmer „der glazialen Mischfauna auch die Reste des eurythermen Anteils der „Glazialtierwelt einschlieszen”.

Met mijn meening in deze klopt ook, dat Schröter (55) betreffende de glaciaalrelikten volgens de opvattingen van Axel Blytt, August Schulz en Zschokke, die, volgens hem, bijna geheel met zijn „glaciaalmigranten”<sup>1)</sup> overeenkomen, opmerkt: „ihre Wärmebedingungen sind nicht durch „wegs glazial”.

Wanneer dan ook Ekman (59) opmerkt: „Ich vermute jedoch, wie es „auch von Hofsten tut (1911, S. 58) und was übrigens auch aus der „ganzen Darstellung Zschokke's hervorgeht, obgleich er die Sache nicht „direkt ausspricht, dass man aus der Mischfauna in diesem Zusammen- „hang die eurythermen Kosmopoliten<sup>2)</sup> ausschalten muss”, dan is dit, naar uit het bovenstaande blijkt, zeker niet geheel juist.

De zaak is deze: daar eurytherme vormen, die in het praeglaciale Pleistoceen in Midden-Europa leefden en die bij het tot ontwikkeling komen der ijstijden noch te gronde gingen, noch zich stenotherm aan lage temperaturen aanpasten, in de verdere beschouwingen van Zschokke geen rol spelen en daar men uit den aard der zaak in het eerst geneigd is, zijn criterium der voorliefde voor lage temperaturen op te vatten als berustend op een algemeenen karaktertrek zijner glaciaalrelikten, kan men licht den indruk krijgen, dat voor Zschokke zijn geheele gemengde ijstijdfauna ten slotte stenotherm aan lage temperaturen aangepast is, hetgeen, zooals afdoende uit het bovenstaande blijkt, toch niet het geval is.

Zschokke (38, 47, 56) heeft in de eerste plaats, en in zijn latere publicatie's zelfs uitsluitend, het oog op de fauna van het gelijkmatige milieu van het zoete water, dat gedurende de ijstijden ook in de land-resp. gletscherijsvrije strook van Midden-Europa wel op zeer veel plaatsen in hooge mate door de temperatuur van het smeltwater beïnvloed zal zijn. Wat echter de landfauna betreft, die ons hier interesseert, ongetwijfeld bestonden ook gedurende tijdperken van maximale Pleistocene land- en gletscherijsuitbreiding op allerlei plaatsen in de niet met ijs overdekte strook van Midden-Europa Zuid-hellingen en naar het Zuiden openliggende dalen, waar de levensomstandigheden, althans in bepaalde jaargetijden, belangrijk milder waren dan daarbuiten. Ditzelfde verschijnsel

1) Het begrip glaciaalmigrant van Schröter dekt zich niet geheel met het begrip glaciaalrelikt van Zschokke. Immers Schröter (55) definieert zijn glaciaalmigranten als het „glaziale Einwanderungselement” der fauna, terwijl onder de glaciaalrelikten van Zschokke ook uit den praeglaciale tijd en daarmede zeker ook uit het Tertiair overgebleven vormen voorkomen.

2) Deze eurytherme cosmopolieten vormden, volgens Ekman (59), het voornaamste bestanddeel der zoetwaterfauna gedurende de Pleistocene ijstijden.

is ons immers tegenwoordig bekend uit de Noordpoolstreken, met name uit het Noorden van Alaska.

Uit de daarop betrekking hebbende litteratuur blijkt verder wel, dat wij geenerlei zekerheid hebben aangaande de preciese levensomstandigheden van landdieren, zooals slakken, in de ijsvrije strook van Midden-Europa gedurende de Pleistocene ijstijden. Het wil mij dan ook voorkomen, dat er, althans betreffende dieren als landslakken, zeer zeker geen enkele reden is, om een gedurende de Pleistocene glaciële tijden min of meer algemeen tot stand komen van een stenotherme aanpassing aan lage temperaturen aan te nemen.

Zooals ik hierboven reeds in een noot (pag. 20) opmerkte, heeft Zschokke (47, 56) in zijn latere publicatie's voor glaciaalrelikten in den door hem bedoelden zin de termen „Trümmer der glazialen Mischfauna" en „eiszeitliche Faunenreste" ingevoerd. Het zou mij te ver leiden hier op deze kwestie en op de tusschen von Hofsten, Ekman en Alm aan de eene en Zschokke aan de andere zijde dienaangaande gevoerde gedachtenwisseling nader in te gaan. Voor een juist begrip van hetgeen volgt is zulks overbodig, te meer, waar bedoelde gedachtenwisseling op de zoetwater- en niet op de landfauna betrekking heeft. Bovendien kan ik verwijzen naar het korte overzicht van Arndt (68), die, wat zijn opvatting van het begrip glaciaalrelikt aangaat, Schröter en Ekman zeer nabij komt. Terwijl echter laatstgenoemde auteurs onderscheid maken tusschen een normaal of hoofdverspreidingsgebied van een soort, waar de normale, min of meer glaciële levensconditie's gerealiseerd zijn, en de reliktgebieden, waar dit niet meer het geval is, doet Arndt (68) zulks niet. Dit houdt verband met het feit, dat voor Schröter en Ekman de oecologische zijde, voor Arndt de genetisch biogeographische kant van het vraagstuk het meeste gewicht in de schaal legt.

Voor Arndt zijn dan ook glaciaalrelikten populatie's<sup>1)</sup> of kolonie's van een diervorm, die tegenwoordig nog voorkomen op plaatsen, waar zij na de Pleistocene ijstijden zijn achtergebleven als resten van een stenotherme aan lage temperaturen aangepaste fauna en die niet tot de stenotherme lage-temperatuur-cosmopolieten gerekend moeten worden<sup>2)</sup>.

Terwijl men dus volgens Schröter en Ekman populatie's van een levensvorm, die voorkomen in het arctische en alpiene gebied, waar

1) „populatie's". Arndt zegt in het Duitsch „Bestände".

2) Dat Arndt hier van lage temperaturen spreekt en niet, meer in het algemeen, van glaciële levensomstandigheden, vloeit voort uit het feit, dat hij zich op limnologisch gebied beweegt, al doet hij dan ook een poging om de criteria van Ekman (59) voor het toekennen van glaciaalrelikt-karakter aan zoetwatervormen zoo uit te breiden, dat zij ook voor landdieren kunnen gelden. Hierboven wees ik reeds op het feit, dat bij biologische beschouwingen betreffende klimatogene levensomstandigheden vaak ten onrechte uitsluitend aandacht aan de temperatuur geschonken is.

heden nog glaciële levensomstandigheden heerschen, niet tot de glaciaalrelikten moet rekenen, is dit volgens Arndt, die hierin derhalve met Zschokke medegaat, wel het geval.

Ten slotte mag ik misschien nog even in herinnering brengen, dat kort vóór 1850 Forbes en Lovén, onafhankelijk van elkaar, voor het eerst het glaciaalrelikt-begrip in de wereld brachten, naar aanleiding van het geïsoleerde voorkomen van Noordsche zeedieren op meer Zuidelijke breedten van het Noordelijk halfrond. De geheele verdere historische ontwikkeling van het begrip glaciaalrelikt na te gaan, zou mij te ver voeren en is voor mijn doel ook overbodig.

Na al het voorgaande zal het begrijpelijk zijn, dat ik niet wil trachten nog weer eens een eigen, algemeen geldende definitie van het begrip glaciaalrelikt te geven. Immers, waar wij in de eerste plaats feitelijk nog zoo bitter weinig inzicht hebben in de wordingsgeschiedenis van het verspreidingsgebied der verschillende levensvormen, die men als glaciaalrelikten heeft willen beschouwen en waar in de tweede plaats deze wordingsgeschiedenis wel in geen twee verschillende gevallen geheel dezelfde geweest zal zijn, wil het mij voorkomen, dat wij er ons voorloopig liever toe moeten beperken elk speciaal geval op zich zelf zoo nauwkeurig en uitvoerig mogelijk na te gaan.

## II. 2. Vraagstelling betreffende het beweerde glaciaalreliktkarakter van *Vertigo substriata* Jeffr..

Het lijkt mij thans het oogenblik, om er, na bovenstaande inleidende beschouwingen, toe over te gaan de vraag of en, zoo ja, in hoeverre en in welke gedeelten van haar verspreidingsgebied *Vertigo substriata* Jeffr. als een glaciaalrelikt opgevat kan worden, onder de oogen te zien.

Daartoe moeten wij ons afvragen:

1<sup>o</sup>. welke zijn de conditie's van milieu, waaronder *Vertigo substriata* wordt aangetroffen, m.a.w., welke is hare oecologische verspreiding;

2<sup>o</sup>. welke is de tegenwoordige geographische verspreiding van *Vertigo substriata*;

3<sup>o</sup>. is het tegenwoordige verspreidingsgebied van *Vertigo substriata* continu of disjunct;

4<sup>o</sup>. wat is er bekend van het voorkomen van *Vertigo substriata* in het geologisch verleden, speciaal vóór en tijdens de Pleistocene ijstijden?

Bovendien moeten wij, terwille van een juist inzicht, steeds verdacht zijn op aanwijzingen, die ons er toe zouden kunnen brengen de vraag op te werpen, in hoeverre de verschillende nu nog levende, dan wel uit het geologisch verleden als fossielen bewaard gebleven vormen, welke

wij onder den soortnaam *Vertigo substriata* Jeffr. samenvatten, werkelijk, niet alleen in morphologisch, maar ook in physiologisch en daarmee in oecologisch opzicht, met elkaar gelijkgesteld kunnen worden. Ik wil hieraan echter dadelijk toevoegen, dat ik dergelijke aanwijzingen niet ben tegengekomen.

## II. 3. Het milieu van *Vertigo substriata* Jeffr..

### a. Waarnemingen bij den Haag.

Bezuiden den Haag vond ik, na de Heeren van Hell en Nijkamp, *Vertigo substriata* Jeffr. op het voormalige landgoed Meer en Bosch, dat gelegen is vlak bij en wel even landwaarts van het Bad Hôtel en de tegenwoordige landhuisjes te Kijkduin.

In de richting Z.-O. t. Z.—N.-W. t. N. is Meer en Bosch, of althans het beboschte gedeelte daarvan, naar schatting een kleine 700 M. lang, in de richting loodrecht daarop  $\pm$  300 of ruim 300 M. breed. De oppervlakte van het beboschte terrein schat ik derhalve op ruim 20 H.A.. Het grootste, Z.-O.lijke gedeelte behoort tot het oude duinlandschap (Tesch (66)), het N.-W.lijke deel ligt op den overgang van dit oude duinlandschap in het zandige moerasveen van den z.g. Segbroekpolder. In dit laatste, laagstgelegen gedeelte en wel daar, waar dit aan het hoogere gedeelte grenst, bevindt zich een rechthoekige vijver, 't Segmeertje geheeten, die een oppervlakte beslaat van nog geen H. A..

Het hoogere gedeelte van Meer en Bosch is voornamelijk begroeid met eiken, waartusschen, vooral in het vlakkere middengedeelte, ook wel beuken. Nadert men den vijver, dan neemt de ahorn toe, terwijl men beN.-W. den vijver in hoofdzaak ahorn met wat esch en els vindt. Aan den N.-W. rand, bij den uitgang naar de landhuisjes, hebben elzen zoodanig de overhand, dat het bosch hier zoo goed als geheel uit elzen, met daartusschen wat esschen en een enkele lijsterbes bestaat, welke boomsoorten hier in vele gevallen begroeid zijn met hop. Langs de sloot, die hier in het N.-W. het beboschte terrein van het weiland scheidt, mengen zich tusschen de elzen ten slotte wat wilgen.

Ik vond *Vertigo substriata* Jeffr. in het lage gedeelte van Meer en Bosch, beN.-W. den vijver, steeds, behalve in Januari 1926, in gezelschap van *Vertigo pusilla* Müll.. Het talrijkst was *Vertigo substriata* in de zeer vochtige en lage, tusschen twee evenwijdig loopende slooten gelegen, slechts enkele weinige meters breede N.-W.lijke randstrook van het bosch, waar dit, bij den uitgang naar de landhuisjes, bestaat, zooals ik reeds zeide, uit elzen, waartusschen enkele esschen en een enkele lijsterbes, tegen welke boomsoorten dan nog op vele plaatsen hop opklimt.

Den 1sten Juni 1925 vond ik voor het eerst enkele exemplaren van *Vertigo substriata*. In de eerste plaats verzamelde ik dien dag n.l. de volgende slakjes tusschen de afgevallen bladeren, die den bodem bedekten langs den Z.-W. rand van het N.-W. gedeelte van Meer en Bosch:

- |                                     |                                     |
|-------------------------------------|-------------------------------------|
| 1 <i>Vitrina pellucida</i> (Müll.)  | 1 <i>Patula rotundata</i> (Müll.)   |
| 1 <i>Vitrea crystallina</i> (Müll.) | 1 <i>Vallonia pulchella</i> (Müll.) |
| 1 <i>Hyalinia alliaria</i> (Miller) | 2 <i>Cochlicopa lubrica</i> (Müll.) |
| 1 <i>Hyalinia radiatula</i> (Alder) | 1 <i>Vertigo substriata</i> Jeffr.  |
| 3 <i>Euconulus fulvus</i> (Müll.)   | 1 <i>Vertigo pusilla</i> Müll.      |
| 5 <i>Zonitoides nitidus</i> (Müll.) |                                     |

In de tweede plaats verzamelde ik dien dag, volgens een methode, die ik in een andere publicatie hoop te beschrijven, de volgende slakjes van 1 M<sup>2</sup> grond:

- |                          |   |  |
|--------------------------|---|--|
| 123 specimina: 9 species | } | 1 <i>Vitrina pellucida</i> (Müll.)     |
|                          |   | 13 <i>Vitrea crystallina</i> (Müll.)   |
|                          |   | 2 <i>Zonitoides nitidus</i> (Müll.)    |
|                          |   | 10 <i>Hygromia hispida</i> (L.)        |
|                          |   | 62 <i>Cochlicopa lubrica</i> (Müll.)   |
|                          |   | 2 <i>Vertigo substriata</i> Jeffr.     |
|                          |   | 12 <i>Vertigo pusilla</i> Müll.        |
|                          |   | 10 <i>Sphyradium edentulum</i> (Drap.) |
|                          |   | 11 <i>Succinea oblonga</i> Drap.       |

Deze M<sup>2</sup> was gelegen op een lagen plek tusschen en op weinige meters afstand van den vijver en een sloot. De M<sup>2</sup> was geheel begroeid met *Veronica hederifolia* L., in zaad, en werd overschaduwed door een aantal jonge linden, terwijl terzijde esschen stonden. De bodem bestond uit duinzand, overdekt door een laagje humus.

Den 13den Augustus 1925 verzamelde ik ten tweeden male *Vertigo substriata* te Meer en Bosch.

Eerst verzamelde ik een aantal *Vertigines* in het terrein onmiddellijk beN.-W. den vijver gelegen, dat bijna geheel met ahorn begroeid is. De *Vertigines* vond ik hier onder tegen afgevallen, min of meer vergane ahornbladeren aan, vooral onder tegen groote bladeren, die op lage plekken los op andere bladeren lagen. Eén enkele *Vertigo* vond ik hier bovendien in mos, dat aan den voet van een ahornstammetje groeide.

De buit bestond hier uit 1 *Vertigo substriata* Jeffr. tegen 23 *Vertigo pusilla* Müll.. Tegelijkertijd en in hetzelfde milieu verzamelde de Heer P. P. de Koning, amanuensis bij 's Rijks Museum van Natuurlijke Historie, die mij vergezelde, 1 *Vertigo substriata* Jeffr. tegen 14 *Vertigo pusilla* Müll.. Daarbij noteerden wij nog de aanwezigheid van de volgende slakjes: *Hyalinia radiatula* (Alder), *Euconulus fulvus* (Müll.), *Hygromia hispida* (L.),

*Vallonia pulchella* (Müll.), *Cochlicopa lubrica* (Müll.) en *Sphyradium edentulum* (Drap.).

In de tweede plaats verzamelden wij dien dag op de hierboven reeds genoemde lage en vochtige N.-W.lijke randstrook van het bosch, die uit op vele plaatsen met hop begroeide elzen en voorts ook esschen plus een enkele lijsterbes bestaat.

De *Vertigines* vonden wij hier onder tegen afgevallen, los op den bodem liggende takken en takjes aan. De dieren zaten daarbij soms in spleten van de schors, een enkele maal ook aan den binnenkant van een stuk schors, dat gedeeltelijk losgelaten had. Meestal echter vonden wij de *Vertigines* onder tegen nog gave, nog niet vermoldde, niet beschimmelde takken aan, waarvan de schors nog niet losgelaten had en wel speciaal op gedeelten van de takken, die den grond niet raakten en die dus aan hun onderkant vrij droog waren. Waar de onderkant der afgevallen, op den grond liggende takken zeer nat was, vond ik vooral *Carychium minimum* Müll., was de onderkant sterk beschimmeld, dan vond ik nogal eens *Patula rotundata* (Müll.). Bij deze en ook bij andere gelegenheden kreeg ik den indruk, dat *Vertigo substriata* wel in hooge mate gebonden is aan groote vochtigheid van de atmosfeer, echter de directe aanraking met vloeibaar water mijdt.

Van deze takken verzamelde ik 20 *Vertigo substriata* tegen 30 *Vertigo pusilla*, de Heer de Koning 5 *substriata* tegen 19 *pusilla*. Bovendien troffen wij dien dag op dit terrein aan: *Vitrina pellucida* (Müll.), *Vitrea crystallina* (Müll.), *Euconulus fulvus* (Müll.), *Zonitoides nitidus* (Müll.), *Punctum pygmaeum* (Drap.), *Patula rotundata* (Müll.), *Hygromia hispida* (L.), *Vallonia pulchella* (Müll.), *Cochlicopa lubrica* (Müll.), *Succinea oblonga* Drap. en *Carychium minimum* Müll..

Ten slotte vond de Heer de Koning dien dag nog langs een sloot, vlak bij de plek, waar ik den 1sten Juni 1925 de slakjes van 1 M<sup>2</sup> grond verzamelde:

1 <i>Vitrea crystallina</i> (Müll.)	1 <i>Hygromia hispida</i> (L.)
2 <i>Hyalinia alliaris</i> (Miller)	5 <i>Cochlicopa lubrica</i> (Müll.)
1 <i>Hyalinia radiatula</i> (Alder)	2 <i>Vertigo substriata</i> Jeffr.
9 <i>Euconulus fulvus</i> (Müll.)	1 <i>Vertigo pusilla</i> (Müll.)
1 <i>Zonitoides nitidus</i> (Müll.)	3 <i>Succinea oblonga</i> Drap.
9 <i>Patula rotundata</i> (Müll.)	

Ook den 27sten September 1925 verzamelde ik, bij buig weer en nadat het reeds vele dagen geregend had, nog weer een aantal *Vertigines* van afgevallen, op den grond liggende takken en takjes op meergenoemde N.-W.lijke, voornamelijk met els en daarnaast ook met esch, lijsterbes en hop begroeide randstrook van Meer en Bosch. Daarbij vond ik 15



*Vertigo substriata* tegen 59 *Vertigo pusilla*, terwijl ik verder, uit precies hetzelfde milieu, waarin ik de *Vertigines* aantrof, nog enkele slakjes, behorende tot de volgende soorten, meenam: *Vitrina pellucida* (Müll.), *Vitrea crystallina* (Müll.), *Euconulus fulvus* (Müll.), *Hygromia hispida* (L.), *Cochlicopa lubrica* (Müll.), *Sphyradium edentulum* (Drap.) en *Succinea oblonga* Drap..

Ik kreeg zeer sterk den indruk, dat dien 27sten September, na de voorafgegane regenachtige dagen, de *Vertigines* in grooter aantal te vinden waren dan te voren, den 13den Augustus. Ook zaten in Augustus de *Vertigines* met een dun epiphragma van verhard slijm vastgekleefd, terwijl bij de vochtigheid van den 27sten September althans enkele individuen rondkropen.

Ten slotte trachtte ik in Januari 1926 na te gaan, hoe en waar *Vertigo substriata* Jeffr. overwintert. Daarbij vond ik de dieren onder de volgende omstandigheden. De elzen en ook de esschen en lijsterbesboomen op de hierboven meermalen genoemde N.-W.lijke randstrook van Meer en Bosch, waar ik ook reeds den 13den Augustus en den 27sten September verzamelde, ontspringen meestal met een aantal, vaak vier, stammetjes uit den grond, welk feit, begrijpelijkerwijs, verband houdt met de wijze, waarop het hout gehakt wordt. Tusschen deze stammetjes, die even boven de oppervlakte van den bodem samenhangen, verzamelt zich een soort „nest” van doode takjes en dorre bladeren. Dit „nest” rust derhalve op het de verschillende stammetjes verbindende hout. De doode takjes en dorre bladeren van het „nest” zijn dan ook meestal niet zoo nat als die, welke gewoon op den bodem liggen, vooral niet, wanneer, zooals in Januari 1926 de grondwaterstand zeer hoog en veel sneeuw gevallen en pas weggedooid is.

Den 10den en den 24sten Januari 1926 vond ik een aantal (resp. 5 en 17) exemplaren van *Vertigo substriata* Jeffr. vastgekleefd met hun epiphragmata aan de onder- resp. binnenzijde van vaak min of meer ineengerolde dorre bladeren. Den 10den vond ik deze dorre bladeren met de dieren in een „nest” tusschen de stammetjes van een met hop begroeide lijsterbes, den 24sten op dezelfde wijze bij een els. Beide keeren vond ik naast *Vertigo substriata* Jeffr. geen enkel exemplaar van *Vertigo pusilla* Müll.. Wel vond ik echter den 21sten Februari d. a. v. ook twee exemplaren van laatstgenoemde soort onder precies dezelfde omstandigheden.

Bovendien verzamelde ik reeds den 10den Januari 3 exemplaren van *Vertigo pusilla* Müll. op het onmiddellijk beN.-W. den vijver gelegen terrein, dat bijna geheel met ahorn begroeid is. De dieren zaten met hun epiphragmata vastgekleefd onder tegen dorre afgevallen ahornbladeren aan.

Tegelijk met de 5 *Vertigo substriata* Jeffr. verzamelde ik den 10den nog 1 *Vitrea crystallina* (Müll.), 1 *Patula rotundata* (Müll.) en 1 *Succinea oblonga* Drap..

De 17 exemplaren, die ik den 24sten Januari 1926 verzamelde, bracht ik met een stukje van een vochtig groen blad in een buisje, hetwelk ik in een van mijn vestzakken borg. Aldus in een warme, vochtige en donkere omgeving gebracht, ontwaakten de dieren spoedig en kropen rond, zooals mij bleek, toen ik, na een half uur, het buisje uit mijn zak haalde, om te zien, wat de dieren deden.

Ik wil thans nog even vermelden, uit welke soorten de overige vangsten bestonden, waarin ik *Vertigo substriata* aantrof.

In de eerste plaats werden den 15den April 1925 op Meer en Bosch door den Heer W. F. van Hell 6 exemplaren van *Vertigo substriata* verzameld te gelijk met een aantal exemplaren van *Vertigo pusilla* Müll..

Verder ontving ik de volgende twee collectie's, die door den Heer J. A. Nijkamp in het lage N.-W.lijke gedeelte van Meer en Bosch waren bijeengebracht:

12 V '25: 6 *Vertigo substriata* Jeffr.

241 *Vertigo pusilla* Müll.

131 *Sphyradium edentulum* (Drap.) en

voorts nog enkele vertegenwoordigers van de volgende soorten:

*Euconulus fulvus* (Müll.)

*Cochlicopa lubrica* (Müll.)

*Succinea oblonga* Drap. en

*Carychium minimum* Müll.;

28 V '25: 3 *Vertigo substriata* Jeffr.

2 *Vertigo pygmaea* (Drap.)

109 *Vertigo pusilla* Müll.

135 *Sphyradium edentulum* (Drap.)

15 *Carychium minimum* Müll..

De Heer P. P. de Koning verzamelde voorts nog den 20sten Augustus 1925 in de boschstrook, welke slechts door een voetpad gescheiden is van den N.-W.lijken oever van het Segmeertje de volgende slakjes:

10 *Vitrina pellucida* (Müll.) 3 *Cochlicopa lubrica* (Müll.)

2 *Euconulus fulvus* (Müll.) 10 *Vertigo substriata* Jeffr.

1 *Punctum pygmaeum* (Drap.) 157 *Vertigo pusilla* Müll.

2 *Patula rotundata* (Müll.) 3 *Sphyradium edentulum* (Drap.)

5 *Hygromia hispida* (L.) 8 *Succinea oblonga* Drap..

Ten slotte verzamelde de Heer P. P. de Koning den 21sten Mei 1925 enkele slakjes op verschillende plaatsen in het oude duinlandschap bij Noordwijkerhout. Hieronder bevond zich 1 *Vertigo substriata* Jeffr.. Den

16den September d. a. v. verzamelden de Heer de Koning en ik geruimen tijd op en in den omtrek van de plaats, waarvan de Heer de Koning meende, dat dit exemplaar afkomstig moest zijn. Wij konden hier echter geen tweede exemplaar van de soort bemachtigen.

Wanneer wij thans bovenstaande vangsten samenvatten en daarbij het eene exemplaar uit den omtrek van Noordwijkerhout, waarvan wij verder niets weten, buiten beschouwing laten, dan blijkt, dat in het lage N.-W.lijke gedeelte van Meer en Bosch tegelijk met *Vertigo substriata* steeds ook *Vertigo pusilla* verzameld werd, behalve dan de beide keeren in Januari 1926, toen de dicren hun winterkwartieren betrokken hadden.

Van de 12 keer, dat, volgens het bovenstaande, *Vertigo substriata* Jeffr. werd buitgemaakt, werden tweemaal alleen *Vertigines*, éénmaal behalve *Vertigines* ook de kleine *Sphyradium edentulum* (Drap.) en *Carychium minimum* Müll. meegenomen. 9 Maal werden te gelijk met *Vertigo substriata* Jeffr. ook andere, grootere slakjes verzameld. Dit in het oog houdend kunnen wij opmerken, dat bij de 12 vangsten in het lage N.-W.lijke gedeelte van Meer en Bosch de volgende slakjes het daarbij opgegeven aantal malen te gelijk met of althans in de naaste omgeving van *Vertigo substriata* werden buitgemaakt:

No.	1*	<i>Vertigo pusilla</i> Müll.	10 maal
"	2*	<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müll.)	8 maal
"	3*	<i>Euconulus fulvus</i> (Müll.)	7 maal
"	4*	<i>Succinea oblonga</i> Drap.	7 maal
"	5*	<i>Hygromia hispida</i> (L.)	6 maal
"	6*	<i>Sphyradium edentulum</i> (Drap.)	6 maal
"	7*	<i>Vitrea crystallina</i> (Müll.)	6 maal
"	8*	<i>Vitrina pellucida</i> (Müll.)	5 maal
"	9	<i>Patula rotundata</i> (Müll.)	5 maal
"	10	<i>Zonitoides nitidus</i> (Müll.)	4 maal
"	11	<i>Hyalinia radiatula</i> (Alder)	3 maal
"	12	<i>Vallonia pulchella</i> (Müll.)	3 maal
"	13	<i>Carychium minimum</i> Müll.	3 maal
"	14	<i>Hyalinia alliararia</i> (Miller)	2 maal
"	15	<i>Punctum pygmaeum</i> (Drap.)	2 maal
"	16	<i>Vertigo pygmaea</i> (Drap.)	1 maal

De vraag doet zich voor, of in dit lijstje, behalve o. a. de relatieve plaatselijke zeldzaamheid, resp. vindbaarheid der soorten, ook de grootte van overeenkomst in zake de aan het milieu gestelde eischen tot uitdrukking komt.

Men zou geneigd zijn aan te nemen, dat zulks inderdaad het geval is, omdat de soorten, die ik, zooals hierboven werd medegedeeld, den

27sten September 1925 verzamelde, toen ik alleen meenam, wat ik onmiddellijk naast en tusschen de exemplaren van *Vertigo substriata*, aan den onderkant van afgevallen takken aantrof, juist en uitsluitend de eerste 8, met een sterretje gemerkte soorten van bovenstaand lijstje zijn. Wanneer wij ons echter afvragen, waarin deze overeenkomst gelegen is, dan kunnen wij niet veel meer zeggen dan dat aan een voorliefde voor groote lucht-vochtigheid en beschutting door vegetatie gedacht moet worden, welke voorliefde men overigens bij onze meeste verdere Nederlandsche landslakken in min- of meerdere mate terugvindt.

De eerste 8 soorten vertoonen alle deze voorliefde in hooge mate; ook de zoo variabele en ubiquitaire soort *Hygromia hispida* (L.) is tenslotte gebonden aan vochtige en beschaduwde plekjes en hoekjes. Van de overige soorten vertoonen alleen *Vallonia pulchella* (Müll.) en, naar het mij wil voorkomen, ook *Vertigo pygmaea* (Drap.)<sup>1)</sup> een iets minder uitgesproken voorliefde voor vochtigheid. Deze twee soorten werden door mij dan ook niet onmiddellijk naast en tusschen exemplaren van *Vertigo substriata* aangetroffen.

#### b. Gegevens uit de litteratuur.

In de litteratuur vond ik voorts de volgende opgaven betreffende het milieu van *Vertigo substriata* Jeffr..

Jeffreys (1) vermeldt, dat zijn typen gevonden werden: „in a marshy „piece of ground near Rawleigh House, Barnstaple”. In zijn *British Conchology* (7) zegt hij verder: „under stones, among dead and decaying „leaves, and at the roots of grass in woods and moist places”.

Ook in Roebuck's *Census* (70) wordt bij *Vertigo substriata* opgemerkt: „in woods and moist places”.

Voorts vermeldt Marquand (51), dat *Vertigo substriata* op Guernsey in de buurt van St. Martin voorkomt op „a marshy spot on the cliffs, where „a little rivulet runs down the cliffside through a small patch of loose „stones interspersed with vegetation — perhaps a dozen yards long and „half as wide”. Verder zegt hij nog: „The slope of the ground prevents „the stones from being entirely submerged even in wet seasons, and the „place is never quite dry in summer time . . . . Curiously enough, „although the marsh is very small, this minute shell seems to be restricted „to one part of it, but there it occurs quite plentifully under the wet „stones”.

1) Steenberg (46) deelt mede, dat *Vertigo pygmaea*, in tegenstelling met de meeste andere *Vertigo* soorten, aangetroffen kan worden op plaatsen, waarop de wind sterk staat, dat wil dus zeggen op plaatsen, waar meer gevaar voor uitdrogen bestaat. Ook Rossmässler (2) zegt van *Vertigo pygmaea*, in tegenstelling met *Vertigo antiverigo* (Drap.): „weniger an nassen Orten”.

Gredler (9) vond in Tirol *Vertigo substriata* „an Waldesrünsten”, d.w.z. langs waterloopjes in het bosch.

In zijn Exposé critique des Mollusques de terre et d'eau douce de la Suède et de la Norvège zegt C.-A. Westerlund (8), dat *Vertigo substriata* voorkomt „inter folia putrida et humida in silvis frondosis”.

Bij Clessin (15) in zijn Deutsche Excursions-Mollusken-Fauna, 2e Auflage, lezen wij voorts aangaande *Vertigo substriata*: „Wohnort: feuchte, „schattige Orte, unter todem Laube oder faulendem Holz”. En even verderop: „Sie ist eine Feuchtigkeit liebende Schnecke, die nur bei sehr „feuchtem Wetter, ganz kurz nach warmen Regen gesammelt werden „kann, während welchem sie an ausgelegte faulende Aststücke kriecht, „von denen sie dann abgesucht werden muss”.

Geyer (37) vermeldt nog in zijn Beiträge zur Molluskenfauna Schwabens, dat hij *Vertigo substriata*, in vrij groot aantal, verzamelde „auf einer Quellenreichen Wiese” en dat de soort voorts werd gevonden in aanspoelsel van een riviertje. Elders (40) zegt hij, sprekende over geheel Duitschland, dat *Vertigo substriata* voorkomt: „auf nassen Wiesen, sowie unter faulem „Laub und Holz”.

In zijn voortreffelijk, reeds meermalen hierboven genoemd werkje, behoorend tot de serie „Danmarks Fauna” zegt Steenberg (46), dat *Vertigo substriata* in Denemarken gevonden wordt langs vochtige hellingen en in het buitenste gedeelte van bosschen, tusschen afgevalen bladeren, op takjes of steenen, vaak ook op de bladeren van verschillende kruiden (b.v. op *Carex*). Voorts vermeldt hij nog, dat *Vertigo substriata* evenals *Vertigo pygmaea* (Drap.) tot zekere hoogte van zon houdt en dat in Jutland *Vertigo substriata* bijna steeds tezamen met *Acanthinula lamellata* (Jeffer.) wordt aangetroffen. Ter verduidelijking moge hierbij opgemerkt worden, dat *Acanthinula lamellata* (Jeffer.), die, voor zoover mij bekend, nog niet in Nederland gevonden werd, uitsluitend thuis hoort op den bodem van het bosch en wel speciaal van het beukenbosch, in en onder het rottende, vochtige, afgevalen blad, in mos en op takjes.

Bollinger (41) schrijft voorts: „grosze Feuchtigkeitsliebe zeichnet *Vertigo „substriata* aus; sie lebt so wohl auf nassen Wiesen als auch an schattigen „Felsen, wo Moos und Mulm geeignete Schlupfwinkel bieten. Sie soll „unter totem Laub und an faulem Holze zu finden sein und auch auf „Urgestein <sup>1)</sup> gedeihen”.

In zijn in het Zweedsch geschreven belangrijk artikel getiteld: „Bijdrage tot de kennis van de verspreiding der land- en zoetwater Gastropoden in Finland” zegt A. Luther (30), dat *Vertigo substriata* aldaar meest

1) D.w.z. op een bodem van een zeer gering kalkgehalte.

wordt aangetroffen onder en tusschen de afgevallen bladeren in bosschen, zoo nu en dan ook opgekropen tegen takjes van blauwbjes en dat hij de soort ook eenige malen vond op met *Carex* begroeide weiden en aan den oever van een meer. In zijn Addenda (Tillägg) noemt Luther ook nog het voorkomen aan wortels van berk en hazelaar.

De boomen, waaronder Luther (30) *Vertigo substriata* in Finland vond, zijn loofboomen, n.l. berk, hazelaar, populier, gedeeltelijk doode en met korstmossen begroeide lijsterbesboomen en blauwbjesstruiken <sup>1)</sup>.

Luther (29) vermeldt voorts nog, in een andere publicatie, het voorkomen van *Vertigo substriata* in de omgeving van Reval onder hazelaars en op *Myrtillus nigra*.

Ten slotte deed onlangs (1925) Lindholm (83) nog eenige belangrijke mededeelingen betreffende het voorkomen van *Vertigo substriata* in Rusland. Hij had viermaal, n.l. twee keer in 1913, eenmaal in 1914 en ten slotte nog één keer in 1918, gelegenheid, om slakken te verzamelen, op een terrein bij het station Wlachernskaja, aan de lijn Moskou-Sawelowo, in het Gouvernement Moskou.

Bedoeld terrein was in 1913 en 1914 een natte, moerassige, dicht met *Carex* begroeide weide, gelegen tusschen een verhoogden weg en een beek. Langs de beek groeiden wilgen en elzen, waartusschen *Spiraea ulmaria*. Verspreid over het terrein stonden groepjes lage elzen en berken. In Juli en Augustus 1913, toen het terrein zeer vochtig was, kon hij hier beide keeren slechts één enkel exemplaar van *Vertigo substriata* verzamelen. In Mei 1914, toen in deze streken zeer weinig regen in het voorjaar gevallen en het terrein dus veel droger was, vond hij er 10.

Bij zijn vierde bezoek, in Augustus 1918, vond Lindholm de oecologische conditie's sterk gewijzigd. De verspreid staande groepen van elzen en berken waren sterk gegroeid, zoodat het terrein veel meer beschaduwde was. Ook was de bodem minder moerassig geworden, terwijl de wilgen en de *Spiraea* zich sterk vermeerderd hadden ten koste van de *Carex*. Onder deze omstandigheden verzamelde Lindholm niet minder dan 247 exemplaren van *Vertigo substriata* Jeffr., hetgeen goed klopte met het door hem ook elders in Rusland geconstateerde feit, dat *Vertigo substriata* aan het bosch („an gemischten Hochwald") gebonden is.

Ik zou hieraan nog willen toevoegen, dat de eerste toename van het aantal buitgemaakte exemplaren van *Vertigo substriata* in het droge voorjaar van 1914 misschien verband houdt met het feit, dat, naar ik, zooals ik hierboven mededeelde, in Meer en Bosch meende te kunnen constateer-

1) Luther (30) noemt niet de Latijnsche, maar slechts de Zweedsche namen van deze planten.

ren, *Vertigo substriata* wel sterk gebonden is aan groote lucht-vochtigheid, echter de aanraking met vloeibaar water mijdt.

II. 4. Geographische verspreiding. De temperatuur en verdere conditie's van milieu op verschillende vindplaatsen.

De vraag, in hoeverre *Vertigo substriata* in haar voorkomen aan bepaalde temperaturen gebonden is, laat zich het best behandelen bij het nagaan der geographische verspreiding.

In zijn zeer lezenswaardige, in het Deensch gestelde dissertatie „Over „de fossiele Quartaire Molluskenfauna in Denemarken in verband met „veranderingen van het klimaat” komt A. C. Johansen (33), bij het nagaan van de Noordgrens van het verspreidingsgebied van verschillende land- en zoetwater Mollusca tot de conclusie, dat deze Noordgrenzen vrijwel samenvallen met het verloop der Juli-isothermen. Ook E. von Martens (6) wees in 1855 reeds op het feit, dat voor onze Europeesche slakken de zomertemperatuur van veel meer betekenis is dan het jaarlijksche temperatuurgemiddelde.

Aangaande *Vertigo substriata* Jeffr. komt Johansen (33) nu, gezien de het meest Noordelijk gelegen vindplaatsen, tot de conclusie, dat de Noordgrens van haar verspreidingsgebied in Schotland, Noorwegen en Zweden vrijwel samenvalt met het verloop van de Juli-isotherm van 14° C. en in Finland gelegen is tusschen de Juli-isothermen van 14° en 15° C..

Hoewel uit Roebuck's Census (70) blijkt, dat *Vertigo substriata* in Schotland nog wel Noordelijker voorkomt dan op het door Johansen als Noordelijkste vindplaats genoemde eiland Skye ( $\pm 57^{\circ} 30' N. Br.$ ) en wel tot ongeveer 58° 20' N. Br., blijft het juist, dat de Noordgrens van het verspreidingsgebied in Schotland vrijwel samenvalt met het verloop van de Juli-isotherm van 14° C., of misschien even daaroverheen reikt naar de zijde van de Juli-isotherm van 13° C..

Wat Noorwegen betreft, de Noordelijkste vindplaats van *Vertigo substriata* is hier Molde, gelegen op ongeveer 62° 45' N. Br. aan den Noordoever van de Fanne Fjord, een Noordelijke vertakking van de Romsdals Fjord. Reeds Westerlund (8) vermeldt in zijn Exposé critique, dat Prof. Lilljeborg hier ons slakje vond. Bij Westerlund (8) vindt men achter Molde opgegeven 68° l. bor., dit is echter een drukfout voor 63°, zooals overigens door Westerlund (8) zelf in zijn Additions et Corrections wordt aangegeven.

Waar de Juli-isothermen van 14° en 16° C., na de Noordzee in W.—O. tot N.W.—Z.O.lijke richting te zijn overgestoken, scherp naar het Noorden ombuigen, om dan een eindwegs ongeveer evenwijdig met de Noorsche Westkust te verloop, ligt Molde vrijwel op de Juli-isotherm van 14° C., of mis-

schien heel even daaroverheen naar de zijde van de Juli-isotherm van 13° C..

De Noordelijkste vindplaats in Zweden, die door Westerlund (26) vermeld wordt, is Frösön, welk eiland gelegen is op 63° 12' N. Br., tegenover Oestersund, in de Storsjö (= Groote Meer), in Jemtland. Johansen (33) teekent hierbij aan: Temp. ca. 14° C.. Dit zou misschien 14½° C. kunnen zijn, naar blijkt, wanneer men het verloop der Juli-isothermen nagaat en daarop de correctie voor hoogteligging van de vindplaats (waterspiegel Storsjö: 292 M.) toepast.

Voor Finland geeft Johansen (33) op: 65—66° N. Br., Luther I, 1901, p. 78. Temp. 14—15° C..

Bij Luther (30) vindt men vermeld, dat *Vertigo substriata* het Noordelijkst werd aangetroffen bij Kiiminki <sup>1)</sup>, dat, naar mij bleek, op 65° 8' N. Br. gelegen is en bij Melalahti in Paltamo, op ongeveer 64° N. Br.. Volgens diverse kaartjes van Juli-isothermen, waaronder ook dat van Johansen zelf, bedraagt de gemiddelde Juli-temperatuur voor het zee-niveau ook bij Kiiminki niet minder dan 16° C.. Daar hier de correctie voor de hoogteligging van de vindplaats niet groot kan zijn, lijkt mij de opgaaf van Johansen = 14—15° C. een beetje laag.

Resumeerend krijgen we dus voor de Noordgrens van het verspreidingsgebied in West-Europa:

- a. Schotland, tot 58° 20' N. Br.; gemiddelde Juli-temperatuur 14° C., of enkele tienden van een graad C. lager;
- b. Noorwegen, tot 62° 45' N. B.; gemiddelde Juli-temperatuur 14° C., of enkele weinige tienden van een graad C. lager;
- c. Zweden, tot 63° 12' N. Br.; gemiddelde Juli-temperatuur ongeveer 14½° C.;
- d. Finland, tot 65° 8' N. Br.; gemiddelde Juli-temperatuur ongeveer 15° C., of iets hooger <sup>2)</sup>.

Dat wij ons hier werkelijk aan de Noordgrens van het verspreidingsgebied van *Vertigo substriata* bevinden, blijkt, wat Finland aangaat, uit de woorden van Luther (30), waar hij zegt: „algemeen in het Zuiden van het land, Noordwaarts afnemend in talrijkheid”.

Zoo schrijft ook Westerlund (8) betreffende het voorkomen in Zweden: „per provinciam quam maxime meridionalem, Skåne, late distributa, vix „umquam frustra inter folia putrida et humida in silvis frondosis quaeritur; in provincia Blekinge <sup>3)</sup> circa Ronneby ubique.” In een latere publicatie (26) zeide hij nog eens: „in Skåne late distributa et sat vul-

1) In de buurt van Uleaborg.

2) De gemiddelde Januari-temperaturen bedragen in deze vier landstreken: a. : 4° C., of enkele tienden van een graad C. lager; b. : 0° C.; c. : —10° C.; d. : —12° C..

3) Ook geheel in het Zuiden van Zweden; Ronneby ligt nog bezuiden 56° 15' N. Br..



„garis, de caetero sparsim et multo rarius per provincias fere omnes usque „in Dalarne, Gestrikland et Jemtland.”

Nog zij hierbij opgemerkt, dat uit het artikel van Luther (30) blijkt, dat als N.O.grens van het verspreidingsgebied van *Vertigo substriata* in Finland een lijn getrokken kan worden, die van een punt ergens tusschen Tornea en Uleaborg in Z.O.lijke richting tot midden door het Onega Meer loopt. Deze lijn scheidt ook juist het daar be-Z.W. gelegen gebied met een jaarlijkschen neerslag van 500 à 1000 mm. van de daar be-N.O. gelegen streken, waar de jaarlijksche neerslag slechts 250—500 mm. bedraagt.

Wanneer wij Rusland beoosten 35 à 45° O. L. v. Gr. en bezuiden 50 à 55° N. Br. uitschakelen, dan kunnen wij, aansluitend bij vele zoölogen en botanici, Europa, overzichtelijksheidshalve, biogeographisch in ruwe trekken verdeelen als volgt:

- a. een arctisch gebied;
- b. een subarctisch gebied, dat een overgangsgebied tusschen *a* en *c* vormt;
- c. een Midden-Europeesch, boreaal, septentrionaal of Baltisch gebied;
- d. een (Zuid-)West-Europeesch, Atlantisch of Keltisch gebied;
- e. een Zuid-Oost-Europeesch of Pontisch gebied;
- f. een subalpien gebied, dat een overgangsgebied tusschen *c* (resp. *d* of *e*) en *g* vormt;
- g. een alpien gebied;
- h. een mediterraan gebied.

Begrijpelijkerwijs gaan deze gebieden meestal zeer geleidelijk in elkaar over.

Nu behoort het uiterste Zuid-Westen van Finland, gelegen bezuiden  $\pm 61\frac{1}{2}^{\circ}$  N. Br. en binnen de noordgrens van het verspreidingsgebied van *Quercus robur* L. reeds tot het Midden-Europeesche gebied der loofbosschen. Hier is, volgens Luther (30), *Vertigo substriata* het talrijkst <sup>1)</sup>, terwijl naar het Noorden toe, in het subarctische gebied der naaldboomen, berken en *Ericaceeën*, ons slakje steeds zeldzamer wordt en gebonden blijkt te zijn aan het voorkomen van berken en van de laatste, meest noordelijk groeiende vertegenwoordigers van nog enkele andere loofboomen als hazelaar, populier en lijsterbes. Het arctische gebied der toendra's, gelegen benoorden de boomgrens, bereikt *Vertigo substriata* op lange na niet.

Vrijwel hetzelfde geldt voor Zweden. Ook hier behoort het Zuiden, tot ongeveer 60° N. Br., of zelfs nog iets noordelijker, reeds tot het Midden-Europeesche gebied. *Vertigo substriata* dringt hier dus nog maar even in het subarctische gebied door. Daar, waar de soort volgens Wester-

1) Luther (30) noemt *Vertigo substriata* ook nog onder de 18 Gastropoden, die men in Ingermanland met zekerheid mag verwachten.

lund (8) zeer algemeen is, geheel in het Zuiden van Zweden, in de provincie Skonen en bij Ronneby in Blekinge, zijn wij reeds ver in het gebied der loofbosschen.

Molde, de noordelijkste vindplaats in Noorwegen, ligt nog binnen de noordgrens van het verspreidingsgebied van *Quercus robur* L. en zelfs van verschillende vruchtboomen; hier ligt de noordelijkste vindplaats dus nog niet in het subarctische gebied. Gezien de groote vochtigheid, de koele zomers en de zachte winters van de smalle strook langs de Westkust van Noorwegen, waarin Molde gelegen is, bevinden wij ons hier eigenlijk in een uitersten, N.O.lijken uitlooper van het Atlantische gebied, dat, in engeren zin, vaak beperkt gedacht wordt tot de Zuidkust van Engeland, de Westkust van Frankrijk en voorts Midden- en Zuid Frankrijk, waarbij ik dan nog het N.W.lijke randgedeelte van het Iberische schiereiland, naar het Zuiden ongeveer tot aan de Douro-monding, zou willen voegen.

Wat de vindplaatsen in het meest noordelijke gedeelte van Schotland betreft, men rekent deze streken, die buiten de Noordgrens van het verspreidingsgebied van *Quercus robur* L. gelegen zijn, vaak tot het subarctische gebied. Men bedenke daarbij echter, dat ook hier de zomers koeler, de winters veel zachter zijn dan in het subarctische gebied van Zweden en vooral van Finland en dat voorts ook in Schotland het verspreidingsgebied van *Vertigo substriata* voor het allergrootste gedeelte binnen dat van *Quercus robur* L. gelegen is. Volgens Roebuck's Census (70) is *Vertigo substriata* bezuiden Stafford (52° 50' N. Br.) minder algemeen dan daar benoorden. Uit het bijbehorende kaartje blijkt dan ook, dat de soort in hoofdzaak werd aangetroffen in het uiterste Noorden van Wales, in Noord-Engeland, in het Zuid-Schotsche bergland en in het Zuiden en Westen van het Noord-Schotsche bergland, alsook, ten slotte, in een groot deel van Ierland <sup>1)</sup>.

Nog even wil ik er op wijzen, dat de vindplaatsen in de subarctische streken van Zweden en Finland gelegen zijn in de waterrijke gebieden van resp. de Storsjö en het Finsche rots- en merenplateau, terwijl bovendien in deze streken, waar *Vertigo substriata* den kouden winter zeker verslapen zal, de zomer de hoofdregentijd en Augustus de regenrijkste maand is.

Uit het bovenstaande blijkt: dat *Vertigo substriata* Jeffr. nimmer werd aangetroffen in het arctische gebied; dat de soort min of meer <sup>2)</sup> algemeen is op drie plaatsen in het Noorden van het Midden-Europeesche gebied

1) Uit dit kaartje van het verspreidingsgebied van *Vertigo substriata* in Roebuck's Census krijgt men voorts nog den indruk, dat de soort in Engeland, Schotland en Ierland aan het bergland gebonden is, of althans de laagvlakten mijdt.

2) Over gegevens, waaruit zou zijn na te gaan, waar de soort het talrijkst voorkomt: in Zuid Zweden, in Zuid Finland en Ingermanland, of in Groot Britannië en Ierland, beschik ik niet.

der loofbosschen, n.l. 1<sup>o</sup>. in het zuidelijkste gedeelte van Zweden, 2<sup>o</sup>. in het zuidelijkste gedeelte van Finland en in Ingermanland en 3<sup>o</sup>. in Noord-Engeland, Zuid- en West-Schotland en een groot deel van Ierland; dat zij in Zweden en vooral in Finland ook nog voorkomt in het Zuiden van het subarctische gebied, gebonden (naar althans voor Finland wordt aangegeven door Luther (30)) aan de aanwezigheid van loofboomen en naar het Noorden toe in talrijkheid afnemend, in streken, waar de gemiddelde temperatuur in de warmste zomermaand (Juli) tenminste tot 14 à 15° C. stijgt; dat zij ten slotte in het oceanieke klimaat van de Westkust van Noorwegen en van Noord-Schotland naar het Noorden toe voorkomt tot in gebieden, waar de gemiddelde temperatuur van de warmste zomermaand ten minste bijna 14° C. bedraagt.

Men kan dus *Vertigo substriata* geen eigenlijke subarctische, laat staan een arctische vorm noemen.

Betreffende het voorkomen in Rusland vond ik een korte, maar belangrijke opgave bij Lindholm (42), die vermeldt, dat *Vertigo substriata* behoort tot de in Europeesch Rusland over een groote uitgestrektheid verspreide soorten, daar zij van Finland tot aan het gebied der Midden-Wolga, in het Gouvernement Saratow, niet zeldzaam is. Dit gedeelte van Rusland behoort weer geheel tot het Midden-Europeesche gebied der loofbosschen, dat juist in het Gouvernement Saratow naar het Z.O. overgaat in het Pontisch-Centraalaziatische steppengebied.

Ook Boettger (20) vermeldt *Vertigo substriata* van Klin, bij Moskou, terwijl ik hierboven, in een noot, er reeds op wees, dat onze soort behoort tot de 18 Gastropoden species, die men, volgens Luther (30), in Ingermanland met zekerheid mag verwachten.

Volgens Steenberg (46) is *Vertigo substriata* in Denemarken eigenlijk een zeldzame soort, waarvan nooit meer dan een enkel of eenige weinige exemplaren te gelijk worden aangetroffen. Aan den anderen kant blijkt de soort echter verspreid door het geheele land, of althans een zeer groot gedeelte daarvan, voor te komen.

Voor zoover mij bekend, werd *Vertigo substriata* nog nimmer uit Frankrijk of België vermeld. Wel echter van de Normandische eilanden, sc. van Guernsey, door Marquand (51). Aangaande het voorkomen in het overige Midden-Europa, bewesten Rusland en in de Alpen vond ik in de eerste plaats gegevens bij Boettger (20), voorts ook bij Jordan (14), Geyer (37, 40), Bollinger (41) en anderen. Uit deze gegevens blijkt, dat *Vertigo substriata* werd gevonden verspreid door geheel Duitschland, b.v. op het eiland Rügen, in Pommeren, Brandenburg, Saksen, Hessen, Wurtemberg en Beieren. Geyer (40) zegt dan ook voor Duitschland: „durch das ganze „Gebiet zerstreut, sowohl in der Ebene als in den höheren Teilen der

„Stufenlandschaften”. Verder werd de soort gevonden in Zwitserland, Vorarlberg, Tirol en het subalpiene gebied der Oost-Alpen (Jordan (14)), in boven-Hongarije en Zevenburgen (d. w. z. in het Karpatisch-Transylvanische gebied), in Bohemen, Moravië en Galicië.

Evenals Steenberg (46) zulks voor Denemarken doet, wijst Bollinger (41) er op, dat *Vertigo substriata* eigenlijk overal in het boreale gebied zeldzaam is. Hij voegt daaraan echter toe: „Ob sie in Schweden, Norwegen „und Finnland quantitativ reicher auftritt, ist nicht erwiesen”.

Ook op de vindplaats bezuiden den Haag, in Meer en Bosch, is *Vertigo pusilla* Müll. bijna steeds talrijker dan *Vertigo substriata* Jeffr..

Wat echter het Zuiden van Zweden (provincie's Skonen en Blekinge), het uiterste Zuiden van Finland en Ingermanland aangaat, in de hierboven reeds aangehaalde woorden van Westerlund (8, 26) en Luther (30) ligt toch zeker een sterke aanwijzing, om aan te nemen, dat *Vertigo substriata* hier veel algemeener is, dan in het daar bezuiden gelegen overige Midden-Europeesche gebied der loofbosschen.

Het is voor onze beschouwingen van groot belang thans na te gaan, waar en in welk milieu *Vertigo substriata* in Zwitserland en in het verdere Alpengebied wordt aangetroffen.

Daartoe moeten wij eerst een oogenblik stilstaan bij de oecologische indeeling van het hooggebergte. Met C. Keller neemt Clessin (17) de volgende regionen aan:

- tot 650 M. het dalgebied;
- van 650 tot 1200 M. het benedenste woudgebied;
- van 1200 tot 1700 M. het bovenste woudgebied;
- van 1700 tot 2300 M. het alpiene gebied;
- van 2300 tot 2700 M. het subnivale gebied;
- van 2700 tot 3900 M. het nivale gebied.

In zijn Malacologie alpestre wijst Piaget (52) er terecht op, dat deze gebieden te scherp begrensd en te uitsluitend het eene juist boven het andere geplaatst zijn. Zoo kan, om een voorbeeld te noemen, in verband met plaatselijke omstandigheden, een tot het subnivale gebied behoorend bergpuin-terrein, met ook in den zomer niet verdwijnende sneeuwplekken, zich dalwaarts uitstrekken tot ver beneden het hoogste punt van een vlak daarnaast gelegen, tot het alpiene gebied behoorende alpenweide. Men denke hierbij o. a. aan het verschil tusschen een Noord- en een Zuidhelling, of tusschen een naar het Zuiden, dan wel naar het Noorden afhellende en openliggende vallei (loi de l'envers et de l'endroit; cf. Piaget (52) en Piaget et Romy (57)).

Piaget (52) onderscheidt dan:

I. région inférieure des vallées (comprenant le fond des grandes vallées

- et la fin des vallées latérales). Naar gelang der plaatselijke omstandigheden tot 1000 à 1200 M., soms tot 1300 M., of zelfs nog hooger;
- II. région inférieure des forêts. Boschgebied tot op ongeveer 1200 à 1350 M. hoogte;
- III. région supérieure des forêts. Boschgebied vanaf ongeveer 1200 à 1350 M., tot aan de boschgrens op ongeveer 1800 à 2200 (in de Midden-Alpen tot 2300) M. hoogte;
- IV. région supérieure des vallées. Van ongeveer 1000 à 1200 M., tot aan het bosch, dat dit gebied meestal van de weiden van het alpiene gebied scheidt;
- V. région alpine. Gebied der alpenweiden, gelegen boven de boomgrens, dus boven 1800 à 2200, of, in de Midden-Alpen 2300 M. en van de rotspartijen der lagere bergtoppen en -kammen (2300 à 2800 M.), die niet in de onmiddellijke nabijheid van eeuwige sneeuw en gletschers gelegen zijn;
- VI. région subnivale. Gebied van rotsblokken, bergpuin en moreenen, gelegen in de onmiddellijke nabijheid van gletschers en eeuwige sneeuw, met een armelijke vegetatie, of bijna zonder plantengroei;
- VII. région nivale. Gebied der eeuwige sneeuw, vanaf 2700 à 3000, meestal vanaf  $\pm$  2800 M..

Waar nòch Keller en Clessin, nòch Piaget, vele andere schrijvers echter wel van een subalpien gebied spreken, wil ik er nog even op wijzen, dat dit laatste (dat vaak, tot zekere hoogte, vergeleken wordt met het subarctische gebied) gevormd wordt door den gordel der naaldwouden, die van de hoogtegrens der loofbosschen en wel speciaal der beuken <sup>1)</sup> ( $\pm$  1300 à 1500 M.), tot aan de boomgrens ( $\pm$  1800 à 2200, resp., voor de Midden-Alpen, 2300 M.) reikt. Dit subalpiene gebied valt dus vrijwel samen met de région supérieure des forêts van Piaget.

Overeenkomend met hetgeen wij in het subarctische gebied zagen, vindt men ook in het subalpiene gebied hier en daar tusschen de naaldboomen nog enkele loofboomen, zooals de gewone eschdoorn, een elsoort, een paar *Lonicera*-soorten, de gewone lijsterbes en meerdere wilgensoorten.

In de Malacologie alpestre van Piaget (52), waarin materiaal verwerkt is, verzameld tot op 2800 à 2900 M. hoogte en afkomstig van vijf valleien in Wallis en in het daaraan grenzende Z.O.lijke gedeelte van Waadtland, wordt *Vertigo substriata* niet genoemd. Evenmin in de Notes malacolo-

---

1) Terwijl *Quercus robur* L. noordelijker voorkomt dan *Fagus silvatica* L., stijgt de beuk in de Alpen hooger dan de zomereik. Een en ander houdt verband met feit, dat de eik in een continentaal, de beuk daarentegen in een oceaniek klimaat thuis hoort.

giques sur le Jura bernois van Piaget et Romy (57) en in den Catalogue des Mollusques du Canton de Neuchâtel et des régions limitrophes des Cantons de Berne, Vaud et Fribourg van Paul Godet (36).

Onder de vele faunistische lijsten, die Kobelt (27) voor de Alpen vermeldt, waarbij er zes zijn, die van 3 tot 11 *Vertigo*-soorten noemen, is er slechts één, n.l. die van Gredler voor Zuid-Tirol <sup>1)</sup>, waarin *Vertigo substriata* voorkomt.

Bollinger (41) zegt, dat *Vertigo substriata* hem alleen bekend is van den Boven-Toggenburg, bij Wildhaus, gelegen op weinig meer dan 1000 M. hoogte, waar Von Martens de soort buitmaakte en van het St. Galler bovenland, waar Diem ons slakje vond op 1560 M. hoogte in het Calfeisendal, een westelijk zijdal van het Taminadal. Zelf vond Bollinger *Vertigo substriata* in aanspoelsel van de Wiese, tusschen Maulburg en Steinen <sup>2)</sup>, tegelijk met een aantal andere Gastropoden, die volgens hem, althans voor een gedeelte, zeer waarschijnlijk afkomstig waren van de bovenstreken van het Schwarzwald <sup>3)</sup>. Bollinger voegt hieraan nog toe, dat de verspreiding van *Vertigo substriata* in Zwitserland nog geenszins voldoende bekend is <sup>4)</sup>.

Geen der zoo juist genoemde vindplaatsen valt binnen het alpiene gebied. Voorts kan tot het subalpiene gebied alleen de vindplaats in het Calfeisendal gerekend worden.

Ook Jordan (14) noemt in zijn uitvoerige tabellen *Vertigo substriata* wel voor het subalpiene, echter niet voor het alpiene gebied der Oost-Alpen. Evenzoo spreekt Boettger (20) bij de behandeling van de verspreiding van ons slakje wel van de „subalpine”, echter niet van de „alpine Region”.

Volgens de tabel van Menzel (43) zou *Vertigo substriata* echter ook in het alpiene gebied moeten voorkomen. De bronnen, waaruit Menzel voor zijn tabel geput heeft, worden niet door hem genoemd. Daar ik evenwel nergens de vermelding van een bepaalde vondst, in het alpiene gebied, van *Vertigo substriata* aangetroffen heb, vermoed ik, dat deze opgave van Menzel op een vergissing berust.

Wat de geografische verspreiding van *Vertigo substriata* betreft, moet ik thans alleen nog de vindplaatsen in en bezuiden den Kaukasus en in Portugal bespreken.

1) Volgens Clessin (15) hier tot op 1200 M. hoogte.

2) Dus in Deutschland, in Baden.

3) De hoogste top van het Schwarzwald haalt nog geen 1500 M..

4) Prof. Dr. O. Fuhrmann, te Neuchâtel, was zoo vriendelijk mij te doen weten, dat ook den Heer J. Piaget, dien hij (in 1925) voor mij daarnaar vroeg, geen andere dan de door mij hier genoemde vindplaatsen van *Vertigo substriata* in Zwitserland bekend zijn.

In 1880 vermeldde Boettger (12) *Vertigo substriata* van den Kaukasus, waar de soort door Hans Leder bij Abastoeman en tegen de helling van den Kasbek verzameld was. Verdere bijzonderheden betreffende deze beide vindplaatsen deelt Boettger niet mede. Hij beschrijft den Kaukasischen vorm onder den naam var. *mitis*, merkt daarbij echter op, dat de 25 exemplaren, die aan zijn beschrijving ten grondslag liggen „zum verwechseln ähnlich” zijn met materiaal afkomstig van het landschap Dalarna in Zweden.

Het, althans in het Westen, boschrijke Kaukasische gebied ligt ingesloten tusschen, in het Noorden het Sarmatische, in het Zuiden het Armenisch-Iranische steppengebied. In het Westen is het Kaukasische gebied bezuiden den hoofdkam van den eigenlijken Kaukasus zeer regenrijk. De hoofdregentijd valt hier in Augustus.

Abastoeman, een badplaats met warme zwavelbronnen, is, volgens Baedeker, gelegen op 1297 M. hoogte, op de Zuidhelling van het Westelijke, in de richting Oost-West verloopende gedeelte van het Soeramgebergte. Ook hier is het klimaat nog vochtig, zij het dan ook niet zoo uiterst vochtig als benoorden dit gebergte. Bovendien heeft Kobelt (27) er reeds op gewezen, dat ook in het meer Z.W.—N.O. verloopende, oostelijke gedeelte van het Soeramgebergte, dat het zeer vochtige woudgebied van het oude Colchis (= Mingrelië en Imeretië, de vlakke van de Rion) scheidt van het naar het Oosten toe steeds droger wordende dal van de Koera, de faunagrens volstrekt niet samenvalt met de waterscheiding, maar met de grens tusschen woud en steppe, die, gerekend van uit Colchis, ver voorbij het Soeramgebergte gelegen is.

Dat ook tegen de helling van den Kasbek vochtige plekjes voorkomen, die geschikt zijn voor *Vertigo substriata*, behoeft geen verwondering te verwekken.

Ten slotte werd, naar Morelet (10) mededeelt, *Vertigo substriata* ook in Portugal en wel bij Porto (in het Hollandsch gewoonlijk, maar ten onrechte, Oporto genoemd) gevonden door baron Paiva. Niemand minder dan Westerlund (18) vermeldt dan ook dit voorkomen in Portugal in zijn Fauna der in der paläarktischen Region lebenden Binnenconchyliën. Evenzoo Kobelt (27) in zijn Studien zur Zoogeographie. Zonder daarvoor ook maar een enkele reden op te geven zegt echter Boettger (20): „den Fundort Portugal möchte ich anzweifeln”. Blijkbaar heeft hem hier, in een onbewaakt oogenblik, een vooropgezette, op theoretische overwegingen berustende meening, parten gespeeld. Helaas heeft dit echter vermoedelijk ten gevolge gehad, dat Pilsbry (63) de vindplaats in Portugal niet meer vermeldt.

Nu is het m. i. vrijwel uitgesloten, dat iemand als Morelet zich in de

determinatie van een zoo kenbare soort als *Vertigo substriata* vergist zou hebben. Bovendien is het voorkomen bezuiden de Pyrenaeën ten slotte niet meer bevreemdend dan het voorkomen bezuiden den eigenlijken Kaukasus. Ook heeft Noord-Portugal, tot nog vrij ver bezuiden Porto, veel neerslag, op sommige plaatsen in het kustgebied zelfs tot meer dan 1500 mm. per jaar. Hier heerscht een gematigd, mild, oceaniek klimaat met veel noordelijke en westelijke winden. Zijn bij Lissabon de zomers nog tamelijk droog, zoo zijn in Noord-Portugal alle jaargetijden regenrijk. Te Porto is voorts de gemiddelde Juli-temperatuur niet hooger dan 22° C.. De Noordgrens van het gebied der typisch mediterrane Mollusken ligt dan ook in Portugal niet noordelijker dan de monding van de Taag.

Wat de conditie's van milieu aangaat, heeft derhalve het voorkomen van *Vertigo substriata* bij Porto niets bevreemdends.

In het mediterrane gebied, dat, in verband met zijn warmen, zeer regenarmen zomer het gebied der xerophielen is, werd *Vertigo substriata* nimmer aangetroffen.

#### II. 5. *Vertigo substriata* bij den Haag in geen geval een echt glaciaalrelikt.

Wij moeten thans nog even terugkeeren tot de vindplaats van *Vertigo substriata* bij den Haag. Meer en Bosch is gelegen, zooals ik hiervoor reeds terloops opmerkte, beN.W. Loosduinen, op het oude duinlandschap van het voormalige Dekkersduin, of althans van het Z.W.lijk verlengde daarvan en op den overgang van dit oude duinlandschap in het zandige moerasveen van den, een oude strandvlakte vertegenwoordigenden Segbroekpolder <sup>1)</sup>. Waar dit oude duinlandschap, waarvan de bovenlagen verweerd (uitgeloogd) en derhalve kalkarm tot kalkloos geworden zijn, vaak een heideflora, d. w. z. een flora van kalkvliedende planten draagt (b.v. *Calluna vulgaris*, *Ulex europaeus*, *Sarothamnus scoparius* etc.), heeft men van biologische zijde vaak ten onrechte verondersteld, dat men hier met „diluviale” gronden te maken zou hebben <sup>2)</sup>.

Uit een paar boringen, verricht te Loosduinen en aan den weg naar Kijkduin, even bewesten het N.W.lijke uiteinde van Meer en Bosch, waarvan Dr. J. F. Steenhuis mij de profielen liet toonen op het Rijksbureau voor Drinkwatervoorziening in den Haag, blijkt, dat de grens Holoceen-Pleistoceen hier respectievelijk op bijna 19 en minstens 17 M. onder den beganen grond wordt aangetroffen.

1) Behalve Tesch (66), wiens voorstelling van zaken hier gevolgd is, vergelijkte men ook Van Baren (39), pag. 841 e. v..

2) cf. e.g. Vuyck (28) en ook nog D. & A. N. Koopmans-Forstmann (81).



Uit het feit, dat dus Meer en Bosch gelegen is op het oude duinlandschap, dat zich misschien eerst ongeveer een paar duizend jaar voor Christus begonnen is te vormen en waaronder Holocene sedimentaire lagen tot een gezamenlijke dikte van ongeveer 15 M. worden aangetroffen, die dus aldaar na de Pleistocene ijstijden door zee- en zoetwater afgezet zijn, volgt al dadelijk, dat hier *Vertigo substriata* geen echt glaciaalrelikt (volgens de opvattingen van Schröter en Ekman c. s.), maar hoogstens een pseudorelikt zou kunnen zijn, daar zij immers dit terrein onmogelijk sedert de Pleistocene ijstijden bewoond kan hebben (cf. noot 1, pag. 129).

## II. 6. Samenvatting betreffende de oecologie van *Vertigo substriata* Jeffr..

Uit bovenstaand overzicht van hetgeen bekend is van de verspreiding, in geographisch en in oecologisch opzicht, van *Vertigo substriata* blijkt wel, dat wij van de oecologie van deze soort slechts bitter weinig weten, hetgeen overigens voor de meeste landslakken geldt. Het is ons grootendeels onbekend, uit welke factoren het milieu van het dier (Umwelt: Von Uexküll) samengesteld is, hoe deze factoren op het dier inwerken en hoe dit hierop reageert. Wij kunnen slechts zeggen, dat *Vertigo substriata* behoefte schijnt te hebben aan groote lucht-vochtigheid en beschutting door vegetatie, speciaal door afgevallen loof en takken onder boomen. Evenals aan Clessin (15) viel het ook mij op, dat de dieren bij zeer vochtig weer, na regens, te voorschijn komen, terwijl uit het door Bollinger (41) verzamelde materiaal en uit de vondsten bezuiden den Haag blijkt, dat de soort ook op kalkarmen bodem voorkomt <sup>1)</sup>. Aan de hand van hetgeen bekend is van de geographische verspreiding blijkt voorts, dat de gemiddelde zomertemperatuur, gedurende de warmste maand, in het verspreidingsgebied van *Vertigo substriata* hoogstens 22° en tenminste 13 à 14° C. bedraagt. De mogelijkheid blijft hierbij open, dat op een vindplaats in de Alpen deze temperatuur nog iets lager dan 13 à 14° C. zou zijn; hier hangt echter zooveel van locale omstandigheden af, dat ik daaromtrent niets met zekerheid durf te zeggen. Voor de vindplaats in het Calfeisendal, op 1560 M. hoogte, zou ik, gezien het verloop der Juli-isothermen en aannemende een temperatuur-daling voor elke 100 M. hoogte van 0,6° C. in den zomer, komen op iets minder dan 12,5° C.. Daarbij is dan echter geen rekening gehouden met de mij onbekende locale omstandigheden op de vindplaats. Bovendien moge hier ter plaatse

1) Tesch (66) vond bij twee zandmonsters van den Segbroekpolder een koolzure-kalkgehalte van 0.08 en 0.07 %.

nog eens herinnerd worden aan hetgeen ik hiervoor opmerkte aangaande de mogelijkheid van belangrijke verschillen tusschen de klimatologische levensomstandigheden in het eigenlijke milieu van het dier en het op grond van meteorologische waarnemingen bekende klimaat van de streek, waarin dit milieu wordt aangetroffen.

Ten slotte blijkt nog, dat in het hierboven beschreven verspreidingsgebied van *Vertigo substriata* in alle jaargetijden regen valt, terwijl de jaarlijksche hoeveelheid neerslag 500 à 1000 mm., of zelfs meer bedraagt.

## II. 7. Is het verspreidingsgebied van *Vertigo substriata* Jeffr. continu of disjunct? Voorkomen bezuiden de Pyrenaeën en den Kaukasus.

Wij zijn thans genaderd tot de bespreking van de kwestie, in hoeverre het verspreidingsgebied van *Vertigo substriata* continu of disjunct is.

De beantwoording van de vraag, of een geïsoleerd gedeelte van het verspreidingsgebied van een plant- of diervorm onder de tegenwoordige conditie's van milieu al dan niet langs natuurlijke weg van uit het overige verspreidingsgebied bezet is kunnen worden, is, althans volgens de opvattingen van Schröter en Ekman c. s., beslissend, wanneer men tracht na te gaan, of men misschien met een relictgebied te doen zou kunnen hebben.

Bij de verspreiding van een levensvorm kunnen wij onderscheid maken tusschen actieve migratie en passieve verspreiding <sup>1)</sup>. Wat de actieve migratie aangaat, bedenke men, dat, voor een slakje als b.v. *Vertigo substriata*, de conditie's gedurende het Holocene tijdperk veel gunstiger waren toen het land nog niet in cultuur gebracht was, dan tegenwoordig (cf. ook Geyer (72)). Wat voorts de passieve verspreiding betreft, zoo moet men m. i., al staat ons op dit gebied nog niet zoo'n heel groot feitenmateriaal ter beschikking (cf. Kobelt (27) en ook Max Weber (65)), vooral voor een slakje als *Vertigo substriata* de beteekenis van transport door drijvende voorwerpen <sup>2)</sup>, door den wind (b.v. in het geval van *Vertigo substriata* met dorre bladeren), door vogels en zoogdieren aan veeren, resp. haren, pooten en bek en zelfs in den darmtractus (krop! cf. Kobelt (27)) en tenslotte ook door den mensch, b.v. met levende en doode planten of plantendeelen, met aardkluiten om wortels van planten enz., niet onder-

1) In noot 1 op pagina 124 wees ik reeds op de groote overeenkomst, wat betreft de verspreidingsmogelijkheid, tusschen landslakken en zaadplanten.

2) Telkens vindt men in de litteratuur vermeld, dat *Vertigo substriata* werd gevonden in „Genist” of rejectamenta = aanspoelsel. Zoo zegt o. a. Bollinger (41): „Die Fluszenspülungen geben beim Spähen nach dieser Art die beste Wegleitung”.

schatten. Dat dan ook op den langen duur, eenigszins in tegenstelling met hetgeen men misschien op het eerste gezicht van zoo weinig bewegelijke en in zoo hooge mate aan het substraat gebonden dieren zou verwachten, dank zij actieve migratie en passieve verspreiding, vele landslakken er in slagen, om, over uitgestrekte gebieden, de enkele, verspreid en op groote afstanden van elkaar gelegen localiteiten, waar de conditie's van milieu gunstig voor hen zijn, te bezetten, is een bekend feit (cf. Kobelt (27)).

In verband met het bovenstaande lijkt het mij uitgesloten, om voor het Europeesche verspreidingsgebied van *Vertigo substriata*, voor zoover dit in Groot Brittanië en Ierland, Nederland, Denemarken, Noorwegen, Zweden, Finland, Rusland benoorden het steppengebied der Sarmatische vlakten, het oude Oostenrijk-Hongarije, Duitschland en Zwitserland gelegen is, aan te toonen, dat het niet continu zou zijn.

Wat verder het voorkomen bezuiden de Pyrenaeën en bezuiden den hoofdkam van den Kaukasus betreft, het is zeer moeilijk om hieraan voor een zoo klein, verborgen levend, door wind, stroomend water, dier en mensch gemakkelijk vervoerbaar, zeer zeker in vele landstreken, waar het voorkomt, tot nu toe nog niet ontdekt slakje beschouwingen vast te knoopen, die tot een bepaalde conclusie leiden.

Kobelt (27), er op wijzend, dat er geen sprake kan zijn van een fundamenteel verschil tusschen de Molluskenfauna van de Noord- en Zuidhelling der Pyrenaeën, concludeert daaruit, dat de huidige Molluskenfauna hier reeds dateeren moet uit den tijd vóór de vorming van het gebergte, d. w. z. reeds uit het oudere Tertiair. Immers, de laatste plooiing der Pyrenaeën, die iets ouder zijn dan de Alpen, had plaats tusschen het Eoceen en Mioceen.

Kobelt (27) merkt hierbij op, dat tegenwoordig de kam der Pyrenaeën voor Mollusken een absoluut onoverschrijdelijke hindernis vormt. Ik zou er op willen wijzen, dat dit hoogstens voor de Centrale Pyrenaeën (van den Col de la Perche tot den Pic d'Anie) kan gelden en wel vooral voor het 70 K.M. lange middengedeelte daarvan, dat gelegen is tusschen den Col de Puymorens (1931 M.) in het Oosten en de Vallée d'Aran in het Westen. In dit middengedeelte blijven n.l. ook de pashoogten alle boven de 2000 M..

De Westelijke Pyrenaeën echter, vanaf den Pic d'Anie tot aan de Golf van Biscaye, hebben, met uitzondering van hun beoosten den Pic des Escaliers gelegen Oostelijk uiteinde, het karakter van een middelgebergte, met afgeronde vormen en beboschte hellingen. Bedraagt de pashoogte van Roncesvalles nog 1207 M., iets meer naar het westen stijgen zelfs de toppen, zooals la Rhune, nog slechts tot 900 M. hoogte. In het de West-

grens der Pyrenaeën vormend dal van de Oria klimt de spoorbaan van San Sebastian naar Vittoria niet hooger dan tot 658 M..

Ook aan hun Oostelijk uiteinde worden de Pyrenaeën lager. Zoo stijgt de Col du Perthus, die op ruim 25 K.M. afstand van de zee gelegen is en waarover de rijweg van Perpignan naar Figueras loopt, slechts tot 290 M. hoogte. De hoogste daar beoosten gelegen bergtop haalt slechts 1257 M..

Er kan dan ook geen sprake van zijn, dat heden ten dage de Pyrenaeën in het algemeen een voor Mollusken onoverschrijdbare grens tusschen het Iberische schiereiland en het overige Europa zouden vormen.

Dat zulks gedurende de Pleistocene ijstijden in veel sterkere mate het geval geweest zal zijn, is zeer waarschijnlijk.

Kobelt (27) wijst er dan ook op, dat geen glaciaalmigranten <sup>1)</sup> de Pyrenaeën overschreden hebben.

Zonder zeer gecompliceerde en door geen enkel bekend geworden feit ondersteunde hypothesen kan *Vertigo substriata* Jeffr. te Porto dan ook onmogelijk voor een glaciaalrelikt gehouden worden. Tot iets dergelijks zal overigens wel niemand geneigd zijn. Dit laatste geldt ook voor de vindplaatsen in en bezuiden den Kaukasus.

## II. 8. Voorkomen in het geologisch verleden. Verdere beschouwingen betreffende het verspreidingsgebied.

Bij onze verdere beschouwingen betreffende het verspreidingsgebied van *Vertigo substriata* Jeffr., moeten wij thans ook onze aandacht wijden aan het voorkomen van de soort in het geologisch verleden.

Van de familie der *Pupillidae* (sive *Pupidae*), tot wier subfamilie der *Vertigininae* *Vertigo substriata* Jeffreys behoort, zijn reeds uit het Carboon, ja misschien zelfs reeds uit het Devoon, vertegenwoordigers bewaard gebleven en ons bekend geworden. Onder de *Pupillidae* (en daarnaast ook onder de *Zonitidae*) treft men dan ook de oudste ons bewaard gebleven landslakken aan.

De oudste, ons bekende vertegenwoordigers van het geslacht *Vertigo* werden gevonden in Tertiaire afzettingen. Weliswaar heeft Moore fossiele schelpjes uit den Lias van Sommerset tot het geslacht *Vertigo* gebracht; het is echter wel zeker, dat hij daarbij niet met werkelijke vertegenwoordigers van dit geslacht te maken had (cf. Kobelt (27)).

Uit het Tertiair zijn ons een groot aantal *Vertigo*-soorten bekend geworden. Men vergelijkte dienaangaande Pilsbry (63) en Wenz (75).

1) Kobelt zegt „Eindringlinge der Eiszeit”. Dit begrip komt overeen met dat der glaciaalmigranten van Schröter; cf. hierboven pag. 131, noot 1.

Wanneer wij afzien van enkele twijfelachtige vondsten uit het Palaeocen en Eoceen van Noord-Amerika (Wyoming) en Frankrijk, dan kunnen wij zeggen, dat ons sedert het Boven-Eoceen of Onder-Oligoceen uit de opeenvolgende geologische formatie's een ononderbroken reeks van soorten bekend geworden is, waarvan het volkomen vast staat, dat zij tot hetzelfde geslacht gerekend moeten worden als waartoe de tegenwoordig nog levende *Vertigo*-species behooren.

Zelfs is uit verschillende vondsten in Frankrijk en Italië gebleken, dat van onze recente, nauw met *Vertigo substriata* Jeffr. verwante soorten *Vertigo pusilla* Müll. en *angustior* Jeffr. reeds in het Midden-Pliocen (Plaisancien) en *Vertigo pygmaea* (Drap.) reeds in het Boven-Pliocen (Astien) in Europa leefden.

De oudste ons bekende vertegenwoordigers van *Vertigo substriata* zelf worden vermeld door Andreae<sup>1)</sup> uit de Mosbacher Zanden, die tot het Oud-Pleistoceen en wel, naar het schijnt, tot het oudste interglaciale tijdperk behooren<sup>2)</sup>.

Nu is een soort wel bijna steeds ouder dan de oudste daarvan als fossiel bekend geworden vertegenwoordiger. Dat dit ook voor *Vertigo substriata* zou gelden, wordt des te waarschijnlijker door de volgende overwegingen:

1<sup>o</sup>. Heeft *Vertigo substriata* Jeffr., die niet alleen in het grootste gedeelte van haar recente verspreidingsgebied, maar ook in de Holocene en Pleistocene afzettingen, waarin zij wordt aangetroffen, nergens talrijk is, maar gewoonlijk als zeldzaam of zeer zeldzaam wordt vermeld, niet zoo heel veel kans, om in fossielen toestand bewaard en door ons gevonden te worden;

2<sup>o</sup>. Zijn ons bovendien uit het Pliocen tot nu toe slechts uiterst weinig landslakken bekend geworden, die dan nog grootendeels in Italië (Piémont) werden gevonden, waar ons slakje, althans tegenwoordig, niet voorkomt;

3<sup>o</sup>. Vormen onze recente en de Tertiaire *Vertigo*-fauna ongetwijfeld slechts één, zich wel geleidelijk wijzigend en misschien in bloei achteruitgegaan, maar in elk geval doorlopend geheel;

4<sup>o</sup>. Zijn van enkele nauw met *Vertigo substriata* Jeffr. verwante recente soorten reeds Pliocene vertegenwoordigers in Frankrijk en Italië gevonden;

5<sup>o</sup>. Is *Vertigo substriata* Jeffr., zooals ik in den aanvang van dit artikel

1) cf. Kobelt (27) en Brömme (16). De oorspronkelijke publicatie van A. Andreae (Abhandlungen zur geologischen Spezialkarte von Elsass-Lothringen, Bd. IV, Heft 2) kon ik niet raadplegen.

2) Volgens Emile Haug, *Traité de Géologie*, II, pag. 1815, behooren de Mosbacher Zanden tot het jongste interglaciale tijdperk.

reeds opmerkte, een zeer constante vorm, hetgeen op hoogen geologischen ouderdom zou kunnen wijzen.

Ik meen dan ook, dat wij met een gerust geweten mogen aannemen, dat ook *Vertigo substriata* Jeffr. tenminste reeds uit het Pliocéen dateert.

In herinnering moge hierbij gebracht worden, dat het voor onze recente palaearktische Molluskenfauna reeds lang vaststaat, dat zij zich, wat haar kwalitatieve samenstelling betreft, geleidelijk uit de Tertiaire fauna ontwikkeld heeft en dat de Pleistocene ijstijden dus volstrekt niet twee verschillende, na elkaar opgetreden fauna's scheiden. Wel zullen, begrijpelijkerwijs, onder invloed van deze ijstijden de verspreiding en soms ook wel de aard (= het genotype) van vele vormen zich gewijzigd hebben, terwijl bovendien in zeer vele gevallen gedurende de ijstijden de sporen uitgewischt werden, die verschillende soorten te voren, op den weg, waarlangs zij zich verspreidden, hadden achtergelaten.

Wanneer ik dus meen te moeten aannemen, dat *Vertigo substriata* Jeffr. reeds uit het Tertiair dateert, dan moet ik er verder op wijzen, dat Pilsbry (63) tot de conclusie komt, dat de *Vertigo*-soorten zich in het Pliocéen door Noord-Azië <sup>1)</sup> heen verspreid hebben over een gebied, dat zich uitstreckte van de Atlantische kusten van Noord-Amerika in het Oosten tot aan de gelijknamige kusten van Europa in het Westen. De recente Europeesche en Noord-Amerikaansche *Vertigines* zouden dus thans in het uiterste Oosten en Westen van het voormalige Tertiaire verspreidingsgebied van het genus voorkomen. Tot deze conclusie wordt Pilsbry geleid niet alleen door de huidige circumpolaire verspreiding van zijn soorten-groep van *Vertigo modesta* Say, resp. *Vertigo arctica* (Wallenb.) en verwanten, maar ook door het feit, dat *Vertigo pygmaea* (Drap.) zoowel in Noord-Amerika als in Europa, Klein-Azië en het Talyschgebied voorkomt en dat er in enkele gevallen een zeer groote overeenkomst bestaat tusschen telkens een Europeesche en een Amerikaansche recente soort.

Zoo gelijkt de Amerikaansche *Vertigo ovata* Say zeer veel op onze *Vertigo antivertigo* Drap., terwijl de nearctische *Vertigo ventricosa* Morse sterk doet denken aan de palaeartische *Vertigo moulinsiana* Drap. . Hierbij wil ik nog even in herinnering brengen, dat Jeffreys (7) zegt, dat zijn *Vertigo substriata* „closely resembles, and may be specifically identical with, the *Pupa milium* of Gould, which is a native of the United States”. Daar ik niet over materiaal van *Pupa milium* Gould beschik, kan ik de juistheid van deze uitlating van Jeffreys niet beoordeelen. Mochten inder-

1) Hier in Siberië zouden dan de *Vertigo*-soorten, met uitzondering van enkele tot de soortengroep van *Vertigo modesta* Say (Pilsbry (63)) behorende vormen, sedert weer uitgestorven zijn. Fossiele resten, die deze conclusie van Pilsbry zouden bevestigen, zijn ons tot nu toe nog niet bekend geworden.

daad *Vertigo substriata* Jeffr. en een of andere Noord-Amerikaansche *Vertigo*-soort nauw verwant blijken te zijn, dan zou dit nog weer een aanwijzing kunnen zijn, om aan te nemen, dat *Vertigo substriata* reeds uit het Tertiair dateert.

In het licht van het bovenstaande wordt het voorkomen van onze soort bezuiden de Pyrenaeën minder bevreemdend. Immers, het is zeer goed denkbaar, dat, gedurende een of ander tijdvak van het Neogeen, de gelegenheid voor *Vertigo substriata* Jeffr., om van uit Midden-Europa tot in het Iberische schiereiland door te dringen, bijzonder gunstig geweest zou zijn en derhalve gunstiger dan tegenwoordig of gedurende de Pleistocene ijstijden.

Wat voorts de vindplaatsen in en bezuiden den Kaukasus betreft, indien wij een Tertiaire verspreiding door Noord-Azië aannemen, dan konden ook deze in het Neogeen bezuiden de toenmalige Sarmatische zee of haar Pliocene resten om, van uit West-Siberië, via West-Toerkestan bereikt worden. In verband met deze mogelijkheid lijkt het mij van belang, dat een aantal van onze recente Europeesche *Vertigo*-soorten en wel vertegenwoordigers van verschillende soortengroepen (Pilsbry (63)), nog heden ten dage in Transcaucië, het Talyschgebied, Armenië, Klein-Azië en Toerkestan levend worden aangetroffen.

Zoo werd *Vertigo pusilla* Müll. gevonden in den Kaukasus en in Klein-Azië; *Vertigo antivertigo* (Drap.) in Transcaucië, Armenië, het Talyschgebied en Toerkestan; *Vertigo substriata* Jeffr. in den Kaukasus en in Transcaucië; *Vertigo pygmaea* (Drap.) in den Kaukasus, in Transcaucië, in het Talyschgebied en in Klein-Azië; *Vertigo moulinsiana* Drap. in Transcaucië (te Poti, aan de monding van de Rion).

Waar echter *Vertigo substriata* Jeffr., zooals wij hierboven zagen, in Rusland voorkomt vanaf Finland tot aan het gebied van de Midden-Wolga, in het Gouvernement Saratow, d. w. z. in het Midden-Europeesche gebied der loofbosschen, tot waar dit in het Z.O. in het Pontisch-Centraalaziatische steppengebied van de Sarmatische vlakte overgaat, daar moeten wij in het oog houden, dat ook nog de mogelijkheid bestaat, dat dit steppengebied in een interglaciaal tijdperk, of in het postglaciale Quartair, b.v., postglaciaal, in den Atlantischen tijd van Blytt en Sernander, gedurende korteren of langeren tijd met bosch bedekt was, zoodat *Vertigo substriata* Jeffr. en andere *Vertigo*-soorten den Kaukasus ook van uit het Noorden bereikt zouden kunnen hebben. Dan rijst echter weer de vraag, of zij in dit geval door het gebergte tot in Transcaucië en verder hadden kunnen doordringen.

Iets dergelijks geldt voor het voorkomen bezuiden de Pyrenaeën. Ook daar moeten wij met de mogelijkheid van een van uit Midden-Europa

tot in het Iberische schiereiland doordringen gedurende eenig daartoe geschikt inter- of postglaciaal Quartair tijdperk, rekening blijven houden. En waar ons voor beschouwingen betreffende het bereiken door *Vertigo substriata* van het tegenwoordig door haar bij Porto bewoonde gebied een basis van feitenmateriaal ten eenenmale ontbreekt, mag ten slotte ook de mogelijkheid van passieve verspreiding over grooten afstand, b.v. door mensch of dier, niet geheel uit het oog verloren worden.

Ook naar aanleiding van het voorkomen van *Vertigo substriata* Jeffr. op Guernsey, zou ik nog een enkel woord willen zeggen.

Het wil mij lijken, dat wij wel mogen aannemen, dat in het Neogeen Engeland eenmaal, dan wel meerdere keeren met Bretagne en Normandië verbonden is geweest, zoodat ook Guernsey deel van het continent uitmaakte (cf. o. a. Arldt (62)). De vraag rijst dus, of het voorkomen op Guernsey een bewijs zou kunnen vormen voor de juistheid van het aannemen eener Tertiaire verspreiding van *Vertigo substriata*.

Ik trachtte na te gaan, wat er van de post-Tertiaire geologische geschiedenis van Guernsey bekend geworden is. Hetgeen ik in de litteratuur en wel in de eerste plaats bij Sinel (74) vond, meen ik als volgt te kunnen samenvatten.

Na een aanzienlijke positieve niveau-verandering van den zeespiegel aan het eind van het Plioceen, of in den aanvang van het Pleistoceen, zou Guernsey een eiland geweest zijn, dat met slechts ongeveer  $\frac{2}{3}$  van zijn tegenwoordige oppervlakte boven de golven uitstak, daar de zeespiegel ten opzichte van het eiland toen ter tijd nog belangrijk hooger gelegen zou hebben dan tegenwoordig.

Nadien zou Guernsey althans nog tweemaal tot het continent behoord hebben. Den eersten keer zou dit het geval geweest zijn in het Midden-Pleistoceen, toen met mammoeth (*Elephas primigenius*), wolharige neushoorn (*Rhinoceros tichorhinus*), rendier (*Rangifer tarandus*) enz. enz. ook de hol-bewonende Hominiden (*Homo primigenius* s. *neandertalensis*) uit het cultuurtijdperk van het Moustérien vanuit het Noorden in deze streken waren aangekomen. Dit zou gedurende, of misschien in den aanvang van een ijstijd geweest zijn.

Den tweeden keer zou Guernsey weer met Frankrijk en zeer waarschijnlijk ook met Engeland verbonden geweest zijn in de cultuurperiode van het Neolithicum (Robenhausien), toen het land met uitgestrekte eikenbosschen overdekt was, waarvan de resten thans nog rondom de Normandische eilanden worden aangetroffen als onderzeesche boschresten (lower submerged postglacial forest). Het wil mij voorkomen, dat dit in de subboreale periode van Blytt en Sernander geweest zou kunnen zijn.

Vaak heb ik den indruk gekregen, dat vele biogeographische en palaeo-



geographische theorieën niet opgeworpen zouden zijn, indien de bioloog meer kritisch had kunnen staan tegenover de door hem benutte gegevens uit de geologische publicatie's, de geoloog tegenover die uit de biologische litteratuur. Ik haast mij dan ook op te merken, dat ik geen oordeel heb over de min- of meerdere juistheid van bovenstaande, Guernsey betreffende geologische theorieën. Waar echter met de mogelijkheid van Post-Tertiaire, zoowel glaciale als post-glaciale verbindingen van Guernsey met het vasteland rekening gehouden moet worden, kan het voorkomen van *Vertigo substriata* op Guernsey niet als bewijs voor de juistheid van het aannemen eener Tertiaire verspreiding van onze soort gebruikt worden.

Thans nog een enkel woord over het voorkomen van *Vertigo substriata* Jeffr. in Quartaire en speciaal in Pleistocene afzettingen. Wij komen hier weer op een gebied, waar de uiterste voorzichtigheid geboden is. In de eerste plaats weten wij niets met zekerheid van de conditie's van milieu, waaronder de vormen leefden, wier resten ons in Pleistocene glaciale en interglaciale afzettingen bewaard zijn gebleven. Gewoonlijk heeft men juist omgekeerd uit die resten, speciaal van Mollusken, willen afleiden, hoe de levensomstandigheden toen ter tijd waren. Daarbij is men echter zeer vaak slechts tot voorbarige en daardoor waardelooze conclusie's gekomen. Ik zou hierbij in de eerste plaats willen verwijzen naar de zeer juiste kritische beschouwingen van Geyer (72), getiteld: „Die Quartär-mollusken und die Klimafrage”.

In de tweede plaats moeten wij de rol niet vergeten, die het water gespeeld heeft bij het ontstaan der afzettingen, zooals diluviale zanden en kalktuffen, waarin wij de resten der Pleistocene fauna aantreffen. Immers in verband met die rol rijst telkens de vraag, in hoeverre het in de afzettingen bewaarde materiaal ter plaatse en tijdens de vorming der afzettingen geleefd heeft dan wel van elders, in verschen staat, of, na uit oudere afzettingen te zijn losgespoeld, door het water aangevoerd werd. Zoo bevatten ook de Mosbacher zanden verplaatst materiaal, waaronder zelfs resten eener Pliocene fauna.

In de derde plaats is het vaak nog geheel onzeker, wanneer precies de fossielen-voerende Pleistocene lagen werden afgezet. Echter maakt het, wat de levensomstandigheden betreft, een enorm verschil, of zulks gedurende een ijstijd, in een interglaciaal tijdperk, of in een overgangstijd tusschen glaciaal en interglaciaal geschiedde.

Zoo is b.v. ook deze zijde van het löss-vraagstuk nog lang niet opgelost (cf. o. a. Soergel (64) en Geyer (61, 72)). Toch zullen tegenwoordig velen geneigd zijn aan te nemen, dat wij nergens zooveel kans hebben vertegenwoordigers der eigenlijke glaciale fauna aan te treffen als onder de löss-fossielen, waartoe o. a. behooren resten van mammoeth (*Elephas*

*primigenius*), wolharige neushoorn (*Rhinoceros tichorhinus*), rendier (*Rangifer tarandus*), muskusos (*Ovibos moschatus*), veelvraat (*Gulo borealis*), marmotten (*Arctomys marmotta* en *bobac*), lemmingen (*Myodes torquatus* en *lemmus*), sneeuwuil (*Nyctea scandiaca*), sneeuwwhoenders (*Lagopus mutus* en *albus*) enz. enz..

Aan den anderen kant is het wel zeker, dat de fossiele löss-Molluskenfauna in veel mindere mate een glaciaal karakter vertoont dan b.v. de overeenkomstige Zoogdierfauna. Dit blijkt o. a. reeds uit de gegevens en beschouwingen van Kobelt (27).

Geyer (61) wijst er op, dat de fossiele löss-Molluskenfauna zich van onze recente Molluskenfauna onderscheidt door het geheel ontbreken van xerotherme mediterrane slakken en dat zij oecologisch gekenmerkt is door het overwegen van xerophielen en extreme droogtevormen van euryhygrome soorten.

In verband met dit alles klopt het met de voorstelling, die wij ons gevormd hebben van het milieu, waarin *Vertigo substriata* thuis hoort, dat onze soort, practisch gesproken, niet in de löss werd aangetroffen. In zijn „Mollusken des Schwäbischen Lösses in Vergangenheit und Gegenwart” noemt Geyer (61) onze soort niet; evenmin doet zulks Sandberger (cf. Kobelt (27)). Slechts éénmaal vond ik ze voor de löss vermeld en wel uit de omstreken van Bazel, door Gutzwiller (22, 24) en dan nog als „uiterst zeldzaam”. Afgezien van de groote moeilijkheden, die zich bij de interpretatie van één zoodanige vondst voordoen (cf. b.v. Geyer (61, 72)), is ook het gevaar van verontreiniging bij soortgelijk materiaal volstrekt niet uitgesloten. Gutzwiller zelf wijst op dit gevaar, dat hij zegt vermeden te hebben.

Het zou voor mijn doel geen zin hebben te trachten hier een eenigszins volledig overzicht te geven van alle vondsten van *Vertigo substriata* Jeffr. in Pleistocene en Holocene afzettingen. Ik wil dan ook volstaan met te verwijzen naar de dienaangaande door mij geraadpleegde publicatie's van Broemme (16), Boettger (20), Weiss (23), Gutzwiller (22, 24), Kobelt (27), Menzel (43), Steenberg (46), Kennard and Woodward (73), Klett (78) en Schuster (84). Voor ons is hier alleen van belang het feit, dat uit deze vondsten hoogstens weer tot een voorliefde voor vochtigheid, echter in het minst niet tot eenige voorliefde voor lage temperaturen, of, meer in het algemeen, voor glaciale conditie's geconcludeerd kan worden. Het grootste gedeelte van het Pleistocene materiaal van *Vertigo substriata* werd gevonden in kalktuffen.

## II. 9. *Vertigo substriata* als glaciaalrelikt in de litteratuur.

Nog even wil ik in het kort en zonder daarbij in een herhaling van het hiervoor behandelde te vervallen, de mij bekende passage's uit de litteratuur bespreken, waarin *Vertigo substriata* Jeffr. een glaciaalrelikt genoemd wordt.

In 1889 schreef Boettger (20): „*Vertigo substriata* Jeffr. ist jetzt auf „den Norden und die subalpine Region angewiesen und im süddeutschen „Binnenlande augenscheinlich eine Rarität und nur in den höheren Gebirgen oder in besonders kalten Lagen zu finden.“ En verderop: „Zwei „von diesen 5 Formen (*substriata* und *alpestris*) aber sind seit der Eiszeit „zum mindesten bei uns selten geworden.“ Het begrip glaciaalrelikt is hier aanwezig, alleen de naam ontbreekt.

Na al het bovenstaande zal het duidelijk zijn, dat deze voorstelling niet klopt met het ons thans bekende feitenmateriaal. In de eerste plaats is *Vertigo substriata* in het subalpiene gebied zeer zeker niet meer algemeen dan in Zuid-Duitschland. Het omgekeerde is waarschijnlijk eerder het geval. In de tweede plaats is haar voorkomen, zelfs in Zuid-Duitschland, gebleken in het minst niet aan „höheren Gebirgen“ of „besonders Kalten Lagen“ gebonden te zijn. En in de derde plaats rechtvaardigt niets de uitspraak, dat *Vertigo substriata* sedert de Pleistocene ijstijden in Duitschland zeldzaam geworden zou zijn. Immers quantitatief vergelijkbaar materiaal, waarop een zoodanige uitspraak gebaseerd zou kunnen zijn, ontbreekt ten eenenmale. Bovendien zou voor een eventueel zeldzamer geworden zijn alleen al het in cultuur brengen van het land een volkomen afdoende verklaring opleveren.

In zijn „Beiträge zur Molluskenfauna Schwabens“ zeide Geyer (37) in 1907 zonder verdere commentaar: „Wir haben es mit einem Glazial-„relikt zu tun.“ Ook in zijn bekende werkje, getiteld „Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken“, zegt hij (40): „Nordisch-alpin, Glazialrelikt.“ Ook hier geen nadere verklaring. Integendeel leest men met eenige verwondering vlak daarachter de volgende woorden: „Durch das ganze Gebiet „zerstreut, sowohl in der Ebene als in den höheren Teilen der Stufen-„landschaften.“

Ook Zschokke (38), hiertoe vermoedelijk gebracht door de bovenaangehaalde woorden van Boettger, schreef in 1908: „In Nordische und „teilweise Hochgebirgswohnorte zogen sich auch . . . . . und *Pupa sub-„striata* zurück.“

Menzel (43) ging nog een stap verder. Bij zijn indeeling van de laat- en post-glaciale Quartaire afzettingen in Noord-Duitschland, aan de hand van de daarin aangetroffen niet-mariene Mollusken, beschrijft hij o. a. een

direct op de laat-glaciale *Dryas*-lagen volgend, door hem horizon van *Planorbis stroemi* Westerl. genoemd lagencomplex, dat afgezet zou zijn in een tijdperk, waarin een subarctisch klimaat geheerscht zou hebben. Na opgemerkt te hebben, dat uit dezen horizon nog zeer weinig land-slakken bekend zijn, vervolgt hij: „Man könnte etwa *Vertigo alpestris* „oder *substriata* als Leitform erwarten.“!

Menzel (43) stelt zijn horizon van *Planorbis stroemi* Westerl., waarin resten van dennen en berken, gelijk met den *Ancylus*-tijd. Het ligt niet op mijn weg nader op deze kwestie in te gaan. Men vergelijkte dienaangaande o. a. Gradman (76). Het is er mij hier alleen om te doen, te laten zien, dat Menzel, zoodra hij meent met subarctische levensomstandigheden te maken te hebben, gaat uitkijken, ten onrechte, naar *Vertigo substriata*.

Bollinger (41) is bij zijn bespreking van *Vertigo substriata* zeer voorzichtig en beweert dan ook niet, dat onze soort een glaciaalrelikt is. Toch zegt hij, bij de behandeling van *Vertigo pusilla* Müll.: „Der Umstand, „dasz diese Schnecke“ (sc. *Vertigo pusilla* Müll.) „dann und wann neben „*Vertigo substriata* und *alpestris* oder gar neben *Patula ruderata* vor-„kommt, genügt natürlich nicht, um sie zum Glazialrelikt zu stempeln.“ Men vraagt zich af, of uit deze woorden opgemaakt moet worden, dat hij *Vertigo substriata* Jeffr. dan toch voor een glaciaalrelikt houdt.

Ik zou hier nog even willen ingaan op enkele beschouwingen van Bollinger (41), die voor de kwestie van het beweerde glaciaalreliktkarakter van *Vertigo substriata* van direct belang zijn.

Bollinger deelt de zeer ruime opvatting van het begrip glaciaalrelikt van zijn leermeester Zschokke. Na terecht opgemerkt te hebben, dat de meeste van onze recente boreale slakken reeds voor de Pleistocene ijstijden Midden-Europa bewoonden en die ijstijden dus doormaakten, vraagt hij zich af, hoe het komt, dat het zoovele van deze vormen gelukte zich weer aan de post-glaciale temperatuurverhoging aan te passen. Hij meent dan, dat deze aanpassing grootendeels slechts schijnbaar is, daar gedurende de Pleistocene ijstijden de over het geheele jaar gemiddelde temperatuur slechts 4 à 5° C. lager bedragen zou hebben dan tegenwoordig en er verder heden ten dage nog overal schuilhoeken zijn, waar de temperatuur zeer gelijkmatig is en ook 5 of zelfs meer graden Celsius lager dan in de omgeving. Onder deze schuilhoeken noemt hij dan, naast de refugia in het zoete water, waarin Zschokke zijn glaciaalrelikten vond, ook het woud.

Zoögeographisch verdeelt Bollinger (41) de slakken uit de omgeving van Bazel in: *a.* palaearectische ubiquisten, *b.* boreaal-alpiene vormen, *c.* een kleine groep van post-glaciaal binnengedrongen mediterrane vormen.

De sub *a.* en *b.* genoemde groepen bewoonden midden-Europa reeds

in praeglaciale Pleistocene en Pliocene tijden. Van hen zegt Bollinger, dat zij nog heden ten dage, zij het in verschillende mate, de sporen van het doorstaan der Pleistocene ijstijden vertoonen.

Zoo voeren, zegt hij, velen een nachtelijke, half subterrane levenswijze. Andere vormen, en hiertoe behooren bijna alle door hem uit de omgeving van Bazel besproken landslakken, leven op den woudbodem, in mos en molm, in holen en spleten of kloven, in beken en bronnen, d. w. z. op plaatsen, waar lage en constante temperaturen heerschen. Ten slotte zijn eenige vormen, door hun voorkomen aan den eenen kant in het Noorden en aan den anderen kant in de Alpen bijzonder duidelijk als glaciaalrelikten gekenmerkt.

Het blijkt dus, dat door Bollinger, naar het mij wil voorkomen in nog hoogere mate dan door Zschokke, een zeer algemeene stenotherme aanpassing aan lagere temperaturen dan de tegenwoordige, door een wijziging van den erfelijken aanleg (= het genotype) der vormen, onder invloed der Pleistocene ijstijden, wordt aangenomen. Immers bijna al onze recente slakken leefden reeds praeglaciaal in Midden-Europa, d. w. z. in tijden toen aldaar een klimaat heerschte, dat iets warmer, of althans in geen geval kouder was dan tegenwoordig.

Nu wil het mij in de eerste plaats voorkomen, dat, zooals ik hiervoor reeds betoogde, niets ons noodzaakt een dergelijke algemeene aanpassing aan te nemen. Immers, zooals ik opmerkte, met eenige zekerheid weten wij niets van de levensomstandigheden gedurende de Pleistocene ijstijden in die deelen van Midden-Europa, waar onze landslakken konden blijven voortleven en van waaruit zij in inter- en postglaciale tijden het tevoren met land- of gletscherijs bedekte gebied weer konden bevolken.

In de tweede plaats meen ik, dat wij, wat de landslakken betreft, in een voorliefde voor den woudbodem toch volstrekt geen nawerking van den invloed der Pleistocene ijstijden behoeven te zien. Het voorkomen op en in de bodembedekking van het Midden-Europeesche woud van dieren, die, zooals landslakken, in de eerste plaats in een vochtige atmosfeer thuishooren, behoeft toch zeker geen bijzondere verklaring. Bovendien vergete men niet, dat vooral in latere postglaciale Quartaire tijden, tot aan het ontstaan van wat Geyer (72) <sup>1)</sup> zeer juist de „cultuursteppe” noemde, Midden-Europa met bosch bedekt was, zoodat het grootste gedeelte van onze recente landslakken gedurende de jongste geologische tijden wel in het woud geleefd zal hebben.

---

1) Geruimen tijd nadat het bovenstaande geschreven was, bemerkte ik, dat reeds in een publicatie van 1887 van William Marshall (Deutschlands Vogelwelt im Wechsel der Zeiten; Samml. gemeinverst. wissensch. Vorträge, herausgeg. v. Rud. Virchow u. Fr. von Holtzendorff; N. F. I Serie, Heft 16; Hamburg 1887) het begrip „cultuursteppe” uitvoerig uiteengezet wordt.

In de derde plaats vraag ik mij af, waarom voor hen, die een zoo algemeene erfelijke aanpassing aan glaciale conditie's aannemen; niet evengoed weer een algemeene aanpassing aan postglaciale levensomstandigheden denkbaar is.

## II. 10. Eindconclusie's.

Thans zou ik uit al het bovenstaande mijn eindconclusie's willen trekken.

Wanneer men onder glaciaalrelikten wil verstaan alle recente soorten en daaronder ook de eurytherme, d. w. z. niet-stenotherm aan lage temperaturen aangepaste vormen, die reeds deel uitmaakten van de gemengde ijstijdfauna van Zschokke, dan mag men het allergrootste gedeelte van onze tegenwoordige Nederlandsche (resp. Midden-Europeesche) soorten van landslakken en daarmee ook *Vertigo substriata* Jeffr. glaciaalrelikten noemen.

Gaat men echter uit van de opvatting van het begrip glaciaalrelikt van Schröter en Ekman c. s., dan is het zeer zeker niet geoorloofd *Vertigo substriata* in eenig gedeelte van haar ons bekende verspreidingsgebied voor een glaciaalrelikt te houden. In het arctische en in het alpiene gebied komt onze soort niet voor, zij hoort thuis in het boreale of Midden-Europeesche gebied der loofbosschen. Al bestaat daaromtrent, bij gebrek aan vergelijkbare quantitative gegevens, geen volkomen zekerheid, zoo schijnen toch de conditie's van milieu op het oogenblik het gunstigst voor haar te zijn in het Noorden van dit gebied, met name in het Zuidelijkste gedeelte van Zweden; in het Zuidelijkste gedeelte van Finland en in Ingermanland; in Noord-Engeland, Zuid- en West-Schotland en een groot deel van Ierland.

Waar zij van daaruit in het subarctische gebied doordringt, is zij, naar althans door Luther (30) voor Finland wordt aangegeven, gebonden aan de aanwezigheid van loofboomen. Van een voorliefde voor lage temperaturen is geen sprake, wel van een voorliefde voor groote luchtvochtigheid en beschutting door vegetatie, speciaal door afgevallen loof en takjes onder boomen.

Met een aan zekerheid grenzende waarschijnlijkheid mag worden aangenomen, dat de soort reeds in het Pliocen in Europa leefde. De vindplaatsen in Portugal en bezuiden den Kaukasus zijn misschien resten van het Tertiaire verspreidingsgebied.

Gedurende de Pleistocene ijstijden is *Vertigo substriata* Jeffr. waarschijnlijk in verschillende gedeelten van haar verspreidingsgebied uitgestorven.

Na deze ijstijden gelukte het de soort, om verschillende streken te bevolken, die gedurende de glaciale perioden met land- of gletscherijs

bedekt, dan wel om andere redenen voor haar onbewoonbaar waren. Dat zij daarbij in een aantal gevallen weder gebieden bevolkte, waarin zij tevoren, bij het tot ontwikkeling komen der glaciale levensomstandigheden, uitgestorven was, is zeer waarschijnlijk.

Een bewijs voor een uitbreiding van het verspreidingsgebied in post-glaciale Quartaire en wel in Holocene tijden, vinden wij in het voorkomen in Meer en Bosch.

Dat het in cultuur brengen van het land, m. a. w. het ontstaan der cultuur-steppe van Geyer (72), het verspreidingsgebied van *Vertigo substriata* Jeffr. en ook de verdere verspreidingsmogelijkheid der soort zeer beperkt heeft, is wel zeker.

---

LIJST DER GERAADPLEEGDE LITTERATUUR <sup>1)</sup>.

1. 1833. J. G. Jeffreys. A supplement to the „Synopsis of Testaceous Pneumono-branchous Mollusca of Great Britain.” The Transactions of the Linnean Society of London; Vol. XVI, Part III. London, 1833.
2. 1839. E. A. Rossmässler. Iconographie der Land- und Süßwasser-Mollusken mit vorzüglicher Berücksichtigung der europäischen noch nicht abgebildeten Arten. II Bnd. III. IV (IX. X) Heft, pag. 29. Dresden u. Leipzig, 1839.
3. 1848. L. Pfeiffer. Monographia Heliceorum Viventium. Volumen secundum, pag. 363. Lipsiae, 1848.
4. 1852. H. C. Küster. Die Gattungen Pupa, Megaspira, Balea und Tornatella. Systematisches Conchylien-Kabinet von Martini und Chemnitz. Bnd. I, Abt. 15. Nürnberg, 1852.
5. 1853. E. Forbes and S. Hanley. A History of British Mollusca. Vol. IV, Pulmonifera and Cephalopoda. London, 1853.
6. 1855. E. von Martens. Ueber die Verbreitung der europäischen Land- und Süßwassergasteropoden. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg. 11er Jahrgang. Stuttgart, 1855.
7. 1862. J. G. Jeffreys. British Conchology. Vol. I, Land- and Freshwater shells. London, 1862.
8. 1871. C. A. Westerlund. Exposé critique des Mollusques de terre et d'eau douce de la Suède et de la Norvège. Upsal, 1871.
9. 1872. V. Gredler. Zweite Nachlese und Berichtigungen zu Tirol's Land- und Süßwasser Conchylien. Nachrichtenblatt der deutschen Malakozoologischen Gesellschaft. 4er Jahrgang, 1872. Frankfurt a. M..
10. 1877. A. Morelet. Révision des Mollusques terrestres et fluviatiles du Portugal. Journal de Conchyliologie. 3e série—Tome XVIIe. Vol. XXV. Paris, 1877.
11. 1878. C. A. Westerlund. Fauna Europea Molluscorum extramarinorum. Prodrum. Fasciculus II. Lundae, 1878.
12. 1880. O. Boettger. Kaukasische Mollusken, gesammelt von Herrn Hans Leder, z. Z. in Tiflis, beschrieben von Dr. Oskar Boettger in Frankfurt a. M..

---

1) Het raadplegen van een belangrijk gedeelte der hier genoemde publicatie's werd mij mogelijk gemaakt door de groote hulpvaardigheid van Prof. J. van Baren te Wageningen.

- Jahrbücher der deutschen Malakozoologischen Gesellschaft. VIIer Jahrgang, 1880. Frankfurt a. M..
13. 1882. E. Hull. Contributions to the Physical History of the British Isles, with a dissertation on the origin of western Europe and of the Atlantic Ocean. London, 1882.
  14. 1883. H. Jordan. Die Binnenmollusken der nördlich gemässigten Länder von Europa und Asien und der arktischen Länder. Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum. Tomus XLV. Halle, 1883.
  15. 1884. S. Clessin. Deutsche Excursions-Mollusken-Fauna. Zweite Auflage. Nürnberg, 1884.
  16. 1885. C. Brömme. Die Conchylien-Fauna des Mosbacher Diluvialsandes. Jahrbücher des Nassauischen Vereins für Naturkunde. Jahrgang 38. Wiesbaden, 1885.
  17. 1887. S. Clessin. Die Mollusken-Fauna Oesterreich-Ungarns und der Schweiz. Nürnberg, 1887.
  18. 1887. C. A. Westerlund. Fauna der in der Paläarktischen Region lebenden Binnenconchylien. III Gen. Buliminus, Sesteria, Pupa, Stenogyra & Cionella. Lund, 1887.
  19. 1889. V. Sterki. A study of the American species of *Vertigo* contained in the U. S. National Museum, with the description of a new subgenus of Pupidae. Proceedings of the U. S. National Museum. Vol. XI, 1888. Washington, 1889.
  20. 1889. O. Boettger. Die Entwicklung der Pupa-Arten des Mittelrheingebietes in Zeit und Raum. Jahrbücher des Nassauischen Vereins für Naturkunde. Jahrgang 42. Wiesbaden, 1889.
  21. 1892. C. A. Westerlund. Fundamenta Malacologica. Lund, 1892.
  22. 1894. A. Gutzwiller. Der Löss mit besonderer Berücksichtigung seines Vorkommens bei Basel. Wissenschaftliche Beilage zum Bericht der Realschule zu Basel 1893—1894. Basel, 1894.
  23. 1894. A. Weiss. Die Conchylienfauna der altpleistocänen Travertine des Weimarisches-Taubacher Kalktuffbeckens und Vergleich der Fauna mit äquivalenten Pleistocänenablagerungen. Nachrichtenblatt der deutschen Malakozoologischen Gesellschaft. 26er Jahrgang no. 9/10 und 11/12. Frankfurt a. M., 1894.
  24. 1895. A. Gutzwiller. Die Diluvialbildungen der Umgebung von Basel. Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel. Bnd. X, 1895, Basel.
  25. 1896. W. Kobelt. Iconographie der Land- und Süßwasser-Mollusken mit vorzüglicher Berücksichtigung der Europäischen noch nicht abgebildeten Arten von E. A. Rossmässler, fortgesetzt von W. Kobelt. Neue Folge, 7er Band (no. 1524-25), pag. 89. Wiesbaden, 1896.
  26. 1897. C. A. Westerlund. Synopsis Molluscorum Extramarinorum Scandinaviae (Succicae, Norvegiae, Daniae et Fenniae) (1896). Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica. Vol. XIII, no 7. Helsingfors, 1897.
  27. 1897, 1898. W. Kobelt. Studien zur Zoogeographie. Bnd. I. Die Mollusken der Palaearktischen Region. Bnd. II. Die Fauna der meridionalen Subregion. Wiesbaden, 1897 en 1898.
  28. 1898. L. Vuyck. De plantengroei der duinen. Proefschrift. Leiden, 1898.
  29. 1901. A. Luther. Verzeichnis der Land- und Süßwassermollusken der Umge-



- bungen Revals. Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica. Vol. XX, n:o 2. Helsingfors, 1901.
30. 1901. A. Luther. Bidrag till Kännedomen om Land- och Sötvattengastropoder-  
nas utbredning i Finland. Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica.  
Vol. XX, n:o 3. Helsingfors, 1901.
31. 1903. J. R. Brockton Tomlin and E. D. Marquand. The Land and Freshwater  
shells of the Channel Islands. The Journal of Conchology, edited by  
W. E. Hoyle. Vol. X, no. 9, Jan. 1903, London, Leeds, Manchester, Berlin.
32. 1904. S. Ekman. Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden der  
nord-schwedischen Hochgebirge. Ein Beitrag zur Tiergeographie, Biolo-  
gie und Systematik der arktischen, nord- und mittel-europäischen Arten.  
Zoologische Jahrbücher, Abt. für Systematik, Geographie und Biologie  
der Tiere, 21er Band, 1stes Heft, 1904, Jena.
33. 1904. A. C. Johansen. Om den fossile kvartaere Molluskfauna i Danmark og  
dens relationer til forandringer i Klimaet. Land- og Ferskvandsmollusk-  
faunaen. Afhandling for Erhvervelsen af den filosofiske Doktorgrad.  
København, 1904.
34. 1904. C. Schröter. Das Pflanzenleben der Alpen. 1ste und 2e Lieferung. Zürich, 1904.
35. 1906. A. Philippson. Europa; 2e Auflage, 1906. Allgemeine Länderkunde; her-  
ausgegeben von W. Sievers. Leipzig und Wien.
36. 1907. P. Godet. Catalogue des Mollusques du canton de Neuchâtel et des régions  
limitrophes des cantons de Berne, Vaud et Fribourg. Société Neuchâ-  
teloise des Sciences Naturelles. Bulletin. Tome XXXIV: Années 1905—  
1907. Neuchâtel, 1907.
37. 1907. D. Geyer. Beiträge zur Molluskenfauna Schwabens. Jahreshefte des Vereins  
für vaterländische Naturkunde in Württemberg. 63er Jahrgang, Stutt-  
gart, 1907.
38. 1908. F. Zschokke. Die Beziehungen der Mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit.  
Verhandl. d. deutschen Zoolog. Gesellschaft 18; Jahresvers. 1908.
39. 1908—1924. J. van Baren. De bodem van Nederland. Deel I (1ste t/m 7e stuk)  
en Deel II (8ste t/m 16e stuk). Amsterdam, 1908—1924.
40. 1909. D. Geyer. Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken, Einführung in die  
Molluskenfauna Deutschlands. Zweite Auflage, Stuttgart, 1909.
41. 1909. G. Bollinger. Zur Gastropodenfauna von Basel und Umgebung. Inaugural-  
Dissertation. Basel, 1909.
42. 1910. W. A. Lindholm. Einige für die Fauna des St. Petersburger Gouverne-  
ments neue Landschnecken. II. Nachrichtenblatt der deutschen Malako-  
zoologischen Gesellschaft. 42er Jahrgang. Frankfurt a. M. 1910.
43. 1910. H. Menzel. Klimaänderungen und Binnenmollusken im nördlichen Deutsch-  
land seit der letzten Eiszeit. No. 8 uit: Die Klimaveränderungen in  
Deutschland seit der letzten Eiszeit, herausgegeben und den Teilneh-  
mern am 11 Internationalen Geologischen Kongresz in Stockholm  
(August 1910) gewidmet von der Deutschen Geologischen Gesellschaft.  
Zeitschrift der deutschen Geolog. Gesellschaft. Bnd. 62, 1910, Heft II.  
Berlin 1910.
44. 1910. M. Semper. Das Klimaproblem der Vorzeit. Geologische Rundschau Bnd. I,  
Heft 2. Leipzig, 1910.
45. 1911. J. E. Morris. The Channel Islands. Beautiful Britain and Europe Series.  
London, 1911 (reprinted in 1920).

46. 1911. C. M. Steenberg. Bløddyr I. Landsnegle. Danmarks Fauna 10. København, 1911.
47. 1911. F. Zschokke. Die Tiefseefauna der Seen Mitteleuropas. Eine geographisch-faunistische Studie, Leipzig, 1911.
48. 1912. E. Hull. Monograph on the sub-oceanic Physiography of the North Atlantic Ocean. With a chapter on the sub-oceanic physical features off the coast of North America and the West Indian Islands by J. W. Winthrop Spencer. London, 1912.
49. 1912. M. Semper. Paläoklimatologie. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bnd. VII. Jena, 1912.
50. 1912. J. Sinel. The Geology of Jersey. Jersey, 1912.
51. 1913. E. D. Marquand. *Vertigo substriata* in Guernsey. The Journal of Conchology. Vol. XIV, No. 3. London, Leeds and Manchester, 1913.
52. 1913. J. Piaget. Malacologie alpestre. Revue Suisse de Zoologie. Vol. 21, no. 14. Genève, 1913.
53. 1913. M. Rikli. Geographie der Pflanzen. a. Florenreiche. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 4er Band, pag. 776—857. Jena, 1913.
54. 1913. E. Rübél. Geographie der Pflanzen. b. Oekologische Pflanzengeographie. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 4er Band, pag. 858—907. Jena, 1913.
55. 1913. C. Schröter. Geographie der Pflanzen. c. Genetische Pflanzengeographie (Epiontologie). Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 4er Band, pag. 907—942. Jena, 1913.
56. 1913. F. Zschokke. Leben in der Tiefe der subalpinen Seen Ueberreste der eiszeitlichen Mischfauna weiter? Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde. Bnd. VIII. Stuttgart, 1913.
57. 1914. J. Piaget et M. Romy. Notes malacologiques sur le Jura bernois. Revue Suisse de Zoologie. Vol. 22, no. 12. Genève, 1914.
58. 1915. E. Dacqué. Grundlagen und Methoden der Paläogeographie. Jena, 1915.
59. 1915. S. Ekman. Vorschläge und Erörterungen zur Reliktenfrage in der Hydrobiologie. Arkiv för Zoologi. Bnd. 9. No. 17. Stockholm, 1915.
60. 1916. A. Meek. The migrations of Fish. London, 1916.
61. 1917. D. Geyer. Die Mollusken des schwäbischen Lösses in Vergangenheit und Gegenwart. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg. 73er Jahrgang. Stuttgart, 1917.
62. 1917—1922. Th. Arldt. Handbuch der Palaeogeographie. Leipzig, 1917—1922.
63. 1918—1920. H. A. Pilsbry (and C. Montague Cooke). Manual of Conchology. Second Series: Pulmonata. Vol. XXV. Pupillidae (Gastrocoptinae, Vertigininae) Philadelphia, 1918—1920.
64. 1919. W. Soergel. Löss, Eiszeiten und Paläolithische Kulturen, eine Gliederung und Altersbestimmung der Löss. Jena, 1919.
65. 1919. M. Weber. Beschouwingen over de Fauna van Nederland. Bijdragen tot de Dierkunde. Feestnummer uitgegeven bij gelegenheid van den 70sten geboortedag van Dr. Coenraad Kerbert. Leiden, 1919.
66. 1920, 1921, 1922 en 1923. P. Tesch. Duinstudies (I—X). Tijdschrift van het Koninklijk Nederlandsch Aardrijkskundig Genootschap. Tweede Serie, Deel 37, 38, 39 en 40. Leiden, 1920, 1921, 1922 en 1923.
67. 1920. P. Pelseener. Les variations et leur hérédité chez les Mollusques. Acadé-

- mie Royale de Belgique. Classe des Sciences. Mémoires. Deuxième série. Tome V. Bruxelles, 1920.
68. 1921. W. Arndt. Reste der Eiszeitfauna in Gewässern der Mark Brandenburg, zugleich eine Bemerkung zur Terminologie des Glazialreliktbegriffs. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin. Jahrgang 1920. Berlin 1921.
69. 1921. A. L. Hagedoorn and A. C. Hagedoorn—Vorstheudel La Brand. The relative value of processes causing evolution. Den Haag, 1921.
70. 1921. W. Denison Roebuck. Census of the distribution of British Land and Freshwater Mollusca. The Journal of Conchology. Vol. 16, no. 6. London, 1921.
71. 1922. C. Druyvesteyn. Onze landslakken III (slot). De Levende Natuur. Jaargang XXVII, Afl. 6. Amsterdam, 1922.
72. 1922. D. Geyer, Die Quartärmollusken und die Klimafrage. Palaeontologische Zeitschrift. Bnd. V, Heft 1, 1922.
73. 1922. A. S. Kennard and B. B. Woodward. The post-pliocene non-marine Mollusca of the East of England. Proc. of the Geologists' Association edit. by G. M. Davies. Vol. XXXIII, Part 2. London, 1922.
74. 1923. J. Sinel. Prehistoric times and men of the Channel Islands. Jersey, 1923.
75. 1923. W. Wenz. Fossilium Catalogus. I Animalia. Editus a C. Diener. Pars 20. Gastropoda extramarina tertiaria. III. Berlin, 1923.
76. 1924. R. Gradmann. Die postglazialen Klimaschwankungen Mittel-Europas. Geographische Zeitschrift. XXXer Jahrgang, 4 Heft. Leipzig, 1924.
77. 1924. A. C. Hagedoorn—Vorstheudel La Brand. Soortvorming en Eugenetica. (Dissertatie Leiden). Den Haag, 1924.
78. 1924. B. Klett. Die Konchylienfauna diluvialer und alluvialer Ablagerungen in der Umgebung von Mühlhausen i. Th. VIII Teil. Archiv für Molluskenkunde. Jahrgang LVI, 1924, Heft 5. Frankfurt a. M..
79. 1924. W. Köppen und A. Wegener. Die Klimate der geologischen Vorzeit. Berlin, 1924.
80. 1925. D. Geyer. Bemerkungen zu Archiv 1924, T. VIII, fig. 7, 8. Archiv für Molluskenkunde. Jahrgang LVII, Heft 3, Frankfurt a. M., 1925.
81. 1925. O. Harnisch. Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit. Archiv für Hydrobiologie. Bnd. XV, Heft 4. Stuttgart, 1925.
82. 1925. D. en A. N. Koopmans—Forstmann. De plantengroei van Ameland. III De Ballumer duinen. De Levende Natuur. Jaargang XXIX, Afl. 11. Amsterdam, 1925.
83. 1925. W. A. Lindholm. Studien an palaearktischen Vertigo-Arten. Archiv für Molluskenkunde. Jahrgang LVII, 1925, Heft 5/6. Frankfurt a. M..
84. 1925. O. Schuster. Postglaziale Quellkalke Schleswig-Holsteins und ihre Molluskenfauna in Beziehung zu den Veränderungen des Klimas und der Gewässer. Archiv für Hydrobiologie, Bnd. XVI, Stuttgart, 1925.

**Vertigo substriata Jeffreys, faunae Neerlandicae nova species,  
prétendu relégit glaciaire.**

PAR

A. L. J. SUNIER.

Résumé.

En 1925, aux mois d'Avril et de Mai, *Vertigo substriata* Jeffreys fut trouvée pour la première fois dans les Pays-Bas par Messieurs W. F. van Hell et J. A. Nijkamp. Ensuite Monsieur P. P. de Koning et moi avons recueilli un assez grand nombre d'individus de cette espèce. Tout ce matériel, inséré dans les collections du Musée d'Histoire Naturelle de Leyde et indiqué aux pages 113 et 114, provient de l'ancienne propriété de „Meer en Bosch”, située au sud de la Haye, à l'exception d'une seule coquille, trouvée par M. de Koning dans les environs de Noordwijkerhout.

Les descriptions de *Vertigo substriata* par les différents auteurs sont discutées et complétées aux pages 114 à 123. Elles s'appliquent parfaitement, non seulement à notre matériel néerlandais, mais aussi aux exemplaires suédois cités à la page 118, qui appartiennent au Musée Zoologique d'Amsterdam et que j'ai pu comparer aux coquilles de „Meer en Bosch”. Evidemment *Vertigo substriata* est une forme d'une grande pureté génotypique, représentant une espèce bien caractérisée qui se distingue nettement des formes voisines. Les variations de certains caractères, comme les dimensions et la couleur de la coquille et le degré de développement des dents qui resserrent l'ouverture, sont sans doute des modifications dues aux influences du milieu, c'est à dire à l'action de facteurs de développement non héréditaires (voir p. e. Geyer (80) <sup>1)</sup>).

Abstraction faite d'aberrations exceptionnelles qui pourraient se développer sous l'influence de conditions anormales, la coquille de *Vertigo substriata* possède toujours six dents. De tous les auteurs Jeffreys seul parle de 5 à 6 (1) dents ou même de 4 à 6 (7). Assurément ceci est une erreur due aux petites dimensions de la coquille et à l'usage de lentilles trop faibles.

Aux pages 118 et 119 on trouve la table des dimensions du matériel que j'ai pu examiner. Le premier chiffre indique la longueur, le second chiffre le plus grand diamètre de la coquille. Ces dimensions sont exprimées en dixièmes de millimètre. Les lettres et les chiffres romains renvoient aux

---

1) Les chiffres entre parenthèses renvoient à l'index des travaux consultés (voir pages 167 à 171).

tableaux du matériel néerlandais (pages 113 et 114) et suédois (page 118). Les données de cette table sont condensées à la page 119.

Il résulte qu'en général les coquilles des exemplaires néerlandais sont plus longues que celles des suédois, tandis que le plus grand diamètre des coquilles recueillies en Suède ne reste que très peu au dessous de celui des spécimens de „Meer en Bosch”.

Les dimensions mentionnées par différents auteurs (voir page 120) démontrent que les coquilles de „Meer en Bosch” sont au nombre des plus grands représentants de l'espèce connus jusqu'ici.

Les coquilles de „Meer en Bosch” ont une couleur d'ocre brun clair avec un reflet de cuivre. La couleur des coquilles recueillies en Suède est beige.

Toutes les différences entre le matériel néerlandais et suédois peuvent être ramenées à des différences dans les conditions du milieu. D'ailleurs parmi les exemplaires suédois il y en a qui se rapprochent étroitement du matériel néerlandais.

Les bourrelets extérieur et intérieur (callus transversus cervicalis et palatalis) représentent le dehors et le dedans d'une bande épaissie transversale du dernier tour de spire de la coquille, située un peu en avant de l'ouverture. Entre cette bande et l'ouverture se trouve une autre bande transversale beaucoup plus mince. Le péristome étant un peu réfléchi, ou renversé en dehors, cette dernière bande prend extérieurement la forme d'un sillon (sulcus transversus cervicalis).

Les dents resserrant l'ouverture de la coquille, et leur disposition sont décrites aux pages 121 à 123.

Parmi le matériel suédois j'ai rencontré un exemplaire non adulte ne possédant encore que quatre dents, c'est à dire les plis palataux inférieur et supérieur et les lamelles pariétale et columellaire. La lamelle columellaire était moins développée que les trois autres dents, les lamelles angulaire et basale faisaient encore défaut.

C'est seulement lorsque la coquille est arrivée au terme de sa croissance qu'un dépôt calleux se forme sur la paroi aperturale. Le péristome devient alors continu.

Sur le bourrelet extérieur et le sillon cervical la striation transversale est beaucoup plus développée que sur le reste du dernier tour de spire.

L'aspect que prennent les coquilles par suite de l'érosion est décrit à la page 123.

Dans la seconde moitié de cette étude je me suis demandé si *Vertigo substriata* Jeffreys pourrait être un relégit glaciaire, comme il a été prétendu à plusieurs reprises.

La conception du terme „relégat glaciaire” varie grandement selon les différents auteurs.

Aux pages 123 à 133 j'ai discuté surtout les conceptions principalement écologiques de Schröter (55) et Ekman (59) et le point de vue plutôt historique de Zschokke (38).

Pour Schröter les relégats glaciaires ont une aire de dispersion spécifique disjointe ou non-continue, représentant les restes de l'aire continue occupée par l'espèce donnée pendant les glaciations pleistocènes. C'est seulement grâce aux conditions extérieures, réalisées pendant les époques de glaciation que les relégats glaciaires d'à présent ont pu peupler les localités isolées qu'ils habitent aujourd'hui.

A côté de ces localités souvent peu étendues, habitées par des colonies reléguées, une espèce donnée peut occuper une aire de dispersion principale ou normale où règnent encore des conditions semblables à celles des époques glaciaires. Dans cette aire normale la qualification de relégat glaciaire ne s'applique pas à l'espèce.

Schröter dit que le relégat glaciaire se trouve en discordance avec les conditions de son milieu actuel.

La question des conditions extérieures climatogènes, édaphiques (ou, pour les organismes aquatiques, hydrographiques) et biogènes, nécessaires à une espèce donnée et caractérisant son habitat est un problème difficile et fort complexe.

Geyer (72) a relevé le fait que les facteurs climatogènes n'agissent sur des organismes comme les Gastropodes terrestres que par l'intermédiaire du sol. Le degré d'humidité a très souvent plus d'importance que la température.

Les conditions physiques du milieu souvent fort restreint de quelque Gastropode terrestre peuvent former un ensemble très spécial différant considérablement du climat proprement dit de la contrée où vit l'espèce.

Il n'est pas du tout certain qu'une espèce qui nous est déjà connue, comme fossile, de l'époque des glaciations pleistocènes et qui vit encore aujourd'hui sans avoir changé, autant que nous pouvons en juger, soit vraiment restée la même, non seulement morphologiquement, mais aussi d'un point de vue physiologique et écologique. Il me semble, par conséquent, qu'il n'est pas permis d'admettre que nécessairement le relégat glaciaire se trouve en discordance avec le milieu dans lequel il vit aujourd'hui.

Les conceptions du limnologiste suédois Sven Ekman concordent avec celles du botaniste Schröter.

Les relégats glaciaires de Zschokke (38) sont les survivants de la faune mélangée qui existait dans l'Europe moyenne pendant le maximum de

glaciation pleistocène entre le glacier alpin et la calotte scandinave. Cette faune mélangée de Zschokke comprend aussi des formes eurythermes qui vivaient déjà en Europe pendant l'époque pleistocène préglaciaire.

Zschokke admet que pendant les temps glaciaires beaucoup de formes sont devenues sténothermes en s'adaptant à des températures basses.

Or, nous ne savons rien de certain concernant les conditions climatiques qui régnaient dans les refuges où les Gastropodes terrestres de l'Europe moyenne ont du passer les temps glaciaires. Pendant les époques de glaciation la température moyenne annuelle ne restait probablement que quelques centigrades au dessous de celle d'à présent. D'ailleurs, même pendant le maximum de glaciation, il doit avoir existé, comme c'est le cas aujourd'hui dans le nord de l'Alaska, des versants et des vallées bien abrités et exposés au soleil où le climat était assez tempéré, du moins pendant une certaine partie de l'année. Par conséquent nous ne sommes pas du tout forcés d'admettre pour les Gastropodes terrestres le développement plus ou moins général pendant les temps glaciaires pleistocènes d'une adaptation héréditaire sténotherme à des températures basses.

Après l'introduction que je viens de résumer je me suis posé les questions suivantes.

1<sup>o</sup>. Quelles sont les conditions du milieu dans lequel vit *Vertigo substriata* Jeffreys, ou bien, quelle est sa distribution écologique?

2<sup>o</sup>. Quelle est aujourd'hui sa distribution géographique?

3<sup>o</sup>. Est-ce qu'aujourd'hui l'aire de dispersion de *Vertigo substriata* est continue ou disjointe?

4<sup>o</sup>. Que nous est-il connu de l'existence de *Vertigo substriata* avant et pendant les temps glaciaires pleistocènes?

*Vertigo substriata* vit au sud de la Haye dans la partie nord-ouest de „Meer en Bosch”, terrain de transition entre les dunes intérieures ou anciennes dunes (voir Tesch (66)), fortement décalcifiées, et la tourbe de marais sableuse du „Segbroekpolder”.

L'espèce n'est fréquente que sur un petit terrain bas et humide, de quelques mètres de large sur quelques décimètres de long, situé entre deux fossés et couvert d'un haut taillis composé d'aunes et de quelques frênes et sorbiers, le houblon grim pant sur plusieurs de ces arbres.

La plupart des animaux recueillis se tenaient sur la surface inférieure de branches mortes gisant par terre. Les individus hivernant s'étaient attachés par l'épiphragme aux feuilles mortes amassées, avec des branches mortes, entre les ramifications des troncs d'arbres coupés jadis au ras du sol.

A la page 139 j'ai donné le tableau des espèces de Gastropodes ter-

restres recueillis en même temps et à la même place que les exemplaires de *Vertigo substriata*. Le chiffre qui suit les noms spécifiques indique combien de fois l'espèce nommée a été recueillie de cette façon. J'ai pu constater qu'à „Meer en Bosch” les numéros 1 jusqu'à 8 de ce tableau se tiennent parmi les individus de *Vertigo substriata* à la surface inférieure des mêmes branches mortes gisant par terre.

Aux pages 149 jusqu'à 152 j'ai discuté tout ce que j'ai pu trouver chez les différents auteurs concernant la distribution écologique et géographique de *Vertigo substriata*.

L'espèce a besoin d'une atmosphère très humide. En outre il lui faut l'abri fourni par la végétation, spécialement par les feuilles et les branches mortes couvrant le sol sous bois. Elle peut vivre sur un sol fortement décalcifié. Dans son aire de dispersion la température moyenne du plus chaud mois, varie de 13 à 22 centigrades. Les précipitations atmosphériques s'y présentent pendant toutes les saisons, la quantité annuelle d'eau tombée varie de 500 à plus de 1000 mm..

*Vertigo substriata* n'a jamais été trouvée ni dans la région arctique, ni dans la région alpine. Elle a été signalée quelques fois dans la région subalpine. De même elle vit dans le sud de la région subarctique, devenant cependant de plus en plus rare vers le nord. Son existence y est liée à la présence d'arbres à feuilles.

Ce n'est que dans le nord de la région des forêts d'arbres à feuilles de l'Europe moyenne que l'espèce est plus ou moins commune, c'est à dire dans l'extrême sud de la Finlande et de la Suède, en Ingrie, dans le nord de l'Angleterre, le sud et l'ouest de l'Ecosse et une grande partie de l'Irlande.

Par conséquent non seulement *Vertigo substriata* n'est pas une espèce arctique, elle n'est pas non plus une espèce essentiellement subarctique.

L'aire de dispersion de *Vertigo substriata*, connue jusqu'ici, comprend le sud de la Norvège et de la Suède, une partie de la Russie, la Grande Bretagne et l'Irlande, l'île de Guernsey, les Pays Bas, le Danemark, l'Allemagne, l'ancienne Autriche-Hongrie et la Suisse. Nous sommes obligés de la regarder comme continue.

Cependant l'existence de *Vertigo substriata* en dehors de cette aire continue a été prouvée indiscutablement par Morelet (10) et Boettger (12). Morelet a signalé des exemplaires de *Vertigo substriata* recueillis à Porto, en Portugal, par Paiva. Boettger décrit des individus de *Vertigo substriata mitis*, ressemblant exactement à certains exemplaires suédois, que Leder avait recueillis dans le Caucase et à Abastouman en Transcaucasie.

Il est très probable que *Vertigo substriata* existait déjà dans la période tertiaire néogène. Peut-être les localités habitées par *Vertigo substriata* en



Portugal et dans la région caucasienne représentent-elles les restes d'une ancienne aire de dispersion tertiaire continue, comprenant aussi l'Asie septentrionale, du moins en partie.

L'existence de *Vertigo substriata* à Guernsey ne peut pas être citée comme preuve de la dispersion de l'espèce dans la période tertiaire.

Les plus anciens gisements dans lesquels la présence de coquilles de *Vertigo substriata* a été signalée sont les sables de Mosbach.

Sauf une seule exception, signalée par Gutzwiller (22, 24), *Vertigo substriata* n'a jamais été trouvée dans le loess.

La plus grande partie du matériel fossile quaternaire de *Vertigo substriata* provient de tufs calcaires.

Les trouvailles paléontologiques de *Vertigo substriata* ne suggèrent nullement une prédilection de l'espèce pour des températures basses ou des conditions glaciaires. Tout au plus elles s'accordent avec le besoin d'humidité dont les individus récents font preuve.

Aux pages 163 à 165 j'ai discuté les passages où les différents auteurs ont traité *Vertigo substriata* de relégat glaciaire.

Il me semble qu'il n'est nullement permis d'admettre avec Bollinger (41) que par leur prédilection pour la vie sous bois parmi les feuilles mortes et autres débris de la végétation qui couvrent le sol, beaucoup de Gastropodes terrestres révèlent les traces de l'influence des conditions glaciaires pleistocènes.

A la fin de mon étude j'ai tiré les conclusions générales indiquées dans le résumé suivant.

Si l'on veut appeler relégats glaciaires les survivants de toutes les formes qui existaient dans l'Europe moyenne pendant le maximum de glaciation pleistocène entre la calotte scandinave et le glacier alpin, non seulement *Vertigo substriata*, mais la plupart des espèces récentes de Gastropodes terrestres de l'Europe moyenne sont des relégats glaciaires.

Mais si l'on prend comme point de départ les conceptions de Schröter et d'Ekman, il est bien certain que *Vertigo substriata* ne saurait être un relégat glaciaire dans aucune partie de son aire de dispersion récente.

Pendant les temps glaciaires *Vertigo substriata* a du disparaître dans plusieurs parties de son aire de dispersion préglaciaire.

Après l'époque des glaciations elle a du envahir des régions qui lui étaient fermées pendant les temps glaciaires, reconquérant ainsi çà et là un territoire qu'elle avait déjà habité auparavant.

L'existence de *Vertigo substriata* au sud de la Haye sur un terrain où des dépôts holocènes éoliens, marins et d'eau douce d'une épaisseur de plus de 15 mètres recouvrent les gisements pleistocènes, prouve que, dans ces régions, *Vertigo substriata* a pu envahir un territoire nouveau

pendant les temps quaternaires postglaciaires et même pendant une époque holocène très récente.

Le développement de la „steppe” formée par les terrains cultivés (voir Geyer (72)) a fortement restreint non seulement l'aire de dispersion de *Vertigo substriata*, mais aussi la possibilité de l'envahissement de nouvelles localités par l'espèce.

### INHOUD.

I. Het Nederlandsche materiaal van <i>Vertigo substriata</i> Jeffr. . . . .	113
II. Kan <i>Vertigo substriata</i> Jeffr. een glaciaalrelikt genoemd worden? . . . . .	123
1. Tegenwoordige opvattingen van het begrip glaciaalrelikt. . . . .	123
2. Vraagstelling betreffende het beweerde glaciaalreliktkarakter van <i>Vertigo substriata</i> Jeffr. . . . .	133
3. Het milieu van <i>Vertigo substriata</i> Jeffr. . . . .	134
a. Waarnemingen bij den Haag. . . . .	134
b. Gegevens uit de litteratuur . . . . .	140
4. Geographische verspreiding. De temperatuur en verdere conditie's van milieu op verschillende vindplaatsen . . . . .	143
5. <i>Vertigo substriata</i> Jeffr. bij den Haag in geen geval een echt glaciaalrelikt. . . . .	152
6. Samenvatting betreffende de oecologie van <i>Vertigo substriata</i> Jeffr. . . . .	153
7. Is het verspreidingsgebied van <i>Vertigo substriata</i> Jeffr. continu of disjunct? Voorkomen bezuiden de Pyrenacën en den Kaukasus . . . . .	154
8. Voorkomen in het geologisch verleden. Verdere beschouwingen betreffende het verspreidingsgebied. . . . .	156
9. <i>Vertigo substriata</i> als glaciaalrelikt in de litteratuur. . . . .	163
10. Eindconclusie's. . . . .	166
Lijst van geraadpleegde litteratuur. . . . .	167
Résumé en français . . . . .	172