DE ATLANTISCHE VERSPREIDINGSBARRIÈRE, EEN NIET-MEETBARE PARAMETER IN DE SYSTEMATIEK DER SPHAERIIDAE

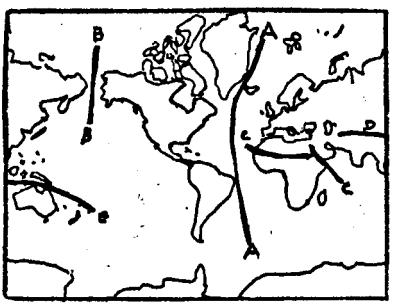
door

J.G.J. Kuiper

Aanleiding tot de in de titel geformuleerde stelling is het mijns inziens onjuiste gebruik (o.a. door C. Boettger, H. Zeissler, A. Dyduch-Falniowska, A. Piechocki) van de naam Cymatocyclas Dall, 1903, in de subgenusindeling van de Europese soorten van het geslacht Pisidium. Ten eerste, omdat de type-soort van Cymatocyclas een Noordamerikaans endemisme (P. compressum Prime) is, dat geen zustersoort in Europa heeft. Ten tweede, omdat een tientallen miljoenen jaren oude disjunctie tussen de Amerikaanse en de Europese arealen indirect een rol gespeeld moet hebben in de systematiek der Sphaeriidae, ook al liggen de morphologische argumenten niet voor het grijpen. Over die disjunctie wil ik het hier hebben.

De paradox van enerzijds de geringe individuele bewegelijkheid van erwtemossels en anderzijds de grote discontinue, geografische verspreiding van de meeste soorten van deze groep, voert logisch tot de conclusie, dat deze kleine tweekleppigen veelvuldige kansen op passieve verplaatsing moeten hebben, waardoor voor heel wat soorten op den duur zelfs zeearmen, waterscheidingen en bergketens geen onoverkomelijke hindernissen vormen. Bij dit onderwerp heb ik uitvoerig stil gestaan in CB 169 (1976): 496-512. Wanneer er niettemin enkele, oecologisch niet verklaarbare, absolute barrières in de verspreiding der Sphaeriidae blijken te bestaan, is het zaak daar extra aandacht aan te besteden en de aard en het ontstaan ervan te bestuderen, evenals de gevolgen ervan in de phylogenie en de systematiek.

Op het schetskaartje zijn de, naar mijn ervaring, belangrijkste grote barrières in de verspreiding van de Sphaeriidae aangegeven. A = Atlantische barrière; B = Beringia; C = Sahara; D = Himalaya; E = Noordaustralische barrière. Ik wil het hieronder voornamelijk over A hebben en wel - dit benadruk ik - uitsluitend in verband met de Sphaeriidae.



De volgende tabel is een opsomming van de aan weerszijden van de Atlantische verspreidingsbarrière voorkomende soorten erwtemossels. Voor de naam van enkele soorten, waarvan mij de soortelijke zelfstandigheid nog niet helemaal zeker lijkt, is een vraagteken geplaatst.

De namen zijn alfabetisch gerangschikt, dus niet systematisch. In een volgend nummer van het CB stel ik mij voor, de subgenusproblematiek van de Sphaeriidae onder de loupe te nemen.

Verklaring van de kolommen:

	Geografisch	Biogeografisch
1a	= Noord-Amerika	Nearctis
1b	= Midden-Amerika	Neotropis
1c	= Zuid-Amerika	
A	= Atlantische barrière	
2a	= Centraal Afrika	Afrika + Madagassis
2b	= Zuid-Afrika	
2c	= Noord-Afrika	(Westelijk) Palaearctis
3	= Europa	

Pisidium-soorten:	Amerika		Afrika		Europa
adamsi Stimpson	1a		A		
amnicum (Müller)	1a		A		3
annandalei Prashad			A		3
armillatum Kuiper			A	2a	
artifex Kuiper			A	2a	
bejumae Baker		1b	A		
betafoense Kuiper			A	2a	
casertanum (Poli)	1a	1b 1c	A	2a 2b 2c	3
compressum Prime	1a		A		
conventus Clessin	1a		A		3
costulosum Connolly			A	2b	
cruciatum Sterki	1a		A		
dubium (Say)	1a		A		
edlaueri Kuiper			A		3
equilaterale Prime	1a		A		
fallax Sterki	1a		A		
ferrugineum Prime	1a		A		

	Amerika			Afrika			Europa
fistulosum Mandahl-Barth			A	2a			
forense Meier-Brook		1c	A				
giraudi Bourguignat			A	2a			
?globulus Clessin		1b	A				
harrisoni Kuiper			A		2b		
henslowanum (Sheppard)	1a		A				3
hibernicum Westerlund			A				3
hinzi Kuiper	1a		A				3
idahoense Roper	1a		A				
insigne Gabb	1a		A				
invenustum Kuiper			A	2a			
johnsoni Smith			A	2a			
kenianum Preston			A	2a			
langleyanum Melv. & Pons.			A		2b		
lilljeborgii Clessin	1a		A				3
maasseni Kuiper			A				3
magellanicum Dall		1c	A				
milium Held	1a		A				3
moitessierianum Paladilhe			A				3
montigenum Kuiper			A	2a			
nitidum Jenyns	1a		A			2c	3
?observationis Pilsbry		1b	A				
obtusale (Lamarck) (syn. rotundatum Prime)	1a		A				3
ovampicum Ancey			A	2a			
pauliani Kuiper			A	2a			
?patagonicum Pilsbry		1c	A				
personatum Malm			A			2c	3
pirothi Jickeli			A	2a	2b	2c	
pseudosphaerium Schlesch			A				3
pulchellum Jenyns			A				3
punctatum Sterki	1a		A				
punctiferum (Guppy)		1b 1c	A				
reticulatum Kuiper			A		2b		
sterkianum Pilsbry (syn. gundlachi Arango) (syn. consanguineum Prime)		1b 1c	A				

	Amerika			Afrika		Europa
subtilestriatum Lindholm			A			3
subtruncatum Malm	1a		A		2c	3
supinum Schmidt	1a		A			3
tenuilineatum Stelfox			A		2c	3
ultramontanum Prime	1a		A			
variabile Prime	1a		A			
ventricosum Prime	1a		A			
victoriae Mandahl-Barth			A	2a		
vile Pilsbry		1c	A			
?volutabunda Vannatta	1b		A			
viridarium Kuiper			A	2a		
waldeni Kuiper	1a		A			3
walkeri Sterki	1a		A			
Sphaerium-& Musculinum-soorten:						
aequatoriale Clessin		1c	A			
?argentinum d'Orbigny		1c	A			
capense Krauss			A		2b	
corneum (L.)	1a		A			3
fabale (Prime)	1a		A			
forbesi (Philippi)		1b 1c	A			
incomitatum (Kuiper)			A		2b	
lacustre (Müller)	1a		A		2b	2c
lauricochae (Philippi)		1c	A			
?martensi Pilsbry		1b	A			
?mexicanum Dall		1b	A			
?murilloi Clench		1b	A			
nitidum Westerlund	1a		A			3
nyanzae Smith			A	2a		
occidentale (Lewis)	1a		A			
partumeium (Say)	1a		A			
patella (Gould)	1a		A			
rhomboideum Say	1a		A			
rivicola (Lamarck)			A			3
securis (Prime)	1a		A			

	Amerika		Afrika	Europa
simile (Say) (syn. sulcatum Lamarck)	1a	A		
solidum (Normand)		A		3
striatinum (Lamarck)	1a	A		
stuhlmanni v. Martens		A	2a	
titicasense (Pilsbry)	1c	A		
transversum (Say)	1a	A		3
victoriae Smith		A	2a	

Uit de tabel blijkt, dat aan weerszijden van de Atlantische Oceaan een zestigtal soorten Sphaeriidae voorkomt. Hiervan leven er slechts tien zowel aan de oost- als aan de westzijde van de barrière, en wel uitsluitend in de noordelijke sector. De gematigde klimaatzones van het Noordelijk Halfrond zijn veel rijker aan soorten dan de tropische en subtropische zones. Het Noordamerikaanse continent spant met 38 recente soorten de kroon; het veel kleinere Europa heeft er 28. Typerend voor de gematigde klimaatzones van het Noordelijk Halfrond is het vaak grote aantal associërende soorten. Op het Noordelijk Halfrond kan men in bepaalde biotopen tot tien soorten Sphaeriidae verzamelen. Op het Zuidelijk Halfrond treft men hoogstens twee, zelden drie soorten per vindplaats aan.

De enige soort die Zuid-Amerika en Afrika gemeen hebben, is P. casertanum (Poli). Deze m.i. oorspronkelijk holarctische soort heeft zich echter niet van Afrika naar Zuid-Amerika of omgekeerd verspreid, doch vermoedelijk van Noord naar Zuid, zowel aan de ene als aan de andere kant van de Atlantische barrière. Zolang deze soort fossiel niet uit tropisch Afrika, noch uit Zuid-Amerika bekend is, mag men aannemen, dat die migratie postglaciaal is.

Zuid-Amerika en Afrika hebben verder alleen het circumtropisch verspreide subgenus Afropisidium gemeen. Elk dezer werelddelen bezit echter andere soorten, hetgeen bij Sphaeriidae waarvan de speciatie een langzaam proces is, op een langdurig isolement der respectieve arealen wijst. In dit verband is het interessant terloops te wijzen op de met Sphaeriidae verwante taxa Byssanodonta en Eupera met een bicontinentaal verspreidingspatroon (recent alleen in Zuid- en Midden-Amerika en in Afrika). De vele gepubliceerde "soorten" zijn niet in de tabel opgenomen, omdat de soortelijke begrenzing veelal nog onzeker is. Palaeoklimatologisch interessant is, dat een fossiele Eupera, namelijk E. denainvilliersi (Boissy) bekend is uit het Palaeoceen van Noord-Frankrijk, en een andere soort, E. missouriensis Bickel uit het Palaeoceen van Montana en North Dakota, in Noord-Amerika. Deze feiten wijzen eens te meer op grote verschuivingen van klimaatzones in een ver verleden. Een vroegere klimaatverschuiving in tegengestelde richting blijkt ook uit fossiele vondsten van Palaearctische soorten in tropisch Afrika. De wijd-

verspreide P. milium Held, P. nitidum Jenyns en P. subtruncatum Malm zijn fossiel in het hoogland van Ethiopië gevonden, in afzettingen van meren die nu vrijwel uitgedroogd zijn. Ongeveer 9000 jaar geleden, tijdens de zgn. pluviale fase, toen in de Sahara een vochtig klimaat heerste, hebben deze soorten zich zuidwaarts verspreid, tot bijna de evenaar toe, zij het hoog boven zeeniveau (zie kaartje CB 224 (1985): 49). Ook in het hart van de Sahara, in nu uitgedroogde kratermeren van het Tibestigebergte, is P. milium fossiel enkele malen door verschillende expedities verzameld. De thans typisch Europese soort P. moitessierianum Paladilhe, die levend niet meer in Afrika voorkomt, werd fossiel in Ethiopië gevonden. In het huidige geologische tijdperk is de Sahara weer een absolute verspreidingsbarrière voor Sphaeriidae.

De Sphaerium- en Musculiumachtige soorten ten oosten en die ten westen van de Atlantische barrière zijn, met uitzondering van enkele noordelijke soorten (M. lacustre Müller, S. corneum L., S. nitidum Clessin), conchologisch zo sterk verschillend, dat hier bepaald geen sprake kan zijn van verwantschap op subgenusniveau.

In tegenstelling tot het zuidelijke en het centrale deel van de Atlantische Oceaan, die een afstandsbarrière is, fungeert de noordelijke sector als een klimaatbarrière.

Zoögeografisch neemt het vulkanische eiland IJsland, dat pas in het Mioceen "boven water" kwam, een bijzondere plaats in. De afstand tot het Europese continent is ruim twee maal zo groot als die tot Groenland, dat tot Nearctis behoort. Toch moet IJsland van Europa uit met Pisidiums bevolkt zijn geweest, niet van Noord-Amerika uit. De kolonisering kon pas beginnen, nadat de gletschers die in de laatste IJstijd geheel IJsland bedekten, gingen smelten. Tot nu toe zijn er elf Pisidium verzameld. Geen Spaerium, geen Musculium, geen Najaden. Opmerkelijk is, dat P. pulchellum, P. personatum en P. hibernicum, welke soorten niet in Amerika voorkomen, in IJsland het meest westelijke punt van hun uitgestrekt areaal hebben. De 300 km brede Denemarkenstraat tussen IJsland en Groenland vormt, in het huidige geologische tijdperk, een verspreidingsbarrière westwaarts. Aan de overkant, op de smalle groene oostkust van het grotendeels met landijs bedekte Groenland is tot nu toe alleen de euryoeke P. casertanum gevonden. Aan de zuidkust van Groenland zijn sinds kort ook P. lilljeborgii en P. obtusale gesignaleerd. Groenland, Labrador en het arctische Baffinsland zijn een gebied van ijs en permafrost, dat een verspreidingsbarrière tussen Oost en West vormt. De ten aanzien van IJsland dichtstbijzijnde vindplaatsen van echt Amerikaanse Sphaeriidae liggen op bijna drieduizend kilometer afstand, in New Foundland. Vóór het ontstaan van deze belangrijke klimaatbarrière tussen Oost en West, dus vóór de IJstijden, was er, veronderstel ik, migratie door passieve verplaatsing van "koude" en "koud-gematigde" soorten van Oost naar West, en in mindere mate, lijkt het, van West naar Oost. De eilanden tussen Europa en Noord-Amerika zouden dan als "stepping stones" gefungeerd hebben, zolang het klimaat gunstig bleef. De huidige holarctische verspreiding van enkele euryoeke soorten moet dus reeds vóór het Pleistoceen ontstaan zijn. De soorten, die niet aan deze migratie deelnemen konden, is de kleine

groep van wat men nu noemt endemische Noordamerikaanse en dito Europese soorten.

Een enkel woord nog over de Beringia-barrière. Oost-Azië, Kamtsjatka, de Koerilen, Sachalin, worden door noordelijk holarctische soorten bewoond, evenals de Aleoeten aan de Amerikaanse kant. Ik voeg er direct aan toe, dat de Sphaeriidae van beide kanten van de Beringzee nog weinig bekend zijn. Zeker is evenwel, dat tot nu toe geen vertegenwoordigers van het subgenus Odhneripisidium, een typisch Euraziatische groep, op het Amerikaanse continent zijn aangetroffen, en dat geen der Noordamerikaanse endemismen van Pisidium, Sphaerium en Musculium aan de Aziatische kant bekend is.

Ontstaan van de barrière. De Atlantische verspreidingsbarrière voor Sphaeriidae heeft niet altijd bestaan. Wat nu Atlantische Oceaan heet, moet in het begin van het Tertiair niet meer dan een smalle zeearm geweest zijn (Funnell & Smith, 1968). Het proces van het uiteenwijken der continentale platen zou reeds in de Trias-tijd (ca. 200 miljoen jaren terug) begonnen zijn. Of er toen al Sphaerium-achtige wezens bestonden, is een open vraag. De oudste, mij bekende Pisidiums dateren van het Palaeoceen (ca. 60 miljoen jaren terug). Zij hebben, naar ik zelf heb kunnen vaststellen, conchologisch volkomen het aspect van de huidige soorten, en het lijkt mij daarom niet vermetel te veronderstellen, dat ook hun verspreiding passief gebeurde, met welke dierlijke middelen dan ook. Naarmate de landmassa's die de tegenwoordige continenten zouden worden, in de loop van het Tertiair verder uiteenweken, moet er een fase gekomen zijn, waarin de steeds breder wordende Atlantische zee een verspreidingsbarrière tussen Oost en West ging worden. Wanneer deze fase aanbrak, is ook bij benadering niet bekend. Stellen wij haar in het begin van het Neogeen, dan zou dat zo'n 30 miljoen jaren terug geweest zijn. Dit tijdstip was phylogenetisch en dus ook systematisch belangrijk, omdat van toen af de Sphaeriidae aan de westzijde van de barrière en die aan de oostzijde ervan genetisch onafhankelijk van elkaar gingen evolueren. Verscheidene nearctische en palaearctische endemismen in de genera Pisidium, Sphaerium en Musculium zouden dan van toen af ontstaan zijn.

Met de plio-pleistocene daling van de gemiddelde jaartemperatuur en de geleidelijke aanwas zuidwaarts van het arctische landijs werd de Atlantische barrière in het noorden een klimaatbarrière. Het arctische klimaat drong als een wig in het holarctische areaal van een aantal soorten. Hiermede begon een tweede fase van speciatie. Ten westen en ten oosten van de klimaatbarrière begonnen zich geografische subspecies te ontwikkelen, en tekende zich, op soortelijk niveau, het verschijnsel van vicariantie af. Van de vicariërende soorten zijn m.i. de nearctische soort P. ferrugineum Prime en de palaearctische P. hibernicum Westerlund, elk met haar eigen oecologische vormen, een voorbeeld.

Conclusie. De Atlantische geografische barrière is, wat Sphaeriidae betreft, in het zuidelijk deel een afstandsbarrière, in het noordelijk deel een klimaatbarrière. Deze oude barrière moet de phylogenie dezer mosseltjes beïnvloed hebben en zou indirect tot uitdrukking moeten komen in de subgenusindeling, in

die zin, dat voor elke langdurig geïsoleerde regio, een morphologisch verantwoorde eigen subgenusindeling gezocht zou moeten worden. Pisidiums met twee paren kieuwen komen in alle werelddelen voor. Dit kenmerk zou wel eens polyphyletisch kunnen zijn en leent zich daarom bezwaarlijk als enig criterium bij een subgenusindeling.

Gebruikte (niet-malacologische) literatuur:

FUNNELL, B.M. & A.G. SMITH, 1968. Opening of the Atlantic Ocean. - Nature 219: 1328-1333.
HARTMANN, G., 1982. Gondwana und das rezente Faunenbild. - Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1982: 127-144.
TARLING, D.H. & M.P., 1975. Continental Drift. - Penguin Books, 142 pp.

ADVERTENTIE

Bij de afdeling Cainozoische Mollusca van het

NATIONAAL NATUURHISTORISCH MUSEUM
te Leiden

bestaat een vakature voor een

technisch/administratieve kracht

die gedurende enige tijd zal worden ingezet om een steeds verdergaande desintegratie van pyriethoudende fossielen te voorkomen door immersie in siliconen-olie.

De duur van dit project is drie maanden (op full-time basis, kan ook in deeltijd worden vervuld). Gezocht wordt bij voorkeur iemand met ervaring op het gebied van kleine fossielen (grootte-orde 1 - 10 mm), die ook in staat is om etiketten via de PC (bestaand programma) te vervaardigen.

Aanstelling zal plaatsvinden in schaal 4 (max. f 3665,- bruto per maand). Het project dient nog in 1991 aan te vangen. Uitloop na drie maanden (bij full-time werktijd) is niet mogelijk. Een medisch onderzoek zal deel uitmaken van de aanstellingsprocedure.

Schriftelijke sollicitaties vóór 31 oktober te richten aan de verantwoordelijke conservator: A.W. Janssen, Nationaal Natuurhistorisch Museum, Postbus 9517, 2300 RA Leiden.