

HOEVEEL SOORTEN PISIDIUM LEVEN ER OP AARDE?

door

J.G.J. Kuiper

Een eeuw geleden gaf Clessin (1879) een opsomming van alle toen bekende soorten van dit genus. Hij kwam op 57. Twintig jaar later publiceert Paetel (1890) een nieuwe lijst, met als resultaat: 112 soorten. Sedertdien hebben de beschrijvers niet stil gezeten. Elk jaar werden en worden nieuwe soorten, ondersoorten en variëteiten bekend gemaakt. In mijn kaartstelsel, dat overigens nog niet volledig is, staan nu al meer dan duizend namen.

Maar wat is daar allemaal waar van? - Het spreekt van zelf, dat het antwoord in de eerste plaats afhangt van wat men onder "soort" en "ondersoort" verstaat. Over de wetenschappelijke definitie van de soort zijn de systematici het geloof ik langzamerhand wel eens, doch in de praktijk blijken interpretaties van het waargenomen te uiteen te lopen. Enerzijds staan, wat de Angelsaksen noemen, de "splitters", anderzijds de "lumpers". En tussen deze uitersten ligt een gevarieerd scala van persoonlijke zienswijzen. Ik ben niet zo ingenomen met de termen splitter en lumpers, omdat zij een element van geringschatting inhouden. Er bestaan serieuze splitters en serieuze

lumpers, en onder degenen die menen de gulden middenweg te bewandelen, zijn er, die een vorm zo armetierig kunnen definiëren, dat hij, ook al is de naam ervan geldig volgens de internationale regels van zoölogische nomenclatuur, gedoemd is onherkenbaar te blijven voor het nageslacht. Sommige auteurs verdenk ik wel eens van de laakbare houding; als men het niet met mij eens is, moet men mijn ongelijk maar bewijzen. Laakbaar, omdat de bewijslast op de auteur van de nieuwe naam rust, en niet op eventuele revisors of critici.

Voor ik de in de titel gestelde vraag zal trachten te beantwoorden, wil ik nog even stil staan bij een andere vraag die mij steeds intrigeert, namelijk deze: als een auteur, na grondige bestudering van zijn materiaal, aarzelt tussen "zelfstandige soort" of "vorm van een reeds bekende soort", welke overweging, welk argument doet bij hem dan ten slotte de balans naar de ene of naar de andere kant overslaan? Hier kan men een volkomen persoonlijk element in de gedachtengang constateren. Een palaeontoloog bijvoorbeeld, die steeds nieuwe fossiele gastropoden vindt, wil onbewust in de fossiele Sphaeriiden die hij verzamelt, nieuwe soorten zien, stilzwijgend aannemend dat de evolutiesnelheid voor elke diergroep gelijk is. De speleoloog, onder de indruk van de bijzondere eisen die het door hem onderzochte milieu stelt, verwacht ook onder de Pisidijs aparte grottensoorten. Voor iemand die thuis is in de zoögeografie van bepaalde veelvormige groepen landslakken met een ingewikkeld verspreidingspatroon, is het verleidelijk Pisidijs door dezelfde bril te bekijken. En zo kan het soortbegrip onwillekeurig ondergeschikt worden aan persoonlijke vooronderstelling.

Wanneer Iredale vele Australische Sphaeriiden beschrijft, is, zoals uit de inleiding van een zijner geschriften blijkt, zijn leidende gedachte: als er in Engeland zo veel soorten zijn, dan moet het veel grotere Australië met zijn talloze endemische soorten in andere diergroepen, er minstens even veel hebben. Als Clessin voor elk land nieuwe Pisidiumsoorten publiceert, wordt hij beïnvloed door de overtuiging, dat Pisidijs geen grote variabiliteit hebben en niet of nauwelijks over passieve verspreidingsmogelijkheden beschikken. Ook kan men constateren dat auteurs van determineerwerken, misschien onder de indruk van de landslakkengeografie, geneigd zijn nomenclatorisch te stroomlijnen, waardoor taxonomisch onbeduidende vormen van Pisidiumsoorten tot geografische ondersoorten verheven worden. Op deze wijze wordt in feite de systematiek in dienst van de nomenclatuur gesteld, in plaats van omgekeerd. Naar stroomlijning, maar dan zoögeografisch, streven kennen ook onze oosteuropese vrienden, die de verspreiding der Pisidijs in het keurslijf van bestaande schema's van andere groepen willen dwingen en zodoende tot de opstelling van geografische ondersoorten en zelfs nieuwe soorten verleid worden.

Alvorens een globaal overzicht van de levende Pisidiumsoorten te geven, is het misschien wel nuttig hier eerst mijn eigen "credo" te formuleren. Bij de studie van de soort in het genus Pisidium houd ik de volgende factoren in gedachte:

- 1°. de relatief grote kolonisatiekansen van Pisidijs door passieve verplaatsing, als gevolg waarvan het voor de soortvorming belangrijke, langdurige geografische isolement afwezig is;
- 2°. de mogelijkheid van zelfbevruchting (een andere wijze van voortplanting is overigens bij Pisidijs niet bekend), in verband waarmee een enkel exemplaar binnen luttele jaren een populatie kan vormen, waarvan de conchologische kenmerken soms enigszins van de typische d.w.z. meest algemene vorm afwijken;

3°. de door de grote kans op sprongsgewijze verplaatsing verhinderde vorming van een regelmatig patroon van geografische ondersoorten, zoals dit o.m. bij veel groepen van landslakken duidelijk ontwikkeld is, en het ontbreken van klinale verschijnselen.

4°. de oecologische variabiliteit van de schelp, in het bijzonder wat betreft: de vorm, de wanddikte, de umboontwikkeling, de slotplaatbreedte, de sculptuur, de groeilijnen, de convexiteit, het periostracum, de verhoudingen der afmetingen.

5°. het relatief grote aanpassingsvermogen van veel soorten aan wisselende milieuomstandigheden, in verband waarmee het soortelijke verspreidingsgebied doorgaans uitgestrekt is en niet zelden hele continenten omvat;

6°. de uit fossiele vondsten blijkende trage evolutiesnelheid van het genus en het relatief langdurige proces van speciatie, zodat men alleen in geologisch oude meren endemische soorten met een beperkt areaal kan verwachten, in geen geval in ephemere wateren als sloten, kanalen, veen- en duinplassen alsook in wateren met een geologisch kort bestaan als kratermeren, norainemeren, hoge alpenmeren, beken.

Deze regels vormen de neerslag van ervaring in Europa. Het is niet uitgesloten, dat in tropische zones enigszins afwijkende regels gelden. Het feit alleen al, dat in Holarctis (N.Amerika+Europa+N. Afrika+N.Azië) soortenrijke associaties van tien *Pisidium*-soorten per localiteit kunnen voorkomen, terwijl de associaties van het zuidelijk halfrond, in het bijzonder in de tropen, twee hoogstens drie soorten, vaak slechts één soort per vindplaats tellen, stemt tot nadenken. Weliswaar zijn uit de tropen minder gegevens beschikbaar dan uit Holarctis, daar staat echter tegenover, dat in sommige tropische en subtropische gebieden goed verzameld is. Thailand, waar Rolf Brandt jaren lang gewerkt heeft, Natal waar David Brown veel verzamelde, de noordelijke Andes door Werner Hinz geëxploreerd, zijn nog steeds, wat *Pisidi*ums betreft, beter onderzocht dan Groningen en Friesland (met uitzondering uiteraard van Terschelling, het excursiegebied van ons onvolprezen medelid George Visser!). Het enorme Tanganikameer met zijn ene, uiterst variabele *Pisidium*-soort, waarvan meer dan tienduizend exemplaren van tientallen stations in de musea van Brussel en Tervuren opgeborgen zijn, heeft zijn *Pisidium*-geheinen nog eerder vrij gegeven dan bijvoorbeeld het Tjeukeneer! -- Ten aanzien van de tropen, waar de vogeltrek lang niet die omvang als op het noordelijk halfrond heeft, rijzen onwillekeurig vragen: is het passieve transport van *Pisidi*ums er wellicht geringer? Het geografisch isolerend van populaties *Pisidium* misschien groter dan in Holarctis? De soortvorming nogelijk sneller? De evolutiesnelheid dus groter? Heeft de uitgestrekte archipel van Zuidoost Azië, die onnoemelijk rijk aan endemen in talloze andere diergroepen is, enige invloed op de differentiatie en de verspreiding van de *Pisidi*ums? En vinden wij de bekende faunistische grenslijnen van Wallace, Weber en Lijdekker, die de Australische en Oriëntaalse faunagebieden scheiden, ook in de zoögeografie van deze groep terug? Vragen, waarop wij het antwoord nog schuldig moeten blijven. In elk geval spelen op het zuidelijk halfrond de oceanen een duidelijk isolerende rol. Meer dan in Holarctis vindt men er soorten met een betrekkelijk klein areaal. Terwijl bijvoorbeeld in de hoge meren van de Alpen uitsluitend wijd verspreide *Pisidium*-soorten leven; die ook in de laagten algemeen zijn, worden de geologisch jonge bergmeren van centraal Afrika, de Andes en Nieuw Guinea bewoond door soorten die niet uit het laagland bekend zijn.

Hieronder volgt een beknopte opsomming per werelddeel. Een volledige naamlijst met synoniemen zou in dit bestek veel te ver voeren. Aan de andere kant zou het noemen van alleen maar getallen zinloos zijn. Ik beperk mij daarom met uitzondering van Europa zoveel mogelijk tot het geven van aantallen met verwijzing naar samenvattende geschriften.

I. E u r o p a. Totaal 20 soorten: ammicum, annandalei, caser-tanum, conventus, edlaueri, henslowanum, hibernicum, hinzi, iiiije-borgii, milium, moitessierianum, nitidum, obtusale, personatum, pseudosphacrium, pulchellum, subtruncatum, supinum, tenuilineatum, waldeni. Verscheidene van deze soorten hebben een grote variabiliteit, wat soms aanleiding geeft tot verdere soortelijke opsplitsing. De wel als zelfstandige soorten genoemde bulgaricum, cavaticum, lapponicum, ponderosum, subterraneum, steenbuchi beschouw ik als vormen van bekende soorten. Onzeker ben ik ten aanzien van subtilestriatum (Scandinavië). In oostelijk Europa komt Starobogatov (1977) tot een totaal aantal van 34 soorten. Volgens west-europese normen zijn dit er 14, die alle ook in de rest van Europa leven. Op zijn, met het oog op taxonomische criteria belangwekkende, publicaties hoop ik in een afzonderlijk artikeltje terug te komen.

II. A z i ë. In het palaearctische deel vinden wij minstens 13 Europese soorten terug. Aziatisch palaearctisch zijn: dancei (Iran), clarkeanum (China, ook in tropisch Azië), stewarti (Siberië) en drie soorten van het Baikalmeer: raddei, korotnevi en baicalense. De laatste jaren zijn uit oostelijk Siberië verscheidene nieuwe soorten beschreven, aan welker soortelijke status ik op goede gronden meen te mogen twijfelen. Enkele der gepubliceerde vormen, bewaard in het museum van Leningrad, heb ik namelijk zelf kunnen bestuderen. Starobogatov schreef mij onlangs dat het stroengebied van de Amoer, de grensrivier tussen Siberië en China, naar zijn mening, 50 tot 60 Pisidium-soorten zou bevatten, waarvan het merendeel endemisch. Ik kan daar weinig zinnigs over zeggen, zolang ik geen materiaal uit dat gebied gezien heb, sta er echter skeptisch tegenover. De grote vraag is ook hier weer: wat wordt onder "soort" verstaan? In dit opzicht is men in de oostelijke en de westelijke wereld bepaald niet op dezelfde golflengte.

De Japanner Mori (1938) noemt in zijn monografie 17 Japanse soorten. Hiervan zijn er, afgezien van enkele door hem onderscheiden ondersoorten, acht van elders in Palaearctis bekend, terwijl een negende soort, japonicum, waarvan ik in Amerika het type onderzocht heb, tot obtusale gerekend moet worden. Over de acht resterende soorten heb ik geen mening, alleen dan, dat twee ervan, op grond van de afbeeldingen, tot het subgenus Odhneripisidium gerekend mogen worden. Ik had graag de typen van Mori's soorten onderzocht, maar Mori deelde mij jaren geleden mede, dat al het materiaal tijdens de tweede wereldoorlog zoek geraakt is. Daarom heb ik twintig jaar lang met werkelijk oosters geduld getracht een verdienstelijk japanse malacoloog pisidiofiel te maken. Ik vertelde hem, hoe en waar hij moest verzamelen. Wij schreven elkaar vrij regelmatig. Ik zond hem pakjes en hij mij. Hij stuurde steeds fraai materiaal, doch geen of bijna geen Pisidijs. Op een goede dag kondigde hij verheugd aan, dat hij met een jumbo vol landgenoten naar Parijs zou vliegen. Hoe attent, dacht ik, hij komt de kostbaarheden zelf brengen! Het was dan ook een hartelijke begroeting. Wij stonden, zoals het wellevende Japanners betaamt, een half uur lang hoofse buiginkjes tegen elkaar te maken, blij glimlachend. Wij deelden over en weer malacologische cadeautjes uit en toonden ons

beurtelings verrast met de inhoud. Toen ik ten slotte dacht: nu komen dan eindelijk de lang verbeide Japanse *Pisidia*, presenteerde hij mij plechtiglijk een pakje vol met ... geisha's, d.w.z. fraai gekleurde plaatjes. Hij keek mij verwachtingsvol aan. Om mijn oosterse gast niet teleur te stellen schonk ik hen op een moment van onbedachtzaamheid een mij dierbaar replet van een Leeuwenhoekmicroscopje, dat indertijd door een handige amanuensis van het Rijksmuseum voor de Geschiedenis der Natuurwetenschappen te Leiden genaakt was. Buiginkjes makend en glimlachend hebben wij na enkele uren weer afscheid van elkaar genomen, maar die avond schuifelde er een ontnoedigd *pisidioloog* door de straten van Parijs.

III. Z u i d - en Z u i d - O o s t A z i ë, worden tegen verwachting, door slechts weinig soorten *Pisidium* bewoond. Weliswaar zijn grote delen ervan nog niet onderzocht, de goed geëxploreerde gebieden echter blijken een soortenarme fauna te bezitten. Zo bijvoorbeeld Thailand, Cambodja en Birma, waar R. Brandt zeven jaar lang van Bangkok uit verzamelreizen maakte. *Pisidiums* werden in grote series van vele localiteiten verzameld. De twee numeriek verreweg dominerende soorten zijn er *javanum* en *clarkeanum*. In zijn lijvige monografie van de zoetwatermollusken van Thailand (1974) noemt Brandt nog vijf andere soorten: *annandalei*, die wij ook uit Z. Europa kennen, *nevilleanum*, *sunatranum*, *prasongi* en de kosmopolitische *casertanum*, deze laatste echter alleen in kassen. Verder noem ik: *ellisi* en *kuiperi*, beide van India; *sundanum*, *dammernani* en *floresianum* = *casertanum*, alle drie van Indonesië.

IV. A f r i k a & M A D A G A S C A R. Alle door mij (1966) genoemde soorten, behalve *incomitatum*, dat later gebleken is een *Sphaerium* te zijn. Intussen zijn er bij gekomen: *reticulatum*, *tenuilineatum* en *nitidum*. In het geheel 21 soorten, waarvan 7 in het palaearctische deel van Afrika leven en reeds onder I genoemd zijn.

V. A u s t r a l i ë, met Nieuw-Guinea en Melanesië; Nieuw Zeeland. Totaal negen soorten: *wilhelminae*, *alticola*, *casertanum*, *buruense*, *habbema*, *inflexum*, *tasmanicum*, *novobritanniae* en *hodgkini*. Alle endemisch, met uitzondering van de kosmopoliet *casertanum*.

VI. N o o r d - A m e r i k a. De soortenrijkste *Pisidium*-fauna van de aarde. Victor Sterki (1916) noemde niet minder dan 140 soorten en ondersoorten. Het aantal is door Herrington (1962) teruggebracht tot 22. Burch (1975) noemt, n.i. terecht, 24 soorten. Onlangs is ook *waldeni* in dit subcontinent ontdekt. Totaal dus 25 soorten. Hiervan leven niet minder dan 10 ook in Europa en slechts 2 in M. en Z. Amerika.

VII. M i d d e n - en Z u i d - A m e r i k a. De *Pisidium*-fauna is er, zoals ook elders in de tropen en op het zuidelijk halfrond, plaatselijk soms individuenrijk, doch steeds arm aan soorten. De uitgestrekte Cordilleros de los Andes, waarvan ik ruim 20.000 individuen uit het noordelijk gedeelte heb kunnen onderzoeken, leverde, behalve *Sphaerium*, slechts twee soorten *Pisidium* op, nl. de kosmopolitische *casertanum* (= *chilense* = *consanguineum* = *wolfi*) en, eveneens van vele localiteiten, een nog niet gepubliceerde soort, levend in beken tussen drie- en vierduizend meter hoogte. Andere soorten van dit subcontinent: *punctiferum*, *sterkianum*, *vile*, *forense*, *globulus*, *magellanicum*. De vaak als een *Pisidium* gepubliceerde *titicacense* is n.i. een *Sphaerium*.

Totaliserend kom ik tot de volgende aantallen.

|                      | <u>aantal</u><br><u>soorten</u> | <u>af trek</u>             | <u>rest voor</u><br><u>optelling</u> |
|----------------------|---------------------------------|----------------------------|--------------------------------------|
| I. Europa            | 20                              | -                          | 20                                   |
| II. N. Azië          | 19                              | 13 (reeds onder I)         | 6                                    |
| III. Z. & Z.O. Azië  | 11                              | 2 (reeds onder II)         | 9                                    |
| IV. Afrika etc.      | 21                              | 7 (reeds onder I)          | 14                                   |
| V. Australië etc.    | 8                               | 1 (reeds onder I, II, III) | 7                                    |
| VI. N. Amerika       | 25                              | 10 (reeds onder I)         | 15                                   |
| VII. M. & Z. Amerika | 8                               | 2 (reeds onder VI)         | 6                                    |
| <hr/>                |                                 |                            |                                      |
| totaal generaal      |                                 |                            | 77 soorten                           |

Met een marge naar boven van 17 dubiosa (I en II incl. Japan), wordt dit maximaal 94. Er zullen stellig nog goede, nieuwe soorten ontdekt worden. Ik denk daarbij in het bijzonder aan Zuid-Amerika, het Verre Oosten en het Australische gebied. Daar staat tegenover, dat een aantal als "zeker" ingedeelde soorten, waarvan maar één of enkele vindplaatsen bekend zijn, in de toekomst zullen blijken variëteiten van reeds bekende soorten te zijn. Van vele soorten weet men namelijk nog weinig over de variabiliteit. Al met al geloof ik, dat het aantal levende soorten Pisidium ten hoogste 100 bedraagt.

#### Geciteerde literatuur

- Brandt, R.A.M., 1974. The non-marine aquatic mollusca of Thailand. - Arch. Moll., 105: 1-423.
- Burch, J.B., 1975. Freshwater Sphaeriacean clams of North America: VII-XI, 1-96.
- Clessin, S., 1879. Die Familie der Cycladeen. - Nürnberg.
- Herrington, H.B., 1962. A revision of the Sphaeriidae of North America. - Mus. Zool. Michigan. Misc. publ. 118: 5-74.
- Kuiper, J.G.J., 1966. Les espèces africaines du genre Pisidium, leur synonymie et leur distribution. - Ann. Mus. Tervuren, No. 151.
- Mori, S., 1938. Classification of Japanese Pisidium. - Kyoto.
- Odhner, N.Hj., 1940. Sphaeriids from the Dutch East Indies especially from New Guinea. - Nova Guinea, N.S. 4: 113-131, pl. 12, 13.
- Paetel, Fr., 1890. Catalog der Conchylien-Sammlung von Fr. Paetel, 3: I-VIII, 3-256, I-XXXII. Berlin.
- Starobogatov, J., In: Kutikova & Starobogatov, 1977. Leidraad voor de determinatie van de ongewervelde dieren van het zoete water van het Europese deel der USSR. - Leningrad, 512 pp., ill. In dit geheel in het Russisch geschreven werk behandelt Starobogatov de tweekleppigen.
- Sterki, V., 1916. A preliminary catalog of the north American Sphaeriidae. - Ann. Carn. Mus. 10, art. 16, pp. 429-474.