

## TOT WELKE HOOGTE IN HET GEBERGTE LEVEN PISIDIUMS?

door

J.G.J. Kuiper

Hooggebergtemeren genieten niet de gunst van molluskenverzamelaars. Zij zijn nu eenmaal bekend om hun armoede aan soorten. Endemische soorten of rassen vindt men er niet, in elk geval niet in Europa. Het gevolg van de geringe belangstelling is, dat men tot voor kort niet wist, tot welke hoogte in het gebergte Pisidijs voorkomen. Bovendien wordt bij etikettering vaak vergeten de hoogteligging van de vindplaats te noteren. De meeste verzamelaars komen uit het laagland, waar de hoogtemeter niet tot de excursie-uitrusting behoort. In het bekende werk van Ehrmann (1933) over de mollusken van Midden-Europa staat alleen iets over P. amnicum (tot 1100 m hoogte), P. cinereum = casertanum (tot 2200 m) en nitidum (800 m). Niets over de hoogteverspreiding der andere Pisidium-soorten. Sedertdien verschenen druppelsgewijs gegevens in de literatuur, waardoor Jaeckel (1962), in zijn aanvulling op Ehrmann's werk, al heel wat beter beslagen ten ijs kon komen. Bij de meeste soorten voegde hij een passage over de 'verticale' verspreiding in. Samenvattend geeft dat het volgende beeld van de maximale hoogteverspreiding der midden-Europese Pisidium-soorten: nitidum 2650 m; casertanum 2500 m; lilljeborgi 2300 m; personatum 2000 m; conventus 1800 m; obtusale 1800 m; subtruncatum 1300 m; amnicum 1100 m; hibernicum 1000 m; casertanum f. ponderosa 1000 m; milium 800 m; henslowanum 661 m; tenuilineatum 500 m; pulchellum 250 m; moitessierianum 231 m.

Over de term 'verticale verspreiding' merk ik op, dat deze drieërlei betekenis kan hebben: ten eerste altimetrise of hoogteverspreiding, ten tweede bathymetrise of diepteverspreiding, ten derde stratigrafise verspreiding. In dit verhaal gebruik ik bij voorkeur

de term hoogteverspreiding.

Bij het bekijken van Jaeckel's lijst rijst een vraag, nl.: heeft elke soort haar eigen bovengrens in de hoogteverspreiding?

Tot voor kort gaf de literatuur geen duidelijk antwoord op deze vraag. Bij het methodisch doornemen van Pisidium-verzamelingen in musea vond ik weliswaar heel wat niet gepubliceerde gegevens over hoogteverspreiding, maar de hiaten in onze kennis op dit gebied bleken niettemin groot te zijn. Van uitgestrekte delen der Alpen en der Pyreneeën, om nog maar niet te spreken van de gebergten in Oost-Europa, was de Pisidium-fauna tot ongeveer een kwart eeuw geleden totaal onbekend. Elke vondst was dus belangrijk. Daarom besloot ik jaren geleden er op uit te trekken om zelf Pisidiums in het hooggebergte te gaan zoeken, eerst in de Pyreneeën, later in de Alpen. Voor een Pisidium-man zijn vooral de Alpen een ideaal excursieterrein, als hij tenminste niet tegen een beetje lichamelijke inspanning opziet. Het wemelt daarboven van verscholen bergmeren op elk niveau tot de sneeuwgrens toe. Sommige liggen langs de weg en zijn per auto bereikbaar. Andere liggen gunstig ten opzichte van een kabelbaan. Maar het merendeel moet je te voet opzoeken, met kaart, kompas en hoogtemeter. Alleen al in het kanton Graubünden (Zwitserland) liggen tussen de hoogtelijnen van 600 en 2900 meter niet minder dan 615 meren. Op de officiële kaart 1:50.000 van de St. Gotthard, om een toeristisch veel bezocht gebied te noemen, telde ik liefst 320 meren en meertjes. In slechts twee hiervan zijn Pisidiums verzameld. Ook in de Pyreneeën zijn honderden bergmeren. Van de top van de Pic de Carlit (1921 m) in de Oostelijke Pyreneeën kan men negen meren, gelegen tussen 2100 en 2300 meter hoogte, op één foto krijgen. Het is een gemakkelijk excursiegebied. Het internationale malacologencongres, dat in september 1980 te Perpignan plaats vond, maakte een excursie naar die plateau. De kopgroep der deelnemers bezocht, met als uitgangspunt het chalet van de Touringclub de France (2000 m), alle negen meren in een wandeling van vier uur, weliswaar zonder veel tijd over te hebben voor het verzamelen van mollusken.

In verscheidene zomervacanties heb ik, met een bergdorp als basis, dagtochten naar meren tussen twee- en drieduizend meter hoogte gemaakt. Soms overnachtte ik in een berghut als deze op mijn route lag, of ook wel in een lichte dubbeldaks-shelter (2 kg, plus nog eens 1 kg voor aluminium tentpinnen en uitneembare tentstaven, welke laatste tevens als 'stok' -tot 2½ m lengte - voor de metalen zeef dienst deden), die ik steeds bij mij had. Verrassingen waren er gelukkig altijd. Vaak kwam ik 's avonds met lege handen weer beneden, doordat de bezochte meertjes geen spoor van molluskenleven toonden. Of ook wel, omdat ik het water niet kon bereiken doordat de rotsige oever te steil of de vlakke oeverzone te sompig was. De stok van mijn net was dan veel te kort. In andere gevallen was de bodem dicht bedekt met rol- of schuifstenen. Meren in kalkalpen hebben dikwijls een onderaardse afvloeiing, wat aanzienlijke niveauverschillen van het wateroppervlak kan veroorzaken. Het periodiek droogliggen van een brede oeverzone maakt er voor Pisidiums het leven onmogelijk. In sommige meren in kristallijn gesteente was het water vermoedelijk te arm aan kalk. Het kwam voor, dat ik rechtsonkeert moest maken, omdat de helling was geblokkeerd door vroege of wel door late sneeuw, waar verontrustend water onder klaterde. Als eenzame wandelaar zonder passende sneeuwuitrusting dient men dan extra voorzichtig te zijn. Of ook wel moest ik, als het weer daarboven uitzonderlijk warm en de lucht electrisch geladen was, holderdebolder naar lagere regionen afzakken om het aanrollende onweer voor te zijn. Men hoeft op het niveau van de

bultronsen maar naarde door de bliksem gemartelde eenzame coniferen te kijken om te beseffen, dat de solitaire wandelaar of kampeerder er hetzelfde risico loopt. Er wordt wel gezegd, dat de bliksem niet in de metalen tentstok slaat als je er bij onweer een aardappel op prikt. Of een aardappel op het hoofd van een wandelaar een soortgelijke beschermende uitwerking heeft, is mij niet uit ervaring bekend. Hoe het ook zij, als Groninger van geboorte zou ik er toch een tegenzin in hebben om bij noodweer met bijvoorbeeld een Fries bintje op het hoofd te gaan rondlopen.

Het bleek mij al spoedig, dat heel wat dwergmossels veel hoger in het gebergte leven dan ik vermoedde. Dat is niet een kwestie van naar boven kruipen, klimmen of klauteren, doch van getransporteerd worden, namelijk door de toevallige bemiddeling van andere diersoorten, waarbij niet alleen vogels en insecten, doch ook amphibiën en vissen een rol spelen. Mijn waarnemingen leidden mij tot de vraag, of het schema van de hoogteverspreiding een weerspiegeling zou kunnen zijn van het meer of minder grote oecologische aanpassingsvermogen der onderscheidene soorten. Hoe hoger in het gebergte, hoe lager de gemiddelde jaartemperatuur van het water, en hoe groter het aanpassingsvermogen moet zijn. Een andere vraag: zou er een parallel kunnen bestaan tussen het soortelijke, verticale verspreidingspatroon in de Alpen enerzijds, en de soortelijke, horizontale verspreiding van Zuid naar Noord, dus van het gematigde tot het arctische klimaat, anderzijds? Anders gesteld: dringen soorten die hoog in de Alpen kunnen leven ook het verst in subarctische en arctische klimaten door?

Vooraf de vergelijking van de fauna van de arctische met die van de hoogalpine zone heeft nog al wat onderzoekers tot interessante hypothesen geïnspireerd, waarbij termen als 'ijstijdrelict' en 'refugium' door het achterhoofd spookten. Zo is ook het sprookje ontstaan van de overigens heel vaag gedefinieerde Pisidium boreale Classin, die, oorspronkelijk uit Siberië beschreven en later herhaaldelijk in Skandinavië gesignaleerd, een hooggebertgterras in de Alpen zou zijn. Bij revisie van oude collecties blijken hoge vondsten ten onrechte vaak als boreale te zijn gedetermineerd. Een alpine variant dus op de befaamde vindplaatsensystematiek.

Terwijl ik mijn aandacht op de hoogteverspreiding richtte, had ik de grote meevaller jaren lang een stroom van ongedetermineerd materiaal uit Skandinavische musea (Bergen, Oslo, Trondheim, Kopenhagen, Lund, Göteborg, Stockholm) te ontvangen. Van Oslo uit was het echtpaar Økland bezig de verspreiding van Pisidiums in Noorwegen in kaart te brengen en wel in samenhang met zuurgraad en kalkgehalte van het water. De bedoeling hiervan was, na te gaan in hoeverre Pisidiums een indicator van verslechtering van de kwaliteit van het water door luchtvervuiling zouden kunnen zijn. Noorwegen met zijn kwartmiljoen(!) meren is een paradijs voor Pisidiums en dus ook voor vissoorten die (ten dele) van Pisidiums leven. Maar duizenden meren in het Westen en Zuidwesten van het land zijn nu dood als gevolg van 'zure' regens (salpeter- en zwavelzuur), veroorzaakt door luchtverontreiniging met zwaveldioxyde uit fabrieksschoorstenen in West-Europa, Nederland inclusief. Ons land lijdt er trouwens zelf ook onder, getuige de verzuring van de Oisterwijkse vennen, de vissterfte aldaar, en het teruglopen van het aantal soorten korstmossen.

In Noorwegen zijn het vooral de 'kwetsbare' meren met zuiver water op kristallijne ondergrond die het eerst worden aangetast. Het zachte water is er niet in staat de met regenwater aangevoerde zuren te neutraliseren. De bodemfauna gaat er kwijnen en verdwijnen, en daarmee ook de visfauna. Vis is voor Noorwegen economisch belangrijk en dus is het begrijpelijk, dat de overheid subsidies verleent voor limnologisch onderzoek, gericht op deze

problemen. Ik heb uit bedreigde meren (pH 4,5) Pisidijs gezien, die er werkelijk aan de rand van hun bestaansmogelijkheden leven. De schelpwand en het slot ervan waren volkomen ontkalkt en toen de dieren, die alleen nog maar door het periostracum waren omhuld, uit de conserveringsvloeistof werden gehaald, schrompelden zij ineen tot niet te determineren slappe korreltjes. Zo ergens, dan zijn hier in de Pisidium-literatuur nog al eens misbruikte termen 'depauperate' en 'verkrüppelt' van toepassing.

Het echtpaar Økland heeft ruim 600 meren, verspreid in het hele land, met schepnet en dreg bemonsterd. Dat werk heeft, wat ook wel te verwachten was, veel nieuwe gegevens over de geografische verspreiding opgeleverd. Als sluitstuk van mijn aandeel in dit project werd ik uitgenodigd, in juni 1980 een voordracht over mijn Pisidium-werk te komen houden in Oslo, waarna ik, met materiële steun van het Noorse wetenschapsfonds, het land van Zuid naar Noord doortrok en verschillende meren, waarvan ik Pisidijs had bestudeerd, bezocht. Het was, mede dank zij de gastvrijheid van de Øklands, een onvergetelijke reis. In een periode bovendien waarin het in heel Europa gestaag regende, trof ik elke dag warm, zonnig weer, vier weken lang. En bovendien nog de middernachtzon!

Verspreidingskaarten van de Sphaeriidae in Noorwegen werden onlangs door Mevrouw Økland gepubliceerd. Na Groot-Britannië is nu, wat Sphaeriidae betreft, Noorwegen wel het best in kaart gebracht. De vele vondsten in Zweden en Denemarken wachten nog op kartering, doch dat is de taak van anderen.

Mijn gegevens over de hoogteverspreiding in de Alpen, met inbegrip van die uit museumverzamelingen, legde ik in 1974 vast in een artikel in het Archiv für Molluskenkunde. Vondsten beneden de hoogtelijn van 1000 meter zijn er niet in opgenomen. Ook de vele vondsten in vooralpenmeren wachten nog op publicatie.

In de volgende tabel staan in kolom I de maximale hoogten waarop de onderscheidene Pisidium-soorten in de Alpen zijn aangetroffen. Kolom II geeft aan, in hoeveel van de 28 door geografen onderscheiden alpine gebieden de genoemde soorten zijn verzameld. In kolom III is het totale aantal alpine localiteiten van elke soort vermeld. In kolom IV is met een + aangeduid welke alpine soorten in Skandinavië tot binnen de Poolcirkel zijn gevonden. Kolom V, ten slotte, geeft het noordelijkst bekende voorkomen in Europa aan, uitgedrukt in breedtegraden.

Niet vermeld zijn de twee binnen de Poolcirkel (66°33') voorkomende soorten (hinzi en waldeni) die niet in de Alpen leven. Ook de Pisidium- en Sphaerium-soorten die in de Alpen slechts beneden de isohypse van 1000 m leven, zijn niet in deze tabel opgenomen.

	I	II	III	IV	V
<u>P. personatum</u>	2800 m	15	20	-	65°
<u>P. casertanum</u>	2760 m	27	87	+	71°
<u>P. hibernicum</u>	2760 m	9	12	+	71°
<u>P. nitidum</u>	2500 m	9	15	+	71°
<u>P. lilljeborgi</u>	2158 m	5	8	+	71°
<u>P. conventus</u>	2003 m	5	7	+	74°
<u>P. obtusale</u>	1767 m	7	9	+	71°
<u>P. milium</u>	1700 m	4	7	+	71°
<u>P. subtruncatum</u>	1409 m	5	8	+	71°

Keren wij nu terug naar de in de loop van dit verhaal geformuleerde vragen. Eerste vraag: heeft elke soort zijn eigen hoogtegrens?

Antwoord: vermoedelijk wel, maar die grens wordt niet bepaald door barometerdruk, doch door milieufactoren. Hiervan spelen de chemische samenstelling (zuurgraad, kalkgehalte) en de dagelijkse temperatuurschommelingen van het water een belangrijke rol. Aan de warme zuidzijde van een berg kan bv. casertanum hoger stijgen dan aan de koude noordzijde, alwaar personatum iets meer kansen heeft. In de zomer kan in ondiepe poelen in het hooggebergte het verschil tussen dag- en nachttemperatuur van het water wel 22° C bedragen (Stephano 1969), omstandigheden waarin alleen casertanum nog kan leven. In zulke poelen kan men tijdelijke dichtheden van wel 5000 individuen per vierkante meter aantreffen. Hoe de dieren zich hier bij strenge vorst, als het ijs tot de bodem reikt, gedragen, weet ik niet. Zeker is, dat casertanum in diepe bergmeren, die tien maanden per jaar zijn toegevroren, in leven blijft.

Tweede vraag: weerspiegelt de scala van maximale hoogten (kolom I van de tabel) enigszins het aanpassingsvermogen der onderscheidene soorten? Antwoord: neen. P. personatum bijvoorbeeld is met 2800 m de hoogst stijgende soort in de Alpen, maar deze soort, die een duidelijke voorkeur voor een koel milieu heeft en die minder weerstand tegen uitdroging van het milieu lijkt te hebben dan casertanum (Danneel & Hinz 1974), kan men niet euryoek noemen. P. subtruncatum, die in Europa tot de algemeenste soorten behoort, is tot nu toe in de Alpen niet hoger dan 1409 m verzameld en er bovendien slechts van weinig vindplaatsen bekend. Merkwaardigerwijs is zij in de Pyreneeën algemeen tot 2350 m hoogte. P. lilljeborgi is tamelijk kieskeurig wat het substraat betreft en in midden-Europa aan de littorale zone van een aantal meren (lang niet alle!) gebonden; niettemin is zij in de Alpen en vooral ook in de Pyreneeën tot op vrij grote hoogte gevonden.

Derde vraag: dringen soorten die hoog in de Alpen stijgen, ook het verst in de arctische regio door? Ook hier is het antwoord ontkennend. Alle soorten die boven de isohypse van 1000 m in de Alpen voorkomen, leven ook binnen de Poolcirkel, met uitzondering van personatum, die in arctisch Noorwegen afwezig lijkt te zijn. Binnen de Poolcirkel leven bovendien, zij het sporadisch, amicum en de kieskeurige pulchellum, welke beide soorten in de Alpen niet boven de isohypse van 1000 m komen. Bij dit alles moeten wij wel bedenken, dat het kustklimaat van noordelijk Noorwegen sterk wordt beïnvloed door de nabijheid van de warme Golfstroom. Op gelijke breedte in Groenland of Canada is de Pisidium-fauna veel armer aan soorten.

In het algemeen kan men zeggen, dat de sneeuwrens de absolute grens van het hoogste voorkomen der dwergmosseltjes is. Naarmate men de evenaar nadert, ligt de sneeuwrens hoger en daarmee ook de hoogtegrens van Pisidiums. In de Pyreneeën werden Pisidiums tot nu toe tot maximaal 2500 m hoogte verzameld, doch stellig leven zij er nog hoger. Op grond van mijn eigen waarnemingen geef ik hier de maximale hoogteverspreiding van Pisidiums in de Pyreneeën: casertanum 2500 m, lilljeborgi 2400 m; hibernicum 2350 m; miliun 2350 m, nitidum 2350 m; subtruncatum 2350 m; obtusale 2240 m; personatum 2140 m. De maximale hoogteverschillen tussen de soorten zijn opvallend gering. Toch zijn er duidelijke verschillen ten opzichte van de Alpen. P. personatum staat in de Pyreneeën onderaan de lijst, in de Alpen bovenaan. P. subtruncatum is in de meren van de Pyreneeën veel algemener dan in die van de Alpen. P. conventus schijnt in de Pyreneeën geheel te ontbreken. Ik moet er echter direct aan toevoegen, dat nog nooit in het profundaal van diepe Pyreneeënmeren verzameld is, altijd alleen in de littorale zone.

Nog verder naar het Zuiden, in de Sierra Nevada (Spanje), zijn Pisidiums op 3040 m hoogte verzameld. Dat is het hoogste voorkomen in Europa. Het is de verdienste van Alonso (1975) geweest, door haar veldonderzoek aangetoond te hebben, dat Pisidiums algemeen zijn in dat deel van Spanje, maar het was een onvergeeflijke vergissing het

verzamelde materiaal niet bewaard te hebben, waardoor verificatie der determinaties onmogelijk is. Dit laatste is absoluut nodig nu er aanwijzingen zijn dat de determinaties niet met de nodige kennis van zaken en zorgvuldigheid zijn gedaan. Bij het invullen van verspreidingskaarten van *Pisidiums* in Spanje mogen derhalve de gegevens in de genoemde publicatie niet worden overgenomen, zolang het voorkomen der gesignaleerde soorten niet door nieuwe vondsten is bevestigd.

In de Himalaya zijn *Pisidiums* op 4400 m hoogte verzameld. In de Andes tot een hoogte van 4600 m. In tropisch Afrika leven *Pisidiums* in de meertjes van de Mount Kenya op een hoogte van 4700 meter. Dit is de hoogst bekende vindplaats van *Pisidiums*.

Met de euryoeke *casertanum* is er iets bijzonders aan de hand. Deze soort is in heel Holarctis wijd verspreid en zeer variabel. Zij leeft er in alle klimaatzones van arctisch tot subtropisch, van laag tot hoog. In het laagland van tropisch Afrika echter komt zij niet voor, daarentegen wel in het gebergte. Op het Ethiopische plateau is zij op tientallen punten verzameld, grotendeels in langzaam stromende beken, op ongeveer 2400 meter hoogte. Op de Ruwenzori is *casertanum* op 3700 meter hoogte gevonden. Ook op de Mount Kenya en de Kilimandjaro is zij gesignaleerd, evenals in een meertje in de hoog gelegen caldeira van de Ngorongoro in Tanzanië. In zuidelijk Afrika zijn op lager niveau verscheidene vondsten gedaan, evenals op Madagascar. Het centraal Afrikaanse hooggebergte vormt dus in de geografische verspreiding van *casertanum* een soort brug tussen het noordelijke en het zuidelijke areaal. Of deze brug een relictair betekenis heeft of dat zij van een meer recente kolonisatie getuigt (trek-vogels!), laat ik hier in het midden. Zeker is, dat *casertanum* fossiel nog niet uit centraal Afrika bekend is, wat wel met andere palaearctische soorten als *milium*, *nitidum*, *subtruncatum*, en zelfs *moitessierianum* het geval is. Uit het omvangrijke, door mij bestudeerde laat-pleistocene *Pisidium*-materiaal, dat een Britse expeditie uit het Zuiden van Ethiopië meebracht, komt *casertanum* niet voor.

In de Andes, in Ecuador, is *casertanum* op vele plaatsen in grote hoeveelheden tot bijna 4000 m hoogte verzameld. Evenals in tropisch Afrika is de soort er niet uit de laagten en het kustgebied bekend. In Nieuw-Zeeland en Australië, ten slotte, is *casertanum* een vrij algemene soort. Doch ook daar zijn er geen fossielen van bekend, hetgeen steun geeft aan de veronderstelling van een recente kolonisatie.

Het brugverschijnsel in de verspreiding van *casertanum* wijst er op, dat er in de hoogteverspreiding rekening moet worden gehouden met een boven- en een ondergrens.

In centraal Europa is voor alle soorten de ondergrens praktisch nul. Alle in het hooggebergte gevonden soorten kan men er ook in het middelgebergte en in de laagten vinden. Tot Noord-Afrika toe ligt de ondergrens van *P. casertanum* vrijwel op zeeniveau. Anders is het echter gesteld met boreale soorten als bv. *lilljeborgi* en *hibernicum*. In de Pyreneeën ligt hun bovengrens ongeveer bij 2400 meter, hun ondergrens, voor zover bekend, ongeveer bij 1800 meter hoogte. Uit het mediterrane laagland zijn deze soorten niet bekend. Het is niet uitgesloten, dat deze halve brug van beide soorten nog wat verder naar het Zuiden reikt. Alonso (1975) signaleert *hibernicum* van een hoogte van 3040 m in de Sierra Nevada, maar deze melding berust op een determinatiefout. De mij ter inzage toegezonden exemplaren behoren nl. tot *casertanum*. Ellis (1940: 75) meldt, op gezag van Stelfox, *lilljeborgi* van een nog zuidelijker vindplaats, nl. Algeciras, bij Gibraltar. Er is geen hoogteopgave bij. Ik heb geprobeerd het desbetreffende materiaal in handen te krijgen, maar het schijnt niet meer te bestaan.

Het is vermoedelijk een determinatie uit de tijd, dat lilljeborgi nog niet zo scherp was gedefinieerd als nu. In de herdruk van Ellis' genoemde werkje (1962) wordt de opgave nog herhaald, maar uit de editie van 1978 is zij, terecht, weggelaten.

Merkwaardig is de hoogteverspreiding van tenuilineatum. Deze in beken en rivieren en in de litorale zone van laaglandmeren voorkomende soort, leeft in centraal Europa beneden de hoogtelijn van 400 meter. Zelden is zij er op een hoger niveau aangetroffen. De hoogste vindplaats ligt er op ongeveer 900 m, in het Jura-gebied. In het mediterrane kustgebied is zij van Spanje tot Israël toe bekend. Verrassenderwijs werd zij in het Atlas-gebergte, in Marokko, op 1700 m hoogte verzameld, de enige vondst dezersoort in Afrika.

Ook in de diepteverspreiding van Pisidiums is een verschuiving van boven- en ondergrens waar te nemen naarmate men op lagere geografische breedten komt. Op dit onderwerp hoop ik nog eens terug te komen in een ander verhaal.

#### GECITEERDE PUBLICATIES:

- Alonso, M.R. 1975. El genero Pisidium Pfeiffer en la Depresión de Grenada (España).- Quad. C. Biol. 4-2, 97-104.
- Danneel, I. & W. Hinz 1974. Trockenresistenz dreier Pisidium-Populationen in Abhängigkeit von der relativen Luftfeuchtigkeit.- Hydrobiologia 45, 1:39-43.
- Ehrmann, P. 1933. Die Tierwelt Mitteleuropas II, 1, Weichtiere.- Leipzig.
- Ellis, A.E. 1940. The identification of the British Species of Pisidium,- Proc. Mal. Soc. 24:44-88, pl. 3-6.
- Ellis, A.E. 1962. British Freshwater Bivalve Molluscs.- London, 62 blz., 15 pl.
- Ellis, A.E. 1978. British Freshwater Bivalve Mollusca.- London, 109 blz.
- Jaeckel, S.G.A. 1962. Ergänzungen und Berichtigungen zum rezenten und quartären Vorkommen der mitteleuropäischen Mollusken.- Leipzig.
- Kuiper, J.G.J. 1974. Die Pisidien der Hochalpengewässer.- Arch.f. Moll., 104:1-27.
- Stefano, Y. de 1969. Recherches sur l'Ecologie des espèces du genre Pisidium Pf, dans les étangs du Carlit (Pyrénées-Orientales)- Montpellier, 34 blz., 37 afb. (thèse de diplôme d'études supérieures).