

MOSSELSOORTEN IN NEDERLAND

F.P. Wesselingh

Mussels in the Netherlands

Previously all mussel species from the Dutch coast have been identified as *Mytilus edulis*. Over the past few years *M. galloprovincialis* has been added, but here also recent material of *M. trossulus* is reported. These three species are also known as fossils from the Dutch beaches, together with a fourth species, *M. antiquorum*.

Inleiding

Mosselsoorten (*Mytilus* spp.) zijn al lang een geliefd onderwerp van studie, vooral vanwege het economische belang van deze groep. Met name het herkennen van soorten is daarbij een terugkerend thema in onderzoek. Binnen Europa bestaat een enorme variatie aan schelpkenmerken van mosselen, en om soorten te kunnen onderscheiden wordt daarom al zeker 15 jaar gebruik gemaakt van moleculaire methoden. Het blijkt dat de soortafgrenzing bepaald geen sinecure is. Men is het er algemeen over eens dat er momenteel drie *Mytilus*-soorten voorkomen in Europa, te weten *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758, *M. galloprovincialis* Lamarck, 1819 en *M. trossulus* Gould, 1850. Bij het vergelijken van schelpkenmerken en moleculaire data is gebleken dat deze soorten op grond van de schelp niet goed te onderscheiden zijn indien slechts één enkel kenmerk wordt gebruikt. Als een grote hoeveelheid schelpkenmerken wordt gebruikt (in een multivariate statistische analyse) dan blijkt ongeveer 85% van de exemplaren te worden gedetermineerd als de soort die het volgens de genen zou moeten zijn (Gosling, 1992; Seed, 1992).

Ook de soortgrenzen blijken uitermate complex te zijn. *Mytilus trossulus* en *M. edulis* komen gezamenlijk voor in noordwest- en noord-Europa. In de Oostzee leeft bijvoorbeeld *M. trossulus*, die in de omgeving van Kopenhagen plaats maakt voor *M. edulis*. Deze overgang gebeurt door middel van het voorkomen van 'mengvormen' (hybriden). De contactzone is slechts enkele kilometers breed. Aan de ene kant (Kattegat) vind je alleen maar *edulis*, aan de andere kant (Oostzee) alleen *trossulus* (Borsa et al., 1999). Maar ook weer niet. Want de *trossulus*-populaties uit de Oostzee ten noorden van Gdansk (Polen) blijken een enkel gen van *M. edulis*-oorsprong te hebben (Borsa et al., 1999). Dit kan er bijvoorbeeld op wijzen dat de betreffende genen door de contact-zone zijn heen geëvolueerd of dat de *trossulus*-populatie die zo'n 10.000 jaar geleden de Baltische Zee moet hebben bevolkt (na de laatste ijstijd) een tikje mee heeft gekregen van *edulis*-genen. *Mytilus trossulus* komt overigens voor in alle randzeeën rond de Arctische Oceaan. De circumarctische populaties hebben schelpen waarin de kenmerkende calciëncursie onder de ligamentgroeve goed is ontwikkeld, in de Baltische populaties ontbreekt de calciëncursie.

Het onderscheid tussen *edulis* en *galloprovincialis* is zo mogelijk nog bonter, maar voordat we daarop ingaan moeten we het over *galloprovincialis* hebben. *Mytilus galloprovincialis* blijkt in Europa in twee goed te onderscheiden genotypen uiteen te vallen, een Midderraan en

een Atlantisch type (Quesada et al., 1995). Ondanks dit duidelijke onderscheid heeft nog niemand het aangedurfd hiervan twee soorten te maken. Het is met name de overlap die het Atlantisch type van *galloprovincialis* heeft met *edulis* die zo bont is. Vanaf noord-Spanje tot Schotland en tot in de zuidelijke Noordzee komen beide soorten voor. Meestal blijken populaties goed te scheiden en leeft *edulis* iets ondieper dan *galloprovincialis*. Echter, van verschillende lokaties is het tegenovergestelde gemeld: *edulis* dieper dan *galloprovincialis*. Helemaal bont wordt het als blijkt dat er verschillende lokaties zijn waar beide soorten hybride contactzones hebben gevormd of in een enkel geval zelfs levensvatbare hybride populaties hebben voortgebracht (McDonald et al., 1991; Gosling, 1992).

Tenslotte zijn er op verschillende plaatsen buiten Europa nog hybriden gemeld van *M. trossulus* en *M. galloprovincialis*. Vanwege het voorkomen van permeabele soortgrenzen is in het verleden al eens voorgesteld om alle mosselsoorten onder te brengen onder *Mytilus edulis*, wat overigens (vrijwel) geen navolging vindt bij mosselonderzoekers zelf. De mossels vormen eigenlijk juist een prachtige illustratie van het feit dat soortbegrip een contextafhankelijk gegeven is en niet noodzakelijk samenvalt met het streven naar uniforme soortdefinities.

Nederlandse mosselen

Van de Nederlandse kustzone kennen we zowel fossiele als recente mosselen. Tot voor kort werd aangenomen dat deze tot *Mytilus edulis* behoorden (Janssen et al., 1984), met uitzondering van een vreemde brede platte bruine vorm die bekend was van de Waddeneilanden, en waarvan de status onbegrepen was (De Boer & De Bruyne, 1991). Inmiddels is gebleken dat de drie Europese soorten in het Nederlandse faunagebied voorkomen, en dat er fossiel sprake is van maar liefst vier soorten!

Mytilus antiquorum Sowerby, 1819 is bekend uit de Westerschelde, van het Sloegebied en van Walcheren. Het is een Midden-Laas Pliocene soort (circa 3.6-2.7 Ma) die ook bekend is uit het Antwerpse (Vervoenen et al., 2001). *Mytilus antiquorum* is de oudst bekende *Mytilus* soort in noordwest-Europa. *Mytilus* is een Pacificke immigrant die onderdeel uitmaakte van een invasie van soorten in het Atlantische faunagebied zo'n 3.6 miljoen jaar geleden (Wesselingh et al., 2002). Aan deze immigratiegolf hebben we ondermeer onze afgeknotte strandgapers en mogelijk ook onze wulken te danken. De schelp van *M. antiquorum* is makkelijk herkenbaar door het ontbreken van een anterodorsale

rug, door de ventrale ligging van de semidiameter, en door een bruinige calcitische buitenlaag. De aragonitische binnenlaag is zeer dik. De fossiele exemplaren uit Zeeland zijn bovendien gemakkelijk te herkennen door de karakteristieke (secundaire) witgele kleur.

Mytilus trossulus Gould, 1851

Uit onderzoek aan fossiele mosselen uit boringen in zuidwest-Nederland blijkt dat *Mytilus trossulus* de enige mossel is die hier voorkwam in het Laat Pliocene-Vroeg Pleistoceen (circa 2.5-1.8 Ma). De schelp is herkenbaar door het (vrijwel altijd) ontbreken van radiale strepen aan de buitenzijde, de bruinige kleur, het ontbreken van de anterodorsale rug, en de semidiameter die vrijwel altijd centraal ligt. Verder heeft deze soort (in het algemeen) een zeer dun ontwikkelde aragonitische binnenschelp, waardoor de calcitische buitenschelp vaak van binnen al te zien is, en verder gekenmerkt wordt door het vaak voorkomen van een calcitische incursie onder de ligamentgroeve. Bij de boringen komen ook monsters voor die juist een opvallende aragonitische verdikking hebben aan de umbo. Nader onderzoek aan Laat Pliocene-Vroeg Pleistoceen materiaal zal moeten uitwijzen of *M. antiquorum* en *M. trossulus* opeenvolgende vormen binnen een afstammingslijn zouden kunnen zijn.

Gebleken is dat veel van de mosselfragmenten die bijvoorbeeld uit het zuigermateriaal van de Westerschelde komen tot *M. trossulus* behoren. Door het fragmentaire karakter van het materiaal is deze soort vrijwel niet verzameld, al hoop ik dat dit stuk liefhebbers zal aanzetten kritischer te kijken naar mosselfragmenten. Tegenwoordig heeft deze soort een circumarctische verspreiding, met een geïsoleerde populatie in de Oostzee. Ook zijn er menselijke introducties van verschillende plaatsen in de Grote Oceaan gemeld. Groot was dan ook de verrassing dat in twee monsters recente exemplaren van het Nederlandse strand werden aangetroffen! Een monster in de collectie van de afdeling Malacologie van het Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis bevat een klep van het strand van Bergen (Noord-Holland), verzameld door W. Bergmans op 21 augustus 1966. De kenmerken waarmee deze soort zich onderscheid van *M. edulis* en *M. galloprovincialis* zijn: centrale ligging

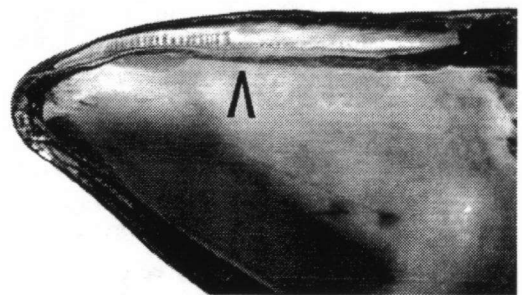
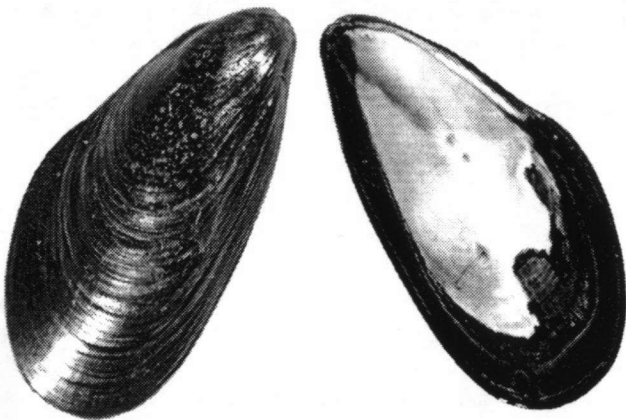
semidiameter, calcietincursie onder de ligamentgroeve, ontbreken van radiale strepen in juveniele schelpen, het zeer donkere en dikke periostracum en de bruine schelpkleur. De calcietincursie in het best herkenbare exemplaar wijst erop dat het niet om de Baltische maar om de circumarctische vorm van *M. trossulus* gaat.

Of de exemplaren van hier levende populaties afkomstig zijn of bijvoorbeeld afkomstig zijn van drijvende of varende voorwerpen is vooralsnog onbekend, en nodigt uit tot nadere studie.

Mytilus galloprovincialis Lamarck, 1819

Deze soort is vrij goed te herkennen aan de grote schelpbreedte, de spitse top, de vrij uitgesproken anteroventrale rug. De semidiameter ligt aan de buikzijde. De calcitische buitenlaag is blauwgekleurd, en heeft vaak radiale streping (maar nogal eens niet), die vooral goed zichtbaar zijn op juveniele exemplaren.

Opvallend dikke en fossiele exemplaren van onder meer Walcheren en de Roompot, waarvan tot voor kort de ouderdom onbekend was, bleken tot deze soort te moeten worden gerekend. Bij inspectie van Eemien-collecties van de spuitreinen rond Amsterdam (RGM-collecties) bleek dat deze vorm aldaar ook voorkomt, waarmee een Eemien-ouderdom voor het Zeeuwse fossiele materiaal aannemelijk wordt. Bij determinatiebijeenkomsten in het kader van de Fossielenatlas wisten verschillende Zeeuwse verzamelaars bovendien verse kleppen te tonen uit onder meer de Westerschelde, van het Kanaal door Walcheren en van de Steenbanken. Recentelijk zijn ook levende exemplaren aangetroffen in de Grevelingen en de Oosterschelde (Van Bragt, 2002). Het is niet geheel uit te sluiten dat een deel van de recente meldingen samenhangen met de introductie van deze soort in de Oosterschelde voor de mosselkwekerij. Echter, sommige van de monsters die in de NNM-collecties zijn bestudeerd dateren uit het begin van de twintigste eeuw, toen van een massale mosselcultuur met exoten nog geen sprake was. De platte bruine vorm van diepere delen rond de Nederlandse Wadden (ondermeer aangeduid als *Mytilus* 'x') moet mogelijk ook tot *galloprovincialis* worden gerekend, al is nader moleculair onderzoek nodig om dat te bevestigen.



Mytilus trossulus Gould, 1851. Bergen, Noord-Holland. Leg. W. Bergmans Reg. No. 1992, 21-8-1966. Grootste diameter 25 mm. In de detailopname is de calcietincursie onder de ligamentgroeve goed waarneembaar (pijl).

Mytilus edulis Linné, 1758

Dit is veruit de meest algemene soort in ons faunagebied. Heeft een smallere schelp dan *M. galloprovincialis*, maar is verder sterk gelijkend. De anteroventrale rug is goed ontwikkeld. De semidiameter ligt tevens aan de buikzijde. De buitenzijde van de schelp is blauw gekleurd en heeft vaak radiale strepen. De soort is alleen fossiel bekend uit het Laat Kwartair (Eemien, Holoceen) van de Zeeuwse stranden, de Noord-Hollandse sputterreinen en uit de Nederlandse ondergrond, en is veruit de algemeenste mosselsoort in de Nederlandse kustwateren.

Discussie en Conclusies

Ondanks de hiervoor gegeven omschrijving van de schelpkenmerken moet ik er nogmaals op wijzen dat het onderscheiden van mosselsoorten op grond van schelpkenmerken problematisch is (Gosling, 1992; Seed, 1992), ook al heb ik nauwelijks problemen ondervonden met het Nederlandse materiaal. Alleen het onderscheid tussen *M. antiquorum* en *M. trossulus* verdient nog nadere uitwerking.

Het voorkomen van sterk aragonitisch ontwikkelde *M. antiquorum* in het (warme) Midden Pliocene en een zeer sterk calcitisch ontwikkelde *M. trossulus* in het (koude) Laat Pliocene-Vroeg Pleistoceen zou erop kunnen wijzen dat deze mineralogische samenstelling samenhangt met temperatuur. Een omvangrijke studie naar de aragoniet/calcië-ratio van recente mossels (Carter & Seed, 1998) heeft echter geen temperatuurverband aangetoond.

In Nederland komen dus vier soorten *Mytilus* voor, waarvan één exclusief fossiel, die behoorlijk goed te onderscheiden zijn op schelpkenmerken. Ik hoop dat dit artikel ertoe bij zal dragen dat men meer zal uitkijken naar het mogelijke voorkomen van *Mytilus trossulus*, zowel recent als fossiel. Met de grote hoeveelheid kennis op onder meer moleculair vlak is het geslacht *Mytilus* een prachtige uitdaging in ons denken over soorten en soortgrenzen geworden.

Dankwoord

Bert Wetsteijn, Marcel Vervoenen, Freddy van Nieuwlande, Rob Moolenbeek en Jeroen Goud hebben me toegang verschaft tot mosselmateriaal in hun collecties of

(in het geval van Bert) nieuw verzameld materiaal. Arie Janssen en Peter Moerdijk worden bedankt voor hun kritisch commentaar op mijn bevindingen. Willem Renema maakte de foto's.

Literatuur

- BOER, T.W. DE & R.H. DE BRUYNE, 1981. Schelpen van de Friese Waddeneilanden. Fryske Akademy, Ljouwert. 300 pp.
- BORSA, P., C. DAGUIN, S.R. CAETANO & F. BONHOMME, 1999. Nuclear-DNA evidence that northeastern Atlantic *Mytilus trossulus* mussels carry *M. edulis* genes. — *Journal of Molluscan Studies* 65: 504-507.
- BRAGT, P.H. VAN, 2002. De Diepwatermossel, *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) in de Zeeuwse Delta: een omstreeden nieuwe mosselsoort. <http://www.anemoon.org/spuisluis/020505.htm>
- CARTER, J.G. & R. SEED, 1998. Thermal potential and mineralogical evolution in *Mytilus* (Mollusca; Bivalvia). — In: Johnston, P.A. & J.W. Haggart (eds). *Bivalves: an eon of evolution*: 87-117. Calgary (Univ. Calgary Press).
- GOSLING, E., 1992. Systematics and geographic distribution of *Mytilus*. In: Gosling, E. (ed.). *The Mussel Mytilus: Ecology, physiology, genetics and culture*: 1-20. Amsterdam (Elsevier).
- JANSSEN, A.W., G.A. PEETERS & L. VAN DER SLIK, 1984. De fossiele schelpen van de Nederlandse stranden en zeegeaten, tweede serie, 8 (slot). — *Basteria* 48: 89-220.
- MCDONALD, J.H., R. SEED & R.K. KOEHN, 1991. Allozymes and morphometric character of three species of *Mytilus* in the Northern and Southern Hemispheres. — *Marine Biology* 111: 323-333.
- QUESADA, H., C.M. BEYNON & D.O.F. SKIBINSKI, 1995. A mitochondrial DNA discontinuity in the mussel *Mytilus galloprovincialis* Lmk: Pleistocene vicariance biogeography and secondary intergradation. — *Molecular Biology and Evolution* 12: 521-524.
- SEED, R., 1992. Systematics, evolution and distribution of mussels belonging to the genus *Mytilus*: an overview. — *American Malacological Bulletin* 9: 123-137.
- VERVOENEN, M., F.P. WESSELINGH & F.A.D. VAN NIEULANDE, 2001. *Mytilus antiquorum* J. Sowerby, 1821 and other Pliocene mussels (Mollusca, Bivalvia) from the southern North Sea Basin. — *Contributions Tertiary Quaternary Geology* 37: 73-81.
- WESSELINGH, F.P., M. VERVOENEN & F.A.D. VAN NIEULANDE, 2002. On the identity of *Mytilus edulis* forma *giganteus* Wood, 1874 (Pliocene, North Sea Basin), with implications for the generic identity of European Tertiary mytilids. — *Cainozoic Research* 1: 121-127.

Adres van de auteur:
Nationaal Natuurhistorisch Museum
Postbus 9517
2300 RA Leiden
E-mail: wesselingh@naturalis.nl