

ZEHN SUBGENERA FÜR ACHTZEHN PISIDIUM-ARTEN ?

von

Claus Meier-Brook ¹

J.G.J. Kuiper hat immer wieder einen Mangel an Dialog auf seinem Spezialgebiet beklagt. Als ich auf seinen Artikel (Kuiper 1993) im letzten Correspondentieblad brieflich reagierte, hat er mich als väterlicher Freund ermuntert, meine Position auch öffentlich zu vertreten. Seinem Wunsch komme ich gerne nach.

Der Artikel gemahnt mich an die im United Kingdom seit je vorherrschende Einstellung "no subgenera!". Wenn man in englischen Schlüsseln sieht, daß fast alle Planorbiden dem Genus *Planorbis* zugeordnet werden und alle Lymnaeiden *Lymnaea*, kommt man allerdings zu dem Schluß: Sinnvoller wäre es, Verwandtschaftsgruppierungen auch in der Namensgebung, i.e. eigenen Genus- oder Subgenusnamen, sichtbar zu machen. Ich finde daher den Kompromiß gut, den mir John B. Burch 1973 einmal im Gespräch nahegelegt hat: Wird eine Gattung so groß, daß es dem Leser nichts mehr sagt, wenn er bei Bestimmungsunsicherheit lesen muß: "*Lymnaea* sp.", dann gibt es ihm eine etwas klarere Vorstellung, wenn er wenigstens liest "*Radix* sp." oder "*Stagnicola* sp.". Ob das eine eigene Gattung ist oder eine Untergattung, spielt m.E. überhaupt keine Rolle. Es gibt ja oberhalb der Spezies keine allgemein anerkannten Kriterien für die Wahl von taxonomischen Kategorien, und es steht in der Tat jedem frei, ob er eine Gruppierung subgenus, genus, tribus, subfamilia, familia oder höher nennen will. Die Entscheidung, keine zu unübersichtlichen Gruppierungen beizubehalten, ist eine rein praktische und dient der bestmöglichen Verständigung unter Wissenschaftlern. Das andere Extrem, das man immer wieder in der Leningrader Schule sieht, führt zu Aufspaltungen, die gerade bei Sphaeriiden unter anderem viele Untergattungen und auch Gattungen aufstellt, welche nur eine Art enthalten. Damit ist nichts gewonnen, und akzeptieren kann ich ein solches Verfahren nur dann, wenn eine Einteilung in Gruppierungen am einen Ende der Verwandtschaftsgruppe am anderen Ende einzelne Arten übrig läßt, welche dann auch einmal einsam bleiben müssen; das ist eine Frage der Konsequenz.

Daß auch J.G.J. Kuiper seit jeher eine mittlere Position eingenommen hat zwischen den Extremen, ist mir immer vernünftig erschienen. Es ist mir andererseits klar, daß die Aufstellung einzelner gutbegründeter Subgenera, wie *Afropisidium* und *Odhneripisidium*, den Bearbeiter in den Zugzwang setzen, nun auch für alle anderen Arten eine Entscheidung zu treffen. Wenn Kuiper diesen Schritt macht, dann ist es auch nur konsequent, daß er sich die Mühe gemacht hat, die bisher in Leningrad und Kiev eingeführten oder wiederbelebten Namen auf nomenklatorische Haltbarkeit hin zu sichten. Ich bin deshalb sehr dankbar dafür, daß Hans Kuiper sich dieser verantwortungsvollen Aufgabe unterzogen hat. Da er nicht nur als bester Kenner der Gruppe bekannt ist, sondern ihm mit vollem Recht auch der Nimbus des sorgfältigen Nomenklatorikers anhaftet, muß man damit rechnen, daß in Zukunft jeder die von ihm gewählten subgenerischen Zuordnungen übernimmt und andere drängt, dies auch zu tun. Daß andere nicht mit allen seinen Entscheidungen glücklich

¹ Institut für Tropenmedizin d'Univ., Wilhelmstr. 27, D-72074 Tübingen, Duitsland

sind, ist dabei fast eine Selbstverständlichkeit, wie überall in der Wissenschaft, wo man Gewichte setzen muß und dies unterschiedlich tut. Ich möchte im folgenden meine Gegenpositionen schildern.

Zunächst einmal etwas Grundsätzliches: Daß ich viele monotypische Subgenera für überflüssig halte, da ohne Aussagewert über Verwandtschaft (es sei denn, fossile Verwandte gehörten zweifellos frei mit hinein: Beispiel *Pisidium clessini* Neumayr als naheverwandte mit *P. amnicum* (Müller) sowie *P. dubium* Say u.a.), betonte ich schon. Aber auch Untergattungen, die jeweils nur zwei Schwesterarten enthalten, sind mir zu eng. Ich halte es für nützlich, wenigstens drei bis fünf eng verwandte Arten zu vereinen und in der Anordnung innerhalb des Subgenus zu verdeutlichen, wo Schwesterartenverhältnisse vorliegen. In unserem Falle konkret:

1. Ein Subgenus, welches *P. subtruncatum* Malm, *P. pulchellum* Jenyns, *P. milium* Held und *P. pseudosphaerium* Schlessch vereint, ist durch die Synapomorphie "verkürzter Fußschlitz" ausgezeichnet (Meier-Brook 1986). Die obige Reihenfolge verdeutlicht, daß die ersten und die letzten beiden je zwei Schwesterarten verkörpern, welche zueinander wiederum in einem Schwestergruppen-Verhältnis stehen. Den jeweiligen Schwesterarten-Paaren noch jeweils einen Namen zu geben würde dann bedeuten, eine Kategorie einzuführen, die zwischen Subgenus und Species angesiedelt wäre, etwa wie die Sectio bei Thiele (1935). Der Gebrauch dieser Kategorie ist von späteren Autoren nicht übernommen gepflegt worden; aber in unserem Falle wäre das auch nicht wünschenswert, wenn daraus lediglich Zweiergruppen resultierten. Der Name unserer Vierergruppe muß der ältere der beiden in Leningrad geschaffenen neuen Namen sein, nämlich *Tetragonocyclas* Pirogov et Starobogatov, 1974. Da dieser eindeutig auf *P. milium* gemünzt ist, erscheint es unglücklich, daß *P. subtruncatum* mit seiner nun wirklich nicht tetragonischen Form hier hineinfällt; aber die Regeln lassen nichts anderes zu, es sei denn, es wäre bereits früher für eine dieser vier Arten ein Name der Genus-Gruppe aufgestellt worden. Dies wäre zu prüfen. Im übrigen wäre der andere der beiden Namen, *Pulchelleuglesa* Starobogatov 1983, nur wenig glücklicher.

2. Daß *P. nitidum* in *Pulchelleuglesa* wohl nicht recht hineinpaßt, hat Kuiper durch ein Fragezeichen ja selbst zum Ausdruck gebracht. *P. nitidum* steht meines Erachtens in Mitteleuropa eher isoliert da und müßte konsequenterweise einen eigenen Subgenus-Namen erhalten. Der Befund einer gewissen Affinität zu den vier *Pulchelleuglesa*-Arten auf biochemischer Ebene durch Günther & Hinz (1988) gibt allerdings zu denken; diese Autoren sehen andererseits auch *P. casertanum* ganz in dieser Nähe. Beides kann ich aus ihren Ergebnissen nicht recht nachvollziehen, und es erhebt sich überdies die Frage, ob nicht die Ähnlichkeiten lediglich auf Symplesiomorphien beruhen.

Pisidium nitidum wegen der Neigung, stark gerippte Formen auszubilden, in die Nähe von *P. pulchellum* und damit auch *P. subtruncatum* zu stellen, finde ich nicht richtig. Meines Erachtens spricht gerade die auffällige Verschiedenheit der Rippung zwischen *P. pulchellum* und *P. nitidum arenicola* (auf die Kuiper als erster besonders hingewiesen hat), für Konvergenz. Die anatomischen Verhältnisse (relative Fußschlitzlänge) hingegen unterliegen mit viel größerer Wahrscheinlichkeit keiner Konvergenz. Eine Einordnung, in der *P. nitidum* die beiden Schwestergruppen von-

einander trennt, sollte sich auf jeden Fall nicht einbürgern. *P. nitidum* in diese Gruppe mit einzuschließen wäre dann gerechtfertigt, wenn eine weitere Synapomorphie die obigen vier Arten mit dieser verbände. Eine solche wäre jedoch eher in der Weichteilmorphologie zu suchen als in der Conchologie. Bekannt ist mir keine.

Als ich seinerzeit in die Sphaeriiden-Taxonomie einstieg, hat mir bisweilen die Ähnlichkeit zwischen *P. milium* und *P. nitidum* (im Glanz und in der Neigung zum Abgrenzen der Jugendschale durch vertiefte Linien, wie sie auch bei *P. hibernicum* gelegentlich auftritt) zu schaffen gemacht. Intuitiv (was zugegebenermaßen kein Argument ist!), allerdings auch wieder nur vom Gehäuse her, würde ich *P. nitidum* näher bei *P. obtusale* ansiedeln. Biochemisch spricht bisher nichts dafür (Günther & Hinz 1988). Hier, wie auch in allen anderen Gruppen, würden allerdings mit Sicherheit weitere biochemische Vergleiche über unser morphologisches schwaches Bild hinaus weitere Anhaltspunkte liefern, die gezielt im morphologischen Bereich nach Synapomorphien suchen ließen.

3. Der Zweifel, ob *P. waldeni* in die Verwandtschaft von *P. lilljeborgii* und damit in die von *P. henslowanum* plus *P. supinum* (Odhner 1929: 70) gehört, ist sehr interessant. Für mich ist ein gewichtiges Argument Odhner's Feststellung, daß letztere drei Arten eine alternierende Verwachsungshöhe der aufsteigenden an der absteigenden Lamelle der inneren Kiemen haben (sollen!). Dies systematisch nachzuprüfen und dann auch bei *waldeni* und natürlich auch anderen Pisidien (auch in N-Amerika) zu suchen, wäre eine lohnende Aufgabe. Auf jeden Fall halte ich Kuiper's Vereinigung der drei Arten in einem Subgenus *Henslowiana* Fagot, 1892 für gerechtfertigt. Günther & Hinz (1988) weisen auf biochemische Gemeinsamkeiten zwischen den drei Arten (IEF von Amylase und Phosphomucoglutase = PGM) ebenso hin wie darauf, daß *P. hibernicum* einige dieser auffälligen Gemeinsamkeiten mit ihnen teilt. Es wäre daher nicht abwegig, *P. hibernicum* in den empfohlenen morphologischen Vergleich mit einzubeziehen. Tentativ beziehe ich letztere Art in dasselbe Subgenus ein.

4. Eine grundsätzliche Frage taucht in zoogeographischem Zusammenhang auf, wenn man sich die HENNIG'sche Argumentationsweise zu eigen macht. HENNIG geht ja davon aus, daß neue Arten aus einem Aufspaltungsprozeß hervorgehen. Dabei bleibt naturgemäß die Stammart mit sehr geringen Änderungen und in viel größerem Areal erhalten als die zweite Art, die sich stärker abändert und ein meist auch später viel kleineres Areal besiedelt. Das ist nicht leicht einzusehen; aber wenn man von Schwesterarten spricht, muß man davon ausgehen, daß beide gleich alt sind. Da ich *P. subtruncatum* und *P. pulchellum* als Schwesterarten betrachte, ebenso wie *P. milium* und *P. pseudosphaerium*, könnte ich dies also nicht damit vereinbaren, daß *P. pulchellum* beziehungsweise *P. pseudosphaerium* die jeweils jüngere Art sein sollen. Die Schwierigkeit mit der Interpretation der Verbreitung (Punkte 2 und 3 in Kuipers Artikel) könnte ich plausibel meistern mit folgender hypothetischer Erklärung: *P. subtruncatum* besaß ein großes Areal zu dem Zeitpunkt, als die gemeinsame Stammart von *P. subtruncatum* und *P. pulchellum* sich aufteilte, und gleichzeitig wohl auch die ökologisch größere Plastizität, die eine Neubesiedelung etwa des heutigen Nordamerika erleichterte. Diese Aufspaltung muß stattgefunden haben, als die nordatlantische Brücke noch bestand. *P. subtruncatum* war weit ge-

nug nach Westen verbreitet, um sich noch in die westliche Hälfte von Laurasia hinein auszubreiten. *P. pulchellum* besiedelte ein kleines Areal und hatte keine Gelegenheit, weit genug nach Westen vorzustoßen, bevor Laurasia endgültig auseinanderbrach. Entsprechendes könnte für *P. milium* und *pseudosphaerium* gelten.

In der Tat könnte man in diesen Fällen sagen: *P. subtruncatum* sowie *P. milium* sind den gemeinsamen beiden Stammarten wohl ähnlicher als die beiden anderen, haben damit "mehr Tradition", und in diesem Sinne würde ich denn auch die Bezeichnung "jongere soort" (Kuiper 1993: 153 Mitte) für *P. pulchellum* und *P. pseudosphaerium* als semantisch verstehen und akzeptieren können.

5. Gegen eine nahe Verwandtschaft zwischen *P. casertanum* und *P. personatum* hat es bisher nie Einwände gegeben, so daß unter den nicht- neotenischen Arten Mitteleuropas nur noch *P. nitidum* und *P. obtusale* übrig bleiben. Ich würde mangels besserer Einsichten diese zwei einmal tentativ in einem Subgenus vereinen und diese Einordnung in einem Fall mit Fragezeichen versehen. Der älteste verfügbare Name wäre *Cyclocalyx* Dall, 1903.

6. Die drei rezenten Arten mit weggefallenen äußeren Kiemen sowie Branchialöffnungen gehören Gruppierungen an, welche mit großer Wahrscheinlichkeit auf zwei voneinander unabhängige Neotenie prozesse zurückgehen. Eine Einschränkung der Subgenuszahl könnte folgen, wenn sich der Eindruck verstärkt, daß *P. moitessierianum* mit *P. tenuilineatum* näher verwandt ist und nicht so allein dasteht, wie bisher angenommen. Günther & Hinz (1988) fanden Übereinstimmung im IEF- Bandenmuster der Phosphomucoglutase, die in diese Richtung ebenso weist wie Anhaltspunkte aus eigenen Ligamentstudien (Meier-Brook, unveröff.). Für diesen Fall stelle ich *P. moitessierianum* vorläufig in das Subgenus *Odhneripisidium* Kuiper 1962.

Zusammenfassend stelle ich der von Kuiper gebrachten Tabelle folgende modifizierte Aufstellung gegenüber:

- P. (Pisidium) amnicum* (O.F.Müller)
- P. (Pisidium) clessini* Neumayr
- P. (Henslowiana) henslowianum* Sheppard
- P. (Henslowiana) supinum* A.Schmidt
- P. (Henslowiana) lilljeborgii* Clessin
- P. (? Henslowiana) hibernicum* Westerland
- P. (Casertiana) casertanum* (Poli)
- P. (Casertiana) personatum* Malm
- P. (Cyclocalyx) obtusale* (Lamarck)
- P. (? Cyclocalyx) nitidum* Jenyns
- P. (Tetragonocyclas) milium* Held
- P. (Tetragonocyclas) pseudosphaerium* Schlesch
- P. (Tetragonocyclas) subtruncatum* Malm
- P. (Tetragonocyclas) pulchellum* Jenyns
- P. (Neopisidium) * conventus* Clessin
- P. (Odhneripisidium) stewarti* Preston
- P. (Odhneripisidium) tenuilineatum* Stelfox
- P. (? Odhneripisidium) moitessierianum* Paladilhé

Die geänderte Reihenfolge hierin deutet die wahrscheinliche Sukzession der im Laufe der Zeit erfolgten Transformationen auf dem subgenerischen Niveau an: das Subgenus *Pisidium* s.str. steht dem *sphaerium*-ähnlichen gemeinsamen Vorfahren der Schwestergruppen *Musculium* und *Pisidium* einerseits (vgl. Mansur 1993 und Mansur & Meier-Brook 1992) und *Sphaerium* andererseits "noch" am nächsten. Das Subgenus *Odhneripisidium* hat auf der anderen Seite wohl die höchste Zahl an abgeleiteten Merkmalen (Autapomorphien).

Innerhalb der Subgenera steht der Subgenerotypus an erster Stelle, soweit in Mitteleuropa vorhanden, sonst dessen offenbar nächster Verwandter (hier im Falle von *Cyclocalyx*).

Mit einer solchen, etwas gemäßigten, Aufspaltung des Genus *Pisidium* ist einer bemerkbaren Tendenz zum Splitting Rechnung getragen. Andererseits wird der Gefahr vorgebeugt, daß die im Osten Europas hier und da geübte extreme Aufspaltung von Taxa und deren Anhebung um oft mehr als eine Kategorie (etwa ein Subgenus zur Familie: *Euglesa* --> *Euglesidae*; vgl. Meier-Brook 1993: 142) sich eines Tages in mitteleuropäischen Artenlisten wiederfindet, womit der Verständigung unter Spezialisten ein schlechter Dienst erwiesen wäre.

Der im Titel gestellten Frage, ob man 10 Subgenera für 18 Arten braucht, kann ich nicht mit einer spürbaren Reduktion antworten. Sieben Untergattungen sind immer noch recht viel; diese Zahlen spiegeln die noch großen Unsicherheiten in der Verwandtschaftsforschung wider. In Betracht ziehen könnte man allenfalls noch, das Subgenus *Casertiana* Fagot, 1892 auszudehnen und ihm *P. obtusale* und (?) *P. nitidum* einzuverleiben. Eine solche Gruppierung wäre allerdings mit noch größerer Wahrscheinlichkeit heterogen und eher ein "Mülleimer per exclusionem" als ein Monophylum.

Jetzt sind die Chemotaxonomien wieder auf den Plan gerufen. Ihnen werden danach die vergleichenden Morphologen folgen müssen; auf morphologischer Ebene ist die Unterscheidung zwischen Synapomorphien und Symplesiomorphien wohl sicherer als auf der chemischen.

Summary

A reply is given to a proposal made by Kuiper (1993, CB 275: 150-155) towards a subgeneric grouping of *Pisidium* species found in the Netherlands. The following modifications are suggested: The species *P. milium*, *pseudosphaerium*, *subtruncatum* and *pulchellum* should be grouped in a common subgenus: *Tetragonocyclas*. Some tentative groupings may reduce the number of subgenera from ten to seven: *P. hibernicum* in *Henslowiana*, *P. nitidum* in *Cyclocalyx*, *P. moitessierianum* in *Odhneripisidium*. The arrangement published in Kuiper's table is altered according to a more probable sequence of evolutionary transformations which is based on rising numbers of derived character states.

Literatur

- Boettger, C.R. 1962. Zusätze zu C.R. Boettger, Zur Systematik der in die Gattung *Pisidium* C. Pfeiffer gerechneten Muscheln. Arch.Moll. 91: 63-66.
- Günther, A. & Hinz, W. 1988. Vergleichende elektrophoretische Untersuchungen an europäischen Sphaeriidae-Arten (Bivalvia). Zool.Anz. 220: 49-58.
- Kuiper, J.G.J. 1993. Subgenusindeling van het geslacht *Pisidium*. Corr.blad Ned.Malac.Ver. 275: 150-155.
- Mansur, M.C.D. 1993. Morphologische Untersuchungen an *Eupera Bourguignat, 1854*, und *Byssanodonta Orbigny, 1846*. Zur phylogenetischen Systematik der Sphaeriidae und Corbiculidae (Bivalvia, Veneroidea). - Tübingen, Diss.Biol., VIII, 125 S., 152 Abb., 6 Tab., 4 S. Anhang.
- Mansur, M.C.D. & Meier-Brook, C. 1992. Morphology of *Eupera Bourguignat, 1854*, and *Byssanodonta, 1843*, and the phylogenetic affinities within the family Sphaeriidae (Bivalvia, Veneroidea). - Abstr.11th Intern.Malacol.Congr., Siena 1992: 335-336.
- Meier-Brook, C. 1986. The question of subgrouping in *Pisidium*. Proc.Eighth Intern.Malacol.Congr. (Budapest 1983): 157-160.
- Meier-Brook, C. 1993. Artauffassungen im Bereich der limnischen Mollusken und ihr Wandel im 20. Jahrhundert. - Arch.Moll. 122: 133-147.
- Odhner, N.H. 1929. Die Molluskenfauna des Tåkern. - In: Sjöen Tåkerns Fauna och Flora. - Kgl.Sv.Vet.Akad. 8: 1-129.
- Odhner, N.H. 1951. Swedish High Mountain Mollusca. In: Brinck, P. & Wingstrand, K.G. (eds.), The Mountain Fauna of the Virihaure Area in Swedish Lapland. - Lunds Univ. Årsskr. N.F., Avd.2, 46: 26-50.
- Thiele, J. 1935. Handbuch der systematischen Weichtierkunde 2: I-V, 779-1154. Nachdruck 1963, Amsterdam (Asher).

* (pag. 12). Hier stellt sich die nomenklatorische Frage nochmals nach dem Typus für das Subgenus *Neopisidium*. Boettger (1962) bemängelte mangelnde nomenklatorische Sorgfalt in Odhners ausdrücklicher Festlegung von *P.conventus* als Subgenerotypus im Jahre 1938. Er wies auf den Formfehler hin, daß Odhner 1921 in der Liste der in das neue Taxon gehörenden Arten zwar *P.clessini* genannt hat, 1938 aber auf den Synonym-Charakter der beiden nicht hinwies. Als erste regelgerechte Festlegung fand Boettger diejenige von Habe im Jahr 1951 mit *P.torquatum* Stelfox (jüngeres Synonym von *P.motessierianum* Paladilhe), und seither wurde diese übernommen. Ich weise jedoch darauf hin, daß in demselben Jahr Odhner (1951: 33, Zeile 8 v.u.) feststellte: "In 1921 I designated *P.conventus* as the type of a new subgenus, *Neopisidium* ..." und daß er 14 Zeilen vorher auf die Synonymie der Art mit *P.clessini* Surbeek hinwies. Trotz der nicht ganz korrekten Behauptung ist damit den Regeln Genüge getan. Auch wenn sich formaljuristisch eine Priorität der Habe'schen Wahl innerhalb desselben Jahres erweisen sollte, so ist doch durch das Taxon-Autors Entscheidung und ausdrückliche Willenserklärung hier (und eben nicht zum ersten Mal, sondern höchstens zum ersten Mal nomenklatorisch unanfechtbar!) eine Rückkehr zu früherem Usus gerechtfertigt.