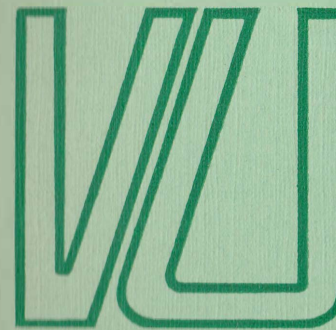
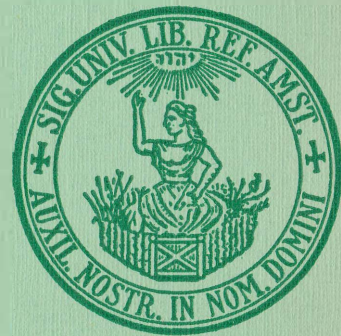


Dr. K. H. VOOUS

Wegener en de Wegen van Vogelverspreiding

AFSCHEIDSCOLLEGE gegeven bij zijn aftreden als hoogleraar in de
diersystematiek en diergeografie aan de subfaculteit der biologie van
de Vrije Universiteit te Amsterdam op 20 november 1980.

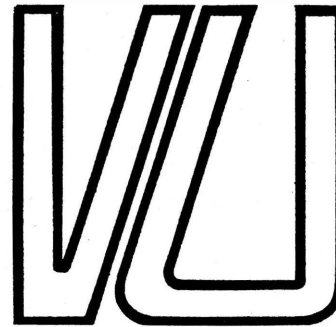


=E. J. M. VELING,
2A 31 JA 81 =

Dr. K. H. VOOUS

Wegener en de Wegen van Vogelverspreiding

*AFSCHEIDSCOLLEGE gegeven bij zijn aftreden als hoogleraar in de
diersystematiek en diergeografie aan de subfaculteit der biologie van
de Vrije Universiteit te Amsterdam op 20 november 1980.*



WEGENER EN DE WEGEN VAN VOGELVERSPREIDING

1. Aanleiding
2. Inleiding
3. Theorie van Wegener
4. Theorie van Wegener en de verspreiding van vogels
5. Bedenkingen
6. Andere diergroepen
7. Geschiedenis van Gondwana
8. Geschiedenis van Laurazië
9. Circum-tropische verspreiding van vogels
10. Geschiedenis van de verspreiding van vogels
11. Overdenkingen
12. Literatuur

1. *Aanleiding*

Met het inwilligen van het verzoek van het bestuur van de Subfaculteit Biologie om een afscheidscollege te geven heb ik minder moeite gehad dan met het aanvaarden van mijn vroegtijdig emeritaat, nu reeds vijf jaar geleden. Maar dat het mij iets „doet” officieel afscheid te nemen en daarbij zo veel bekende gezichten te zien, mag ik U niet verhelten. Heb ik mij misschien toch te veel met mijn werk en met mijn naaste medewerkers vereenzelvigd?

2. *Inleiding*

Hoe dit ook zij, ik wil U nu graag een diergeografisch probleem voorleggen waarover ik mij altijd erg terughoudend en in het voorbijgaan heb uitgelaten, tot vermaak van mijn medewerkers en misschien ook wel van mijn toehoorders. Uiteindelijk heb ik er maar éénmaal uitvoerig college over gegeven. Ik heb dus iets goed te maken. Het gaat om een kernvraag in de biogeografie: de verspreiding van de landdieren op aarde tegen de achtergrond van de theorie van Wegener, dat is de theorie van de beweging van de continenten, aanvankelijk bekend als continentale drift, thans als plaat-tectoniek. Ik wil het dan toespitsen op de vraag of in de huidige verspreiding van de vogels nog iets van de gevolgen van de beweging van de continenten is terug te vinden. Vergelijkingen met andere diergroepen en met planten zullen daarbij onvermijdelijk zijn. Aan het resultaat van de beschouwingen wil ik enkele vragen van algemene, zo niet wereld- en levensbeschouwelijke aard verbinden. Dat deed ik bij vroegere colleges ook wel eens, meestal met een opmerking er tussen door, zij het uiteraard niet als regel.

3. *Theorie van Wegener*

De theorie van Alfred W. Wegener, meteoroloog en geograaf, aanvankelijk opgesteld in 1912, is een geologische theorie, die veronderstelt dat de ons bekend landmassa's niet altijd dezelfde ligging ten opzichte van elkaar en van de zich eveneens bewegende polen hebben gehad als thans, maar dat zij in beweging zijn als drijven zij op het aardoppervlak. Er is vroeger, misschien niet eens oorspronkelijk, één samenhangende, door een wereldoceaan omgeven landmassa geweest, het supercontinent Pangaea. Dit is allereerst uiteengevallen in twee stukken: een naar de ene pool afdrijvend gedeelte, Laurazië (zo genoemd door de Zuid-Afrikaan DuToit), en een groter, bij de andere pool gebleven stuk, Gondwana (door Wegener zo genoemd naar het Midden-Indiase land der Gonds). Later brokkelde ook Gondwana af en dreven de onderdelen daarvan geleidelijk uiteen. Daarbij werden Zuid-Amerika, Antarctica, Afrika, Madagascar, het schiereiland Voor-Indië, Australië, Nieuw-Guinea en Nieuw-Zeeland gevormd. De tegenwoordige grenzen van de continenten passen nog steeds als de grillig gevormde stukjes van een legpuzzel in elkaar. Uit Laurazië ontstonden twee grote delen, Angara in het oosten en Laurentia in het westen. Angara is het tegenwoordige Oost-Azië, Laurentia omvat Noord-Amerika en Europa. Angara en Laurentia schijnen meestentijds door een epicontinentale zee van elkaar gescheiden te zijn geweest. Hoe de continenten er volgens Wegener en DuToit (1937) in het Palaeozoicum en het begin van het Mesozoicum, zo'n 220 miljoen jaar geleden, hebben uitgezien, tonen de volgende dia's. Sommige details schijnen evenwel recenter te hebben plaats gevonden dan door DuToit en andere vroege navolgers van Wegener werd vermoed. Een samenvatting daarvan, met alle moderne geologische en geofysische literatuur, is te vinden bij Cracraft (1973, 1974). Pangaea zou pas in het begin van het Mesozoicum (Trias, 190—200 mil. j.) met verbrokkelen begonnen zijn en wel in de breuk gelegen tussen NW-Afrika en Noord-Amerika. De scheiding van Australië van Antarctica zou pas in het Boven-Jura (130—140 mil. j.) gerealiseerd zijn. India zou later, in het Krijt (100—105 mil. j.), van hetzij Afrika/Madagascar, hetzij Antarctica zijn afgebroken en pas na het midden van het Tertiair zo ver zijn afgedreven, dat het tegen Laurazië opbotste, waarbij de plooiing van de Himalaya ontstond (10—20 mil. j.).

Aanvankelijk waren het bestaan van de continentale bewegingen en hun geologische datering erg onzeker en omstreden. Het geologische kamp was verdeeld, evenals dat van de planten- en diergeografen. Vóór en tegenstanders onder de geologen hebben om het hardst de verspreiding van planten en dieren te hulp geroepen om hun zienswijze te staven. Aangezien geologische theorieën niet op biologische gronden

kunnen worden gebouwd, werden weldra op hun beurt de biogeografen herhaaldelijk het slachtoffer van hun eigen cirkelredeneringen. Tegenstanders van Wegeners theorie waren onder meer de plantengeograaf Van Steenis (1962) en de entomoloog en diergeograaf Darlington (1957), evenals mijn eigen leermeester De Beaufort (1951). De eerste voorstanders, zoals de Franse coleopteroloog Jeannel (1942) en de Duitse ornitholoog Von Boetticher (1941, 1942), leken aanvankelijk wat te fantasierijk en kritiekloos, maar latere auteurs als Brundin (1966) en Hallam (1967) hebben uitstekende theorieën opgebouwd (zie Ball, 1974). Hoewel dus zelf opgeleid in een zoögeografie die met continentbewegingen geen rekening placht te houden, hebben mijn vriend Van Marle en ik het toch gewaagd in de feestbundel bij het afscheid van mijn zoölogische leermeesters L. F. de Beaufort en J. E. W. Ihle in 1949 continentverschuiving aan te grijpen ter verklaring van de verspreiding van Indo-Australische rupsvogels (*Coracina*) (Voous & Van Marle, 1949). Dit werk moet thans waarschijnlijk ook als te fantasierijk en te weinig geologisch onderbouwd geklassificeerd worden.

Tegenwoordig is de theorie van Wegener stevig gefundeerd op (a) de richting van het fossiele magnetisme in soms oeroude stollingsgesteenten in verschillende continenten, (b) de zgn. schollen- of plaat-tectoniek, (c) de geofysische gegevens met betrekking tot de vorming, de uitbreiding en de resorptie van de oceaانبodems, die de continenten uiteen drijven. Continentbewegingen duren nog steeds voort.

4. *Theorie van Wegener en de verspreiding van vogels*

„So far I can see, animal distribution now is fundamentally a product of movement of animals, not movement of land” — Philip J. Darlington (1957: 606).

Hoe kan men te werk gaan om de theorie van Wegener aan de huidige verspreiding van de vogels te toetsen? Of moet men de vraag omkeren: is in de samenstelling van de vogelfauna's van de wereld nog steeds iets van de vroegere samenhang van de continenten te herkennen? Heeft het zin na te gaan of er overeenkomst bestaat tussen de vogelfauna's van die delen van Gondwana die aan elkaar of dicht bij elkaar zijn blijven liggen lang nadat Laurazië zich als noordelijke landmassa van Pangaea had losgemaakt? Het zou dan kunnen gaan om (1) Zuid-Amerika en Afrika, (2) Zuid-Amerika en Australië, (3) Afrika en India. Met het maken van zulke vergelijkingen moet men zich niet tot een paar markante soorten beperken, maar de gehele fauna betrekken. Croizat (1958), overigens een reus onder de huidige zoögeografen (zie Ball, 1975), zag in de circum-tropische verspreiding van bosuilen van het geslacht *Ciccaba* en

kuifarenden van het geslacht *Spizaetus* de bewijzen van een vroegere continue verspreiding tussen op zijn minst Zuid-Amerika en Afrika. Deze gedachte hebben mijn medewerkers en ik destijds op taxonomische en zoögeografische gronden trachten te bestrijden (Voous, 1964, Voous & Wijsman, 1964). Bij het thans opzetten van een bredere vergelijking wil ik beginnen met die vogelgroepen, die wij in het laboratorium van de Vrije Universiteit en in het Zoölogisch Museum van de Universiteit van Amsterdam voor dit doel speciaal hebben bestudeerd, alsmede die waarvan het onderzoekprogramma door mijn aftreden werd afgebroken of nog nauwelijks was ter hand gevat. Voorts die waarover ik wel eens uitvoerig college heb gegeven (roofvogels 1957-58, 1961-62, 1970-71, uilen 1970-71, zwanen, ganzen en eenden 1973-74). Het zijn dan eenden (*Anseriformes*), roofvogels (*Cathartiformes*, *Accipitriformes*, *Falconiformes*), rallen (*Rallidae*, incl. de gehele orde *Gruiformes*), uilen (*Strigiformes*) en nachtzwaluwen (*Caprimulgiformes*). Vervolgens zullen de zoögeografische relaties van alle recente vogelfamilies in een tabel worden samengevat en geanalyseerd, mede met behulp van Cracraft (1973). Achtereenvolgens zou ik U dan kunnen laten zien het aantal genera van deze groepen voorkomend in wat vroeger Gondwana en Laurazië is geweest, het aantal genera dat tot de huidige delen van Gondwana en Laurazië beperkt is en het aantal genera dat de verschillende delen van Gondwana met elkaar gemeen hebben en wat tot die delen beperkt is (Tabellen 1—4). Uit deze tabellen, waarvan ik U maar met een of twee wil lastig vallen, zou ik willen afleiden, dat in alle genoemde gevallen de verscheidenheid van genera, dat wil zeggen de gedifferentieerdheid van de fauna groter is in de Gondwana-landen dan in Laurazië. Dat geldt niet alleen voor de aantallen, maar vooral ook voor het endemisme. De verscheidenheid in Gondwana is vier tot zeven maal groter dan in Laurazië. Het valt op, dat het schiereiland India niets eigens heeft of misschien niets eigens heeft behouden en dat daarentegen Zuid-Amerika, Afrika en Australië met Nieuw-Guinea elk veel eigen genera bezitten. Van enige overeenkomst tussen Zuid-Amerika en Afrika en Zuid-Amerika en Australië is geen sprake. Opvallend groot daarentegen is de overeenkomst tussen Zuid-Amerika en Noord-Amerika, vooral wanneer ook de getallen van Midden-Amerika worden medegerekend. De overeenkomst tussen Noord-Amerika en de Palaearctis valt eveneens op en verstoort de gedachte dat Noord-Amerika alleen met Zuid-Amerika nauwe fauna-relaties bezit. Afrika tenslotte heeft veel eigens via Zuid-Azië aan de Palaearctis verloren. Dezelfde conclusies gelden voor alle 183 recente vogelfamilies, waarbij Zuid-Amerika en Australië met Nieuw-Guinea opvallen door het grote aantal eigen families. Opvallende overeenkomsten hebben ook hier wederom be-

TABEL 1

Aantal genera voorkomend in delen van Gondwana (G) en Laurazië (L)

| | aantal | | | % | |
|---------------------|--------|------|------|-------|-------|
| | totaal | G | L | G | L |
| 1. Gruiformes | 59 | 53 | 23 | 90% | 39% |
| 1a. (Rallidae) | (35) | (32) | (14) | (91)% | (40)% |
| 2. Anseriformes | 43 | 32 | 23 | 74% | 53% |
| 3. Cathartiformes | 5 | 4 | 3 | 80% | 60% |
| 4. Accipitriformes | 61 | 60 | 30 | 98% | 49% |
| 5. Falconiformes | 10 | 10 | 3 | 100% | 30% |
| 6. Strigiformes | 23 | 19 | 13 | 83% | 57% |
| 7. Caprimulgiformes | 24 | 21 | 5 | 88% | 21% |
| 8. TOTAAL | 225 | 199 | 100 | 88% | 44% |
| Alle vogel families | | | | | |
| Non-Passeres | 103 | 99 | 62 | 96% | 60% |
| Passeres | 80 | 72 | 48 | 90% | 60% |
| TOTAAL alle vogels | 183 | 171 | 110 | 93% | 60% |

TABEL 2

Aantal genera gemeenschappelijk voorkomend in verschillende continenten (in % van totaal aantal genera per orde)

| | 1 | (1A) | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | totaal |
|---|--|------|----|----|----|----|----|---|--------|
| Z. Amerika-Australië | 8 | (4) | 9 | — | 5 | 10 | 4 | 4 | 9% |
| Z. Amerika-Afrika | 10 | (17) | 12 | — | 8 | 10 | 30 | 4 | 14% |
| Z. Amerika-N. Amerika | 14 | (20) | 12 | 40 | 15 | 10 | 35 | 8 | 19% |
| N. Amerika-Palaearctis | 14 | (20) | 33 | — | 11 | 10 | 43 | 4 | 21% |
| Afrika-Palaearctis | 15 | (17) | 12 | — | 26 | 10 | 26 | 4 | 20% |
| 1. Kraanvogels/Rallen (<i>Gruiformes</i>) | 4. Roofvogels (<i>Accipitriformes</i>) | | | | | | | | |
| 1a. (Rallen, <i>Rallidae</i>) | 5. Valken (<i>Falconiformes</i>) | | | | | | | | |
| 2. Zwanen/Eenden (<i>Anseriformes</i>) | 6. Uilen (<i>Strigiformes</i>) | | | | | | | | |
| 3. Amerikaanse Gieren (<i>Cathartiformes</i>) | 7. Nachtzwaluwen (<i>Caprimulgiformes</i>) | | | | | | | | |

trekking op Zuid-Amerika en Noord-Amerika en op Noord-Amerika en de Palaearctis.

Het resultaat van deze vergelijkingen lijkt voor ons doeleinde mager. Sporen van vroegere continentbewegingen liggen niet voor de hand. Het is wel duidelijk dat de continenten die uit Gondwana zijn ontstaan thans een grotere verscheidenheid bezitten dan die van Laurazië, en dat daar de meeste eigen genera voorkomen. Daarentegen is van enige overeenkomst van de fauna's van de onderdelen van Gondwana geen sprake.

De Gondwana- of zuidelijke continenten mogen dan wel een grotere verscheidenheid in hun fauna bezitten dan de andere continenten, dit behoeft allerminst het gevolg te zijn van de beschreven geologische gebeurtenissen. Hun veel grotere oecologische verscheidenheid en de aanwezigheid van twee van de drie grote centra van tropische laaglanden in de Gondwana-landen kunnen daartoe ook van betekenis zijn geweest. Bovendien is het totale landoppervlak van de Gondwana-landen ongeveer een derde groter dan dat van Laurazië, nl. bijna 62 miljoen km² (zonder Antarctica) tegenover ruim 45 miljoen km² van Laurazië.

5. Bedenkingen

De waarde van de besproken gegevens moet nog verder gerelativeerd worden door de overweging dat het systematisch inzicht van de auteurs wat betreft de genus-indeling een belangrijke rol speelt bij de uitkomst van de analyse. Dit is allerminst een nieuwe gedachte. Ball (1975) gaf hiervan leerrijke voorbeelden met betrekking tot de platwormen (*Planaria*). Ten aanzien van de rallen (*Rallidae*) is het verschil in opvatting van de systematiek tussen bijv. James Lee Peters (1934), Storrs L. Olson (1973) en S. Dillon Ripley (1977) ontvullend. In dit geval kan men zelfs zeggen dat het taxonomisch oordeel bepalend is voor de zoögeografische theorie (Tabel 5).

Nog een ander aspect relativeert de waarde van de gepresenteerde gegevens en lijkt in eerste instantie zelfs de bruikbaarheid van de gevolgde methode aan te vechten. Verschillende genera hebben een verspreiding over veel continenten; sommige zijn zelfs wereldwijd. Patronen zijn hierin nauwelijks te herkennen, zodat deze groepen zich niet voor een zoögeografische analyse lenen. Voorbeelden van kosmopolietische genera uit de besproken groepen zijn: *Anas* (eend, 37 soorten), *Accipiter* (sperwer/havik, 48), *Falco* (valk, 38), *Gallinula* (waterhoen, 7), *Fulica* (meerkoet, 8), *Tyto* (kerkuil, 8), *Caprimulgus* (nachtzwaluw, 40).

Nog moeilijker wordt het wanneer blijkt, dat allerlei soorten, superspecies en soortgroepen een nagenoeg of gehele kosmopolietische verspreiding bezitten. Dat lijken vaak geologisch recente verschijnselen. Maar als dát kan gebeuren, wordt elke poging tot een zoögeografische

TABEL 3

Aantal genera uitsluitend gemeenschappelijk voorkomend in verschillende continenten

| | 1 | (1A) | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | totaal |
|------------------------|---|------|----|----|---|---|---|---|--------|
| Z. Amerika-Australië | — | (—) | — | — | — | — | — | — | 0% |
| Z. Amerika-Afrika | — | (—) | — | — | — | — | 4 | — | +% |
| Z. Amerika-N. Amerika | 4 | (3) | — | 40 | 8 | — | — | 4 | 5% |
| N. Amerika-Palaearctis | — | (—) | 19 | — | — | — | 9 | — | 4% |
| Afrika-Palaearctis | 2 | (—) | 2 | — | 3 | — | — | — | 2% |

TABEL 4

Alle Vogelfamilies

A: gemeenschappelijk voorkomend in verschillende continenten

B: uitsluitend gemeenschappelijk voorkomend in verschillende continenten

| | aantal | | | | % van totaal | |
|------------------------|--------------|----------|--------------|----------|---------------|---|
| | A | | B | | A | B |
| | Non-Passeres | Passeres | Non-Passeres | Passeres | alle families | |
| Z. Amerika-Australië | 37 | 6 | — | — | 23 | — |
| Z. Amerika-Afrika | 38 | 9 | — | — | 26 | — |
| Z. Amerika-N. Amerika | 37 | 16 | 4 | 6 | 29 | 6 |
| N. Amerika-Palaearctis | 33 | 16 | 2 | — | 27 | 1 |
| Afrika-Palaearctis | 43 | 23 | — | — | 36 | — |

TABEL 5

Verschillen in systematische beoordeling van de Rallidae

| | aantal genera | uitsluitend voorkomend in Gondwana-landen (G) en Laurazië (L) | | | | |
|--------------|---------------|---|----|---|-----|----|
| | | aantal | | % | | |
| | | G | L | G | L | |
| J. L. Peters | 1934 | 52 | 23 | 1 | 44% | 2% |
| S. L. Olson | 1973 | 35 | 13 | 1 | 37% | 3% |
| S. D. Ripley | 1977 | 18 | 5 | 1 | 28% | 6% |

analyse bij voorbaat illusoir. Voorbeelden zijn: *Falco peregrinus* (Slechtvalk), *Tyto alba* (Kerkuil). Dat semi-kosmopolietisch verspreide soorten en genera toch tot een zoögeografische conclusie kunnen leiden, tonen de verspreidingen aan van bijv. de geslachten *Pandion* (Visarend) en *Otus* (dwergooruilen). *Pandion* illustreert het langdurig geografisch isolement van Zuid-Amerika, *Otus* dat van Australië. De verspreiding van deze genera doet het bestaan vermoeden van concurrentie als huidige verspreidingsbarrière. Voor de Visarend is in Zuid-Amerika géén en in Afrika en tropisch Azië nauwelijks een oecologische plaats. Voor de 38 soorten dwergooruilen is de aanwezigheid in het gebied oostelijk van de Lijn van Wallace van een verscheidenheid van uilen van het geslacht *Ninox* (13 soorten) een hinderpaal om in Australië en Nieuw-Guinea door te dringen. Voor de Visarend en de dwergooruilen kan daarom tot een noordelijke, „Lauraziatische” oorsprong worden geconcludeerd.

Gelukkig wijst het „kosmopolietisme” onverwacht toch naar een mogelijke toepassing in de historische zoögeografie. Als bij het verbrokkelde patroon van de continenten van thans het bereiken van een wereldwijde verspreiding ruimschoots mogelijk is (32% van de recente niet-zangvogels (13% van de zangvogels) komen elk in tenminste 80% van de continenten voor), hoeveel te meer zal dit voor de verspreiding op het aaneengesloten supercontinent Pangaea hebben gegolden. De vondst van een magnifieke veerafdruk in het Beneden-Krijt van Victoria, Australië (Talent et al., 1966) wil daarom niet zo zeer zeggen dat vogels zich ca 130 miljoen jaar geleden al tot Australië hadden uitgebreid, noch dat de vogels in Gondwana zouden zijn ontstaan, want uit omstreeks diezelfde tijd stamt het oudste echte vogelfossiel *Gallornis* (Néocomien van Auxerre, Frankrijk, cf. Brodkorb, 1963: 269 en 1971: 37). De oudste bekende met veren bedekte reptielen (*Archaeopteryx*) zijn „slechts” ca 3 miljoen jaar ouder en zijn tot nog toe alleen in Solnhofen, Zuid-Duitsland, gevonden. Deze vondsten willen alleen zeggen, dat veren-dragende dieren het gehele gebied van het waarschijnlijk nog slechts weinig gefragmenteerde Pangaea hebben bewoond. Leidt deze gedachte misschien verder tot hetgeen Ball (1975: 421), onder verwijzing naar Croizat en anderen, „het principe van het primitieve kosmopolietisme” noemt?

6. *Andere diergroepen*

Gezien de hoge ouderdom van het begin van de verbrokkeling van Pangaea hebben de meeste auteurs, waaronder Ernst Mayr (1952), gesteld, dat de vogels als groep te recent van oorsprong zijn om in hun huidige verspreiding sporen van het ongedeelde Grondwana, laat staan

Pangaea, mee te dragen. Om die terug te vinden zou men groepen van hogere ouderdom moeten bestuderen. Van de gewervelde dieren zijn dat bijv. de reptielen, de amphibieën en de zoetwatervissen. Een kundige samenvatting van de huidige verspreiding van deze dieren in het licht van de theorie der continentbewegingen werd gegeven door Cracraft (1974). Uitgangspunt was voor hem het systeem van de cladistische systematiek, waarin ik overigens niet zo veel praktisch heil zie. Cracraft kwam tot de conclusie dat de meeste exclusieve bewoners van de Gondwana-landen bij de oudste groep, de zoetwatervissen, voorkomen.

Van de reptielen zijn 9 families van 3 orden van Gondwana-herkomst te beschouwen; veel meer van Laurazië (16 families van 3 orden), terwijl 12 families van 5 orden niet analyseerbaar bleken. Gondwana-elementen zijn o.a. leguanen (*Iguanidae*), agamen (*Agamidae*), kameleons (*Chamaeleontidae*), gekko's (*Gekkonidae*) en echte hagedissen (*Lacertidae*). Laurazië-elementen zijn: hazelwormen (*Anguidae*), waranen (*Varanidae*) en adders (*Viperidae*). Onduidelijk zijn landschildpadden (*Testudinidae*), brughagedis (*Sphenodontidae*), ringslangen (*Colubridae*) en krokodillen (*Crocodylia*).

Van de amphibieën zijn de wormsalamanders (*Apoda*, *Caeciliidae*) en 13 families van de padden en kikvorsen (*Anura*, w.o. alle padden en echte boomkikkers) van Gondwana-herkomst. Slechts 4 padden- en kikkerfamilies komen uit Laurazië, evenals alle salamanders (*Caudata*, 8 families).

Van de zoetwatervissen hebben 57 families hun oorsprong in Gondwana en slechts 16 in Laurazië. Tot de Gondwana-elementen behoren onder meer de Afrikaanse „franjessnoeken” *Polypterus*, alle *Osteoglossiformes*, w.o. de bijna 2.5 m lange arapaima of pirarucu uit het Amazonebekken, alle meervallen (25 families) en van de *Perciformes* of baarzen 6 families, w.o. de tilapia's of nijlbaarzen (*Cichlidae*). Van Lauraziatische herkomst zijn de steuren (*Acipenseridae*), beensnoeken (*Lepisosteidae*), moddervissen (*Amiidae*), karpers en voorns (*Cyprinidae*), snoeken (*Esocidae*) en echte baarzen (*Percidae*).

Nog boeiender wordt het wanneer de verspreiding van de oudste landdieren, de arthropoden, wordt beschouwd. De analyse is evenwel moeilijker, want de verspreidingsmogelijkheden van deze dieren zijn in de regel groot. Terecht merkt Darlington (1965: 184) daarom op, dat de voorvechter van „continentale drift”, René Jeannel (1942) te werk gaat alsof verspreidingsgebieden constanter zijn dan continenten, d.w.z. alsof landmassa's zich meer hebben bewogen dan insecten. Niettemin is Darlington (1965: 210), voornamelijk op grond van geofysische argumenten, maar stellig ook door de verspreiding van kevers in de zuidelijke continenten gestimuleerd, tot wat hij noemt een Wegeneriaan „bekeerd”, zij

het geen extreme. Korte tijd later baseerde Brundin (1966) zich op de theorie van Wegener om de verspreiding van *Chironomus* muggen in de zuidelijke continenten te verklaren.

Nog weer verder terug gaat de verspreiding van de in het zoete water van heldere bergbeken levende platwormen (*Planaria*), waarvan Ian R. Ball (1975, 1977) belangwekkende voorbeelden geeft. Zelfs zó ver meent hij in de geschiedenis te kunnen terug gaan, dat hij aanneemt, dat de voorouders van de huidige *Paludicola* (een groep van haploneure *Tricladida*) in het ongedeelde Pangaea een kosmopolietische verspreiding hebben gehad. Door isolatie zou zich in het Australische continentale brokstuk secundair een grote vormenrijkdom hebben ontwikkeld. Daarentegen zou het areaal van dezelfde groep in Noord-Amerika sterk zijn gecontraheerd en de groep tot één soort zijn gereduceerd (Ball, 1977). De theorie hangt ook hier af van de systematische zienswijze van de auteur. Andere auteurs hebben de verspreiding van andere groepen, als mollusken en ostracoden in dit verband bestudeerd.

7. *Geschiedenis van Gondwana*

Pangaea is voor onze begrippen onvoorstelbaar lang geleden uiteen gevallen. Het parade-voorbeeld van een Gondwana-verspreiding onder de levende vogels wordt dan ook gevormd door een groep die men als de oudste en primitiefste opvat, nl. de niet-vliegende Ratiten of struisvogels met vertegenwoordigers in Zuid-Amerika, Afrika, Madagascar, Australië, Nieuw-Guinea en Nieuw-Zeeland (Bock, 1963, Cracraft, 1974). Ook de suborde van de zgn. *Deutero-Oscines*, de „alternatieve zangvogels” (Voous, 1977: 224), met zijn infra-orde *Eurylaimi*, *Furnarii*, *Tyranni* en *Pittae*, zou men als Gondwana-elementen mogen aanmerken. De meeste van deze zangvogels zijn thans Zuid-Amerikaans, andere Afrikaans en Indo-Australisch, terwijl de infra-orde *Eurylaimi* uit een tropisch Aziatisch-Afrikaanse groep (*Eurylaimidae*) en een Madagassische groep (*Philepittidae*) bestaat. Van de „echte” zangvogels of *Oscines* bestaat de taxonomisch primitiefste groep uit Australische en Nieuw-Zeelandse families (*Atrichornithidae*, *Menuridae*, *Acanthisittidae*). Dat brengt ons op het vraagstuk van de herkomst van de Australische endemische vogelgroepen. In plaats van hen alle af te leiden van druppelsgewijs plaatsgevonden kolonisatiegolven uit het grote Aziatische continent, gevolgd door secundaire radiatie en specialisatie, zoals veelal bepleit (Mayr, 1951: 545), zou men voor veel groepen ook kunnen denken aan resten van een oorspronkelijke Gondwana-verspreiding met voornaamste of uitsluitende overleving in Australië (Sibley, 1976). Velen zien thans ook de buideldieren (*Marsupialia*) tegen deze achtergrond van een Gondwana-herkomst met levende resten in Zuid- (en Noord-) Amerika

en een enorme secundaire ontplooiing in Australië (cf. Keast, 1969, 1972). Ook de verspreiding van de zuidelijke beuken (*Nothofagus*) in Chili, Nieuw-Zeeland, ZO-Australië, Nieuw-Guinea en Nieuw-Caledonië wordt als een klassiek voorbeeld van een oorspronkelijk antarctische, c.q. Gondwana-verspreiding gezien. Er zijn talrijke vondsten bekend van fossiele stuifmeelkorrels van deze bomen van Krijt tot Mioceen (100—250 mil. j.) aan de randen van het Zuidpoolvasteland (Darlington, 1965: 148).

Al deze theorieën zouden een grote ondersteuning krijgen wanneer in het huidige, door kilometers dikke ijsmassa's bedekte Zuidpoolvasteland fossiele buideldieren en *Pseudo-Oscines* en macroscopische resten van *Nothofagus*, maar ook bijv. primitieve flamingo's (eigenlijk een mooie Gondwana-verspreiding, bijna zo mooi als die van de Ratiten, maar uit Australië alleen als fossielen bekend, Miller, 1963), gevonden zouden worden. Dat dit lang geen onmogelijkheid is, bewijzen de vondsten van fossiele zaadvarens (*Glossopteris*) in Antarctica en in vergelijkbare afzettingen in Zuid-Amerika, Zuid-Afrika, India en Australië. Intussen heeft men reeds fossiele reptielen in de bergen van Antarctica ontdekt en wel talrijke resten van de dicynodonte *Lystrosaurus* en andere therapside of zoogdierachtige reptielen, bekend van de *Lystrosaurus-zone* van het vroege Trias van de Karroo in Zuid-Afrika en uit India (ca 200 mil. j.). Ook vond men er de resten van cotylosauriërs, primitieve voorlopers van de dinosauriërs en de resten van een kleine amfibie (Kitching et al., 1972). De kennis van Antarctica, dat overigens niet uit één maar uit twee stukken blijkt te bestaan, staat aan het prille begin. De sleutel voor de oplossing van veel geologische en biogeografische problemen ligt onder het ijs van Antarctica.

8. *Geschiedenis van Laurazië*

Noord-Amerika en het grootste gedeelte van Eurazië hebben als „Holarctis” waarschijnlijk lange tijd een geografische eenheid gevormd, niet-tegenstaande het feit dat het oorspronkelijke Laurazië in een eerder genoemd oostelijk Angara-blok (oostelijk van de Lena) en een westelijk Laurentia (Noord-Amerika en Europa) was verdeeld. Het ontstaan van het noordelijk deel van de Atlantische Oceaan is geologisch zeer recent; de definitieve scheiding tussen Noord-Amerika en Noord-Europa dateert pas van het begin van het Eoceen (47—49 mil. j.). De bijzonder rijke en betrekkelijk goed bekende vroeg-tertiaire zoogdierfauna van Noord-Amerika en Europa illustreert de vroegere eenheid van deze continenten in duidelijke mate. Zelfs de tertiaire vogels laten daarvan de sporen zien. Hoe anders dan via een directe verbinding tussen Europa en Noord-Amerika kan het voorkomen van tenminste vijf soorten in vijf genera

van Cathartiforme, zgn. Amerikaanse gieren in het begin van het Tertiair in Europa (Brodkorb, 1964) worden begrepen? De eenheid van de tertiaire en huidige Holarctis wordt ook gedemonstreerd door die vogelgroepen die geografisch en oecologisch tot dit gebied beperkt zijn, bijv. de duikers (*Gaviiformes*, 4 soorten), de ganzen *Anser* en *Branta* (14), de eider- en zee-eendengroep (*Somateriini*, 10), de bos- en sneeuwhoenders (*Tetraonidae*, 16), de strandlopers (*Calidridinae*, 24) en de zeekotten en alken (*Alcidae*, 23).

In het holarctische verspreidingspatroon speelt de Beringstraatverbinding tussen NO-Azië en NW-Noord-Amerika (Alaska) een grote rol. Tijdens de pleistocene ijstijden is de Beringstraat herhaaldelijk een landbrug geweest. De aangrenzende delen van Azië en Amerika liggen op één continentaal plat en dus op dezelfde tectonische plaat. De geschiedenis van dit gebied in het Tertiair is evenwel onvolledig bekend. Er is zee geweest in het Mioceen en land in het Pliocene. Maar misschien is toch de NO-Siberische breuklijn, die mogelijk zelfs de grens van tectonische platen aangeeft, belangrijker geweest dan wij thans weten (cf. Cracraft, 1974: 217).

9. *Circum-tropische verspreiding van vogels*

Moeilijk, zo niet momenteel onmogelijk zoögeografisch te interpreteren zijn de zgn. circum-tropische verspreidingen bij vogels (Mayr, 1951). Voorbeelden hiervan zijn de oerwoud-eenden (*Cairinini*) en de fuutkotten (*Heliornithidae*) van de tropische laaglanden van Zuid-Amerika, Centraal-Afrika en ZO-Azië en de Rose Fluiteend (*Dendrocygna bicolor*) en de Knobbeleend (*Sarkidiornis melanotos*) uit de tropen van de Oude en de Nieuwe Wereld. Ook de trogons (*Trogonidae*) kan men hiertoe rekenen. Het is moeilijk aan te nemen, dat het hier alleen gaat om groepen die een wereldwijde verspreiding hadden toen in het Tertiair en daarvoor in het grootste deel van de continenten tropische klimaten heersten, en die nadien in de kouder geworden delen van Laurazië zijn uitgestorven. Wat de trogons betreft zou deze theorie nog wel op kunnen gaan, want van hen zijn minstens vier soorten fossielen bekend uit het Eoceen tot het Mioceen van Frankrijk (40—25 mil. j., Brodkorb, 1971: 246—247). Voor de meeste circum-tropische arealen zou men evenwel, indien ergens, Darlington's vraag kunnen herhalen, wie zich wel hebben verplaatst, de vogels of de continenten. Ik ben geneigd in het geval van de drie *geslachten* van tropische oerwoud-eenden eerder aan de continenten dan aan de vogels te denken (zeer oude verspreiding); daarentegen in het geval van de fluiteend-soort aan de vogels (actieve transoceanische verspreiding). In geen van beide gevallen evenwel kan het bewijs geleverd worden. Voor de Rosse Fluiteend zou men op lange-

afstands verplaatsingen van geringde exemplaren kunnen wachten. Voor de oerwoud-eenden blijft alleen de (zwakke) kracht van de theorie over.

10. *Geschiedenis van de verspreiding van vogels*

Samenvattend kan van de huidige verspreiding van de vogels gezegd worden, dat deze geologisch te jong is om duidelijk herkenbare sporen van de eerste verbodding van Pangaea te hebben bewaard. Zonder bepaald statisch te zijn, vormen de vogels samen met de zoogdieren een veel gebruikte basis voor de onderscheiding en indeling van de zoögeografische regionen van de wereld. Daarbij kan aan de theorie van Wegener volledig worden voorbijgegaan. Niettemin is het duidelijk, dat de grootste faunistische verscheidenheid in de oude Gondwana-landen voorkomt. Misschien moeten wij zeggen dat die verscheidenheid daar is bewaard gebleven. In Laurazië hebben de pleistocene ijstijden een nivellerende, zo niet desastreuze, invloed op de planten- en dierenwereld gehad. De rijkste resten van de oorspronkelijke flora en fauna worden in Zuid- en Zuidwest-China en Achter-Indië gevonden, maar ook daar is door de eeuwen heen de mens de grote vernietiger geweest. In Noord-Amerika zijn de resten van de oorspronkelijke fauna veel moeilijker aan te wijzen, behalve bij de zoogdieren waarvan talrijke fossielen gevonden zijn. Na een periode van isolatie van Zuid-Amerika van minstens 100 miljoen jaren (Jura - Pliocene), heeft er sedert drie of vier miljoen jaar geleden via de nieuwe landbrug van Midden-Amerika een dramatische vermenging van Zuid-Amerikaanse en Noord-Amerikaanse dieren plaats gevonden. Het proces van vermenging van Gondwana-elementen met Lauraziatische elementen is uitvoerig door fossielen gedocumenteerd. Bij deze fauna-verhuizing zijn Noord-Amerikaanse soorten als de Poema, de Jaguar, voorts herten, lama's en de pleistocene mastodonte olifant *Cuvieronius* tot in zuidelijk Zuid-Amerika doorgedrongen. Op hun beurt bereikten Zuid-Amerikaanse soorten als het tegenwoordige Canadese Stekelvarken *Erethizon* en de pleistocene Reuzenluisiaard *Megalonyx* Canada en Alaska. De oorsprong van de vogels, waarvan in tegenstelling tot de zoogdieren geen langdurige fossiele reeksen bekend zijn, is veel moeilijker te achterhalen. Niettemin zijn lijsters (32 soorten) en vinken (13 soorten) in Zuid-Amerika als geologisch recente kolonisten uit Noord-Amerika te herkennen; de 45 soorten tyranvliegenvangers in Noord-Amerika zijn recente zuiderlingen. Deze fauna-vermenging wordt thans gezien als het directe gevolg van de beweging van de continenten. Toch is ook een andere verklaring voor het ontstaan van de Midden-Amerikaanse landbrug mogelijk. Deze houdt rekening met plaatselijke tectonische bewegingen zonder continentverschuiving (Mayr, 1946). De zoögeografie moet dan wel de vraag naar de oorzaak van de nog steeds

voortdurende heftige tectonische bewegingen in Midden-Amerika naar de geologie terugspelen.

11. Overdenkingen

„Biogeography means different things to different people depending, of course, upon their outlook and upon their biases” — Ian R. Ball (1975: 407).

Wat doen wij nu met al deze theorieën? Is het alleen maar spel om aan de natuur de geheimen van haar ontstaan, haar wording, haar geschiedenis te ontworstelen? Maakt men zich er van af door te zeggen „wat interessant” of desnoods „so what”? Of is er wat anders, meer? Centraal stond de huidige verspreiding van de vogels op aarde. Niet de theorie van Wegener; in dat verband moet men andere zoögeografische wegen op gaan, zoals ik heb getracht aan te geven. Ornithologie blijft een *scientia amabilis*. Voor mij spreekt (of fluistert) iedere vogel de taal van zijn geschiedenis. Hij heeft een herkomst te vertellen, met veel avonturen, veel gevaren, veel hachelijke momenten. Mogen wij met Linnaeus zeggen daarin de voetsporen van de Schepper te hebben aanschouwd? Daarbij het verschil erkennende dat Linnaeus het over morfologie en systematiek, wij het over de geschiedenis van de verspreiding (zoögeografie) hadden. Zelf voel ik dat wèl zo aan en ik heb mij daarover in mijn proefschrift over de verspreiding van de bonte spechten reeds voorzichtig geuit: „. . . this study has had the charm of any historic study that counts with the existence of Him, who is the Maker of every History” (Voous, 1947: 4). Deze uitspraak is uiteraard voor de verkeerde uitleg van een „on”-menselijke praedestinatatie vatbaar en dus gevaarlijk. Ik bedoel er mee te zeggen dat ik zowel in de evolutie en verspreiding der organismen als in de geschiedenis van de landmassa's en oceanen goddelijke leiding, geen blind toeval zie. Deze opmerking is niet bedoeld als een stichtelijk slot of een moraliserende „toepassing” van een zoögeografisch betoog. Wèl daarentegen de vaststelling van het feit hoezeer ik mijn wetenschap als „goddelijk beroep” heb gezien en beleefd. Natuurwetenschap is goddelijke roeping, niet minder dan theologie, waarnaar, als student, mijn hart ook is uitgegaan, of dan welke andere wetenschap ook. Evenmin ontleent de natuurwetenschap zijn waarde alleen aan wat men thans de maatschappelijke relevantie pleegt te noemen. De waarde gaat veel verder en dieper.

Ik ervaar het evenwel als een voorrecht, een „luxe” bijna, mij met vragen omtrent de geschiedenis van het leven op aarde te hebben mogen bezig houden. Kijkend naar de hongerende en verpauperende mensheid in vele delen van de wereld — en wij behoeven niet eens alleen naar

Zuid-Amerika, Afrika en Zuid-Azië te kijken, maar kunnen gewoon rondom ons zien — kunnen wij ons afvragen wie van hen zich voor de hier behandelde zoögeografische vragen zou interesseren, zich er over zou druk maken, kortom deze vragen als realiteit zou ervaren. Wellicht niemand. Het is niet anders te verwachten. Wij kunnen daarom niet dankbaar genoeg zijn, dat onze eigen ontworsteling aan de dwingende hand van de natuur (en dat is toch realiteit!) ons de gelegenheid heeft geopend zich met vragen over de herkomst van onze aarde en haar bewoners bezig te houden. Het is bijna aanmatigend, maar niettemin een zaak van vast geloof, dat wij daarbij tot het wonderbaarlijke besef kunnen komen in het ongrijpbare spansel van de tijd, waarin de geschiedenis van planten en dieren heeft plaats gevonden, God te ontmoeten. Of worden wij daarin door Hem ontmoet?

Nog een hartgrondige opmerking over de *natuurbescherming*, die ik altijd als nauw verbonden met de biogeografie heb beschouwd. Ik had het over de voetsporen van de Schepper. Wat is in dit verband natuurbescherming anders dan er voor te waken dat Zijn sporen, onbedoeld of doelbewust, door mensen worden uitgewist? Van harte hoop ik dat aan deze Universiteit niet alleen in theorie, maar vooral in de praktijk, hier en overal in de wereld, aan studenten in alle daarvoor in aanmerking komende studierichtingen het besef wordt bijgebracht, dat in het verhaal van de zondvloed, door God niet alleen voor de mens, maar ook voor alle dieren het voortbestaan, het leven, is gewild.

Tenslotte, ik dank U voor Uw aandacht.

12. LITERATUUR

- Ball, I. R. 1972. A contribution to the phylogeny and biogeography of the freshwater Triclad (Platyhelminthes: Turbellaria). In: N. W. Riser & M. P. Morse (eds.), "Biology of the Turbellaria": 339-401.
- 1975. Nature and formulation of biogeographical hypotheses. *Syst. Zool.* 24: 407-430.
- 1977. On the phylogenetic classification of aquatic planarians. *Acta Zool. Fenn.* 154: 21-35.
- Beaufort, L. F. de. 1951. Zoogeography of the land and inland waters. London, Sidgwick & Jackson.
- Bock, W. J. 1963. The cranial evidence for ratite affinities. *Proc. 13th Int. Orn. Congr., Ithaca (1962)*: 39-54.
- Boetticher, H. von. 1941. Zur Verbreitung der Goldhähnchen. *Zool. Anz.* 136: 106-111.
- 1942. Zur Verbreitung der Baumläufer. *Zool. Anz.* 137: 124-130.
- Brodorb, P. 1963. Catalogue of fossil birds. *Bull. Florida State Mus., Biol. Sc.* 7 (4): 179-293.
- 1964. id. pt. 2. *ibid.* 8 (3): 195-335.
- 1971. id. pt. 4. *ibid.* 15 (4): 163-266.
- 1971. Origin and evolution of birds. In: D. S. Farner & J. R. King (eds.), „Avian Biology”, 1: 19-55.
- Brundin, L. 1966. Transantarctic relationship and their significance, as evidenced by Chironomid midges. *Kgl. Svenska Vetenskapsak. Handl.* 11: 1-472.
- Cracraft, J. 1973. Continental drift, paleoclimatology, and the evolution and biogeography of birds. *J. Zool. London* 169: 455-545.
- 1974. Continental drift and vertebrate distribution. *Ann. Rec. Ecol. and Syst.* 5: 215-261.
- 1974. Phylogeny and evolution of the ratite birds. *Ibis* 116: 494-521.
- Croizat, L. 1958. Panbiogeography. *Codicote, Wheldon & Wesley.*
- Darlington, P. J. 1957. Zoogeography: the geographical distribution of animals. New York, John Wiley.
- 1965. Biogeography of the southern end of the world. Cambridge, Harvard Univ. Pr.
- DuToit, A. L. 1937. Our wandering continents, an hypothesis of continental drift. Edinburgh, London, Oliver & Boyd.
- Hallam, A. 1967. The bearing of certain palaeozoogeographical data on continental drift. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 3: 201-241.
- Jeannel, R. 1942. La genèse des faunes terrestres. Paris, Presses Univ. France.
- Keast, A. 1969. Comparisons of the contemporary mammalian faunas of the southern continents. *Quart. Rev. Biol.* 44: 121-167.
- Kitching, J. W. & J. W. Collinson, D. H. Elliot, E. H. Colbert. 1972. *Lystrosaurus* zone (Triassic) fauna from Antarctica. *Science* 175: 524-527.
- Mayr, E. 1946. History of the North American bird fauna. *Wilson Bull.* 58: 3-41.
- 1951. Bearing of some biological data on geology. *Bull. Geol. Soc. America* 62: 537-546.
- 1952. The problem of land connections across the South Atlantic with special reference to the Mesozoic. Introduction, Conclusion. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 99: 85, 255-258.
- Miller, H. C. 1963. The fossil flamingos of Australia. *Condor* 65: 289-299.
- Olson, S. L. 1973. A classification of the Rallidae. *Wilson Bull.* 85: 381-416.
- Peters, J. L. 1934. Check-list of birds of the world. 2. Cambridge, Harvard Univ. Pr.
- Ripley, S. D. 1977. Rails of the world. Toronto, Fehleley.
- Sibley, C. G. 1976. Protein evidence of the relationships of some Australian passerine birds. *Proc. 16th Int. Orn. Congr., Canberra (1974)*: 557-570.
- Steenis, C. G. G. J. van. 1962. The land-bridge theory in botany. *Blumea* 11: 235-372.
- Talent, J. A. & P. M. Duncan, P. L. Handy. 1966. Early Cretaceous feathers from Victoria. *Emu* 66: 81-86.
- Voous, K. H. 1947. On the history of the distribution of the genus *Dendrocopos*. *Limosa* 20: 1-142.
- 1964. Wood owls of the genera *Strix* and *Ciccaba*. *Zool. Meded.* 39: 471-478.
- 1977. List of Recent Holarctic bird species. *Passerines. Ibis* 119: 223-250.
- & J. G. van Marle. 1949. The distributional history of *Coracina* in the Indo-Australian Archipelago. *Bijdr. Dierk.* 28: 513-529.
- & H. J. W. Wijsman. 1964. Notes on African hawk-eagles. *Biol. Jaarb. Dodo-naea.* 32: 151-163.