Arch. Moll. | 112 (1981) | (1/6) | 9—19 | Frankfurt a. M., 11. 6. 1982

Zur Frage der geographischen Unterarten bei Pisidien, insbesondere bei *Pisidium personatum* MALM.

Von

J. G. J. KUIPER,
Paris.

Mit 54 Abbildungen.

Die Frage, ob es in der Gattung *Pisidium* geographische Unterarten oder Rassen im Sinne von „werdenden Arten" gibt und ob also die in der einschlägigen Literatur manchmal verwendete trinominale Namensgebung (z. B. JAECKEL 1962: 222; ZEISSLER 1971: 496) zu verantworten ist, ist deswegen sinnvoll, weil eine Bejahung den Weg zur Annahme ebensovieler selbständiger Arten eröffnet. Diesen Weg haben inzwischen seit etwa 1960 der führende Sowjet-Malakologe STAROBOGATOV und seine Schüler eingeschlagen. Ihre neue Anschauungsweise, die einer Wiederholung des Systems der französischen „Nouvelle Ecole" des 19. Jahrhunderts gleicht, jedoch einen anderen theoretischen Hintergrund hat, führt leider zu einer wachsenden Divergenz zwischen den taxonomischen Auffassungen innerhalb und außerhalb der Sowjetunion, was neben anderem die Zusammenarbeit im Rahmen der European Invertebrate Survey nicht vereinfacht. Während die westliche Taxonomie in ganz Europa etwa 22 Arten des Genus *Pisidium* anerkennt, ist die Artenzahl allein im europäischen Teil der Sowjetunion schon fast auf das Dreifache angewachsen. Im Osten ist die Deutung der Formen und der morphometrischen Lücken anders als im Westen. Die Divergenz ist im Grunde auf das fundamentale Problem des Artbegriffes und der Artbegrenzung zurückzuführen. Um mehr Klarheit zu bringen, wäre ein Ost-West-Kolloquium über diese Materie willkommen. Vielleicht könnte das im Rahmen des 8. Internationalen Malakologen Kongresses (Budapest 1983) stattfinden. Der Dialog würde wesentlich gefördert werden, wenn zuvor Paratypoïde der von den Sowjet-Malakologen veröffentlichten neuen Taxa in einem oder mehreren großen europäischen Museen außerhalb der Sowjetunion belegt würden, so daß interessierte Taxonomen sich rechtzeitig eine eigene Meinung über die neuesten Taxa bilden können.

Was die Sphaeriidae betrifft, ist es klar, daß sich die Frage der geographischen Unterarten nicht einfach durch den Hinweis auf Verbreitungsmodelle anderer Gruppen von Süßwassermollusken oder Landmollusken beantworten läßt. Ausschlaggebend für die geographische Verbreitung der Kleinmuscheln sind nämlich drei Faktoren: erstens die Fähigkeit zur Selbstbefruchtung, zweitens die schon

seit DARWIN festgestellten häufigen Möglichkeiten zu passivem Transport auf dem Luftwege von einem Gewässer zum anderen, und drittens die Anpassungsfähigkeit einschließlich Trockenresistenz verschiedener Arten in wechselnden Umweltverhältnissen. Sogar die Verbreitungsmodelle der Großmuscheln mit ihrer anderen Fortpflanzungsbiologie und ihren Ausbreitungsbeschränkungen kommen hier nicht in Betracht.

Die Verkennung der drei genannten Faktoren war einer der Beurteilungsfehler der Malakologen des 19. Jahrhunderts, die sich mit der Systematik der Kleinmuscheln beschäftigten, was dazu führte, geringfügige morphologische Unterschiede zwischen Populationen weit auseinanderliegender Fundstellen als artliche Merkmale zu deuten. Die geographischen CLESSIN'schen Arten wie z. B. *Pisidium ibiricum, hispanicum, italicum, moreanum, cedrorum, boreale, sibiricum* usw. fanden ihren Ursprung in der Unterschätzung des biogeographischen Wertes dieser Faktoren.

Für die Feststellung etwaiger geographischer Variation einer *Pisidium*-Art genügt die Untersuchung einer beschränkten Zahl von Populationen verschiedener Herkunft bestimmt nicht. Nötig ist es, über möglichst viele, d. h. hunderte von Serien aus dem gesamten Areal zu verfügen. Erst dann ist man berechtigt, in dieser Materie eine sichere Aussage zu fällen.

Während meiner jahrzehntelang durchgeführten Bearbeitung von Pisidienaufsammlungen aus dem ganzen europäischen Bereich und den angrenzenden Gebieten, wobei bisher mehr als eine Million Individuen identifiziert wurden, habe ich der Gruppen- und der individuellen Variabilität besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Bestrebt wurde u. a., durch Abbildungen und Messungen ein genaues Bild der Grenzen der Variation der einzelnen Arten zu erwerben und auf Grund dieser Information zu erfahren, ob gewisse Formen ihren eigenen geographischen Bereich innerhalb des Großareals haben und somit den Status einer geographischen Unterart verdienen.

Als Beispiel sei hier eine Zusammenfassung meiner Beobachtungen zur Variabilität der Klappenform und der Schloßmerkmale von *Pisidium personatum* MALM dargeboten. Um einen Vergleich der Formen zu erleichtern, ist jeweils nur die rechte Gehäuseklappe (Schloßseite) abgebildet. Von der genannten Art habe ich Proben von einigen tausenden Fundorten in allen Teilen ihres großen Verbreitungsgebietes, das Europa, Vorderasien und das Küstengebiet Nordafrikas umfaßt, untersucht. Es wurde hier *P. personatum* gewählt, weil ihre Krenophilie, theoretisch jedenfalls, Möglichkeiten zur Speziation infolge geographischer und ökologischer Isolierung bietet. *P. personatum* lebt vorzugsweise in kalten, kalkhaltigen Quellen. Sekundär lebt sie auch in Quellsümpfen, Quellbächen und in mehr oder weniger ephemeren Kleingewässern. Wegen der beständigen Umwelt ist aber eine dauerhafte Besiedlung nur in den Quellen gesichert. Zu den sekundären Biotopen dieser zwar stenothermen, jedoch ziemlich anpassungsfähigen Art glaube ich auch das Profundal verschiedener mitteleuropäischer Seen, wo *personatum* manchmal individuenreich vorkommt und dort nicht selten mit der boreoalpin verbreiteten *conventus* CLESSIN vergesellschaftet ist, rechnen zu dürfen. Bezeichnend ist nämlich, daß *personatum* in quellarmen Gegenden auch in diesen sekundären Biotopen fehlt. Das letzte ist u. a. der Fall in großen Teilen Norwegens, wo die Art recht sporadisch vorkommt und das in Norwegen weitverbreitete *conventus* nicht begleitet.

P. personatum ist als Objekt subspezifischer Studien auch aus dem Grunde interessant, weil die Art in Quellen vielfach von einer oder einigen der krenophilen Prosobrancher der Unterfamilie Hydrobiinae vergesellschaftet ist. Im Areal von *personatum* sind es die Gattungen *Bythinella, Belgrandia, Lartetia, Paladilhia, Avenionia* mit vielen Arten, jede mit beschränktem geographischen Bereich. Vorausgesetzt, daß die mehr oder weniger geographische Isolierung durch Quellpräferenz die Speziation gefördert hat, ist die Frage berechtigt, ob dieselben Verhältnisse auch geographische Variationen bei *personatum* veranlaßt haben könnten. Das muß, nach meinen Erfahrungen, verneint werden. Die Populationen der unterschiedlichen Gehäuseformen von *personatum* streuen nämlich, ohne daß irgendeine geographische Ordnung erkennbar wäre. Die meist auffallenden, hier abgebildeten Formen konnten fast alle in verschiedenen, weit auseinander gelegenen Fundorten nachgewiesen werden.

Die Ursache dieser verschiedenen Entwicklung krenophiler Gruppen von Mollusken liegt, meines Erachtens, in der schon erwähnten Verschiedenheit von Fortpflanzung, Ausbreitungsmöglichkeiten und Anpassungsfähigkeit.

Bevor die Variabilität von *personatum* zu besprechen ist, möchte ich hier einiges über dessen Entdeckungsgeschichte sagen. Heutzutage als eine der häufigsten und am weitesten verbreiteten europäischen *Pisidium*-Arten anerkannt, ist sie doch mehr als ein halbes Jahrhundert eine völlig unbekannte Art geblieben. Fünfzehn Jahre nach MALM's Erstbeschreibung 1855 erwähnt KREGLINGER (1870) die Art noch nicht in Deutschland als einheimisch. WESTERLUND (1873) nennt sie zwar, jedoch als Form von *obtusale*. In seiner Monographie teilt CLESSIN (1879) diese Auffassung, jedoch kommt die Art nicht in seiner Zusammenfassung der Mollusken Österreich-Ungarns und der Schweiz vor (CLESSIN 1887), einem Gebiet, wo gerade *personatum* ungemein häufig ist. Die Ursache dürfte in der schwierigen Bestimmbarkeit der Art liegen. Es war das Verdienst WOODWARD's (1913: 54), *personatum* scharf zu charakterisieren, indem er auf das vorher auch von MALM übersehene Hauptmerkmal, den „callus" neben p3 aufmerksam machte. Von dem Augenblick an wurden immer mehr Funde dieser Art in ganz Europa gemeldet. Es ergab sich außerdem, daß die Art schon in älteren Sammlungen reichlich vertreten war, jedoch immer vermischt mit anderen Arten, hauptsächlich mit *casertanum*. Doch dauerte es noch eine Generation, ehe im deutschen Sprachgebiet aller Zweifel über ihre Artselbständigkeit behoben war. GEYER (1927: 196) glaubte noch, *personatum* als „vielleicht nur eine Kümmerform von dieser" (gemeint ist: *casertanum*) betrachten zu müssen. Und mehr als achtzig Jahre nach MALM's Veröffentlichung sprach der gewissenhafte Pisidienkenner THEODOR SCHMIERER (1939: 206) sich folgenderweise über *personatum* aus: „Die Meinungen über die Berechtigung dieser Art sind noch geteilt. Von den ausländischen Autoren werden als einziges, aber auch nicht in allen Fällen Sicherheit gewährendes Unterscheidungsmerkmal gegenüber Kümmerformen von *Pis. cinerum* ALD. callöse Bildungen am Schloß hervorgehoben, während GEYER dazu neigt, aus biologisch-ökologischen Gründen beide demselben Formenkreis zuzurechnen." Inzwischen hatten britische Autoren wie ALKINS, OLDHAM und STELFOX dazu beigetragen, *personatum* auch ökologisch zu definieren. Über die Artgültigkeit von *personatum* besteht heute kein Zweifel mehr. Bis vor kurzem galt die Art noch als wenig variabel. Aus meinem Beitrag ergibt sich, daß sie,

obwohl nicht so variabel wie *casertanum*, doch bedeutend veränderlicher ist als bislang angenommen wurde.

Variabilität des Gehäuses. Die verbreiteste und typische Form (Abb. 1) ist gekennzeichnet durch den regelmäßig ovalen Umriß, die gleichmäßige Wölbung der Klappen, die fast medianen Wirbel, die feine Skulptur und den kallösen Höcker („callus") im Schloß zwischen p3 bzw. p2 und der Ligamentgrube. Die Klappenform kann innerhalb der Population sowie von der einen Lokalität zu der anderen einigermaßen variieren. Sie kann fast rund sein (Abb. 38-40) oder gerundet-dreieckig (Abb. 19, 35-37, 53) oder niedrig-oval (Abb. 33-34), manchmal mit eckig markierter Oberseite (Abb. 26-31). Konvergenz, was die Klappenform betrifft, mit anderen Arten, insbesondere mit dem oft vergesellschafteten *casertanum*, ist nicht selten. Nach Übung ist es jedoch möglich, mindestens 90% der Individuen beider Arten nur auf Grund der Klappenform zu trennen. In Fällen von Unsicherheit ist eine Untersuchung des Schlosses erforderlich.

Die Klappengröße erwachsener Tiere ist sehr variabel. Ein physiologisch erwachsenes Tier (d. h. mit Jungen in den Bruttaschen) kann eine Klappenlänge von etwa 2 bis 4 mm haben. Stücke größer als 4 mm sind selten. Ein sehr großes Stück hat die Abmessungen: L 4·6 mm, H 3·8 mm, D 2·8 mm (Abb. 3). Die größte Klappe, die ich je gesehen habe, stammt von Lunz (Österreich) und mißt: L 5·0 mm, H 4·2 mm, D 3·5 mm. Solche Größenextreme kommen bei allen Pisidienarten vor.

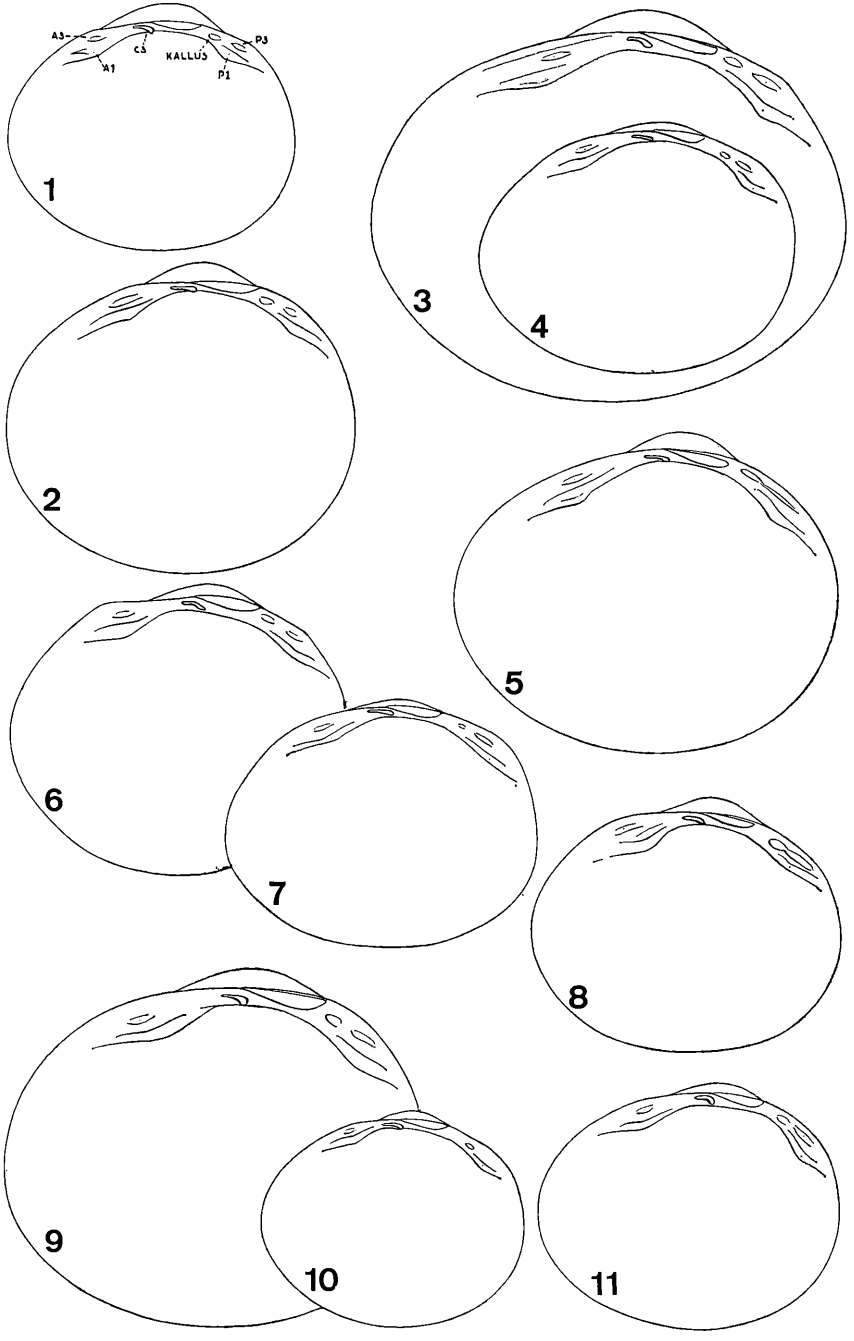
▶

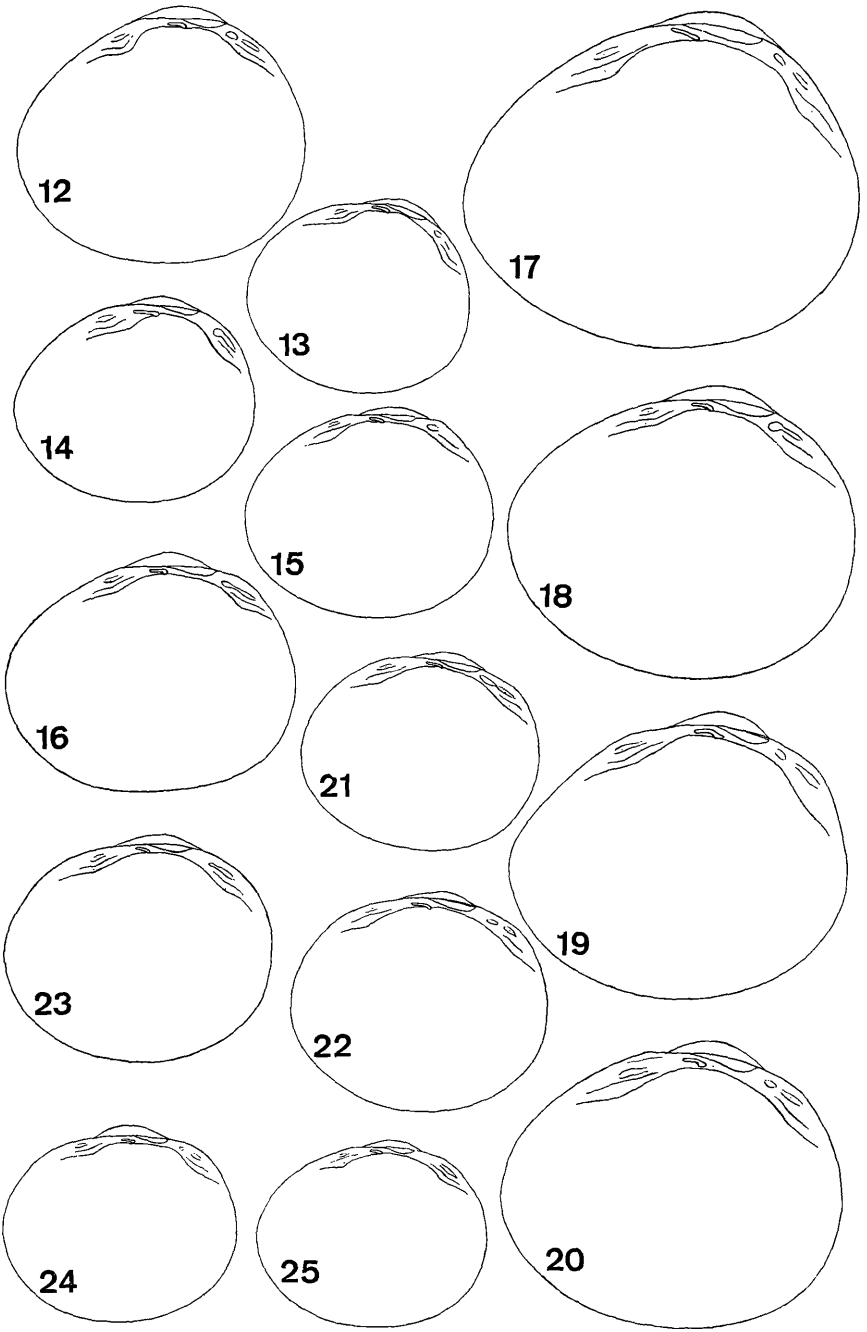
Abb. 1-54. *Pisidium personatum* MALM. — 1) Holotypus, Gøteborg, Sd.; 2) Bergen, Nw.; 3) Anninger, Quelle, Oe.; 4) Altenmarkt, Bach, Oe.; 5) Nationalpark Engadin, Quelle, Sw.; 6) Hohe Tauern, Teich, Oe.; 7) Menorca, Sp.; 8) Kabylia, Algerien; 9) Mödling, Quelle, Oe.; 10) Kamerikse Nessen, Flachsee, Nl.; 11) Sizilien, It.

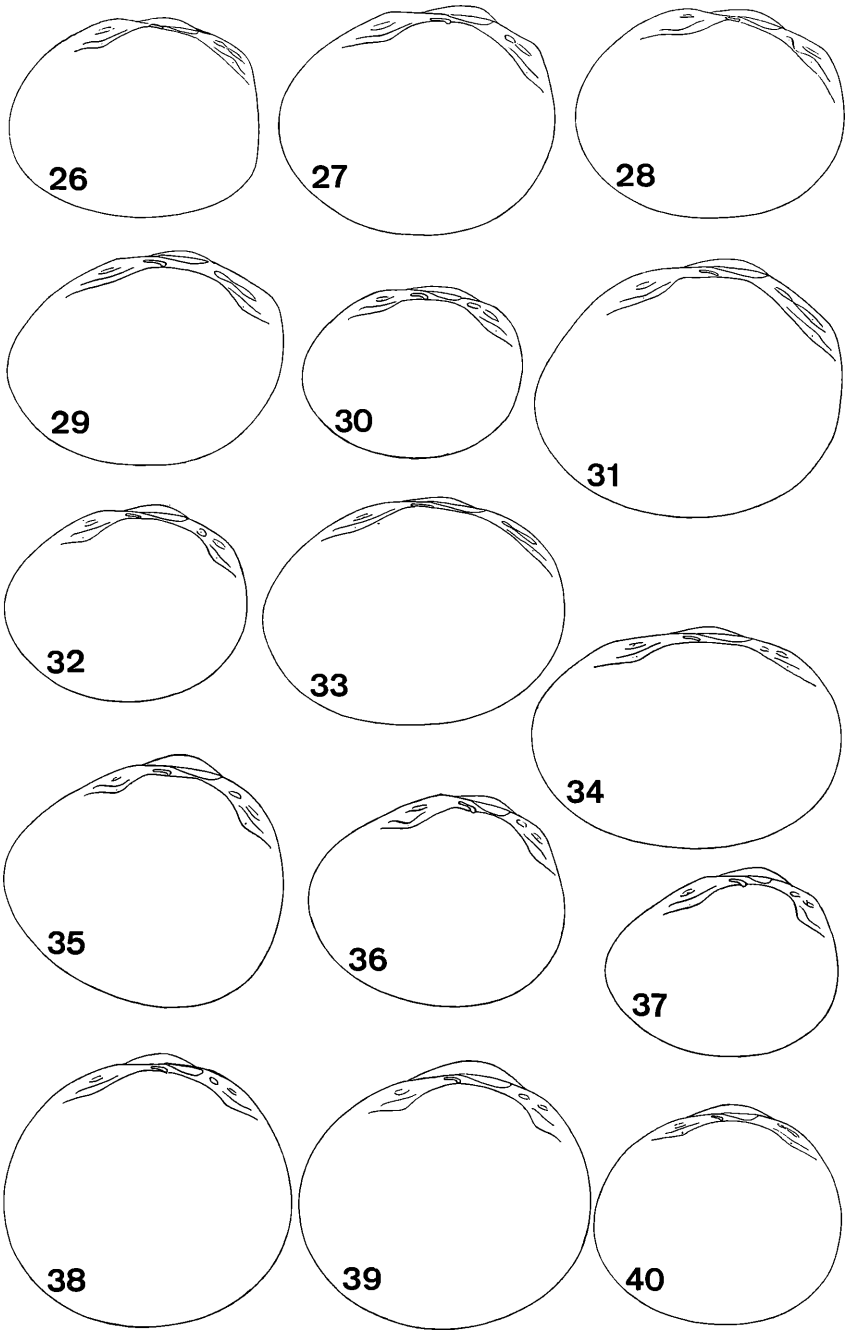
12) Württemberg, Quelle, Bd.; 13) St. Pantaleon, Quelle, Oe.; 14) Dagstorp, Sumpf, Sd.; 15) Svelvik, Nw.; 16) Slanec, Ts.; 17) Altenmarkt, Oe.; 18) Deutschbrod, Ts.; 19) Llobregat, Sp.; 20) Pilisszentlálek, Quelle, Ug.; 21) Asker, Nw.; 22) Färöer; 23-25) Fluß Pirkhala, Fl.

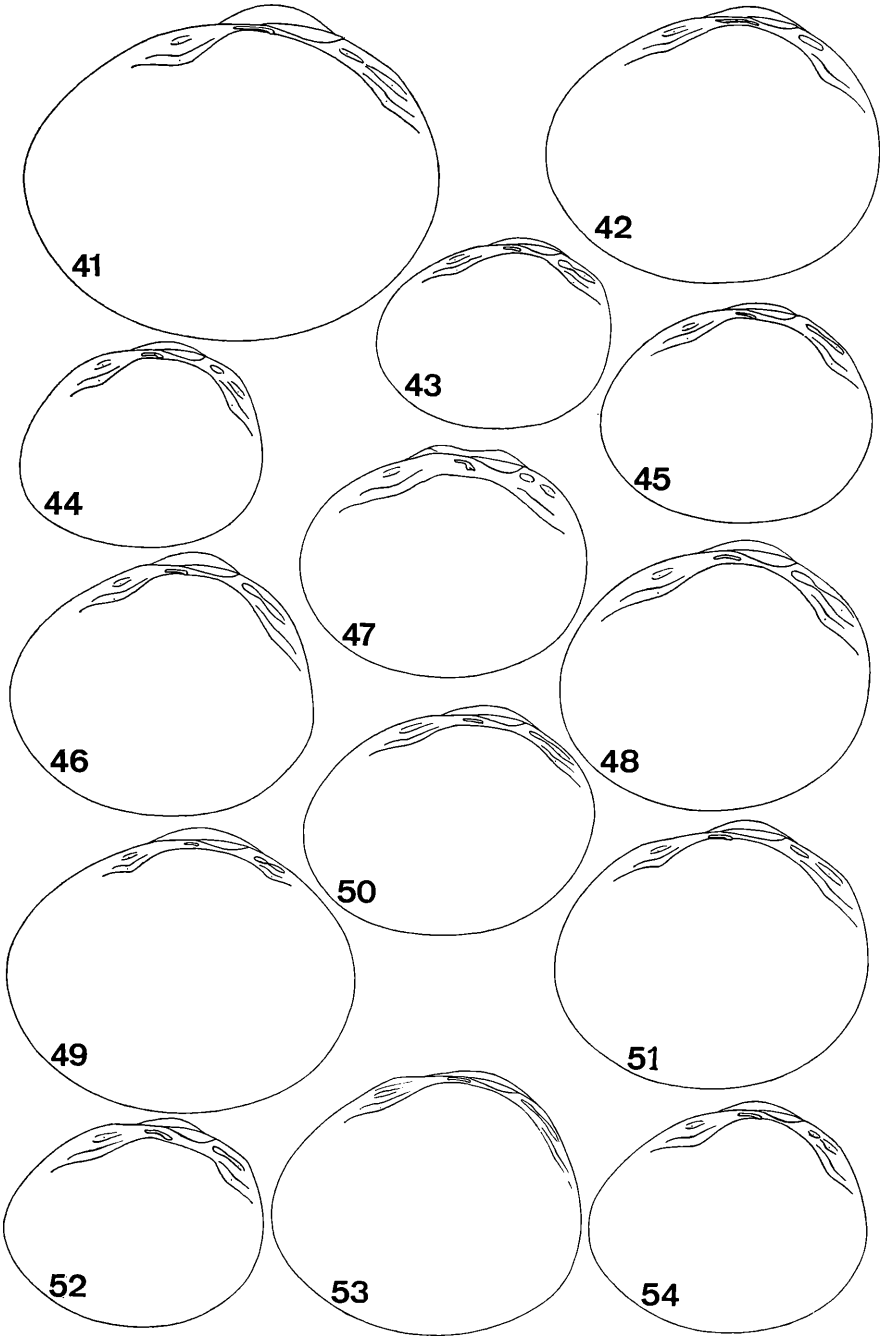
26) Langensee (Lago Maggiore), in 100 m T., It.; 27) id., in 80 m T.; 28) id., in 100 m T.; 29) Laachersee, Bd.; 30) Gardasee, It.; 31) Lago di Bolsena, in 70 m T., It.; 32-33) Genfersee, in 60 m T., Sz.; 34) Mauerbach, Genist, Oe.; 35) Deutschbrod, Ts.; 36) Mallorca, Sp.; 37) Boufaric, Algerien; 38) Leonharder Wald, Oe.; 39) wie 6; 40) Hälsingland, Bergsee, Sd.

41) Tegernsee, in 60 m T., Bd.; 42) Fuschlsee, in 66 m T., Oe.; 43) Lunzer Untersee, in 15 m T., Oe.; 44) Greifensee, in 13 m T., Sz.; 45) Heiterwangersee, in 44 m T., Oe.; 46) Greifensee, in 21 m T., Sz.; 47) Brescia, Quelle, It., alle erbeuteten Stücke besitzen eingedrückte Wirbel, ein Populationsmerkmal, daß ich von anderen Orten nicht kenne. 48) Lago di Bolsena, in 130 m T., It.; 49) Brescia, unterirdischer Bach,It.; 50) Lac de Fenêtre, 2420 m NN, Wallis, Sz.; 51) Langensee, in 40 m T., It.; 52) Fabriano, Marche, Quelle, It.; 53) Lago Iseo, in 60 m T., It., eine extreme individuelle Variation; 54) Plansee in 15 m T., Oe. — Abkürzungen der Ländernamen: Bd. = Bundesrepublik Deutschland, Fl. = Finnland, It. = Italien, Nl. = Niederlande, Nw. = Norwegen, Oe. = Österreich, Sd. = Schweden, Sp. = Spanien, Sz. = Schweiz, Ug. = Ungarn, Ts. = Tschechoslowakei.


A3
A1
CS
KALLUS
P1
P3
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11


12
13
17
14
15
18
16
21
19
23
22
24
25
20


26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40


41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54

Die Wölbung der Klappen variiert wenig. Der Mittelwert des Wölbungsindex (W. I.) ist bei *personatum* etwa 35 ($\frac{100\,D}{2\,H}$). Selten wird seine Klappe so flach wie bei *pseudosphaerium* SCHLESCH (W. I. weniger als 32) oder so aufgeblasen wie bei *obtusale* (LAMARCK) (W. I. mehr als 40).

Die Skulptur besteht aus einer sehr feinen, einigermaßen seidenglänzenden Streifung, welche von Lokalität zu Lokalität nur wenig variiert. *P. casertanum,* wenn vergesellschaftet, ist durchweg etwas gröber gestreift. Nie ist *personatum* so liniiert wie *hibernicum* WESTERLUND, so gerippt wie *pulchellum* JENYNS oder so hochglänzend wie *nitidum* JENYNS.

Das Schloß von *personatum* ist variabel, was die Breite der Schloßplatte, ihre relative Länge und die Entwicklung der Schloßzähne betrifft. FAVRE (1927: T. 23, Abb. 12) bildet eine fossile Klappe mit breiter Schloßplatte aus dem Genfer Becken ab. Von solchen Formen sind mir rezent nur wenige Funde bekannt (u. a. Abb. 47). Bei runder Klappenform tritt meistens eine Verkürzung der Schloßplatte auf (Abb. 12, 49), wodurch Verwechslung mit *obtusale* möglich wird. Letztgenannte Art hat, wenn frisch, immer einen höheren Glanz.

Die Variabilität des Schlosses ist bedeutend geringer als bei *casertanum.* Das gilt sowohl für die Lateralzähne als auch für die Form der Ligamentgrube und der Kardinalzähne. In einigen Alpenseen wurden Stücke mit verlängerter c3 (Abb. 41, 42) erbeutet, aus anderen Seen hingegen stammen Stücke mit verkürzter c3 (Abb. 26-28, 34). Wie andere Abbildungen zeigen, sind die Gestalt und die Lage von c3 von der einen Fundstelle zur anderen verschieden. Auch mit c2 und c4 in der linken Klappe ist das dementsprechend der Fall.

Der schon erwähnte Kallus im Schloß, der in der rechten Klappe deutlicher als in der linken ist, variiert, was Lage, Form und Größe betrifft und kann in seltenen Fällen sogar fehlen. Häufig ist der Kallus rund und von p3 geschieden (Abb. 1-4, 9, 11, 12 etc.), öfters auch ist er in derselben Population mit p3 verbunden (Abb. 5, 8, 14, 18, 23, 43, 48, 49 etc.), in extremen Fällen bilden der Kallus und p3 zusammen eine Falte (Abb. 33, 50, 53). Manchmal ist der Kallus nicht rund oder rundlich, sondern länglich (Abb. 5, 21, 41, 51). In Populationen, in denen der Kallus schwach entwickelt ist, kann er auch fehlen (Abb. 25). Ebenso kann auch p3, unabhängig von dem Kallus, völlig reduziert sein (Abb. 10, 15). Es versteht sich, daß man die Art gut kennen muß, um solche winzigen Abweichungen mit Sicherheit feststellen zu können. Eine Korrelation zwischen Klappenform und Entwicklung des Kallus habe ich nicht feststellen können. Auch in dünnschaligen Formen kann der Kallus gut entwickelt sein.

Das Schloß der linken Klappe ist wie das der rechten Klappe entwickelt. Nur ist links der Kallus weniger deutlich als rechts und er liegt gegen den Innenausläufer von p2 an.

Zusammenfassung.

Die Variabilität von Klappenform und Schloß von *personatum* wird besprochen und in Abbildungen gezeigt. Das Hauptmerkmal, der Kallus im Schloß, ist sowohl individuell als auch von Lokalität zu Lokalität verschiedenartig entwickelt und kann sogar fehlen. Das Areal von *personatum* umfaßt Europa,

Nord-Afrika und Vorderasien. Die Art ist primär quellbewohnend. Eine geographische Variation von Klappe und Schloß konnte nicht festgestellt werden. Es gibt darum bei *personatum* keinen Anlaß, geographische Unterarten oder Rassen zu unterscheiden; Rassenkreise im Sinne von RENSCH (1959: 22) kommen bei dieser Art nicht vor. Wie bei anderen Pisidienarten spielen in der geographischen Verbreitung von *personatum* drei Faktoren eine genetisch ausgleichende Rolle, nämlich die Fähigkeit zur Selbstbefruchtung, die Transportmöglichkeiten und die Anpassungsfähigkeit in wechselnden Umweltverhältnissen.

Résumé.

La question de savoir s'il existe, chez les petits bivalves du genre *Pisidium* C. PFEIFFER, des sous-espèces ou des races géographiques, n'est pas sans importance taxinomique puisqu'une réponse affirmative ouvrirait facilement la voie à l'acceptation d'un nombre de plus en plus grand d'espèces distinctes. Cette dernière tendance se manifeste, depuis 1960 environ, en Union Soviétique où le concept d'espèce et de sous-espèce malacologique est différent de celui des autres pays de l'Europe. Un colloque sur ce thème dans le cadre du 8ème congrès de l'Unitas Malacologica qui se tiendra à Budapest en 1983, serait utile.

La variation géographique de *Pisidium personatum* MALM, de la forme de sa coquille et de sa charnière, est étudiée. Cette espèce qui habite l'Europe, l'Afrique du Nord et l'Asie Mineure, montre une préférence nette pour les sources froides, tout comme bon nombre d'espèces de petits prosobranches appartenant à plusieurs genres des Hydrobiinae. Or, la crénophilie qui semble avoir favorisé la spéciation des Hydrobiinae n'a pas produit pareil effet chez *personatum* dont les diverses formes sont disséminées sans aucun ordre géographique. Trois phénomènes sont peut-être à l'origine de cette évolution différente, d'abord la faculté d'autofécondation des pisidies, ensuite leur possibilité de transport passif (oiseaux, insectes etc.) et finalement leur pouvoir d'adaptation à des circonstances différentes.

Schriften.

CLESSIN, S. (1879): Die Familie der Cycladeen. — In: MARTINI & CHEMNITZ, Syst. Conch. Cab., 9 (3); Nürnberg.

— — — (1887-1890): Die Molluskenfauna Oesterreich-Ungarns und der Schweiz. — 858 S.; Nürnberg.

FAVRE, J. (1927): Les mollusques post-glaciaires et actuels du bassin de Genève. — Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, 40 (3): 171-434, pl. 1-27.

GEYER, D. (1927): Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken. — 3. Aufl.: 224 S., 33 Taf.; Stuttgart.

JAECKEL, S. G. A. (1962): Ergänzungen und Berichtigungen zum rezenten und quartären Vorkommen der mitteleuropäischen Mollusken. — In: Die Tierwelt Mitteleuropas, II, Ergänzung, Lfg. 1. — Leipzig.

KREGLINGER, C. (1870): Systematisches Verzeichnis der in Deutschland lebenden Binnen-Mollusken. — 402 S.; Wiesbaden.

RENSCH, B. (1959): Evolution above the species level. — London.

SCHMIERER, T. (1939): Die Pisidien der O. GOLDFUSS'schen Sammlung im Magdeburger Museum (Bivalvia, Sphaeriacea). — Abh. Ber. Mus. Nat. u. Vorgesch. Magdeburg, 7 (1): 199-209.

WESTERLUND, C. A. (1873): Fauna Molluscorum terrestrium et fluviatilium Sveciae, Norvegiae et Daniae, II. — Stockholm.

WOODWARD, B. B. (1913): Catalogue of the British Species of *Pisidium* (Recent and Fossil) in the Collection of the British Museum (Natural History) with notes on those of Western Europe. — 144 p., 30 pls.; London.

ZEISSLER, H. (1971): Die Muschel *Pisidium*. Bestimmungstabelle für die mitteleuropäischen Sphaeriaceae. — Limnologica, 8 (2): 453-503.

Anschrift des Verfassers J. G. J. KUIPER, c/o Institut Néerlandais 121, Rue de Lille, F-75007 Paris.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Molluskenkunde

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: 112

Autor(en)/Author(s): Kuiper J.G.J.

Artikel/Article: Zur Frage der geographischen Unterarten bei Pisidien, insbesondere bei Pisidium personatum Malm 9-19