

GEDACHTEN OVER HET SOORTBEGRIIP IN HET GENUS PISIDIUM
EN DE BETEKENIS VAN PASSIEVE VERSPREIDING

door

J.G.J. Kuiper

P a r a d o x e n. Wanneer wij met het schepnet aan de slootkant staan en ons in de kleine wereld van planten en dieren in het water vermeien, kunnen wij ons bij het opvissen van Pisidiums nauwelijks voorstellen, dat dergelijke bewegingsloze mosseltjes, die niet lopen, niet klimmen, niet zwemmen en niet vliegen kunnen, over de gehele wereld voorkomen tot hoog in de hoogste bergen en tot op ver weg gelegen oceanische eilanden. Even moeilijk kunnen wij begrijpen, dat dit paradoxale verschijnsel een rol in de filosofie van het soortbegrip kunnen spelen. In de volgende bladzijden wilde ik proberen hierover mijn gedachten te formuleren.

Er is nog een andere paradox, waarop ik in dit verband wilde wijzen, namelijk, dat Pisidiums, die door een grote recente soortelijke variabiliteit voorbestemd lijken een interessante rol in de phylogenie te spelen, een door de Evolutie volkomen vergeten groep lijken te zijn.

P a s s i e v e v e r p l a a t s i n g. Als men een Pisidium in zijn element waarneemt, valt direct op, dat het dier bepaald geen kilometervreter is. Het heeft een graafvoet, waarmee het zich in het oppervlakkige bodemslik kan inwroeten. Het heeft geen kruipvoet, zoals waterslakken, die zich op planten en stenen kunnen vastzuigen en zodoende met min of meer succes weerstand aan bewegingen van het water bieden. Toch beslaat vrijwel elke recente Nederlandse Pisidiumsoort een enorm verspreidingsgebied. Eén soort, P. casertanum, komt zelfs in alle werelddelen voor. De meeste in Nederland levende soorten zijn Euraziatisch of holarctisch verspreid. In andere diergroepen, in het bijzonder de vogels, de zoogdieren, de vlinders, de amphiëën enz. zijn massa's soorten met een schier onbeperkte bewegingsvrijheid, doch een niettemin veel beperkter areaal dan de meeste Pisidiumsoorten. De bekende Peterson's Vogelgids, die verspreidingskaartjes van alle besproken soorten bevat, geeft hiervan voorbeelden te kust en te keur.

S t r o m e n d w a t e r. Op de vraag, hoe Pisidiums verspreid worden, ligt het eerste antwoord voor de hand, nl. door het stromende water. Bij versnelling van de stroming, na een stortbui of het smelten van sneeuw in de bergen, wordt in rivieren het bodemslik stroomafwaarts meegevoerd en daarmee ook de hierin levende Pisidiums. De transporterende kracht van het water verklaart echter niet alles. De stroming in een riviersysteem is een eeuwig eenrichtingsverkeer, altijd van boven naar beneden. En verder is een riviersysteem tussen de bron en de zee oecologisch scherp begrensd door de waterscheidingen. Pisidiums kunnen niet tegen stroomversnellingen en woeste bergbeken opkruipen. Toch leven zij massaal in de meertjes van het hooggebergte aan de oorsprong van rivieren, tot hoog in de Alpen, de Himalaya, de Andes en de Afrikaanse bergen. Pisidiums gaan dood in zeewater, toch komen zij op oceanische eilanden voor. Pisidiums kunnen, met uitzondering van enkele soorten die ook in vochtig veenmos aangetroffen worden, niet op het land leven, toch blijken waterscheidingen, laag of hoog, op de duur geen onoverbrugbare barrières voor deze dieren te zijn. In de volkomen geïsoleerd gelegen Algerijnse Oase Beni Abbes, van de kust af ruim 300 km diep de woestijn in (Arch.Moll. 1964:131) zijn levende Pisidiums verzameld. Op kleinere schaal kunnen wij dit ook waarnemen in hydrographisch geïsoleerde duinplassen, die in de

kortst denkbare tijd door P.obtusale en vervolgens ook wel door andere Pisidiumsoorten gekoloniseerd worden.

D e w i n d. Kunnen Pisidiums door de wind verspreid worden? De vraag lijkt absurd. Toch moet men m.i. de mogelijkheid van incidentele zg. anemochore verplaatsing niet bij voorbaat uitschakelen. Het "regenen" van vissen, amphibiën en andere zoetwaterorganismen is, breed uitgemeten in tijd en ruimte, geen zeldzaamheid. Onlangs kreeg ik een telexbericht van het nieuwsbureau Agence France Presse, gedateerd 22 juli 1974, onder ogen, waarin gemeld werd, dat er na een hevig onweer in het gebied van Reims duizenden padden in het gehucht Sainte Euphrase-et-Clairizet en de omliggende wijngaarden uit de lucht zijn komen vallen. Befamd is de Najadenregen van Paderborn op 9 augustus 1892, waarover "Nature" (vol. 17, 1893) rapporteert, welk blad het bericht uit het meteorologische tijdschrift "Das Wetter" had overgenomen. Het zijn vaak tijdschriften over weerkunde die dergelijke waarnemingen het eerst publiceren. De in Parijs wonende Nederlandse schrijver W.F. Hermans vestigde mijn aandacht op het in New York (Ace Star Books, 1941) uitgegeven pocket-book "The Book of the Damned", door Charles Fort. Het bevat een opsomming van duizend en één waarnemingen op velerlei gebied, waarmede de wetenschap, aldus Fort, nog geen raad weet. Hierin vond ik een aantal literatuurverwijzingen over dergelijke "regens" van dieren. Steeds gebeurt er zo iets na een zware storm gepaard met wervelwinden. Ik las o.m. dat er, volgens het blad "L'Astronomie" (1889:353) op 13 juni 1889 ergens in Nederland een regen van vissen geweest zou zijn. De "Monthly Weather Review" van juli 1881 berichtte, aldus Fort, dat een vijver die in het traject van een wervelstorm lag, volkomen leeg gezogen werd en dat de inhoud ervan mijlen ver verspreid werd.

Nergens worden Pisidiums genoemd, wat overigens gezien de kleinheid niet verwondert, maar er is geen enkele reden om te veronderstellen dat Pisidiums in dergelijke grote luchtballetten niet zouden meespelen.

Z o ö c h o r e v e r s p r e i d i n g. Veel belangrijker dan de anemochore verspreiding is voor Pisidiums de zg. zoöchore verspreiding, d.w.z. de verplaatsing door tussenkomst van andere dieren, zoals vissen, vee, amphibiën, insecten, vogels en uiteraard ook de mens. Het spreekt vanzelf, dat de rol van de mens in cultuurlandschappen groter is dan in dun bevolkte natuurgebieden. Bij het schoonmaken van sloten en uitbaggeren van kanalen en plaszen, evenals ook bij het uitzetten van visbroed, hebben Pisidiums, zoals hieronder zal blijken, verplaatsings- en koloniseringskansen.

V i s s e n. Wat vissen betreft, speelt in het hooggebergte vermoedelijk de forel een rol. Mij zijn twee gevallen bekend van een forel, die een Pisidium aan een lip geklemd had, toen hij gevangen werd. Forellen zoeken hun voedsel o.m. in het bodemslik. Zij zwemmen gemakkelijk tegen een krachtige stroom op. Voor deze dieren zijn bergbeken en stroomversnellingen geen onoverkomelijke hindernissen. Op deze wijze zouden Pisidiums naar hooggebergtemeren gebracht kunnen worden. Sinds lang wordt door vissers forellenbroed in koude bergmeren uitgezet. Vroeger werden de "alevins", zoals men de zeer jonge forellen in Frankrijk noemt, in blikken trommels op de rug van sterke dragers naar boven gebracht. Men liep langs een bergbeek om het water in de trommels steeds te kunnen verversen. Tegenwoordig worden helicopters gebruikt. De Europese forel komt nu door kunstmatige inburgering in verscheidene gebieden van de vier andere continenten voor en het is merkwaardig, dat het verspreidingsgebied van deze vis (Illies: Einführung in die Tiergeographie, 1971, verspreidingskaart op blz. 74) in veel opzichten met dat van P.casertanum over-

eenkomt. In Nieuw-Zeeland is de forel nu een algemene verschijning, evenals ook P.casertanum. Voor de rest bezit deze eilandengroep slechts twee Sphaeridensoorten, beide endemisch. Zolang er daar geen fossiele schelpen van P.casertanum gevonden zijn, kan de aanwezigheid van deze kosmopolitische, vermoedelijk oorspronkelijk palaearctische, soort alleen door kunstmatige inburgering verklaard worden.

Maar de bemiddeling van de forel kan niet verklaren, waarom bijvoorbeeld de merenbewonende soort P.lilljeborgii in Zuid-Frankrijk nergens anders leeft dan op het 2000 meter hoge merenplateau van Carlit in de oostelijke Pyreneeën en in Andorra. Deze meren zijn geologisch jong. Zij zijn ontstaan bij het terugtrekken van de Würm-gletschers. Pas daarna konden Pisidiums hun intrede doen. Maar hoe? Zij wateren af in de Tet en in de Ebro, die in de Middellandse Zee uitmonden zonder in midden- of benedenloop meren te doorstromen. Beide rivieren zijn onherbergzaam voor de overwegend lacustriene P.lilljeborgii. Nergens in de benedenloop leeft P.lilljeborgii of zou deze soort vroeger, d.w.z. sinds de laatste IJstijd, geleefd kunnen hebben. Het is hier daarom uitgesloten, dat forellen stroomopwaarts voor kolonisering van P.lilljeborgii in deze bergmeren gezorgd zouden hebben.

Veel vissoorten voeden zich o.m. met Pisidiums. Vaak zijn Pisidiums in het darmkanaal van vissen aangetroffen. Daarover liggen verscheidene waarnemingen in de literatuur vast. De enkele jaren geleden overleden Zweedse Pisidiumkenner Nils Odhner hield met de mogelijkheid rekening van zg. endozoische verspreiding van Pisidiums door vissen. Een tot nu toe onbeantwoord gebleven vraag is echter, of onbeschadigd ingeslikte, gesloten Pisidiums levend het spijsverteringskanaal van bepaalde vissoorten zouden kunnen passeren. Reeds Wilhelm Kobelt (Fauna der Nassauischen Mollusken, 1871:14) vond dit niet onwaarschijnlijk. Een in dit verband interessante waarneming deed onlangs de Duitse bioloog Werner Hinz, die mij vertelde, waargenomen te hebben, dat jonge Pisidiums nog een tijd lang in het vocht van het dode moederlichaam bleven leven. Het is dus niet uitgesloten dat een "drachtig" Pisidium, ingeslikt door een vis, zelf niet levend het spijsverteringskanaal passeert, maar dat haar jongen deze kans wel hebben.

V e e. Het transport door het stromende en overstromende water en door vissen verklaart ten dele wel de verspreiding van Pisidiums binnen een riviersysteem, doch niet daarbuiten. Verschillende andere diersoorten zorgen hier voor het nemen van de hindernis. In de Alpen dragen vermoedelijk koeien tot verplaatsing van Pisidiums bij. Vaak staan zij in het water van ondiepe bergmeertjes, waarvan de oeverzone soms dichte populaties van Pisidiumsoorten bevat. In slib, dat aan hun hoeven klontert, kunnen gemakkelijk Pisidiums naar elders meegedragen worden over waterscheidingen heen die soms niet meer dan enkele tientallen meters hoog zijn. Ook het eutrophe karakter van sommige hooggebergtemeertjes, dat de soortelijke samenstelling der Pisidiumbevolking enigszins conditioneert, hangt, naar mijn mening, samen met de aanwezigheid van vee gedurende de zomermaanden.

A m p h i b i ë n. De Franse parasitoloog Claudes Combes, die enkele jaren in de hoge zones van de oostelijke Pyreneeën zowel op kikkers als op Pisidiums "joeg", tussengastheren in de cyclus van bepaalde zuigwormen, vertelde mij, dat hij op een landstrook tussen nabije bergmeren op ruim 2000 meter hoogte een kikker met een Pisidium aan het zwemvlies van een zijner pootjes had aangetroffen. Harry Kew vermeldt in zijn zeer lezenswaardig doch helaas reeds jaren uitverkocht boek "The Dispersal of Shells" (Londen, 1893), dat door niemand minder dan de grote zoögeograaf Wallace is inge-

leid, dergelijke waarnemingen niet alleen bij kikkers, maar ook bij padden en andere amphibiën. Hij citeert o.m. het curieuze geval van een salamander die, toen hij gevangen werd, aan elke poot een Sphaerium had.

I n s e c t e n. Alvorens verder te gaan, is het voor een goed begrip wenselijk een eigenschap van Pisidiums te vermelden, die in dit verband van groot belang is. Zoals vermoedelijk wel alle twee-kleppige weekdieren, reageren Pisidiums, waarvan de schelp in rust-toestand een weinig "gaapt", bij aanraking van de mantelrand door een vreemd voorwerp met een snelle sluiting van de kleppen. Is dat vreemde voorwerp de poot of de tentakel van een insect, of een lip of vin van een voedselzoekende vis, of een zwemvlies van een amphibie, of een veertje aan de poot of aan de snavel van een vogel, dan is het Pisidium plotseling het slachtoffer van zijn eigen beschermingsreactie. Als daarbij de "gevangene" sterk genoeg is, gaat het Pisidium op transport. Over het vervoer van Pisidiums door insecten vertelt Kew enkele interessante waarnemingen. Soorten van de genera Notonecta, Acilius, Corixa en Dytiscus zijn herhaaldelijk met een of zelfs meer Pisidiums aan de poten aangetroffen. De vraag of sterke, vliegende insecten ook de lucht in kunnen met een Pisidium aan een der poten geklemd, werd bevestigend beantwoord door Fernando (Journ. of Conchol., 1954:13). In de natuur had hij insecten met een Pisidium aan een poot waargenomen. Om er meer over te weten, deed hij vijftig Corixa's (waterwants) en een gelijk aantal Pisidiums bij elkaar in een aquarium. In de loop van een week had de helft der insecten een dwergmosseltje aan een poot. Een der wantsen droeg er zelfs twee. Fernando nam waar dat deze insecten, die uitstekende vliegers zijn, soms met een Pisidium aan een poot uit het aquarium wegvlogen.

Fernando noteerde, dat een Corixa punctata 105 milligram weegt, en een Pisidium nitidum 2 tot 5 milligram. Het gewicht aan de poot van het insect varieert dus van 1/50 tot 1/20 van zijn eigen lichaamsgewicht. Voor een mens van bijvoorbeeld 80 kg. zou zo'n blok aan het been een gewicht van circa 1/2 tot 4 kg betekenen.

De Engelse Pisidiumkenner Charles Oldham ving eens een Geelgerande watertor (Dytiscus marginalis) met een Sphaerium corneum aan een zijner poten. Toen de kever bij Oldham thuis de vrijheid kreeg, vloog het dier de kamer rond, ogenschijnlijk zonder veel last van de "ballast" te hebben.

Het zou interessant zijn te weten, over welke maximale afstand een Pisidium door een vliegend insect vervoerd kan worden. Tot nu toe is hierover niets bekend. Het lijkt mij ook vrijwel uitgesloten op dit punt proeven te doen. In dit verband is echter wel van belang een waarneming van Darwin (Origin of Species, 1859, hfdst. 13), die een verdwaalde Colymbetes, behorende tot de Dytiscidae, op de "Beagle" heeft zien neerkomen. Het schip was toen 45 mijl uit de kust, wat er op wijst dat de vliegafstand van deze waterkevers onder uitzonderlijke omstandigheden enorm kan zijn.

V o g e l s. Ten slotte kom ik op het mijns inziens belangrijkste transportmiddel van Pisidiums, de vogels, in het bijzonder de waaden watervogels. Darwin, Wallace, Kew, Boycott, Rees, Odhner, Favre en vele anderen beschouwden de vogels als de voornaamste factor in de verspreiding van land- en zoetwatermollusken. De reeds genoemde Kew, evenals W.J. Rees (Aerial Dispersal of Molluscs, Proc. Mal. Soc. London, 1965) citeren vele interessante waarnemingen. Maar, hoe belangrijk vogels in dit verband ook kunnen zijn, ik moet er direct aan toevoegen, dat er, bij mijn weten, nog nooit een vogel met een Pisidium aan een zijner poten is waargenomen. Verwonderlijk is dit laatste overigens niet, want vogelaars en jagers letten niet op zulke nietige aanhangselen, en malacologen bemoeien

zich doorgaans niet met vogels en vogeljacht. Er zijn echter wel vele waarnemingen van grotere bivalven bekend, die zich aan de teen van een vogel hadden vastgeklemd en zo de lucht in gingen. Kew (l.c., blz. 70) schrijft over een eend, die met een zware Anodonta aan zijn voet wegvloog. Verder noteert hij gevallen van andere vogelsoorten (reiger, snip, taling) die in hun vlucht geschoten werden en een zoetwatermossel (Anodonta of Sphaerium) aan hun poot geklemd bleken te hebben.

Wat met grote tweekleppigen gebeurt, kan in principe ook Pisidiums overkomen, echter met die beperking, dat de afstand tussen de klepranden van een rustend Pisidium zeer klein is, waardoor het dier zich alleen aan dunne voorwerpen als veren, haren, vinnen, zwemvliezen e.d. zal kunnen vastklemmen. Een voordeel van de kleinheid van Pisidiums is, dat zij gemakkelijker dan de grotere tweekleppigen in kluitjes modder of slierten algen meegevoerd kunnen worden. Daar een transporterende watervogel bij voorkeur vlak bij of in het water zal neerstrijken, is ook de kans van een "airborne" Pisidium groot, dat het weer in zijn element terugkomt. In plantendelen en algenslierten aan poten of veren van vogels kunnen gemakkelijk Pisidiums mee op reis gaan. Vooral draadalgen zijn een ideale reis mantel voor Pisidiums. Het in midden-Europa op grote diepten (20 tot 300 m) van meren levende dwergmosseltje P.conventus is daar onbereikbaar voor vogels. Maar als de mededeling van Glutz von Blenheim in "Die Brutvögel der Schweiz" (1962:168), nl. dat de fuut tot 40 meter diepte kan duiken, juist is, betekent dit, dat een deel van de profundale populaties van P.conventus enige kans heeft door futen getransporteerd te worden. In mijn artikeltje over de geographische verspreiding van P.conventus (Baisteria 1974:36) wees ik reeds op de belangrijke, welgefundeerde conclusie van Jules Favre in "Histoire malacologique du Lac de Genève" (1935:414), dat P.conventus het meer van Genève bevolkt moet hebben door de tussenkomst van watervogels.

De maximale afstand van luchtgewijs vervoer van een mollusk door een vogel is, ook bij benadering, niet bekend. Kew haalt vele voorbeelden aan van vogels die landslakken transporteerden, doch de afgelegde afstand blijft een gissing. Van waadvogels is bekend, dat zij enorme afstanden in één ruk kunnen afleggen, bijvoorbeeld van het continent naar de Azoren (waar P.casertanum leeft). Maar hoe groter de afstand, hoe kleiner de kolonisatiekansen voor Pisidiums. Ten slotte is er een duidelijke limiet. Op het zuidelijk halfrond vormen de oceanen een dergelijke onoverbrugbare barrière voor tropische Pisidiums. Er is daar een wijd verspreid subgenus, Afropisidium, dat in Zuid-Amerika, Afrika, zuidelijk Azië en Nieuw-Zeeland voorkomt, doch dat in elk dezer gebieden door andere soorten vertegenwoordigd is.

S o o r t e l i j k e k o l o n i s a t i e k a n s e n . Passief luchtvervoer is geen privilege van Pisidiums en grotere zoetwaterbivalven. Het moet een van de belangrijkste verspreidingsmiddelen ook van andere, weinig bewegelijke dieren zijn zoals mosselkreeften (Ostracoda), roeipootkreeften (Copepoda), watervlooien (Cladocera), gelede wormen (Oligochaeta), zoetwater nematoden enz., die tot de fauna van o.m. de geologische jonge, hoge alpenmeren behoren (Zschokke, Die Tierwelt der Hochgebirgsseen, 1900). Wat Pisidiums betreft, is het waarschijnlijk, dat niet alle soorten gelijke kansen van verspreiding en kolonisatie hebben. Deze kansen hangen af van de grootte en het gewicht der dieren, het aanpassingsvermogen van de soort, met name haar gevoeligheid voor temperatuurswisselingen, de frequentie van het bezoek van vliegende dieren. De kleinste Pisidiums hebben een grotere kans door insecten te worden

vervoerd dan de zware soorten zoals P.amnicum en de Sphaerium-soorten. Een betrekkelijk stenotherme soort als P.personatum heeft minder kolonisatiekansen dan de eurytherme P.casertanum. De in het profundaal levende soorten hebben minime kansen op luchttransport, in elk geval vergeleken met soorten die ondiepe, kleine wateren bewonen.

Z e l f b e v r u c h t i n g. Het transport van Pisidiums buiten hun milieu zou het soortelijk areaal niet veranderen, als Pisidiums niet over twee eigenschappen beschikten die in dit verband van belang zijn, nl. hun vermogen tot zelfbevruchting en hun weerstand tegen uitdroging. Pisidiums zijn zelfbevruchtend. In elk geval is deze wijze van voortplanting bij enkele soorten waargenomen. Het lijkt mij waarschijnlijk, dat zij zich ook heterogaam voortplanten kunnen, doch hiervan zijn geen waarnemingen bekend. Een enkel individu, overgebracht naar een geïsoleerde plaats, een duinplas, een bergmeer, een eiland, kan daar door zelfbevruchting een populatie vormen. Eén Pisidium kan één tot drie maal per jaar twee tot twintig en soms meer jongen per keer voortbrengen en die jongen zijn op hun beurt binnen een jaar rijp voor voortplanting.

W e e r s t a n d t e g e n u i t d r o g i n g. Pisidiums beschermen zich tegen uitdroging door sluiting der kleppen. Hierdoor kunnen zij nog een tijd lang buiten het water in leven blijven. Er rijzen enkele vragen. Hoe lang kan die klemtoestand van Pisidiums duren? Na hoeveel tijd ontspannen de sluitspieren zich door vermoeidheid en laat het Pisidium zijn transporteur los? Hoe lang kan een Pisidium buiten water blijven? Wat voor een prikkel is er nodig om het dier, dat immers door zijn kleppen van de buitenwereld afgesloten is, zijn sluitspieren te laten ontspannen? Kan een levend Pisidium, waarvan de kleppen gesloten zijn, van binnen uit, bijvoorbeeld door vochttoediening, een zekere elasticiteit hergeven aan het door uitdroging verharde ligament? Het zijn allemaal vragen die met proefnemingen beantwoord zouden kunnen worden. Er zijn enkele losse waarnemingen bekend, die enig licht brengen. Dat de klemtoestand soms dagen kan duren, ondervond Darwin (Nature, 1882). Een Geelgerande watertor namelijk werd gevangen met een volwassen Sphaerium corneum aan een zijner pootjes. Het duo werd mee naar huis genomen en drie uur later in water gedaan. Het Sphaerium bleef vijf dagen aan de poot van de watertor geklemd, alvorens het zijn kleppen opende. Het mosseltje overleefde dit avontuur. Wel moet men bedenken, dat een geklemd mosseltje buiten het water een grotere kans op uitdroging heeft dan in het water, zoals in het hierboven omschreven geval. Ook zullen niet altijd de klepranden hermetisch om het voorwerp gesloten zijn. Aan de andere kant moet men de betrekkelijke kracht van de sluitspieren niet onderschatten. Wij kennen de enorme kracht van de reuzemossel (Tridacna gigas), waarvan de dichtklappende kleppen een mensenvoet schijnen te kunnen amputeren. Verhoudingsgewijs zijn de kleinere mossels niet minder sterk. In het Brits Museum (Nat. Hist.) te Londen wordt een zoetwatermossel bewaard met de geamputeerde teen van een lijstersoort erin (Kew l.c., blz. 77). In het CB (nr. 89, 1960, blz. 900) citeerde ik enkele waarnemingen van strandlopersoorten die het onder spit moesten delven tegen kokkels, doordat de mollusk de snavel van de vogel lichtklemde, wat uitliep in een dramatische strijd in uithoudingsvermogen ten nadele van de vogel. Dat het omklemmen van vogeltenen door zoetwatermossels geen zeldzaamheid is, blijkt wel heel duidelijk uit de mededeling van Kew (l.c., blz. 77), dat het indertijd niet lonend was eenden te lokken langs de Pamunky River in Virginia, omdat er te veel jonge eenden jammerlijk verdronken doordat zij bij het voedselzoeken gevangen werden door mossels.

A n t a g o n i s m e l i g a m e n t - s l u i t s p i e r e n
 Een levend Pisidium met gesloten kleppen kan in een uitdrogende poel nog een tijd lang in leven blijven. Sluitspieren en ligament spelen hierbij een hoofdrol. Zij werken elkaar tegen. De functie van het elastische ligament is het opentrekken van de kleppen, die van de sluitspieren is ze dicht te trekken. Een mossel in rusttoestand in het water is dus niet gesloten, maar "gapend". Op het droge geldt doorgaans, dat een gesloten schelp op een levend dier wijst, een gapende schelp op een stervend of dood dier. Van een mossel op het droge kan het ligament door de droge lucht verharden en (tijdelijk?) zijn antagonistische kracht verliezen, als gevolg waarvan de kleppen gesloten blijven, ook als de sluitspieren zich zouden ontspannen. Deze toestand treedt op bij het drogen van levende Pisidiums in matige kamerwarmte. Het ligament verhardt dan en verliest zijn vermogen de kleppen open te trekken, terwijl het opgesloten weke dier langzaam sterft. Wanneer daarentegen het drogen van vers verzamelde Pisidiums in te grote warmte gedaan wordt, sterft het dier vóórdat het ligament verhardt. Dan ontspannen zich de sluitspieren en het resultaat is de voor een studieverzameling minder gewenste situatie van gapende schelpjes met verdroogde dierresten tegen de slotplaat.

Hoe goed de kleppen het dier hermetisch kunnen omsluiten, is mij herhaaldelijk gebleken bij het onderzoek van Pisidiums uit oude verzamelingen. Bij het voorzichtig onder het binoculair openen van een gesloten doosje, dat een halve eeuw of langer in een collectie had gelegen, rook ik niet zelden een vleug rottingsgeur, die vrij kwam zodra de kleppen door een gillettermesje gekliefd werden.

Misschien zijn er bij Pisidiums soortelijke verschillen in weerstand tegen uitdroging. Werner Hinz heeft proeven genomen, die hem tot de slotsom leidden, dat P.casertanum een langere droogteperiode kan doorstaan dan P.personatum.

G r o o t s o o r t e l i j k a r e a a l. De drie besproken factoren, nl. luchtgewijze verplaatsing, weerstand tegen uitdroging en voortplanting door zelfbevruchting begunstigen op buitengewone wijze de geographische verspreiding der onderscheidene soorten. Wij zien dan ook, dat de meeste der bekende Pisidiumsoorten van het noordelijk halfrond, binnen de grenzen van hun aanpassingsvermogen, een zeer groot verspreidingsgebied hebben. Over het areaal van de soorten van het zuidelijk halfrond moet nog met een zekere reserve gesproken worden, zolang niet meer verspreidingsgegevens bekend zijn. Waarschijnlijk speelt daar het geographische isolement een grotere rol in de soortvorming dan op het noordelijk halfrond. Van Pisidiumsoorten met een betrekkelijk klein verspreidingsgebied mag misschien aangenomen worden, dat een of meer der genoemde drie factoren minder belangrijk is of dat er een oecologische barrière in het spel is. Ik denk aan soorten als de in Perzië algemene P.dancei, de in Nieuw-Zeeland wijd verspreide P.hodgkini, de tot het Ochridmeer beperkte P.edlaueri, de alleen in het Tanganjikameer levende P.giraudi, aan P.hinzi in boreaal Scandinavië, P.costulosum in Zuid-Afrika, P.reticulatum in Rhodesië en op het kleine eiland Nossi-Bé vlak bij Madagascar. Van soorten die slechts van één beperkte vindplaats bekend zijn in een overigens goed of vrij goed onderzocht gebied, mag aan de juistheid van de toegekende soortelijke status getwijfeld worden. Ik denk aan P.bulgaricum in Bulgarije, die mijns inziens de soortelijke rang niet verdient.

G e o g r a f i s c h i s o l e m e n t. Als de mogelijkheid tot luchttransport en kolonisatie bij Pisidiums zo groot is, rijst de vraag hoe het dan gesteld is met het geographische iso-

lement, dat toch - in het algemeen - als een doorslaggevende factor in de soortvorming geldt. Hier kom ik op een cruciaal punt. Volgens mij bestaat het isolement in de huidige tijd, d.w.z. het Kwartair, ten opzichte van Pisidium niet of nauwelijks, behalve op continentale schaal. Als deze hypothese juist zou zijn, zou dat betekenen, dat de vorming van soorten en ondersoorten reeds lang stagneert als gevolg van het neutraliseren van de factor "geographisch isolement" door de factor "luchttransport". Hieruit vloeien enkele vragen voort: als het geographisch isolement niet of nauwelijks een rol speelt, hoe zijn dan de recente Pisidiumsoorten ontstaan? Heeft de factor "luchttransport" altijd bestaan? En een andere vraag: hoeveel tijd heeft een zich als ondersoort afsplitssende vorm of een geographisch ras nodig om een genetisch zelfstandige soort te worden?

- S t a g n e r e n d e e v o l u t i e . De oudste bekende Pisidiums stammen uit het Palaeoceen. Het betreft P. Gosseleti uit Noord-Frankrijk, mij ter inzage voorgelegd door de Duitse palaeontoloog Richard Schlickum te Keulen, en P. russelli alsmede P. wardensis uit North Dakota, waarvoor ik, toen ik in 1973 in New York was, een speciale reis naar Washington maakte. De desbetreffende schelpjes zijn goed geconserveerd en het is nauwelijks te geloven, dat deze breekbare kleppen tientallen miljoenen jaren oud zijn. Wat echter het meest verbaast is, dat zij, wat habitus en slotbouw betreft, in niets van de recente soorten verschillen. Zij zouden er de tijdgenoten van kunnen zijn. In dit opzicht staan overigens onder de tweekleppigen de Pisidiums niet alleen. Ik heb ergens gelezen, dat de Amerikaanse taxonoom Simpson eens gezegd of geschreven heeft, dat wij er niets bijzonders aan zouden zien, als ons in een restaurant oesters geserveerd werden in schelpen van tweehonderd miljoen jaar geleden. Zo weinig zouden de recente van de oudste fossiele oesters verschillen.

In Europa zijn enkele oligocene en miocene vondsten van Pisidiums gedaan. In de onderscheidene fasen van het Mioceen in centraal Europa was het klimaat warmer dan nu in dezelfde streken, en het is dus te verwachten, dat de miocene Pisidiums van dat gebied soortelijk anders zijn dan de recente soorten van dezelfde landstreek. Alvorens echter die miocene vormen als nieuwe soorten te publiceren, dient men - naar mijn mening - een studie te maken van de recente subtropische en tropische Pisidiums. Deze laatste opvatting nu schijnt door sommige palaeontologen niet gedeeld te worden, omdat soortelijke onveranderlijkheid (in de tijd) niet zou passen in het schema, dat zij zich bij de bewerking van de andere miocene niet-marine mollusken gevormd hebben. Zo is er uit het Mioceen van Beieren een Pisidium bekend, dat mijns inziens soortelijk identiek is met de thans in midden-Azië, India en Thailand levende P. annandalei. Toen ik deze determinatie aan de desbetreffende palaeontoloog mededeelde, was er een skeptische reactie, en in zijn publicatie plaatste hij een vraagteken achter P. annandalei (Arch. Moll. 1964:24), wat uiteraard zijn goed recht is. Zulke vooroordelen ontmoet men ook wel in speleologische publicaties, overtuigd als de auteurs ervan zijn, dat wat voor de ene groep mollusken geldt, ook voor Pisidiums moet opgaan. In een artikel over P. personatum wil ik daarop nog eens dieper ingaan.

In het Pliocene van Europa vinden wij reeds verscheidene Pisidiumsoorten, die er nu nog leven. Ik onderstreep hierbij, dat ik tot soortelijke identiteit van een tertiaire vondst met een recente soort concludeer, wanneer die tertiaire vorm binnen de bekende variatiebreedte van de recente soort valt. Dit implicert, dat het zinloos is om tertiaire Pisidiums te bestuderen en erover te publiceren zonder kennis van de recente soorten en haar variatiebreedten.

De onveranderlijkheid van bouwplan van de tot nu toe bekende fossiele Pisidiums ten opzichte van de recente betekent, dat het volkomen uit de lucht gegrepen zou zijn om bv. palaeopisidium, eopisidium, miopisidium, pliopisidium (allemaal fictieve namen!) als successieve, van elkaar afstammende taxa te willen onderscheiden, in de trant van bv. Eohippus, Orohippus, Mesohippus, Pliohippus, die de ontwikkelingsfasen van de afstammingsreeks der paarden vormen. Het eocene oerpaard was niet groter dan een hond en er moest nog een machtig hoofdstuk evolutie geschreven worden, voordat het huidige stadium van paard, ezel en zebra, als laatste twijgen van een vertakte stamboom, bereikt was. Niets van dit alles bij Pisidium. Van deze groep is tot nu toe ook maar niet in de verste verte sprake van een schematische opstelling van een stamboom. Als wij de wording van Pisidiums, volgens onze huidige beperkte kennis, symbolisch zouden willen voorstellen, dan zou dit het duidelijkst kunnen door het trekken van evenwijdige verticale lijnen, waarvan de oorsprong in de schemering van het Mioceen en de gemeenschappelijke stam vermoedelijk in het Mesozoicum ligt. De veelal gekunstelde, op grond van schelpkenmerken en zelfs ook van anatomisch onderzoek opgestelde subgenera van recente soorten ten spijt, is het volkomen onbekend, hoe en wanneer in het verre verleden deze evenwijdige lijnen convergeerden, of beter gezegd, van elkaar af"stamden". Slechts bij twee van de in Nederland levende soorten is het niet uitgesloten, dat de "vertakking" van tamelijk recente datum is, namelijk bij P. supinum en P. henslowanum. Er zijn malacologen die geneigd zijn P. supinum als een ondersoort van P. henslowanum te beschouwen. Er zijn argumenten vóór, maar ook tegen deze zienswijze. Op dit onderwerp ga ik hier niet verder in.

In de gedachtengang van een stagnerende evolutie wil ik hier nog een zoögeographisch interessant verschijnsel memoreren, namelijk de huidige circumtropische verspreiding van het subgenus Afropisidium, dat, meen ik, een der weinige taxonomisch goed afgebakende groepen binnen het genus is. Op elk der continenten van het zuidelijk halfrond (Z.-Amerika, Afrika, India, zuidoostelijk Azië, Nieuw-Zeeland; nog niet bekend van Australië) is Afropisidium door slechts een, twee of drie soorten vertegenwoordigd. Deze soorten lijken uiterlijk veel op elkaar, zijn echter onderling goed te onderscheiden. Afropisidium verleent steun aan Alfred Wegener's boeiende theorie (1912) van de verschuiving der continenten. Volgens deze, lange tijd vrijwel vergeten, theorie, waarvan echter de juistheid door veel recente geofysische onderzoekingen, o.m. van het Vening Meinesz Laboratorium te Utrecht, herhaaldelijk bevestigd werd, zouden Zuid-Amerika, Afrika, zuid-oost Azië, Australië, Antarctica in het Mesozoicum een vrijwel aaneensluitend continentaal geheel gevormd hebben. De ontwikkeling der onderscheidene Afropisidiumsoorten die wij nu kennen, zou begonnen kunnen zijn in de fase dat de continenten reeds zo ver uiteengeschoven waren, dat de zoögeographische factor isolement een woordje ging meespreken. Dat zou dan aan het begin van het Tertiair geweest zijn. Dat zou kunnen betekenen, dat de thans bekende, levende Afropisidiumsoorten geologisch zeer oud zijn. Ik leg de nadruk op "kunnen", omdat wij nog vrijwel niets weten van tertiaire Afropisidiums. Slechts één vondst is bekend. En Belgische expeditie verzamelde enkele jaren geleden gave schelpjes van een tot het subgenus Afropisidium behorende soort in miocene lagen tussen het Albert- en het Edwardmeer. Zij zijn bijzonder goed geconserveerd en lijken conchologisch sterk op de recente, in tropisch Afrika wijd verspreide P. pirothi. Het bijzondere van deze vondst is, dat in de holte van de umbo van een der kleppen nog een gaaf embryo zat. Het is een halve millimeter lang en zeer fijn concentrisch gestreept, wat bij de embryo's van P. pirothi niet het geval is, echter wel bij die van de tot hetzelfde subgenus behorende P. javanum van Java en Thailand.

Dubbelgangersoorten. Nu ik de wording der Pisidiumsoorten hypothetisch aanstip, wil ik nog op een ander verschijnsel wijzen, dat, lijkt mij, uniek is bij Pisidiums, nl. het associërend voorkomen van vele sterk op elkaar gelijkende soorten. Dubbelgangersoorten vindt men in Europa in heel wat genera van landslakken bv. Vitrea, Cepaea, Cochlicopa, Carychium enz., om mij tot enkele in ons land voorkomende geslachten te beperken. Steeds betreft het twee conchologisch moeilijk te onderscheiden soorten, die elkaar oecologisch voor een groot deel overlappen en die dan ook niet zelden in dezelfde biotoop voorkomen. K.H. Voous in "De veranderlijkheid van geographische soorten" (De Evolutieleer na Honderd Jaar, Haarlem, 1959) geeft een duidelijk beeld van het ontstaan van een bepaald zangvogeltje in Australië en Tasmanië. Een deel van de populatie raakt geographisch geïsoleerd. Dit leidt tot uiteenlopende geographische variatie van elk der deelpopulaties, met als gevolg voortplantingsisolatie en ten slotte soortbarrière. Dit laatste blijkt, wanneer de twee vormen sympatrisch worden en onderling niet meer kruisen. De factoren geographische barrière en geographisch isolement spelen in dergelijke processen een belangrijke rol. Bij Pisidiums kan men in de gematigde klimaatzones van het noordelijk halfrond wel acht op elkaar gelijkende Pisidiumsoorten associërend aantreffen. De landslakkengroepen der Clausiliidae, der Vertigo's, Chondrina's, Trichia's, Hyalina's enz. tellen in Europa talloze soorten, doch nimmer vindt men op een vierkante meter zoveel nauw verwante soorten bijeen als dat bij Pisidiums vaak het geval is. Zelfs niet in de schatkamer der Europese Clausiliidae, het Balkanschiereiland. Een uitsluitend oecologische verklaring van deze veelheid van associërende Pisidiumsoorten voldoet niet. Het enig alternatief lijkt mij de hypothese, dat elk der recente Pisidiumsoorten in een geologisch zeer ver verleden door geographische isolatie en geographische variatie ontstaan is en dat elk ras toen nog zijn eigen areaal had. Eerst toen de tijd aanbrak, dat insecten en vogels hun transporterende rol konden gaan spelen en zodoende gingen bijdragen tot het afbreken van de geographische barrières, gingen de onderscheidene geographische rassen, die intussen genetisch scherp gefixeerd waren, zich zo ver verspreiden als dat oecologisch mogelijk was en werden zij voor een groot deel sympatrisch. Van af die phase zou dan de evolutie der Pisidiums stagneren en ging het vertakte ontwikkelingsschema over in het parallelle, zoals wij dat nu kennen. Op het zuidelijk halfrond bestaan de Pisidiumassociaties uit twee of hoogstens drie soorten, als gevolg van de werking der grote geographische barrières der oceanen.

Al met al een speelse opeenstapeling van hypothesen, waarvan een der hoekstenen - dat moeten wij steeds in gedachten houden - een nog nimmer gedane waarneming is: het transport van Pisidiums door vogels ...

Kortstondigheid zoetwaterbekkens. Een van de karakteristieke bijzonderheden van zoetwaterbekkens ten opzichte van de zee is hun discontinuïteit niet alleen in de ruimte maar ook in de tijd. Riviersystemen en vooral meren hebben een insulair karakter, wat echter hoogst zelden in de Pisidiumfauna's tot uitdrukking komt. Zeker, binnen de grenzen van de soort kan de veranderlijkheid groot zijn, doch van het ene meer naar het andere gaande, zal men, ook al liggen er zeearmen of bergen tussen, steeds dezelfde reeds bekende soorten, soms met geringe morfologische verschillen, aantreffen. In tegenstelling tot eilanden, bieden meren doorgaans niet de voorwaarden voor de vorming van endemische soorten. Niet alleen omdat het geographische isolement

door veelvuldige transportmogelijkheden doorbroken wordt, maar vooral ook doordat de factor "tijd" te kort schiet. Van hun ontstaan af staan meren bloot aan afbrekende krachten. Het duidelijkst is dit te zien in hoge alpenmeren, waar de erosie groot is. Enerzijds slibt het meer geleidelijk dicht, anderzijds slijpen eroderende krachten de drempel die het water tegenhoudt uit, terwijl voorts in vele meren een plantengroei voor stelselmatige verlanding zorgt. Hoe snel dit proces gaat, kon ik goed zien aan het op 2600 meter hoogte in de Franse Alpen liggende Lac Premier, waarvan het oorspronkelijke bekken reeds voor een vierde met puin gevuld is. Dit meer watert ondergronds af. Als deze afvoer belangrijk groter zou worden, zou het meer leeg lopen. Dat leeglopen is niet iets denkbeeldigs. Van het Marjelenmeer in het Berner Oberland, een natuurlijk stuwmeer waarvan de stuw uit ijs van de Grote Aletschgletscher bestaat, is bekend, dat het tussen 1813 en 1907 niet minder dan 33 maal leeg liep. Meren, vooral in de bergen, ondergaan de kuren van het klimaat. Het is een feit, dat gedurende de laatste anderhalve eeuw de gletschers sterk inkrimpen als gevolg van het zachter worden van het klimaat. Men ziet dit duidelijk als men oude prenten van gletschers met moderne prentbriefkaarten vergelijkt. Boven Saas-Fee ligt binnen de morainewal van de Langfluhgletscher een meertje, dat ogenschijnlijk bestendig is. Bekijkt men echter in het kleine Heimatmuseum ter plaatse de oude prenten en foto's van deze gletscher, dan constateert men dat bijvoorbeeld op een foto van 1880 de gletscher nog tot de morainewal reikte en het meertje nog niet bestond. Het is dus nog geen eeuw oud. Een fraai voorbeeld van een periodiek verdwijnend meer is de nu opgedroogde Ascherslebener See bij Halle, waarop ik hieronder uitvoeriger terug kom. Het grote Tschadmeer in centraal Afrika is een sprekend voorbeeld van een snel verdwijnend meer. Reizigers in het begin van de vorige eeuw meldden, dat het meer toen nog minstens 200 km noordelijker reikte dan thans. De enige in het Tschadmeer levende Pisidiumsoort, P. pirothi, zou binnen afzienbare tijd moeten uitsterven, als zij sinds lang ook niet buiten het bekken van het meer voorkwam. Geheel verdwenen zijn de meren in het barre Tibestigebergte, diep in de Sahara, 1200 km van de Middellandse zee kust verwijderd. Verscheidene malen werden hier subfossiele kleppen van P. milium verzameld, hetgeen bepaald mysterieus is, wanneer men bedenkt dat de dichtst bijzijnde vindplaats van levende P. milium 2000 km daarvandaan ligt ...

Rivieren lijken bestendiger dan meren, doch ook hun bestaan is afhankelijk van het klimaat. De vele droge beddingen van eens grote rivieren in de Sahara bewijzen dit.

Gezien het insulaire en temporaire karakter van zoetwaterbekkens, is het voor Pisidiums, uit een oogpunt van bestendigheid van de soort, een noodzaak over passieve verspreidingsmiddelen en de mogelijkheid tot zelfbevruchting te beschikken.

Er zijn slechts weinige zeer oude meren. De bekendste hiervan zijn: het Ochridmeer in Macedonië, het Tanganjikameer in Afrika, het Baikalmeer in centraal Azië. Elk van deze meren heeft een of enkele endemische Pisidiumsoorten, naast algemeen verspreide soorten, die er stellig later dan de endemen hun intrede gedaan hebben.

L e e f t i j d P i s i d i u m s o o r t. Hoe lang heeft een variant van een Pisidiumsoort nodig om een zelfstandige soort te worden? Dat dit heel lang moet zijn, illustreert het voorbeeld van de forma inappendiculata van P. henslowanum. Zoals bekend, onderscheidt laatstgenoemde soort zich o.a. door het bezit van een scherp plooiatje op de umbo. Er bestaat echter ook een vorm

zonder plooitje nl. de forma inappendiculata. Er is enige ervaring nodig om deze plooi-loze vorm te herkennen. Een onge-oefend oog ziet hem licht voor P.subtruncatum aan. Als men grote series van P.henslowanum verzamelt, heeft men een redelijke kans er enkele exemplaren van de plooi-loze vorm in aan te treffen. In West-Europa varieert het percentage van deze variant van 0 tot 10%. In de populaties van het Noorden van Jutland gaat echter de plooi-loze vorm kwantitatief domineren ten opzichte van de geplooi-de vorm. Op het binneneiland Mors, waar in het begin van deze eeuw de Deense apotheker Teilmann-Friis woonde en werkte en grote hoeveelheden, nu in het Museum van Kopenhagen bewaarde, Pisidiums verzamelde, is inappendiculata zelfs alleenheerseres. Ook uit andere delen van Jutland bracht hij veel inappendiculata bijeen, zonder te weten om welke soort het ging. De vraag rijst of inappendiculata aldaar ontstaan is uit de geplooi-de vorm, die zij vervolgens geleidelijk verdrongen zou hebben, of dat de populatie, evenals de andere Pisidiumsoorten van Jutland, na het terugtrekken van het landijs uit het Zuiden is komen opschuiven. Dit laatste nu is zeer goed mogelijk, want in het periglaciaal van het Weichselien van midden en West-Europa blijkt inappendiculata een algemene vorm te zijn geweest. In de buurt van Halle, in het tegenwoordige Oost-Duitsland, bestond tijdens het Weichselien een ondiep meer, de Ascherslebener See. Dit meer heeft minstens honderdduizend jaar bestaan, namelijk van af het Eemien tot de 18de eeuw, toen het droog gelegd werd. Gedurende het Weichselien, dat daar ongeveer 60.000 jaar geduurd heeft, lag het verscheidene malen, soms duizenden jaren achtereen, droog. Dat was tijdens de arctische klimaatfasen. Bij het stijgen van de temperatuur, tijdens subarctische fasen, liep het bekken weer vol. Dan kwam er een nieuwe molluskenbevolking. Er zijn daar tien arctische en negen subarctische fasen geweest. In de eerste subarctische fase vestigden zich vele Pisidiumsoorten in het meer. Daaronder ook P.henslowanum met plooi. Toen het meer opdroogde, verdween deze fauna. In de tweede subarctische fase kwam er een nieuwe soortenrijke Pisidiumbevolking. P.henslowanum had echter plaats gemaakt voor de var. inappendiculata. Verscheidene malen werd het meer na de droogteperioden herbevolkt. P.henslowanum met plooi kwam echter nimmer terug, zijn plaats was definitief ingenomen door inappendiculata, soms in relatief zeer grote aantallen. Het is duidelijk dat deze vorm toentertijd een groot verspreidingsgebied gehad moet hebben. Een aantal vondsten bevestigen deze veronderstelling. Zo vond ons medelid Gerard Spaink grote series inappendiculata in het Weichselien van de ondergrond van Velzen.

Uit het bovenstaande kunnen wij concluderen, dat inappendiculata zich in noordelijk Jutland als een zelfstandige soort gedraagt en dat deze tendens tot afsplitsing van henslowanum reeds duidelijk in het Weichselien bestond, maar dat inappendiculata in het tijdvak van tienduizenden jaren dat het afsplitsingsproces zijn gang gaat, elders nog geen volkomen zelfstandige soort is.

Een interessante, hier echter bijkomstige vraag is, welke vorm de stamvorm is, de geplooi-de of de ongeplooi-de. Bij de verwante P.lilljeborgii namelijk, die soms moeilijk van henslowanum is te onderscheiden, domineert de ongeplooi-de vorm kwantitatief ten opzichte van de vrij zeldzame geplooi-de cristata.

V e r g e l i j k i n g met andere groepen zoetwatermollusken. De betekenis van de drie factoren gezamenlijk (passieve verplaatsing, weerstand tegen uitdroging en mogelijkheid tot zelfbevruchting) in

de geographische expansie en de soortwording van *Pisidiums*, krijgt enig reliëf door vergelijking met de situatie bij andere groepen van weekdieren, bijvoorbeeld de Najaden, de kleine Prosobranchia en de Lymnaeidae.

De Najaden hebben, zoals Kew aantoonde, grote kansen op passieve verplaatsing van het ene water naar het andere; ook hun weerstand tegen uitdroging is groot, doch de derde belangrijke factor, de mogelijkheid tot zelfbevruchting ontbreekt. Zij zijn van gescheiden geslacht. Dit reduceert uiteraard de kans op blijvende kolonisatie in geval van passief transport en verhoogt van de weeromstuit het geographisch isolement en de gebondenheid aan de riviersystemen waarin de onderscheidene soorten leven. Het phylogenetische effect is: talloze soorten en vele genera, elk met een beperkte verspreiding en alle onderling verwant volgens een vertakt systeem. William Heard (Malacologia, 1962) tracht de verspreiding van de Sphaeriidae in de staat Michigan te verklaren naar analogie van hetgeen bekend is over de Najaden van dat gebied. Hij laat de *Pisidiums* stroomopwaarts via de rivieren de grote meren bevolken en beschouwt luchttransport als een onbeduidende factor. Het lijkt mij, dat hij zich vergist. De postglaciale kolonisering van het uitgestrekte Scandinavische schiereiland door twintig soorten Sphaeriidae illustreert dit voldoende. Over zee- en brakwaterbarrières heen, en dwars over talloze waterscheidingen, zijn de Sphaeriden daar na het terugtrekken van het landijs de wateren komen bevolken.

Nog duidelijker is het verschil bij vergelijking van de Sphaeriidae met de in koude bronnen en ondergrondse wateren levende kleine Prosobranchia. Deze slakjes hebben geringe kansen op passieve verplaatsing, behalve door het uit de bron stromende water, dat echter bronafwaarts spoedig te warm wordt voor de doorgaans koud-stenotherme dieren. Hoewel zij zich door het dichttrekken van het operculum enige tijd tegen uitdroging kunnen beschermen, verhoogt deze reflex toch niet, zoals bij *Pisidiums*, de passieve verplaatsingskans. Zij zijn van gescheiden geslacht. De voorwaarden voor geographisch isolement en soortvorming zijn bij deze groep dus wel zeer gunstig. Het effect is: groot aantal soorten, elk met een beperkt areaal, en behorende tot verschillende genera, waarvan in midden Europa *Lartetia*, *Bythinella* en *Paladilhia* wel het soortenrijkst zijn. Al deze verschillende soorten van kleine bronslakjes worden merkwaardigerwijs in Europa slechts door één Sphaeridensoort vergezeld, nl. *P. personatum*, weliswaar met enige variatie, doch nimmer zó dat men geographische rassen, laat staan afzonderlijke soorten, kan onderscheiden.

Van een derde groep van zoetwatermollusken, die over de gehele wereld voorkomt, de Lymnaeidae, is bekend dat de kansen op passief transport groot zijn en dat de weerstand tegen uitdroging gering is. De schelp heeft een wijde mondopening, die niet door een klepje afgesloten kan worden. Lymnaeidae zijn tweeslachtig. De kolonisatiekansen zijn evenwel groot, doordat de eiersnoeren van Lymnaeidae aan vreemde voorwerpen, planten e.d. gehecht worden. Op de rug van een opduikende eend blijven wel eens plantendelen, kroos of algen plakken. Als daar jonge Lymnaeidae of eiersnoeren zitten, worden deze door de wegvliegende eend naar een volgende pleisterplaats vervoerd. Gevolg: betrekkelijk weinig soorten, elk met een grote verspreiding.

S o o r t b e g r i p. Ik keer nu terug tot mijn stelling in het begin van deze beschouwing, nl. het verband tussen de passieve verplaatsing van *Pisidiums* en het soortbegrip in dit genus.

Wie zich taxonomisch met een bepaalde groep van organismen bezig houdt, vormt zich een beeld van de soort. Ervaring speelt in het oordeel van de onderzoeker een belangrijke rol. Zijn oordeel, dat steeds subjectief is, streeft er naar, de objectieve werkelijkheid te benaderen. Deze objectieve werkelijkheid blijkt uit het bestaan van voortplantingsbarrières en morphometrische hiaten in associaties. In de oordeelvorming spelen allerlei factoren in positieve of negatieve zin mee. Als de Fransman Gassies in 1849 schrijft: "De Cycladen zijn buitengewoon rijk aan soorten; elk moeras, elke sloot, kanaal, beek of rivier levert zijn aandeel aan de reeds talrijke groep van bekende soorten", dan is het duidelijk, dat Gassies geen begrip had van passieve verplaatsing van *Pisidiums*, noch dacht hij aan de mogelijkheid van zelfbevruchting bij deze dieren. De soort, zoals Gassies die zag, is Linneëans, d.w.z. vrijwel onveranderlijk. Elke populatie waarvan de individuen een geringe afwijking van die van een andere populatie vertoonden, kon in Gassies' gedachtengang als een afzonderlijke soort benoemd worden. De mogelijkheid dat de vindplaats, als deze kunstmatig was, nog maar kort bestond, telde verder voor Gassies en velen van zijn tijdgenoten nauwelijks mee. Zo was het mogelijk in een sloot of een ephemere vijver, een nieuwe soort voor de wetenschap te ontdekken. Toch was voor Gassies de soort iets dat werkelijk bestond. Zulks in tegenstelling tot de, in de tweede helft van de negentiende eeuw onder aanvoering van René Bourguignat optredende Nouvelle Ecole, die de soort als een fictie beschouwde, een mythe.

N o u v e l l e E c o l e. De Nouvelle Ecole leerde dat de soortgrenzen eigenlijk alleen in onze verbeelding bestaan. Arnold Locard, een ijverig discipel van Bourguignat, zag de soort als een modificatie, een resultaat van milieufactoren. De ideeën van de Nouvelle Ecole waren geënt op die van Lamarck. De Duitser Stephan Clessin was het niet met Bourguignat eens. Toch was zijn soort, naar onze huidige opvattingen, nog te eng begrensd, ook geografisch. *P. fossarinum* in Duitsland noemde hij: *P. ibericum* of *P. hispanicum* in Spanje, *P. italicum* in Italië, *P. moreanum* in Griekenland, *P. cedrorum* in Klein-Azië, *P. australe* op Sicilië, enz. Dit leidde ertoe dat de niet-ingewijde, geen raad wetend met de onontcijferbare beschrijvingen en doorgaans slechte afbeeldingen, ging determineren op grond van de vindplaats. Wat uit Spanje kwam, heete *hispanicum* enzovoort. Deze "vindplaatsen-systematiek" blijkt heel duidelijk, wanneer men oude *Pisidium*collecties revideert, en zij demonstreert het fiasco van Clessin's zienswijze.

N i e u w e r e o p v a t t i n g e n. Pas in het begin van deze eeuw begon men weer een beetje helder te zien in de taxonomie der *Pisidiums*. De Engelsman B.B. Woodward was met zijn monografie over *Pisidium* (1913) een belangrijke mijlpaal in de moderne ontwikkeling. Maar het duurde nog tientallen jaren, voordat de laatste sporen van de negentiende-eeuwse soortenmakerij in deze groep opgeruimd waren. Met een zekere voldoening kan geconstateerd worden, dat er in de publicaties van de laatste decennia in de landen ten Westen van de Sovjet-Unie ten aanzien van *Pisidium* dezelfde taal gesproken wordt en dat de musea van West- en midden Europa in hun collecties thans dezelfde nomenclatuur gebruiken. Slechts op het punt van subgenusindeling is er nog veel verwarring.

S o v j e t - s c h o o l. Maar het bourguignatisme van de negentiende eeuw, dat wij dood waanden, zien wij de laatste tien jaren herleven in de Sovjet-Unie. Met lovenswaardige ijver hebben onze Russische malacologische vrienden zich op de studie der *Pisidiums* geworpen. Niet tevreden met het tot nu toe bereikte resultaat, stellen zij zich, zoals Starobogatov het in een brief van

januari 1975 aan de Duitse Pisidiumkenner Claus Meier-Brook uitdrukte, tot doel het traditionele systeem te herzien. En inderdaad, er gebeurt daar ginds het een en ander. Elk der ons vertrouwde soorten wordt als soortengroep opgevat en tot subgenus verheven. Deze methode herinnert aan Locard, bijna een eeuw geleden. Ter illustratie het volgende lijstje, voor zover het in Nederland bekende soorten betreft. Het is ontleend aan een publicatie van Timm in 1975.

Euglesa (Euglesa) personatum Malm, E.(henslowiana)henslowanum (Sheppard), E.(Cymatocyclas) supinum Schmidt, E.(Casertiana) casertanum (Poli), E.(Cyclocalyx) obtusale (Lamarck), E.(Cyclocalyx) hibernicum Westerlund, E.(Pseudeupera) subtruncatum Malm, E.(Cingulipisidium) nitidum Jenyns, E.(Costopisidium) pulchellum Jenyns, E.(Tetragonocyclas) miliun Held, E.(Arcteeuglesa) lilljeborgii Clessia, Neopisidium (Conventus) conventus Cl., N. (Neop.) moitessierianum Paladilhe, N.(Neop.) tenuilineatum Stelfox.

De stellig nauw verwante soorten P.henslowanum, P.supinum en P.lilljeborgii worden nota bene in drie verschillende subgenera ondergebracht! Daarnaast worden nieuwe soorten en ondersoorten gepubliceerd en bestaande synoniemen herwaardeerd. De reeds lang als een forma van P.hibernicum beschouwde bohemicum, die men ook in Nederland kan vinden en waarvan ik de typen onderzocht heb, wordt als een zelfstandige soort opgevoerd, echter niet in het zelfde subgenus als P.hibernicum doch in Cingulipisidium! Daarentegen wordt de forma crassa van P.nitidum als afzonderlijke soort in het subgenus Costopisidium geplaatst, dus naast P.pulchellum! Zonder bronnenonderzoek wordt een reeds lang ingeslapen naam als dupyanum tot soortnaam verheven. Het zelfde met trigonum Locard. Elders wordt de genusnaam Galileja gebruikt, waarvan nu wel vast staat, dat het een mariene soort betreft. Zo zou ik door kunnen gaan. Over ideeën kan men van gedachten wisselen, maar niet over foute methoden. Een oude naam uit de literatuur opdiepen en geldig verklaren zonder bestudering van het authentieke materiaal, en herbenoeming (P.kungejense uit Kazakstan) alleen op grond van beschrijving en afbeelding, verdienen zeker geen aanbeveling.

De toekomst zal leren, in hoeverre dit nieuwe systeem levensvatbaar is. Intussen beklag ik de kameraden die de nieuwe determineertabellen moeten gaan gebruiken.

Hoewel het neo-bourguignatisme van de Sovjet-school (Starobogatov, Streletzkaja, Priogov, Timm e.a., en kennelijk ook Likharev die tot de oudere generatie behoort) een herhaling van de Nouvelle Ecole lijkt, is toch de theoretische grondslag geheel anders. Starobogatov en zijn leerlingen constateren een aantal contradicties in het gangbare systeem.

Ten eerste een morphologische contradictie. De slotkenmerken gelden in het traditionele systeem van Pisidium als soortkenmerken, terwijl zij bij veel andere groepen, zoals Corbicula, Donax, Dosinia, Spisula enz. als genuskenmerken worden opgevat. Volgens Starobogatov is er nauwelijks een verschil in dentitie tussen de soorten en het merendeel der genera onderling in de families der Cardiidae, Veneridae, Corbiculidae enz. De Sovjet-school maakt daarom subgenuskenmerken van de traditionele soortelijke slotkenmerken in de Sphaeriidae.

Een andere contradictie bestaat, aldus de Sovjet-school, hierin, dat het algemeen aanvaarde beeld van de verspreiding der Pisidiums in strijd zou zijn met de beginselen van de biogeographie. De verspreiding der Pisidiums zou meer bestudeerd moeten worden in het licht van de verworven kennis van de verspreiding der zoetwaterpulmonaten, welke immers, aldus Starobogatov, in overeenkomstige omstandigheden als de Pisidiums leven.

Een derde contradictie zou in het oecologische vlak liggen; de groei en het tempo van de voortplanting van een Pisidiumsoort zouden in oecologisch sterk uiteenlopende omstandigheden niet gelijk kunnen zijn; waar dat wel het geval is, zou er sprake zijn van verschillende soorten.

Ten slotte een vierde contradictie, nl. dat het algemeen aanvaarde systeem der Pisidiums in tegenspraak zou zijn met hetgeen palaeontologisch over deze weekdieren bekend is. Het voorkomen van recente soorten in het Pliocen en zelfs het Mioceen, toen de klimaatomstandigheden geheel anders dan nu waren, aldus Starobogatov, een aanwijzing dat het om verschillende soorten moet gaan.

Deze vier contradicties doen de Sovjet-school besluiten, dat de tot nu toe algemeen aanvaarde Pisidiumsoorten in werkelijkheid collectiva van verschillende soorten zijn. Zo splitst de Sovjet-school P. moitessierianum in drie soorten, ten dele elk met een eigen areaal, ten dele sympatrisch. P. milium zou uit minstens drie soorten bestaan, P. tenuilineatum dito, P. henslowanum uit acht soorten, P. casertanum uit minstens twaalf.

C r i t i s c h e k a n t t e k e n i n g e n. Wat de contradicties betreft, beperk ik mij hier tot de volgende kanttekeningen. Zelfs voor iemand met ervaring in het determineren van Pisidiums is het moeilijk, zo niet onmogelijk, om uitsluitend op grond van slotkenmerken soorten te onderscheiden. Men hoeft maar de proef op de som te nemen door te trachten even grote foto's van het slotgedeelte van enkele soorten op naam te brengen. In de helft van de gevallen blijft het gissen, omdat men niet de steun van de andere schelpkenmerken heeft en omdat ook de slotkenmerken variabel zijn. Men zou dus moeten veronderstellen, dat de Sovjet-school subtielere methoden dan het Westen heeft om soortelijke verschillen in het slot waar te nemen, doch de illustraties hunner geschriften staven deze veronderstelling bepaald niet.

De Sovjet-school ontkent in een aantal gevallen de aanwezigheid van tussenvormen. Binnen de soortelijke meent zij kleinere, ondersoortelijke arealen te herkennen. Ik vrees, dat men met te kleine series van een te gering aantal vindplaatsen werkt.

Wat het geographisch aspect betreft, houdt de Sovjet-school naar mijn mening te weinig rekening met de factor "passief transport" als breker van geographisch isolement en als tegenwerker van de vorming van geographische rassen. Zoals ik op de vorige bladzijden getracht heb aan te tonen, is het onjuist om bijvoorbeeld Najaden, Prosobranchia van het zoete water, Lymnaeidae en Sphaeriidae taxonomisch in hetzelfde model te willen wringen, omdat de biologie en de levenswijze van deze groepen onderling sterk verschillend zijn. De Sovjet-school heeft daarom, naar mijn mening, ongelijk, als zij de Pisidiums systematisch en geographisch wil afstemmen op de Lymnaeidae.

Het gespeel met subgenusnamen in het geslacht Pisidium lijkt de laatste jaren, niet alleen in het Oosten maar ook in het Westen, een doel op zich geworden te zijn. Elke auteur kan zijn eigen systeem maken op grond van oppervlakkige, zelf verkozen kenmerken, maar de werkelijke verwantschap der soorten blijft, enkele uitzonderingen daar gelaten, een even groot raadsel. Wij zijn met de subgenusindeling der palaeartische Pisidiums reeds lang in een impasse. De morfologie heeft ons de laatste eeuw geen stap verder gebracht. Misschien, dat in de toekomst alleen volkomen nieuwe onderzoekingen licht in de phylogenetische duisternis kunnen brengen. Ik denk aan bv. een vergelijkend onderzoek van proteïnen. In april 1970 vond te Luik een biochemisch congres plaats, waar deze vraag, in het algemeen gesteld, het onderwerp der debatten was.

Zoals de zaken nu staan is het, in het merendeel der gevallen, eerlijker geen subgenusnaam te vermelden dan de nomenclatuur zinloos te belasten, een standpunt dat ook Bowden and Heppell in hun herziene lijst van de Britse mollusken (Journ. Conch., 26:257) hebben ingenomen.

Ik hoop dat het Russische voorbeeld, wat systematiek en nomenclatuur der Sphaeriidae betreft, geen navolging in Nederland zal vinden.