

SUBGENUSINDELING VAN HET GESLACHT *PISIDIUM*

door

J.G.J. Kuiper

De indeling van het geslacht *Pisidium* in subgenera is groten-deels nog problematisch. Sinds het midden van de vorige eeuw werden nu en dan schema's opgesteld, steeds gebaseerd op materiaal van een beperkt gebied en met schelpkenmerken als enige criteria. In de twintiger jaren van deze eeuw vestigde de Zweed Nils Odhner de aandacht op anatomische bijzonderheden. Op grond hiervan (o.m. aantal kieuwen en siphonale openingen) onderscheidde hij drie categorieën die hij als subgenera opvatte. Een taxonomisch bezwaar tegen deze indeling was, dat de anatomische categorieën soorten omvatten, die conchologisch sterk verschillen. Odhner heeft later zelf toegegeven, dat zijn *Neopisidium* en *Eupisidium* heterogene groeperingen zouden kunnen zijn. De revisie van *Neopisidium* is intussen al een eind gevorderd. Wat *Eupisidium* betreft, gaat het langzamer. Meier-Brook (1986) volgde Hennig's cladistische methode en legde verwantschappen in een "cladogram" vast. De ingewikkelde nomenclatuur liet hij buiten beschouwing. De Ukraïner Korniuschin (1991) stelde een ander schema op, gebaseerd op zijn eigen anatomisch onderzoek (mantelspierbundels, kieuwfilamenten, nephridia). De door hem gebruikte nomenclatuur maakt het moeilijk, zijn schema in voor ons begrijpelijke termen te interpreteren. Gezien de onzekerheden hebben de laatste decennia veel auteurs subgenusnamen weggelaten uit hun soortenlijsten van *Pisidium*. Een bezwaar vind ik dit niet. Het gebruik van een subgenusnaam is namelijk geen "must". Een subgenusnaam heeft phylogenetisch een duidelijke functie; de naam moet binnen de grenzen van het genus een nauwe verwantschap tussen twee of meer soorten uitdrukken. Als die verwantschap niet duidelijk is, kan men beter geen subgenusnaam noemen.

Nu het tijdstip nadert, dat het in co-auteurschap te verschijnen boek over de zoetwatermollusken van Nederland in druk moet gaan, wordt het tijd in het CB ook het laatste * en mijns inziens. moeilijkste aspect te belichten.

Wie een indruk wil krijgen van de problemen, leze onder meer Boettger's (1961) verhandeling over de systematiek der *Pisidijs*. Het stuk is intussen sterk verouderd door nieuwe informatie, die ten dele werd verwerkt in Bowden & Heppell (1968). Na Boettger kwam de Leningrad-school met Starobogatov als voorman. Het lijkt mij nuttig in dit verband even aandacht te wijden aan de door hem uitgewerkte Russische systematiek. Dertig jaar geleden begon Starobogatov, die verbonden is aan het Zoölogisch Instituut der Academie van Wetenschappen te Leningrad, thans Sint-Petersburg, met zijn taxonomisch onderzoek der Sphaeriidae. Een spectaculair resultaat ervan was een gestage groei van het aantal taxa. Tot nu toe

* Andere voorstudies met betrekking tot *Pisidium* verschenen respectievelijk in CB 169 (soortbegrip en passieve verspreiding), CB 224 (postglaciale areaalveranderingen), CB 237 (tekeningen van *Pisidium*), CB 248 (problematiek determinatietabellen), CB 263 (Atlantische verspreidingsbarriere en systematiek) en in Basteria 50 (verspreidingskaarten).

bedraagt dat, alleen al wat Sphaeriidae betreft, ongeveer honderd (soorten, subgenera, genera). Men waagde er zelfs de voorspelling (op grond waarvan?), dat het vermoedelijke aantal soorten in het gebied van de toenmalige Sovjet-Unie tussen de 200 en 500 zou kunnen bedragen (Scarlato 1981). In enkele opzichten lijkt deze ontwikkeling sterk op een herhaling van de Franse "Nouvelle Ecole" van ruim een eeuw geleden. Hoewel de Russische systematiek van *Pisidium* tot nu toe geen ingang gevonden heeft in "het Westen" en merkwaardigerwijs zelfs niet in de vroegere satellietstaten van de Sovjet-Unie, zijn alle nieuwe namen geldig volgens de Internationale Regels voor Zoölogische Nomenclatuur en hebben wij er dus wel degelijk rekening mee te houden.

De eerste en voornaamste vraag die wij ons stellen is deze: Is de *Pisidium*-fauna van Oost-Europa soortelijk verschillend van die van West-Europa? Zelf heb ik ruim 30 jaar geleden, toen Shadin en Likharev nog in Leningrad werkten, de kans gehad heel wat monsters *Pisidium* uit noordelijk en centraal Rusland te bestuderen. Ik kwam toen tot de slotsom, dat de *Pisidium*-fauna er soortelijk niet verschilt van die elders in Europa, en dat er dus een fundamenteel verschil van opvatting over de soort bestaat tussen Oost- en West-Europa. In zoverre is dat jammer, omdat hierdoor voorlopig geen sprake kan zijn van een samenwerking op bijvoorbeeld biogeografisch gebied. Verspreidingskaarten voor geheel Europa liggen, wat Sphaeriidae betreft, nog niet in het verschiet.

Om de Russische systematiek te begrijpen, kan het nuttig zijn de werkwijze te analyseren. In taxonomisch werk kan men vier fasen onderscheiden, nl. verzamelen, observeren, interpreteren, benamen.

De wijze van verzamelen kan van invloed zijn op de determinatie, in die zin, dat in grote series (soortelijke) morfologische hiaten beter waargenomen kunnen worden dan in kleine series. De Russische soortbeschrijvingen hebben bij mij vaak de indruk gewekt gebaseerd te zijn op onderzoek van een gering aantal exemplaren.

Op punt twee, het observeren van het verzamelde materiaal, waag ik het niet kritiek te hebben. De Russische malacologen gaan, zowel wat anatomie als conchologie betreft, ver in het waarnemen van details die misschien taxonomisch van belang zouden kunnen zijn, maar waaraan de Westerse pisidiologen (de term is niet een uitvinding van mij, maar werd reeds gebruikt door Westerlund (1873: 526)) veelal voorbij gaan. Men hecht er veel waarde aan het vaststellen van minutieuze verschillen in convexiteit en vorm van de schelp. Deze zogenaamde "comparatieve methode" is duidelijk uitgelegd door Shikov & Zatravkin (1991). Anatomisch (o.a. Korniushev) doet men verrassende waarnemingen wat betreft de vorm en het aantal spierbundeltjes van de mantelrand en het aantal filamenten van de kieuwen. Deze en andere waarnemingen zijn en worden ontegenzeggelijk conscientieus gedaan.

Het knelpunt zit echter in de derde fase, de interpretatie van het waargenomen in systematische zin. Elk waargenomen verschilpunt (op hoeveel proefdieren??) wordt taxonomisch geïnterpreteerd. De traditionele soorten, die "het Westen", na anderhalve eeuw ervaring meent te mogen onderscheiden en die nog in 1965 door de grote Russische malacoloog Shadin (= Zhadin) geadopteerd werden, hebben van de Leningrad-school genusrang gekregen.

En wat wij als formae opvatten, worden soorten. Zodoende zijn er alleen al in Europees Rusland tientallen nieuwe 'soorten' Sphaeriidae gepubliceerd. Het logische gevolg van deze zienswijze is, dat de soortelijke variabiliteit gering is, het verspreidingsgebied van elke soort beperkt, en de geologische leeftijd van elke soort relatief kort. Persoonlijk huldig ik een diametraal tegenovergestelde opvatting: een relatief grote variabiliteit en een wijd verspreidingsgebied van elke soort en, in de meeste gevallen, een ver geologisch verleden.

De Russische zienswijze op de soort heeft wel aanleiding tot pisidiologische "anekdotes" gegeven. Zo schreef een Duitse malacoloog mij eens, dat hij aan de auteur van een artikel over *Pisidium*s van een Baltisch meer, levende exemplaren van een alleen in dat meer voorkomende soort gevraagd had. Het antwoord luidde, dat helaas niet aan het verzoek kon worden voldaan, aangezien de desbetreffende soort intussen (na één jaar) uitgestorven was..... Zelf stuurde ik eens een serie van tien exemplaren van *Pisidium pseudo-sphaerium* uit het Naardermeer, naar Leningrad. In de ontvangstbevestiging werd terloops medegedeeld, dat mijn materiaal vier nauw verwante soorten omvatte, onderling gekenmerkt door verschillen in convexiteit van de schelp.

Ten slotte punt vier, de naamgeving. Russische sphaeriologen hebben ook oude synoniemen doen herleven. Daarbij bleek herhaaldelijk een belangrijke handicap te bestaan, namelijk onwetendheid omtrent nog bestaande en in Westerse musea bewaarde typen. Onbegrijpelijk is dit niet, want er bestaat geen catalogus dezer typen. Men is er dus uitsluitend aangewezen op de interpretatie van beschrijvingen, meestal zonder afbeeldingen, wat een hachelijke onderneming is. Een voorbeeld van een foute interpretatie heeft betrekking op *P. dupyanum* Normand, dat -blijkens mijn onderzoek van typen- een ouder synoniem van *P. subtruncatum* Malm is. Starobogatov doet Normand's soort herleven als *dupuiantum* en plaatst een plooi op de umbo.....

Hieronder geef ik in het kort mijn gedachten weer over een mogelijke subgenusindeling van de in Nederland gevonden *Pisidium*-soorten, getoetst aan de ideeën van Meier-Brook en Korniuschin. Steeds weer blijkt het moeilijk te beoordelen, wat op verwantschap wijst en wat een toevallige convergentie is.

- *Pisidium* s.s. Type-soort *P. amnicum* (Müller). De fossiele *P. clessini* Neumayr (syn. *P. astartoides* Sandberger) wordt hiertoe gerekend, evenals de noordelijk Europese soort *P. subtilestriatum* Lindholm en de Noordamerikaanse zustersoort *P. idahoense* Roper. Tenslotte ook *P. dubium* Say, Noord-Amerika, hoewel deze soort een enigszins uitpuilend ligament heeft.
- *Neopisidium* Odhner. Type-soort *P. moitessierianum* Paladilhe. Geen vertegenwoordigers in Amerika.
- *Conventus* Pirogov & Starobogatov. Type-soort *P. conventus* Clessin.
- *Odhneripisidium* Kuiper. Type-soort *P. stewarti* Preston. In Nederland de fossiele *P. stewarti* (= *P. vincentianum* Woodward), en, recent, *P. tenuilineatum* Stelfox.

Alle andere in Nederland levende soorten *Pisidium* zijn de laatste decennia in één en hetzelfde subgenus ondergebracht, zij het onder

verschillende benamingen. Ik merk hierbij op, dat de door Boettger voorgestelde oude naam *Galileja* niet gebruikt kan worden, omdat de type-soort *G. tenebrosa* een mariene soort blijkt te zijn; dat *Rivulina* Clessin, 1873, is gepreoccupeerd door *Rivulina* Lea, 1850 (een gastropood); en dat *Cymatocyclas* Dall mijns inziens niet in aanmerking komt, omdat de type-soort een Amerikaans endemisme is, dat geen nauw verwante soort in Europa heeft.

Afgezien van deze nomenclatorische kanttekeningen, onderscheid ik enkele systematische eenheden binnen Odhner's *Eupisidium*. Hier zou sprake kunnen zijn van subgenera.

1. Soorten die normaliter of exceptioneel een umbonale plooi bezitten: *P. henslowianum* (Shepp.) en de forma (geografische ondersoort?) *inappendiculata* auct., *P. supinum* Schmidt, *P. lilljeborgii* Clessin en de forma (ondersoort?) *cristata* Sterki. Deze groep zou *Henslowiana* Fagot, 1892, kunnen heten. De type-soort (tauto-nymie) is *P. henslowianum*. Of de arctische *P. waldeni* Kuiper hier ook toe gerekend moet worden, zoals Meier-Brook (1986) suggereert, is voor mij een open vraag. Deze soort bezit nimmer een umbonale plooi en haar nepionische schelp is anders van vorm dan die van *P. lilljeborgii*.
2. *P. subtruncatum* Malm en *P. pulchellum* Jenyns. Meier-Brook (1986) wijst er op, dat deze soorten "a greatly reduced length of the foot slit" gemeen hebben met *P. milium* en *P. pseudosphaerium*. Daar *P. pulchellum* niet in Amerika voorkomt, zou men zich kunnen voorstellen, dat deze soort eerst ontstaan is na het wegvallen van de laatste Noordatlantische verspreidingsbrug met Amerika. De oudst bekende fossiele vondsten van *P. pulchellum* dateren van het Laat-Pleistoceen. *P. pulchellum* zou dan een jongere soort zijn dan *P. subtruncatum*. De beide soorten zou ik de subgenusnaam *Pulchelleuglesa* Starobogatov 1983 willen geven. *P. pulchellum* is er de type-soort van. Ik aarzel met de onderbrenging van *P. nitidum* Jenyns in dit subgenus. Deze soort is holarctisch verspreid, maar de variabiliteit in Amerika en die in Europa zijn enigszins verschillend. Wat wij noemen de karakteristieke umbonale ribbelsculptuur, ontbreekt vrijwel in de Amerikaanse vormen. Met *P. subtruncatum* heeft *P. nitidum* gemeen de mogelijkheid een regelmatige ribbelsculptuur te kunnen ontwikkelen. Bij *P. pulchellum* is deze sculptuur permanent. *P. nitidum* forma *arenicola* Stelfox is vaak voor *P. pulchellum* aangezien. Doch ook hier de vraag: convergentie of verwantschap?
3. Een zoögeografisch enigszins analoog geval als no. 2 zijn de zustersoorten *P. milium* Held en *P. pseudosphaerium* Schlesch. De eerstgenoemde soort is holarctisch verspreid, de tweede komt alleen in westelijk Eurazië voor, dus evenmin in Amerika. *P. pseudosphaerium* zou dan de jongste van de twee zijn. Als subgenusnaam komt hier mijns inziens *Tetragonocyclas* Pirogov & Starobogatov, 1974, in aanmerking.
4. De holarctisch verspreide *P. obtusale* (Lamarck) en de nearctische *P. ventricosum* Prime zijn mijns inziens geografisch vicariërende zustersoorten, die ik de subgenusnaam *Cyclocalyx* Dall, 1903, zou willen geven.

5. Een bijzonder duo vormen de geografische vicariërende zuster-soorten *P. hibernicum* Westerlund (Eurazië) en *P. ferrugineum* Prime (N. Amerika, Canada). Elk dezer soorten heeft een eigen variabiliteit ontwikkeld. Subgenusnaam: *Hiberneuglesa* Starobogatov, 1984. De soms sterke gelijkenis van *P. hibernicum* met *P. nitidum* berust mijns inziens op toevallige convergentie.
6. *P. personatum* Malm lijkt wat schelpvorm en slotdetails betreft soms sprekend op bepaalde vormen van *P. obtusale*. De soort is algemeen in westelijk Eurazië en komt niet in Amerika voor. Toch zou ik aarzelen haar in het subgenus *Cyclocalyx* onder te brengen. Anderzijds is er een treffende gelijkenis met vormen van *P. casertanum* (Poli). Geyer (1927: 196) dacht zelfs, dat *P. personatum* een "Kümmerform" van *P. casertanum* zou kunnen zijn. *P. personatum* en *P. casertanum* bewonen vaak dezelfde biotoop en zijn dan moeilijk uit elkaar te houden. Alweer de vraag: wijst dit op een nauwe verwantschap of betreft het een toevallige convergentie? *P. casertanum* komt in alle werelddelen voor, *P. personatum* is beperkt tot Europa, Voor-Azië en de Noordamerikaanse kust. De soort leeft niet in Amerika. Wijst het enorme verschil in grootte der respectieve arealen op een verschil in soortelijke leeftijd? Beide soorten zou ik willen onderbrengen in het subgenus *Casertiana* Fagot, 1892.

Samenvattend overzicht van de in Nederland gevonden soorten *Pisidium*:

- P. (Pisidium) amnicum* (Müller)
- P. (Pisidium) clessini* Neumayr
- P. (Neopisidium) moitessierianum* Paladilhe
- P. (Conventus) conventus* Clessin
- P. (Odhneripisidium) stewarti* Preston (=vincentianum Woodward)
- P. (Odhneripisidium) tenuilineatum* Stelfox
- P. (Henslowiana) henslowianum* (Sheppard)
- P. (Henslowiana) supinum* A. Schmidt
- P. (Henslowiana) lilljeborgii* Clessin
- P. (Pulchelleuglesa) pulchellum* Jenyns
- P. (Pulchelleuglesa) subtruncatum* Malm
- P. (Pulchelleuglesa?) nitidum* Jenyns
- P. (Tetragonocyclus) milium* Held
- P. (Tetragonocyclus) pseudosphaerium* Schlesch
- P. (Hiberneuglesa) hibernicum* Westerlund
- P. (Cyclocalyx) obtusale* (Lamarck)
- P. (Casertiana) casertanum* (Poli)
- P. (Casertiana) personatum* Malm

Summary

The author gives his view on the subgeneric division of the genus *Pisidium*, with special reference to the Dutch species of *Pisidium*.

Geciteerde literatuur

- Boettger, C.R., 1961. Zur Systematik der in die Gattung *Pisidium* C.Pfr. gerechneten Muscheln. - Arch.Moll., 90: 227-248. Met "Zusätze" in 1962.
- Bowden, J. & D. Heppell, 1968. Revised list of British Mollusca. 2. Unionacea, Cardacea. - J.Conch., 26: 237-272.
- Korniushin, A.V., 1991. Anatomical aspects of the taxonomy and philogeny of Pisidioidae (Bivalvia). - Proc.10th Intern.Malac.Congress (Tübingen 1989): 601-605.
- Meier-Brook, C., 1986. The question of subgrouping in *Pisidium*. - Proc.8th Intern.Malac.Congress (Budapest 1983): 157-160.
- Scarlato, O.A., 1981. Research of the Soviet malacologists in the recent years. - Venus, 40: 160-176.
- Shikov, E.V. & M.N. Zatravkin, 1991. The comparative method of taxonomic study of Bivalvia used by Soviet malacologists. - Malak.Abh. Dresden, 15: 149-159.
- Sysoev, A.V. & Yu.I. Kantor, 1992. Names of mollusca introduced by Ya.I. Starobogatov in 1957-1992. - Ruthenica, 2: 119-159.
- Westerlund, C.A., 1873. Sveriges, Norges och Danmarks Land- och Sötvatten Mollusker, II, Lund: I-V, 297-651.



(uit: the Far side, Gary Larson)