

HOOFDSTUK 4 OECOLOGIE EN VERSPREIDING

In dit hoofdstuk gaat het over de ingewikkelde relaties van soorten met hun omgeving. Tal van factoren spelen daarbij een rol. De fysisch-chemische eigenschappen van het milieu zijn van groot belang, naast de biologische, het voorkomen van andere soorten organismen als voedsel, vijand of concurrent. Als een soort ergens voorkomt, is ze kennelijk in staat geweest het gebied te bereiken, om er vervolgens ook nog eens te kunnen overleven. Dat laatste betekent dat er sprake is van aanpassing. Sommige soorten zijn daartoe veel beter in staat dan andere. Zo komt het dat bepaalde milieus karakteristieke soorten hebben, meestal naast gewone soorten.

INLEIDING

De oecologie van zoetwatermollusken kan op verschillende schaalniveaus bestudeerd worden, bijv. landelijk, per provincie, per watertype, als onderdeel van een ecosysteem, als molluskengeselschap, per soort, afhankelijk van de vraagstelling. De verschillen tussen het voorkomen van de afzonderlijke soorten als gevolg van hun relatie met de omgeving leiden tot bepaalde verspreidingspatronen die te relateren zijn aan de verschillen in waterkwaliteit en de geomorfologie van Nederland. Om deze te kunnen begrijpen, moeten we weten hoe de soorten aangepast zijn aan hun omgeving: dit is de centrale vraagstelling van de oecologie. Voor een inleiding tot de oecologie van de weekdieren in het algemeen kan worden verwezen naar Russell-Hunter (1983). Er zijn daarnaast belangrijke samenvattingen over de oecologie van zoetwaterslakken gepubliceerd door Økland (1990) en Hutchinson (1993). Met betrekking tot het voedsel is vooral het werk van Frömming (1956) en Gaevskaya (1969) van belang. De in deze standaardwerken vermelde literatuurreferenties worden hier niet herhaald.

Een wat ouder overzicht van de Nederlandse brak- en zoetwatermollusken in relatie tot de water- en bodemvariatie in Nederland geeft Van Benthem Jutting (1959A, B). Mol (1986) onderscheidt een aantal hydrobiologische districten in Nederland, gebaseerd op overeenkomsten in de verspreiding van ongewervelde zoetwaterdieren, zonder de mollusken hierbij te betrekken. We mogen echter aannemen dat de verspreiding van de weekdieren grofweg tot eenzelfde indeling zou leiden. De districten laten zich in zes hoofdgroepen onderbrengen:

- 1 gebieden met steile hellingen
- 2 hoge zandgronden
- 3 hoogveengebieden
- 4 lage zand-, veen- en kleigebieden met zoet of vrijwel zoet water
- 5 veen- en kleigebieden met voornamelijk brak water
- 6 de grote rivieren

Bij deze indeling zijn de zuidelijke IJsselmeerpolders en binnendijks gelegen wateren, zoals het IJsselmeer en de voormalige zeegaten in het Deltagebied, niet betrokken. Voor de provincie Noord-Holland heeft Van der Hammen (1992) deze districtsindeling verder uitgewerkt. Van Benthem Jut-

ting (1959B) geeft tevens informatie over de Nederlandse zoetwatermollusken gebaseerd op een watertypologie. Het CUW-VO rapport (1988) is een meer recent voorbeeld van een uitwerking gebaseerd op watertypen.

Een groot aantal veranderingen in de waterhuishouding van Nederland en de veranderingen in de kwaliteit van het rivierwater hebben geleid tot minder duidelijke verschillen tussen de molluskenfauna van verschillende wateren: de wateren zijn meer op elkaar gaan lijken (BEST & BAKKER 1993). Die veranderingen betreffen onder meer:

- 1 Tekorten aan water in de zomermaanden worden vaak opgelost door het inlaten van Rijnwater.
- 2 De hoger gelegen delen van Nederland lijden tevens aan verdroging door een verlaging van het waterpeil en het zakken van het grondwaterpeil.
- 3 Het inlaten van rivierwater leidt tot eutrofiëring, verzouting of verzouting ten opzichte van de oorspronkelijke toestand.
- 4 De zachte wateren op de zandgronden worden enerzijds voedselrijker door de hoge mesttoevoer, anderzijds verzuren ze door atmosferische depositie.
- 5 Brakwatergebieden verdwijnen door afdamming van zee-armen, o.a. door de Afsluitdijk en de Deltawerken.

Het Haringvliet en het Hollandsch Diep zijn na het aanleggen van de Haringvlietdam totaal verzoet. Er is een toenemende invloed van IJsselmeerwater in Noord-Holland. Dit zal op den duur tot steeds verdere verdwijning van de brakwatergebieden daar leiden.

FACTOREN DIE DE VERSPREIDING BEPALEN

Het voorkomen van zoetwatermollusken is afhankelijk van een combinatie van factoren die per soort verschilt. Meer specifieke informatie over de oecologie van afzonderlijke soorten wordt gegeven in de soortbeschrijvingen in Hoofdstuk 10 en 11. Daarbij wordt onder het kopje 'Biotopen' het milieu waarin de betreffende soort voorkomt kort omschreven. Onder 'Levenscyclus' staan gegevens over voedsel, voortplanting en dergelijke vermeld. Hieronder wordt een aantal factoren behandeld die van belang zijn voor het voorkomen van zoetwatermollusken in het algemeen.

Abiotische factoren

Aangezien de dieren een schelp moeten opbouwen (het zoete water kent in onze streken geen naaktslakken), ligt het voor de hand dat ze vooral in wateren met een hoog gehalte aan calcium ('hard water') zijn te vinden. Andere abiotische factoren die het al dan niet aanwezig zijn van soorten bepalen, zijn de aanwezigheid van een geschikt substraat (stenen, planten, enz.) of bodemtype, de stroming, de temperatuur en uiteraard de waterkwaliteit waaronder ook de mate van verontreiniging wordt begrepen.

Zuurstof

De hoeveelheid zuurstof in het water kan een beperkende factor zijn bij het al dan niet voorkomen van waterdieren in

het algemeen. Hierbij speelt een aantal nevenfactoren een rol, zoals de temperatuur, stroming en golfslag, de vegetatie en zuurstofverbruikende processen, zoals de afbraak van organische stof. Mollusken die alleen onder water kunnen ademen zijn afhankelijk van dergelijke omstandigheden. Voor de longslakken daarentegen, die in staat zijn lucht in te ademen, ligt dit anders.

De hoeveelheid zuurstof in het water neemt af bij stijging van de temperatuur. In stromend water en bij golfslag wordt water met lucht gemengd, waardoor er meer zuurstof in het water oplost. Zoetwatermollusken die veel zuurstof nodig hebben, zullen dus vooral dáár voorkomen, waar stroming en relatief lage temperaturen gevonden worden, zoals in grote plassen, rivieren en beken. Ook de vegetatie levert zuurstof, maar alleen overdag; 's nachts gebruiken de planten ook zuurstof, waardoor er zuurstofarme condities kunnen ontstaan. Voor de slakken is het dan gunstig zich dicht bij het wateroppervlak op te houden, waar de zuurstofconcentratie door de uitwisseling van gassen met de lucht nog het hoogst is. Bij slibrijke bodems bestaat het gevaar van onderslibben en zuurstofreductie, waarbij giftige stoffen zoals zwavelwaterstof en ammoniak kunnen ontstaan. Deze processen zijn sterker naarmate de temperatuur hoger is. Het is dan van belang de bodem te ontvluchten, door bijv. op stenen of waterplanten te kruipen. Op die plaatsen worden dan ook de eieren afgezet.

Ook onder een dichte krooslaag doen zich vaak zuurstofarme condities voor. Longslakken kruipen dan boven op het kroos om de lucht te kunnen inademen. Slakken die van detritus (organisch bodemmateriaal) leven, zijn vaak eierlevendbarend, zodat ze hun eieren niet aan de vaak zuurstofarme bodemcondities hoeven bloot te stellen. De grotere mossels wekken waterstromen op, waardoor het water ververst wordt en zuurstof wordt toegevoerd.

Gewoonlijk komen longslakken voor het inademen van lucht regelmatig naar het wateroppervlak. Hierbij opent zich de ademopening wanneer de sifo door het oppervlak wordt geduwd. Meestal kan een slak met een met lucht gevulde long, door het lage soortelijk gewicht, eenvoudig het wateroppervlak bereiken. Hij doet dit door zich plotseling van de bodem los te laten, waarna hij opstijgt. Hetzelfde gedrag kan ook gebruikt worden om aan een vijand te ontsnappen. De terugkeer naar de bodem is lastiger. Het dier zoekt daartoe een in de bodem wortelende plant of ander substraat waarlangs het zich kruipend naar beneden kan begeven. De *Physa*-soorten produceren slijmdraden, die in rustig water intact blijven en als houvast kunnen fungeren.

Wanneer jonge longslakken uit het ei komen, zijn hun longen nog gevuld met water. De diertjes moeten dan eerst naar het wateroppervlak om water door lucht te vervangen. Dit vindt soms pas enkele uren, soms zelfs weken na het uitkomen plaats. Blijkbaar kunnen de slakjes ook met een met water gevulde long leven. Bij een soort als *Gyraulus crista* kan de long gedurende het hele leven met water gevuld zijn. Op grote diepten, bijv. in het Meer van Genève, werden o.a. volwassen exemplaren van *Lymnaea stagnalis* gevonden, die met water gevulde longen hadden.

Luchtbelletjes die zich onder water bijv. aan planten bevinden, spelen voor mollusken geen belangrijke rol als bron van zuurstof.

Zuurgraad en kalkgehalte

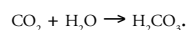
De zuurgraad en het daarmee samenhangende kalkgehalte van het water zijn van groot belang voor dieren die kalk nodig hebben om er hun schelpen mee te bouwen. Zoetwaterslakken halen de benodigde kalk zowel uit het water als uit de door hen gegeten planten. Dat betekent dat niet alleen het kalkgehalte van het water, maar ook dat van de ter plaatse aanwezige planten, van wezenlijk belang is. Gebleken is dat er wat betreft het kalkgehalte bij planten soortgebonden verschillen bestaan. De kalkgehalten waarbij de diverse zoetwatermollusken gevonden worden verschillen van soort tot soort en ook per gebied (ØKLAND 1990).

De zuurgraad of pH van water wordt vaak genoemd als een belangrijke milieufactor. De pH kan worden gemeten met speciale papierstrookjes, waarbij de kleur die het papier in de vloeistof aanneemt de pH-waarde aangeeft, of met een elektrische pH-meter.

Een zuur is een chemische stof die waterstof-ionen (H^+ -ionen) kan afstaan; een base kan dergelijke ionen opnemen (een ion is een deeltje met een elektrische lading). Wanneer er waterstof-ionen in het water ($= H_2O$) komen, gedraagt dat zich als base en neemt het waterstof-ion op, waardoor er een H_3O^+ -ion gevormd wordt. Het aantal H_3O^+ -ionen per liter water is een maat voor de zuurgraad. Dit aantal wordt uitgedrukt in mol, waarbij 1 mol staat voor $6,02 \times 10^{23}$ deeltjes. Het aantal mol H_3O^+ -ionen per liter noemt men de concentratie van de H_3O^+ , geschreven als $[H_3O^+]$. In chemisch zuiver water komt bij $20^\circ C$ een $[H_3O^+]$ voor van 10^{-7} mol per liter. Omdat de $[H_3O^+]$ meestal een klein getal is, is er voor gekozen om deze concentratie via een wiskundige bewerking om te vormen tot een gemakkelijk hanteerbaar getal. Hierbij is gekozen voor de volgende relatie:

$$pH = -\log [H_3O^+]$$

Voor chemisch zuiver water betekent dit dat de pH gelijk is aan 7. Daarom noemt men water met een pH van 7 (bij $20^\circ C$) neutraal. Wanneer de $[H_3O^+]$ groter wordt dan 10^{-7} neemt de pH waarde af. Het water wordt dan zuurder. Bij een pH kleiner dan 7 noemen we het water zuur, bij waarden hoger dan 7 basisch. De $[H_3O^+]$ kan groter worden doordat er zuren in het water worden opgelost. In de natuur gebeurt dit doordat in het water koolstofdioxide (CO_2) oplost, dat samen met water het zwakke zuur koolzuur vormt.



Enkele van de gevormde koolzuurmoleculen zullen een waterstof-ion afstaan, dat met het aanwezige water H_3O^+ vormt. Omdat er altijd kooldioxide in de lucht aanwezig is, is regenwater altijd enigszins zuur (pH 5,7). Door verontreinigen kan de pH nog lager worden (verzuring). Wanneer in het water ionen zijn opgelost die als base kunnen reageren, zoals het carbonaat-ion (CO_3^{2-}) en het bicarbonaat-ion (HCO_3^-), wordt de pH van het water hoger, omdat het H_3O^+ -ion dan een waterstof-ion afstaat, dat door deze basische ionen wordt opgenomen. Zo heeft zeewater, waarin ook bicarbonaat voorkomt, een pH van 8,0-8,4.

Bicarbonaat-ionen (HCO_3^-) ontstaan doordat een carbonaat-ion (CO_3^{2-}) een waterstof-ion (H^+) opneemt. De carbonaat-io-

nen zijn afkomstig van kalk (schelpen, koraal) of kalksteen (krijt). In kalkrijke gebieden zal tenminste het oppervlaktewater dan ook niet echt zuur zijn. In gebieden waar van nature weinig kalksteen (CaCO_3) aanwezig is of weinig kalk in de bodem zit, zal het oppervlaktewater door de milieuvontreiniging (zure regen) gemakkelijk een lage pH kunnen bereiken. Dit gebeurt in Nederland met name op de zandgronden. Wanneer het water verder verzuurt, tot beneden pH 5,5, verdwijnen steeds meer molluskensoorten (ØKLAND 1990). Dit is mogelijk niet alleen aan kalkgebrek te wijten, maar ook aan de verdere invloed van verzuring. Hierbij gaat het om bijv. de remming van de bacteriële afbraak van plantenmateriaal en daarmee samenhangend het ontbreken van geschikt voedsel, de accumulatie van organische stof op de bodem en de verhoogde concentraties van zware metalen (cadmium, aluminium), die in oplossing gaan en giftig zijn voor mollusken (LEUVEN ET AL. 1992). Bij een hoge zuurgraad (dus een lage pH) zal de kalk van de huisjes van mollusken die in het water leven oplossen en zullen de dieren dus niet overleven. Het water ziet er dan vaak wel erg helder uit, maar bevat weinig leven.

Zoutgehalte (saliniteit) en chloridegehalte (chloriniteit)

Zeewater smaakt zout omdat het een aantal opgeloste zouten bevat, waarvan keukenzout (natriumchloride, NaCl) het bekendste is. Omdat zouten zich bij het oplossen in water in ionen opsplitsen (een ion is een deeltje met een elektrische lading), wordt bij een analyse van zeewater niet het opgeloste zout opgegeven, maar de hoeveelheid opgeloste ionen. Gewoonlijk geeft men dit op in gram per kg zeewater, aangeduid met promille (‰).

Hoewel de totale hoeveelheid opgeloste ionen in zeewater nogal kan verschillen, is de verhouding tussen de hoeveelheden van de diverse ionen steeds redelijk constant. Dit houdt in dat met de bepaling van de concentratie van één ion (bijv. Cl^- , chloride) meteen ook een redelijke schatting van de hoeveelheden van de overige ionen, zoals bijv. natrium, magnesium, calcium en sulfaat (resp. Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , SO_4^{2-}), en dus ook van de totale hoeveelheid ionen in het onderzochte water, mogelijk is.

De concentratie van het chloride-ion is relatief eenvoudig te bepalen. De klassieke methode is een titratie (een chemisch analytische methode), waarbij het chloride-ion als zilverchloride wordt neergeslagen. Bij deze methode worden overigens de aanwezige bromide- (Br^-) en jodide-ionen (I^-) meegerekend alsof het chloride-ionen zijn. De uitkomst van deze bepaling leidt tot de chloriniteit (Cl). Omdat de samenstelling van zeewater redelijk constant is, kan hieruit de saliniteit (S) worden berekend. Dit is de hoeveelheid opgeloste vaste stof, waarbij al het carbonaat is omgerekend naar oxide, en waarbij bromide en jodide zijn omgerekend naar chloride, en het opgeloste organische materiaal volledig is geoxideerd. Wanneer de hoeveelheden opgeloste ionen worden opgeteld vindt men een waarde die vrijwel gelijk is aan de saliniteit (S). Het verband tussen saliniteit en chloriniteit wordt gegeven door:

$$S = 1,8066 \times \text{Cl}.$$

Zeewater met een saliniteit van 35,0‰ (standaard zeewater)

heeft dus een chloriniteit van 19,37‰. In zeewater komen saliniteiten voor van 33 tot 37‰. Tegenwoordig wordt de saliniteit vooral bepaald door metingen van de geleidbaarheid, gecombineerd met een temperatuurmeting.

Bij zoet water kunnen we niet uitgaan van een vaste samenstelling van de opgeloste zouten. Dit geldt ook voor zeewater dat met rivierwater is verdund. In dat geval wordt de chloriniteit bepaald en opgegeven in promille of in mg chloride (Cl^-) per kg water (ppm). Bij zoet water is dat vrijwel gelijk is aan mg chloride per liter (ppm is een afkorting voor 'parts pro million' en slaat hier op een massaverhouding van 1 op de miljoen, wat weer overeenkomt met 1 mg per kg). Bij brak water wordt de chloriniteit in promille (‰) uitgedrukt. Een chloriniteit van 1,0‰ is dus tevens een chloriniteit van 1000 ppm. Vaak wordt in publicaties de zoutconcentratie waarbij een soort wordt aangetroffen opgegeven als saliniteit (ADAM 1960, VAN BENTHEM JUTTING 1933, JAECKEL 1962). Het is dus zaak op te letten welke eenheid bij het opgegeven zoutgehalte is gebruikt.

In een estuarium komen alle overgangen tussen zoet water en zeewater voor. Men spreekt dan van brak water. Het brakke water wordt vaak weer verder onderverdeeld. Zo'n indeling wordt vaak gebaseerd op de chloriniteit, maar ook op biologische gegevens. Een probleem van de indeling op basis van de chloriniteit is, dat er in een estuarium door het voorkomen van getijden in feite nergens een constante chloriniteit bestaat. Ook binnendijs brak water heeft geen constante chloriniteit, maar vertoont een verloop hiervan in de seizoenen. Voorzichtigheid is dus geboden bij een indeling van brak water naar chloriniteit. In tabel 1 wordt een indeling gegeven van typen brak water, ontleend aan Den Hartog (1971).

Een meer biologische indeling geeft Den Hartog (1974). Zeemollusken zijn aangepast aan min of meer stabiele hoge zoutgehalten, zoetwatermollusken juist aan lage zoutgehalten. Brakwatermollusken zijn aangepast aan fluctuerende zoutgehalten, die zich meestal tussen die van zeewater en zoet water in bewegen.

De door Jaekel (1962) opgegeven zoutwaarden voor mollusken zijn vaak gebaseerd op waarnemingen in het gebied van de Oostzee. In dit grote, min of meer afgesloten bekken is de variatie in chloriniteit veel kleiner dan in een estuarium. Diverse soorten mollusken zijn daar, mogelijk op basis van lokale selectie, aan relatief hoge zoutwaarden gewend geraakt. Daarom zouden de door Jaekel vermelde en in dit boek vaak geciteerde toleranties voor ons gebied wel eens te

Tabel 1
Indeling van brakke wateren naar Den Hartog (1971)

	chloriniteit	saliniteit	
Limnisch:	0,0-0,3‰ Cl	0,0-0,5‰ S	(zoet water)
Oligohalien:	0,3-1,8‰ Cl	0,5-3,3‰ S	(zwak brak water)
Mesohalien:	1,8-10,0‰ Cl	3,3-18,1‰ S	(brak water)
Polyhalien:	10,0-16,5‰ Cl	18,1-30,0‰ S	(sterk brak water)
Euhalien:	16,5-22,0‰ Cl	30,0-40,0‰ S	(zeewater)
Hyperhalien:	> 22,0‰ Cl	> 40,0‰ S	(ingedampt zeewater)

hoog kunnen zijn. Aan de andere kant zijn voor ons land voor bepaalde soorten ook hogere waarden gemeld dan door Jaeckel (1962) worden gegeven. Het gaat bij dit soort getallen dus eerder om een indicatie, vastgesteld binnen een beperkt deel van een soort (een populatie), dan om een absolute limiet die voor de soort als geheel zou gelden.

In dit boek wordt in de biotoopbeschrijving de saliniteit gebruikt, gegeven als promille (‰). De in de literatuur opgegeven chloridegehalten zijn zonedig naar saliniteiten omgerekend. In het geval van zoetwatermollusken is alleen de maximale saliniteit opgegeven, waarbij de soort gevonden is. Bij brakwatersoorten wordt zowel de minimale als de maximale waarde vermeld.

De verschillende groepen zoetwaterslakken hebben elk hun eigen ontwikkelingsgeschiedenis. Bij sommige families, bijvoorbeeld de Hydrobiidae en Neritidae, is nog duidelijk te zien dat er gedurende hun evolutionaire geschiedenis een overgang van zout naar zoet water (en soms weer terug) is geweest. We kennen uit die groepen soorten die bij sterk verschillende zoutgehalten kunnen voorkomen. Binnen de inheemse malacofauna vormen de Hydrobiidae daarvan een goed voorbeeld (vooral het genus *Hydrobia*).

In een land als Nederland, met een relatief lange kuststrook en daardoor veel brakke wateren, is de saliniteitstolerantie van de verschillende soorten belangrijk voor de begrenzing van het mogelijke verspreidingsgebied. Die tolerantie is echter alleen in het laboratorium goed te testen. In de natuur spelen er tal van andere factoren mee, zoals schommelingen in zoutgehalte en temperatuur. Daarom kunnen hier alleen de zoutgehalten opgegeven worden waarbij de diverse soorten in het veld zijn aangetroffen.

Dat het zoutgehalte een belangrijke, mede de verspreiding bepalende factor is, blijkt o.a. uit de afwezigheid van Unionidae op de Delta-eilanden na de overstroming van 1953. Vóór die tijd werd er sporadisch *Anodonta cygnea* aangetroffen. Hoewel het zoutgehalte ter plaatse al lang weer tot een voor de meeste soorten acceptabel peil is gedaald, komen ze er nog niet voor. De mossels of hun larven zijn er tot nu toe kennelijk niet in geslaagd de brakke wateren, die de eilanden omgeven, over te steken.

Stroming en golfslag

Naast het al genoemde belang van stroming en golfslag voor de zuurstofcondities, spelen deze ook een belangrijke rol bij de menging en verversing van het water. De dieren kunnen bovendien door de waterbeweging te maken krijgen met verschuivende sedimenten, waardoor ze bedolven zouden kunnen worden, terwijl een sterke stroming hen kan meesleuren naar een plaats waar de levensomstandigheden slechter zijn of zelfs overleven onmogelijk is. Slakken uit sterk stromend water hebben soms een relatief grote voet, waarmee ze extra stevig aan het substraat vast zitten. Sommige zoetwatermossels hechten zich met byssusdraden vast, zoals de driehoeksmossel, of vormen extra zware schelpen om passieve verplaatsing tegen te gaan, zoals de Unionidae. Omgekeerd kunnen bepaalde soorten zich juist door de stroming snel over een groot gebied verspreiden, want hun larven worden gemakkelijk meegesleurd en komen dan overal terecht. Het vasthechten van larven van Unionidae aan de huid van vissen geeft de mossels de mogelijkheid om

zich ook stroomopwaarts te verspreiden.

Temperatuur

Temperatuur is een belangrijke factor. Het verloop van tal van processen is er afhankelijk van en bijv. het zuurstofgehalte hangt er nauw mee samen. Aangezien mollusken koudbloedige dieren zijn, is hun metabolische activiteit binnen bepaalde grenzen groter naarmate de temperatuur hoger is. Verhoging van de watertemperatuur heeft dan ook vaak een verhoging van de activiteit en de groeisnelheid tot gevolg. In het voorjaar, als het warmer wordt, resulteert dat in activiteiten als migratie en voortplanting. Het omgekeerde treedt op bij een daling van de temperatuur in het najaar. Een temperatuursverhoging resulteert bij zoetwatermossels in een verhoging van de snelheid van de waterstroom die door het dier op gang gehouden wordt.

Op plaatsen waar koelwater van bijv. elektriciteitscentrales geloosd wordt, kan de watertemperatuur gedurende het hele jaar onnatuurlijk hoog zijn. Hierdoor kunnen soorten uit warmere streken zich vestigen, die afkomstig zijn uit aquaria of vijvers in warme kassen. Een voorbeeld van zo'n vestiging is de slanke knobbelhoren (*Melanoides tuberculata*). Aan de andere kant kan op zulke plaatsen de temperatuur te hoog worden voor sommige inheemse soorten.

Diepte

De waterdiepte op zich blijkt meestal geen beperkende factor voor het voorkomen van zoetwaterslakken te zijn. Het gaat om een combinatie van er mee samenhangende factoren, zoals zonering van de vegetatie, substraat, sediment, voedsel, schommelingen in de waterstand, effecten van golfslag, temperatuur en zuurstofcondities.

In Nederland zijn veel diepe plassen ontstaan door dijkdoorbraken. Ze worden doorbraakkolken, wielen of waaïen genoemd, en zijn vaak 20 m of meer diep. Daarnaast worden er ook zulke diepe grind- en zandgaten gegraven.

De aanwezigheid van plantengroei in deze wateren hangt samen met de diepte waarop het licht doordringt, dus met de helderheid van het water. Meestal is dat tot een diepte van 6-10 m. Daar ontstaat in de zomer een zogenaamde spronglaag. Boven die laag vindt de primaire, van licht afhankelijke, productie plaats door fytoplankton en waterplanten. Door de zonnestraling wordt deze waterlaag opgewarmd. De watermassa mengt zich door wind, golfslag en stroming en is dan gelijkmatig van temperatuur. Beneden de spronglaag is de temperatuur constant 4°C, de temperatuur waarbij water het hoogste soortelijk gewicht bereikt, en dus het zwaarst is. Omdat dit relatief zware water onderin blijft, ontstaat er een vrij stabiele situatie.

Organisch materiaal, geproduceerd boven de spronglaag, zakt naar beneden en verbruikt in de onderste waterlaag, waar geen menging plaatsvindt, de daar aanwezige zuurstof. De spronglaag toont daardoor zowel een temperatuur- als een zuurstofsprong; eronder is het water koud en zuurstofarm. Dit betekent dat het voorkomen van een rijke molluskenfauna zich beperkt tot de zone boven de spronglaag.

Uitdroging

Schommelingen van de waterstand hebben een bijzonder

grote invloed op de samenstelling van een zoetwatermolluskengemeenschap. Het gevaar om droog te vallen is uiteraard het grootst in de oeverzone. Sommige soorten komen daar dan ook nooit voor en leven alleen in dieper water. Over het algemeen neemt in ondiepe wateren het aantal soorten toe bij toenemende waterdiepte, tot er een optimum bereikt is. In ondiepe wateren, die regelmatig droogvallen, ontbreken de grote mossels.

Sommige soorten zijn juist weer aangepast aan het leven in ondiep water van moerassen of slootjes die gedurende een zekere tijd van het jaar uitdrogen. Dit geldt bijv. voor *Omphiscola glabra*, *Aplexa hypnorum*, *Anisus leucostoma*, *Pisidium personatum* en *P. casertanum*. Bij dergelijke soorten komen aanpassingen voor waardoor ze meer of minder droogteresistent geworden zijn.

Vervuiling

Er is in ons land vrijwel geen gericht onderzoek gedaan naar veranderingen in het voorkomen van zoetwatermollusken in relatie tot vervuiling van het milieu. Bij diverse soorten is er een duidelijke neergang in het aantal meldingen van vondsten uit ons land gedurende de laatste tientallen jaren. Het is echter niet mogelijk na te gaan in hoeverre daarbij vervuiling een rol speelt. Er bestaat geen gestandaardiseerd registratiesysteem dat het mogelijk maakt het Nederlandse bestand aan zoetwatermollusken over het hele land in de loop der jaren te vervolgen. Wel is onlangs een poging gedaan om met behulp van de databank van EIS-Nederland (waarop ook de kaartjes in dit boek gebaseerd zijn) een idee te krijgen van voor- en achteruitgang van zoetwatermollusken (DE BRUYNE & WALLBRINK 1997A).

Een deel van het ogenschijnlijk zeldzamer worden van tal van soorten hangt ongetwijfeld samen met een geringere belangstelling voor de eigen malacofauna, waardoor er minder waarnemingen worden verricht. Er zijn natuurlijk wel uitzonderingen. Soorten als *Mercuria confusa*, *Myxas glutinosa* of *Anisus vorticulus* zijn vermoedelijk wel zeldzamer geworden, al is niet in alle gevallen even duidelijk hoe dat precies komt.

Het verband tussen vervuiling en het voorkomen van de grote zoetwatermossels is wellicht nog het beste bekend. Zo bleken aan het eind van de jaren zestig de stroommossels en zwanenmossels in ons land vrijwel geheel uit het stroomgebied van de sterk vervuilde Rijn verdwenen te zijn, terwijl ze in de minder sterk vervuilde Maas nog op verscheidene plaatsen konden worden aangetroffen. In de Biesbosch werden die mossels destijds alleen nog gevonden op geschikte plaatsen met minder dan 10% Rijnwater. Gedurende de periode 1987-1991 werd de malacofauna van Lek en Waal onderzocht, met o.a. de vraag in hoeverre de inmiddels verbeterde waterkwaliteit van de Rijn merkbaar was in het (weer) voorkomen van mollusken. Wallbrink (1992A, 1993) heeft daarover boeiende gegevens gepubliceerd (ZIE OOK DE BRUYNE & WALLBRINK 1997A). Met uitzondering van *Unio crassus nanus* werden alle uit Nederland bekende Unionidae in het onderzoeksgebied aangetroffen. Het lijkt aannemelijk dat de afgenomen mate van vervuiling tot tenminste een gedeeltelijk herstel van de malacofauna heeft geleid. Wallbrink heeft bovendien duidelijk gemaakt dat zoetwatermollusken bruikbaar zijn als indicatorsoorten, d.w.z. soorten die door hun al

dan niet voorkomen een indruk geven van de waterkwaliteit. Daarbij dient men uiteraard te beseffen dat het verdwijnen van soorten heel snel kan gaan, terwijl herstel van de oorspronkelijke situatie alleen mogelijk is wanneer de verdwenen soorten elders nog voorkomen en in staat zijn vanaf die plaats hun vroegere woongebied opnieuw te bereiken (zie ook onder 'Zoutgehalte').

Biotische factoren

Voedsel

Dood organisch materiaal (detritus, aas), plankton en levende planten, zowel lagere (algen) als hogere, zijn voor zoetwatermollusken als voedsel van belang. In tegenstelling tot wat voor veel insecten geldt, zien we bij weekdieren zelden of nooit een sterke specialisatie, bijv. een binding aan één bepaalde soort voedselplant. Er is hoogstens sprake van een meer of minder duidelijke voorkeur voor bijv. detritus, of voor bepaalde voedselplanten. Veel onderzoek hiernaar is gedaan door Frömming (1956) en Gaevskaya (1969). Najaden en driehoeksmossels hebben een voorkeur voor voedselrijk water met de daarin voorkomende relatief grote concentraties detritus, bacteriën en fytoplankton.

Vijanden

Slakken en mossels worden in meer of mindere mate belaagd door ratten, vogels, vissen, amfibieën, bloedzuigers, libellenlarven, keverlarven, kokerjuffers (larven van schietmotten, bevestigen ook levende dieren op hun koker), larven van diverse vliegsoorten, speciaal die van de slakken-dodende vliegen (Sciomyzidae) (REVIER & VAN DER GOOT 1989), eencelligen, parasitaire mijten en wormen (o.a. trematoden) (HONER 1963, VAN DEN BROEK & BRUGGEMAN 1977). De trematoden hebben vaak een ingewikkelde levenscyclus, waarbij gastheerwisseling optreedt tussen de slak enerzijds en vissen, vogels of zoogdieren anderzijds (zie bij *Galba truncatula*). Soms zijn er ook insecten bij betrokken en is er sprake van drie verschillende gastheersoorten (BORGSTEEDE ET AL. 1969).

Het bouwen van kokers met behulp van mollusken wordt vooral gedaan door de kokerjuffer *Limnephilus flavicornis*. De kokers geven zelfs een beter beeld van de aanwezige soorten, dan sommige verzamelmethoden (PIECHOCKI 1971).

De overgrote meerderheid van de zoetwaterslakken heeft onopvallend matgeel tot grijsbruin gekleurde schelpen. In ons land heeft alleen *Theodoxus fluviatilis* een schelp met een vaak opvallend kleurpatroon. Gewoonlijk is dat overigens bij het levende dier niet te zien, omdat de schelp bedekt wordt door een groenige tot zwartige laag. Bij sommige zoetwaterslakken (bijv. Lymnaeidae) is de schelp erg dun en schijnt de gevlekte mantel er doorheen. De onopvallende kleuren en het soms gevlekte uiterlijk zijn mogelijk een vorm van camouflage ter bescherming tegen predatoren, die hun prooi zo minder eenvoudig in het oog krijgen.

Concurrentie

Concurrentie treedt op wanneer verschillende individuen gelijktijdig aanspraak maken op dezelfde hulpbronnen, zoals ruimte of voedsel, die niet in overvloed beschikbaar zijn. Dit kan resulteren in een 'verdeling' van de hulpbronnen door in verschillende biotopen te gaan leven. Er bestaat zowel in-

traspecifieke als interspecifieke concurrentie. Intraspecifieke concurrentie treedt op tussen individuen van dezelfde soort, die bij hevige concurrentie bijv. in de groei kunnen achterblijven, zodat de populatie dan alleen uit kleine individuen bestaat. Bij het wegvallen van de concurrentie kunnen er weer grotere exemplaren ontstaan. Concurrentie om plaats komt voor bij vastzittende mossels zoals de driehoeksmossel. De mate van concurrentie is hier afhankelijk van de beschik-

Figuur 21

Vochtig populierenbos met ten dele uitdrogende greppels: een belangrijk watertype voor minder algemene soorten als *Omphiscola glabra*, *Aplexa hypnorum* en *Anisus leucostoma*. Bos tussen Heeswijk en Schijndel (Noord-Brabant), april 1969.



baarheid van substraat, dus van de verhouding tussen beschikbaar oppervlak en het aantal mossels.

Interspecifieke concurrentie vindt plaats tussen verschillende soorten. Een mooi voorbeeld vormt de teruggang van de driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*), die veroorzaakt werd door de invasie van de kaspische slijkgarnaal (*Corophium curvispinum*) in de Rijn. Nadat de driehoeksmossels zich sinds de jaren zestig weer herstelden van de achteruitgang, die veroorzaakt was door de hoge cadmiumconcentraties, ging de populatie sinds 1986 opnieuw zienderogen achteruit. De oorzaak was de explosieve groei van de populaties van de kaspische slijkgarnaal, die een enorme omvang bereikten. Doordat de slijkgarnalen kokertjes van slib bouwen, werden alle stenen langs de Rijn met een tot 4 cm dikke sli-blaag bedekt. Dit belemmerde het vestigen van het broed van de driehoeksmossel. Reeds gevestigde driehoeksmossels werden in het slib gesmoord. Bovendien is de slijkgarnaal een fytoplanktoneter, evenals de driehoeksmossel, zodat mogelijk ook concurrentie om voedsel optreedt. Hiermee werd de achteruitgang van de driehoeksmossel verklaard (VAN DER VELDE ET AL. 1994B). Verder is er in Nederland weinig onderzoek verricht naar concurrentie tussen mollusken onderling en met andere organismen.

WATERTYPEN ★

Watertypen worden meestal onderscheiden aan de hand van een combinatie van waterkwaliteit, fysisch-hydrologische factoren zoals stroming, overstromingsfrequentie, waterstandsfluctuaties, kwel, droogvallen (permanentie), en een (geo)morfologische indeling gebaseerd op o.a. afmetingen. Een grove indeling omvat bijv. grondwater en putten, heuvelandbeken, laaglandbeken, rivieren, stilstaande wateren en brakke wateren (zie tabel 2). Deze indeling kan nog verder verfijnd worden. Verdonschot *et al.* (1992) komen tot een verdere indeling in 41 watertypen, gebaseerd op de totale macro-evertebratenfauna. Er zijn echter veel minder soorten zoetwatermollusken dan insecten, en de mollusken reageren bovendien minder gevoelig op milieuverschillen. Dit betekent dat voor zoetwatermollusken met een grovere indeling volstaan kan worden. Elke classificatie van wateren is uiteraard arbitrair, omdat allerlei combinaties van factoren mogelijk zijn terwijl discontinuïteiten weinig voorkomen. Er bestaan vele gradiëntsituaties, bijv. waar een rivier in een meer uitkomt of waar een beek in een rivier uitmondt. Bovendien zijn er in Nederland zeer veel kunstmatige wateren gecreëerd. Daarnaast heeft beïnvloeding door de mens vaak geleid tot het verdwijnen van de originele samenstelling van de fauna, bijv. door kanalisatie van beken en rivieren, het afdammen van estuaria of verstuwving. Vooral de grotere wateren fungeren bovendien als bezinkbak en verzamelplaats van nutriënten, organische stof en gifstoffen. Verdroging, vermesting (eutrofiëring), verzuring en de inlaat van gebiedsvreemd water hebben tevens bijgedragen aan een verdere reductie van de fauna die karakteristiek was voor de verschillende watertypen.

De diverse soorten mollusken zijn over de uiteenlopende watertypen per soort verschillend verdeeld. Dat levert een beeld van graduele verschuiving op, met soorten die over vele watertypen verspreid voorkomen tot soorten die beperkt lijken tot enkele of soms slechts één watertype. In bepaalde watertypen zullen sommige soorten veelvuldiger worden aangetroffen dan in andere, terwijl ook de dichtheden per soort kunnen verschillen. Ook de verspreiding en dichtheden binnen een water kunnen door diverse oorzaken sterk variëren. Daarom is in de lijst in bijlage 1 afgezien van indicaties over frequentie van voorkomen en dichtheden.

Zowel abiotische als biotische factoren kunnen de frequentie van voorkomen en de dichtheden sterk beïnvloeden. In stromend water zullen in snel stromende delen de typisch stroomminnende (reofiele) soorten voorkomen, terwijl op luwe plaatsen, zoals binnenbochten van meanders, soorten kunnen voorkomen die men gewoonlijk in stilstaand water vindt en zich op deze rustige plaatsen kunnen handhaven. In grote plassen worden dergelijke verschillen veroorzaakt door wind- en golfslag, waarbij een luwe, vaak rijk begroeide, en een geëxponeerde, eroderende, oever ontstaan. Als een onbeschutte oever wordt voorzien van stenen ontstaan er nieuwe mogelijkheden voor met name de vestiging van soorten als *Ancylus fluviatilis* en *Theodoxus fluviatilis*. Verschillen in substraat kunnen ook grote verschillen in dichtheden en soorten opleveren, waarbij de bodem uit vegetatie, stenen, grind, zand, klei of modder kan bestaan. De grootte en diepte van het water spelen hierbij ook een rol, zodat een groot water in principe meer verschillende biotopen heeft.

Anderzijds kan predatie door vissen in de wat grotere wateren leiden tot minder soorten, in het bijzonder die met een dunne schelp. Predatie door molluscivore (= weekdieretende) vissen blijkt de soortensamenstelling van deze wateren te beïnvloeden (BRÖNMARK & WEISNER 1996). Deze auteurs hebben drie soorten wateren vergeleken, n.l. wateren zonder vissen, mét molluscivore vissen en met zowel molluscivore als piscivore (= visetende) vissen (roofvissen). Er bleek daarbij ook een relatie tussen de grootte van het water en de aan- of afwezigheid van vissen. Kleinere wateren bevatten vaak geen molluscivore vissen. In wat grotere wateren komen molluscivore soorten voor, zoals zeelt (*Tinca tinca*), rietvoorn (*Scardinius erythrophthalmus*) en kroeskarper (*Carassius carassius*). Deze soorten kunnen het best omschreven worden als herbivoor, met daarnaast een voorkeur voor slakken in hun dieet. In de grote wateren houden roofvissen zoals snoek (*Esox lucius*) en baars (*Perca fluviatilis*) de molluscivore vissen in toom. Naarmate er meer molluscivore vissen aanwezig zijn, daalt de dichtheid van slakken. In de wateren waarin ook roofvissen aanwezig zijn, bleek de dichtheid van slakken intermediair te zijn tussen die van wateren zonder vis en wateren met alleen molluscivore vis.

De totale slakkenbiomassa bleek af te nemen in de volgorde van wateren zonder vis, wateren met molluscivore vis en wateren met zowel molluscivoren als roofvis. Ook de dichtheden van acht slakkensoorten die in al deze wateren voorkwamen bleken sterk verschillend. In afwezigheid van vissen bleken de wateren gedomineerd te worden door *Lymnaea stagnalis* en kwamen in afnemende volgorde voor: *Bathymophalus contortus*, *Anisus vortex*, *Radix peregralovata*, *Gyraulus crista*, *Physa fontinalis*, *Gyraulus albus* en *Bithynia tentaculata*. Bij aanwezigheid van molluscivore vissen domineerde *Bithynia tentaculata* en in kwamen in afnemende volgorde voor: *Lymnaea stagnalis*, *Radix peregralovata*, *Gyraulus albus*, *Gyraulus crista*, *Anisus vortex* en *Bathymophalus contortus*, terwijl *Physa fontinalis* praktisch ontbrak. Als ook roofvissen voorkwamen, trad dominantie op van *Anisus vortex* en *Gyraulus albus* en kwamen in afnemende volgorde voor: *Bithynia tentaculata*, *Lymnaea stagnalis*, *Physa fontinalis*, *Radix peregralovata*, *Gyraulus crista* en *Bathymophalus contortus*.

Wateren zonder vissen werden dus gedomineerd door *Lymnaea stagnalis*. Waar molluscivore vissen voorkomen zien we relatief meer *Gyraulus albus* en *Bithynia tentaculata*, en waar zowel molluscivore vissen als piscivore vissen gevonden worden domineerde *Anisus vortex*. Dit had ook effect op de biomassa van het perifyton. Zonder vis was de biomassa van het perifyton laag, met molluscivore vissen, en met molluscivore vissen en roofvissen samen, hoog. Vermaat (1994) toonde aan dat de graassnelheid van *Bithynia tentaculata* slechts 10 % was van die van *Radix peregralovata*. Poelslakken hebben bovendien een hogere cellulaseactiviteit en verteringsefficiëntie dan schijfthorenslakken zoals *Anisus* en *Gyraulus*, die dan ook hoofdzakelijk detritivoor zijn (CALOW & CALOW 1975). Een lokale combinatie van molluskensoorten wordt dus sterk beïnvloed door de aan- of afwezigheid van molluscivore vissen en bovendien roofvissen. Dit alles geeft aan dat de samenstelling van slakken gemeenschappen door veel factoren bepaald wordt.

In tabel 2 geven we een vereenvoudigde typologie van de

Tabel 2

Eenvoudige typologie van Nederlandse zoete en brakke wateren. Zie ook bijlage 1.

ZOET WATER

Grondwater en putten

Heuvelandbeken

- 1 acrocrene en reocrene bronnen
- 2 kleine heuvelandbeken
- 3 grote heuvelandbeken

Laaglandbeken

- 4 helocrene en limnocrene bronnen
- 5 bovenlopen
- 6 middenlopen
- 7 benedenlopen

Rivieren

- 8 rivieren

Stilstaande wateren

- 9 (zwak) zuur, oligotroof en ondiep
 - 10 temporair, semipermanent, klein
 - 11 permanent, klein tot matig groot
 - 12 permanent, middelgroot tot groot
-

BRAK WATER

- 13 oligohalien
 - 14 mesohalien
 - 15 polyhalien
-

Nederlandse wateren. In bijlage 1 worden de soorten mollusken aangegeven, die in die watertypen gevonden worden.

LEVENSWIJZE

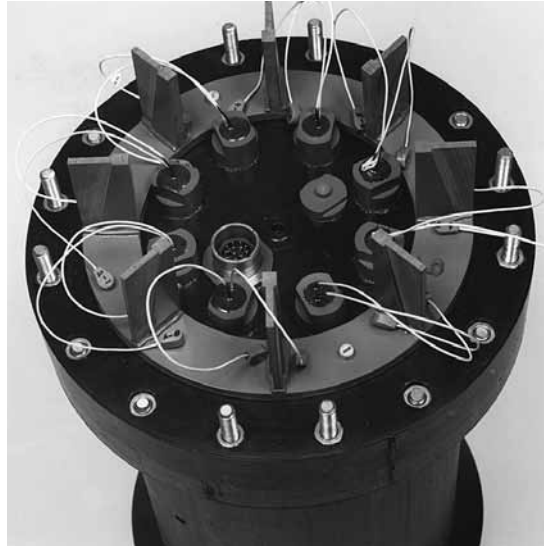
Onze kennis met betrekking tot de levenswijze van tal van soorten ongewervelde dieren, waaronder de zoetwatermollusken, is nog erg beperkt. Dat is niet verwonderlijk. Het gaat immers om grote aantallen soorten die lang niet altijd van economisch belang zijn voor de mens, die zich er dan ook vaak niet voor interesseert.

Voortbeweging

Van landslakken is bekend dat die zich tijdens hun leven meestal niet ver verplaatsen. Het gaat daarbij gewoonlijk om afstanden in de grootte-orde van enkele centimeters tot meters. Veel exacte gegevens met betrekking tot zoetwaterslakken zijn ons niet bekend. Zoetwatermollusken zijn in principe veel actiever dan de landslakken omdat hun kruipgedrag vooral van de watertemperatuur afhankelijk is en niet van de luchtvochtigheid.

Er zijn zeker grote verschillen in voortbewegingscapaciteit

Figuur 22-25
Mosselmonitor

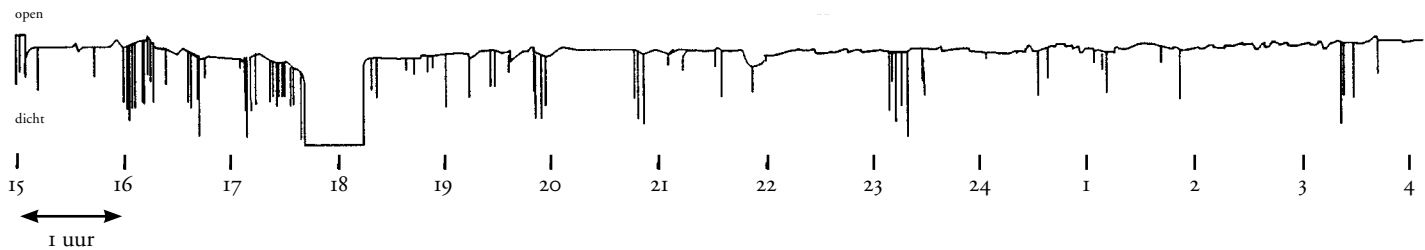


22
Klepbewegingsmonitor, geschikt voor het continu volgen van acht mosselen

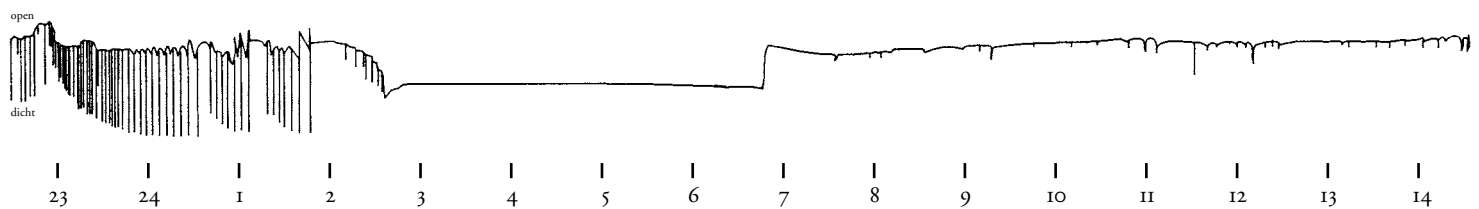


23
Schildersmossel (*Unio pictorum*) met sensoren

24
Normaal klepbewegingsgedrag van de driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*). De activiteit, d.w.z. het openen en sluiten van de kleppen, wordt veroorzaakt door de productie van (pseudo)feces en byssusdraden.



25
Normaal klepbewegingsgedrag van de schildersmossel (*Unio pictorum*). De hoge activiteit geeft een periode van kruipen door de toplaag van het sediment weer, waarbij de voet gebruikt wordt.



tussen de diverse soorten zoetwatermollusken. Zo zou *Bythinella dunkeri* kruipend 400 m per jaar kunnen afleggen (OSWALD ET AL. 1991) en *Potamopyrgus antipodarum* zelfs 2,6 km (ROTH 1987).

Najaden brengen het grootste deel van hun leven half ingegraven in het substraat door. Bij Unionidae zijn kruipsporen met een lengte tot enkele meters per jaar bekend.

Verspreiding

In tal van geïsoleerde wateren komen zoetwatermollusken voor, die daar niet anders dan over land of via de lucht gekomen kunnen zijn. Men neemt aan dat passieve verspreiding over land mogelijk is, bijv. doordat bladeren met eraan vastgehechte exemplaren door de wind worden voortgeblazen, of doordat slakken die in de vacht van een zoogdier verstrikt zijn geraakt een eind worden meegenomen. Aanzienlijk waarschijnlijker nog, en ondersteund door meer waarnemingen, is passieve verplaatsing via de lucht, vooral door vogels (REES 1965). Dit transport kan in het maagdarmkanaal plaatsvinden (braakballen!), of vastgehecht aan de poten of tussen de veren. Een slakje met operculum of een erwtenmosseltje zal transport eerder overleven dan een longslak, doordat een effectievere afsluiting van de buitenwereld mogelijk is. Experimenten met longslakken en vogels hebben uitgewezen dat kleine slakjes minder goed tegen uitdroging bestand zijn als ze tussen de veren worden vervoerd, terwijl grotere slakken daarentegen sneller uit de veren vallen (BOAG 1986). Het kan vele jaren duren voordat een soort ergens is terecht gekomen en er zich bovendien heeft kunnen vestigen. Het is dan ook niet verwonderlijk dat de soortenrijkdom in geïsoleerde wateren langzaam toeneemt met de ouderdom van die wateren. Zie ook de inleiding tot de Unionidae en de Sphaeriidae.

Soorten die zich parthenogenetisch voortplanten, d.w.z. door middel van onbevuchte eieren, of die zichzelf kunnen bevruchten, hebben de meeste kans een populatie te stichten, aangezien ze in principe aan slechts één individu genoeg hebben (zie onder Voortplanting).

Door de mens wordt de verspreiding van mollusken op vele manieren ongewild bevorderd, bijv. door het meevoeren van mollusken aan scheepswanden, in ballastwater, in bluswater, aan surfplanken, met vistuig, of door het leeggooien van aquaria, het slecht schoonmaken van schepnetjes, enz. Ook door het veranderen van het milieu, bijv. door de aanleg van dammen en de daarmee gegenereerde verzouting (Deltagebied), worden de verspreidingspatronen van de zoetwatermolluskensoorten sterk beïnvloed.

Voortplanting

Bij de zoetwatermollusken komen verschillende manieren van voortplanting voor. Vrijwel alle Prosobranchia zijn van gescheiden geslacht, waarbij de mannelijke dieren door de uitwendige penis te herkennen zijn. *Potamopyrgus antipodarum* plant zich vrijwel uitsluitend parthenogenetisch voort; de jongen ontwikkelen zich daarbij uit onbevuchte eicellen (zie verder bij de soort). De vroeger eveneens tot de Prosobranchia gerekende, maar nu in de subklasse Heterobranchia geplaatste Valvatidae zijn hermafrodit. Verder zijn ook de Pulmonata hermafrodit; ei- en zaadcellen worden in een enkele ovotestis of glandula hermaphrodita gevormd. Ge-

woonlijk vindt er een eenzijdige (unilaterale) bevruchting plaats, d.w.z. dat één dier als mannelijk fungeert en het andere als vrouwelijk (zie ook de inleiding bij de Lymnaeidae, blz. 118) ★. Bij de Planorbidae is de paring tweezijdig (bilateraal) en worden na de eerste unilaterale paring de rollen omgedraaid bij een tweede paring. Parthenogenese kon bij de Planorbidae niet worden aangetoond. Wel is bij diverse soorten zelfbevruchting waargenomen. Dit laatste kan optreden na zelfcopulatie, waarbij de penis in de eigen vagina wordt gebracht. Zelfbevruchting kan ook optreden door processen in het bovenste deel van het geslachtsapparaat. In populaties met afallische dieren, waarbij het mannelijk gedeelte van de geslachtsorganen ontbreekt, is zelfbevruchting de enige mogelijkheid.

De meeste slakken uit het zoete water leggen hun eieren in kapsels van uiteenlopende vorm, in meer of minder grote aantallen bijeen ★. Uit de eikapsels komen in het water zwevende veligerlarven, of jonge, al kruipende slakjes. De eikapsels hebben een vaak min of meer karakteristieke vorm, die het mogelijk maakt tot een soortsdeterminatie te komen (ZIE BONDESEN 1949, 1950). Op blz. 92, 122, 139 en 142 hebben wij afbeeldingen van eikapsels van de meeste soorten bijeengebracht. Er moet echter opgemerkt worden dat er een grote variatie in de karakteristieke vorm kan voorkomen o.m. veroorzaakt door het aantal eieren dat het eikapsel bevat. Dit kan per individu verschillen maar ook gedurende de levensloop van een individu. Bij een groot aantal soorten leggen de slakken die pas volwassen zijn meestal eikapsels met weinig eieren. Oudere en grotere slakken leggen de grotere eikapsels. Ook allerlei andere factoren zoals de voedselomstandigheden kunnen hierop van invloed zijn.

Een minderheid van de slakken is eierlevendbarend (=ovovivipaar); dit betreft de Viviparidae (vandaar de naam) en diverse genera van de Hydrobiidae, waaronder *Potamopyrgus*. Bij deze slakken worden de eieren als het ware uitgebroed in een verbreed gedeelte van het geslachtsapparaat, de uterus, en worden de dieren als miniatuurslakjes uit de moederslak geboren.

De meeste tweekleppigen zijn van gescheiden geslacht. De Sphaeriidae zijn evenwel hermafrodit, evenals de *Corbicula*-soorten. Een paring treedt niet op. Bij de Dreissenidae ontwikkelen zich de bevruchte eicellen in het omringende water en komt een vrijzwemmend larvestadium voor, zoals bij veel in zee levende Bivalvia het geval is. Ook bij *Corbicula fluminalis* komen veligerlarven voor en is er geen broedzorg. Bij de Sphaeriidae en de Unionoidea komt broedzorg voor, evenals bij *Corbicula fluminea*. De binnenste kieuwen zijn bij de Sphaeriidae tot een 'marsupium' (soort buidel) vergroeid, waarin zich de eieren bevinden. Na de bevruchting door met de waterstroom binnengekomen zaadcellen, ontwikkelen de eieren zich tot soms bijna volwassen mosseltjes in het daarbij tot broedbuidel omgevormde marsupium (zie hierover ook de inleiding tot de Sphaeriidae).

Bij de inheemse Unionoidea fungeren de buitenste kieuwen als marsupium of broedkamer, waarin de talrijke (10.000 tot miljoenen) eieren zich tot zogenaamde 'glochidiën' ontwikkelen. Dit zijn larven met een schelpje dat van haken is voorzien (fig. 425, plaat 6:6). Het is de bedoeling dat de glo-

★ plaat 2: 1-3

★ plaat 2: 4

chidiën via stromingen in het water met een vis in contact komen. Soms gebeurt dat door activiteiten van de vis, zoals ademen of foerageren. Ze moeten zich vervolgens aan de vis vasthechten, waarna de larven een aantal weken als parasieten in de vishuid leven (of in de kieuwen), om daarna weer los te raken en een leven in de bodem te beginnen.

PLAATS IN HET ECOSYSTEEM

Weekdieren zijn om verschillende redenen van belang in het ecosysteem. Ze vormen een schakel in het voedselweb door de omzetting van detritus, algen en hogere planten in dierlijk weefsel. Door het eten van aas fungeren ze ook als opruimers van dode dieren. Weekdieren worden op hun beurt weer gegeten door tal van predatoren (roofvijanden en parasieten). De biomassa van mollusken is vaak de hoogste onder de ongewervelde dieren van een vergelijkbare grootte. Ook de door de weekdieren geproduceerde uitwerpselen vormen voedsel voor veel andere ongewervelde dieren.

De voedingsactiviteiten van zoetwatermollusken kunnen een belangrijke rol spelen in het ecosysteem door de vaak grote aantallen dieren. Zo kunnen mossels gezamenlijk grote hoeveelheden water filteren en er de kleine deeltjes uithalen, waardoor ze bijdragen aan de helderheid van het water. De aanwezigheid van algen en hogere planten wordt daardoor mede door de zoetwaterslakken beïnvloed. Er is hierbij sprake van een dynamisch evenwicht, waarbij de slakken de vegetatie niet alleen gebruiken als voedselbron, maar tevens als beschutting tegen golfslag en stroming, als schuilplaats tegen vijanden, en als substraat om op te kruipen en eieren op vast te hechten. De harde schelpen van weekdieren kunnen voor veel andere organismen, waaronder ook weer weekdieren, als substraat dienen, om zich op vast te hechten, of bijv. om eieren op af te zetten.

ECONOMISCH BELANG

In Nederland dienen zoetwatermollusken de mens niet tot voedsel (zie echter de inleiding tot de najaden, Unionidae). Diverse molluskengemeenschappen zijn waarschijnlijk geschikt als indicator voor waterkwaliteit, maar de daartoe benodigde voorkennis ontbreekt nog. Zoetwatermossels zouden door hun enorme filtercapaciteit kunnen worden ingezet ter verbetering van de helderheid en kwaliteit van het water (NALEPA & SCHLOESSER 1993, NEUMANN & JENNER 1992).

Soorten als de driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) en de brakwatermossel (*Mytilopsis leucophaea*), die zich met bysusdraden vasthechten, richten in binnen- en buitenland soms aanzienlijke schade aan door het aangroeien aan en verstopen van vitale kanalen in koelwatercircuits en elektriciteitscentrales (NALEPA & SCHLOESSER 1993) of in waterleidingssystemen. In Nederland worden bleekloog, temperatuursverhogingen, verhoging van de stroomsnelheid en coatings gebruikt om dergelijke aangroei te bestrijden. De kosten hiervan zijn aanzienlijk (NEUMANN & JENNER 1992). Voor het constateren van de vestiging van mosselbroed in industriële koelwaterleidingen heeft de KEMA een mosseldetectiebak ontwikkeld (KEMA BIOFOULING MONITOR ®).

De driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) en de schildersmossel (*Unio pictorum*) blijken bruikbaar te zijn in een bio-alarmingssysteem voor vervuiling (NEUMANN & JENNER 1992). Eigenschappen van de driehoeksmossel die de soort hiervoor

geschikt maken, zijn de sessiele levenswijze, de grootte en stevigheid die deze mossel goed hanteerbaar maken, de relatief lange levensduur, de grote tolerantie voor vervuiling, en het snelle reageren op bepaalde prikkels door het openen of sluiten van de kleppen. Door TNO, RIVM en KEMA is een zgn. mosselmonitor ontwikkeld die de klepbewegingen van een serie mossels kan registreren. Het openen en sluiten van de kleppen geeft milieuveranderingen aan, zoals gifgolven, veranderingen in de watertemperatuur, de waterkwaliteit of de voedseltoestand. De mosselmonitor (MUSSELMONITOR ®) (fig. 22-25, ★) is in de handel verkrijgbaar (Delta Consult) en kan gebruikt worden bij de bewaking van de waterkwaliteit in de grote rivieren, in water van uitlaatsystemen van afvalwaterzuiveringsbedrijven of industrieën, in koelwater van elektriciteitsbedrijven, enz. Driehoeksmossels worden ook gebruikt als bio-indicator voor chronische vervuiling. Hierbij wordt gebruikt gemaakt van het vermogen van de mossels om giftige stoffen in hun weefsels op te hopen, zodat zelfs lage concentraties in het water gemeten kunnen worden. Hiertoe worden plaatjes opgehangen waaraan mossels zijn gelijmd, of wordt water opgepompt en over de mossels heen gevoerd in aquaria. De mossels worden vervolgens op verschillende tijdstippen gedood en onderzocht, waarbij de tijdsduur van de belasting met de stoffen in het water bekend is. De weefsels kunnen op de aanwezigheid van verschillende chemische stoffen geanalyseerd worden en vergeleken met weefsels van mossels uit schoon water. Een andere manier om de aanwezigheid van gifstoffen op te sporen, is het onderzoek van de weefsels zelf (bijv. op de eventuele ontwikkeling van tumoren) of het meten van stresseiwitten, enzymen of hormonen.

De 's zomers soms voorkomende huiduitslag bij zwemmers wordt veroorzaakt door cercariën (een larvaal stadium) van Trematoda, die via slakken in het water komen en dan bij zwemmers door de huid kunnen binnendringen. Zie ook bij de leverbotslak (*Galba truncatula*).

DE MARIENE MOLLUSKEN VAN DE BINNENDIJKSE WATERTEN

Sommige molluskensoorten uit de Nederlandse binnenwateren worden niet in dit boek behandeld. Het betreft dan soorten die in een zout milieu leven en eigenlijk in zee of de daarmee verbonden wateren thuis horen. Opname in dit boek zou een flinke uitbreiding betekenen, terwijl de waarnemingskans zeer klein is. Diverse soorten leven in één of enkele wateren en zijn daar bovendien vaak maar enkele keren waargenomen. Om toch een indruk te geven om welke plaatsen en soorten het hier gaat, worden onze zilte binnenwateren en hun molluskenfauna hieronder kort behandeld, van noord naar zuid. De soorten die verder niet in dit boek behandeld worden, zijn te vinden in tabel 3 (blz. 42). Zie ook Hoofdstuk 8 voor determinatieboeken.

In het Waddengebied bevond zich een aantal binnenwateren waarin het zoutgehalte flink kon oplopen. In de loop van deze eeuw is dit aantal sterk verminderd en nu kunnen we alleen nog op Texel binnendijkse mariene mollusken verwachten. Vooral het systeem van plassen en sloten bij de uitwateringssluys van 'De Bol' was destijds een uniek gebied. Van deze plaats, en in mindere mate ook van enkele andere wateren op Texel, zijn in de loop der jaren o.a. de volgende

★ plaat 7:4

soorten één of meer keren gevonden: *Littorina littorea*, *L. saxatilis saxatilis*, *L. saxatilis tenebrosa*, *Hydrobia ulvae*, *Rissoa membranacea*, *Alderia modesta*, *Tenellia adpersa*, *Mytilus edulis*, *Cerastoderma glaucum*, *Macoma balthica*, *Abra tenuis* en *Mya arenaria*. Een melding van *Corambe obscura* bleek achteraf onjuist te zijn. Door ruilverkaveling (1953) en het op deltahoogte brengen van de dijken (1976-1981) zijn diverse zoute milieus verdwenen. De meeste van de genoemde soorten komen dan ook niet meer op Texel zelf voor.

Een ander bekend gebied met hoge zoutgehalten is het polderland achter de Hondsbossche Zeewering tussen Petten en Camperduin. Uit plasjes en sloten zijn daar de volgende soorten gemeld: *Littorina saxatilis rudis*, *L. saxatilis tenebrosa*, *Hydrobia neglecta*, *H. ulvae*, *Rissoa membranacea*, *Cingula semicostata aculeus*, *Retusa obtusa*, *Mytilus edulis*, *Cerastoderma glaucum*, *Abra tenuis*, *Macoma balthica* en *Scrobicularia plana*. Echter, alleen *Littorina saxatilis tenebrosa* en *Hydrobia ventrosa* zijn hier, zowel vroeger als tegenwoordig, levend aangetroffen. Alle andere soorten zijn ongetwijfeld fossiel, van holocene ouderdom. De bodem van de betreffende plasjes bestaat namelijk uit klei met de genoemde soorten. De dieren hebben hier kennelijk een aantal honderden tot duizenden jaren geleden geleefd.

Het Noordzeekanaal is grotendeels brak. Voor de afsluiting van de Zuiderzee (1932) drongen mollusken vanuit dit water met spuiwater Amsterdam binnen. Zo zijn bijv. levende strandgapers (*Mya arenaria*) ooit in de Muidergracht gevonden. Later werd het westelijke kanaaldeel sterk zout. *Hydrobia ulvae*, *Embletonia pallida*, *Mytilus edulis*, en *Mya arenaria* zijn toen bij de ze sluizen gevonden. Tegenwoordig is het kanaal grotendeels brak en is het water in het westelijke kanaaldeel nog vrij zout en mogelijk geschikt voor sommige mariene soorten.

Zuidwest-Nederland is altijd al het gebied met een grote variatie aan zoute wateren geweest. Zoet water komt er zelfs weinig voor, we vinden dit in en bij de duingebieden en op enkele andere hoge gronden. In 1966 is het Oostvoornse Meer ontstaan, met een marien karakter. In de jaren tachtig zijn hier aangetroffen: *Littorina littorea*, *Hydrobia ulvae*, *Teredo navalis*, *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule*, *C. glaucum*, *Mysella bidentata*, *Scrobicularia plana* en *Mya arenaria*. Waarschijnlijk zullen er in de lokale molluskenfauna nog grote veranderingen plaatsvinden.

Door de afsluiting van de zee ontstond in 1971 het Grevelingenmeer, met 108 km² stilstaand zout water. De veranderingen in flora en fauna zijn hier groot geweest, ook op malacologisch gebied. Eén van de opvallendste soorten is hier de fuikhoren, *Hinia reticulata*. Deze verder in Nederland zeldzame soort is er algemeen. In de jaren 1971-1985 zijn er min-

stens 26 mariene soorten aangetroffen (KUIJPER 1988A). Door het inlaten van Noordzeewater kunnen steeds opnieuw dieren het meer binnenkomen (AERTS 1994).

Schouwen-Duiveland is het gebied met de grootste variatie aan wateren. Vele zwak tot sterk zoute, ondiepe tot diepe, kleine en grote, vervuilde of schone wateren komen hier voor. Naast de diverse brakwatersoorten zijn er op Schouwen-Duiveland nog *Hydrobia ulvae*, *Tenellia adpersa*, *Mytilus edulis*, *Abra tenuis* en *Mya arenaria* gevonden.

Op Tholen bevinden zich langs de zuidkust enkele zoute wateren. Hier zijn in de jaren zeventig o.a. *Hydrobia ulvae*, *Littorina littorea*, *Mytilus edulis*, *Cerastoderma glaucum* en *Ovatella myosotis* waargenomen.

Evenals het Grevelingenmeer is het Veerse Meer een afgedamde zeearm. Korte tijd na de afsluiting in 1961 kon er nog een aantal mariene soorten gevonden worden. Daarna waren voornamelijk *Cerastoderma glaucum*, *Mytilus edulis*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria* en *Hydrobia ulvae* aanwezig. Rond 1970 viel het optreden van de paalworm *Teredo navalis* op. Tegenwoordig is het Veerse Meer brak, met een fluctuerend zoutgehalte, en de molluskenfauna is arm aan soorten.

Het Kanaal door Walcheren (met zijkanalen), het Havenkanaal van Goes, en het Kanaal door Zuid-Beveland stonden bekend om hun mariene levensgemeenschappen. Vóór de kolonisatie van het Grevelingenmeer waren dit de enige wateren in Nederland waar de fuikhoren leefde. Door een andere waterhuishouding en -kwaliteit van het Kanaal door Walcheren is hier de situatie aan veranderingen onderhevig. Tijdens een summiere inventarisatie in 1990 werden er diverse brak- en zeewaterorganismen aangetroffen, waaronder de molluskensoorten *Littorina littorea*, *Cerastoderma glaucum*, *Sepia officinalis*, en *Tenellia adpersa*. Uit de andere twee kanalen kennen we het voorkomen van o.a. *Lepidochitona cinerea*, *Littorina littorea*, *Hinia reticulata*, *Buccinum undatum*, *Crepidula fornicata*, *Mytilus edulis*, *Ostrea edulis*, *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica*, *Abra tenuis*, *Petricola pholadiformis*, *Venerupis senegalensis*, *Mya arenaria* en *Tergipes despectus*. Via de sluizen aan de Ooster- en Westerschelde kunnen de mariene soorten deze kanalen binnenkomen.

Andere binnendijkse wateren van Walcheren en Zuid-Beveland herbergen weinig soorten. We kennen vonden van *Littorina littorea* en *Alderia modesta*.

Ook in Zeeuwsch-Vlaanderen zijn er enkele binnendijkse wateren met een vrij hoog zoutgehalte. Bekend zijn de Braakmankreek en de Westgeul. Uit dit gebied kennen we het voorkomen van o.a. *H. ulvae*, *Mya arenaria*, *Cerastoderma glaucum* en *Scrobicularia plana*.

Uit de waarnemingen in de zoute binnenwateren blijkt, dat de aanwezige molluskenfauna grotendeels bepaald wordt door de hoogte van het zoutgehalte. Hoe meer het zoutgehalte dat van zeewater benadert, hoe meer mariene soorten we er kunnen verwachten. Grote schommelingen in zoutgehalte reduceren het aantal ter plaatse voorkomende soorten.

Tabel 3
Overzicht mariene mollusken uit binnendijkse wateren.

Klasse Polyplacophora keverslakken
Lepidochitona cinerea (Linnaeus, 1767) asgrauwe keverslak

Klasse Gastropoda

Subklasse Prosobranchia

Superorde Archaeogastropoda

Superfamilie Littorinoidea

Familie Littorinidae alikruik
Littorina (Algaroda) littorea (Linnaeus, 1758) gewone alikruik
L. (Littorinivaga) saxatilis saxatilis (Olivier, 1792) vale ruwe alikruik
L. (Littorinivaga) saxatilis rudis (Maton, 1797) echte ruwe alikruik
L. (Littorinivaga) saxatilis tenebrosa (Montagu, 1803) brakwateralikruik

Superfamilie Rissoidea

Familie Rissoidae drijfhorens e.a.
Rissoa (Rissostomia) membranacea (Adams, 1800) vliezige drijfhoeren
(†) *Cingula (Onoba) semicostata aculeus* Gould, 1841 geribd drijfhoertje

Superfamilie Calyptraeidea

Familie Crepidulidae muiltjes
Crepidula (Crepidula) fornicata (Linnaeus, 1758) muiltje

Superfamilie Muricoidea

Familie Buccinidae wulken e.a.
Buccinum undatum Linnaeus, 1758 wulk
Familie Nassariidae fuikhorens
Hinia (Hinia) reticulata (Linnaeus, 1758) gevlochten fuikhoren

Subklasse Opisthobranchia

Superfamilie Retusoidea

Familie Retusidae oubliehoorns
Retusa (Retusa) obtusa (Montagu, 1803) oubliehoorn

Superfamilie Polybranchiidae

Familie Stiligidae

Alderia modesta (Lovén, 1844) kwelderslak

Superfamilie Anadoridoidea

Familie Corambidae

Corambe obscura (Verrill, 1870) zuiderzeeschijfslak

Superfamilie Euaeolidoidea

Familie Tergipedidae

Tergipes despectus (Johnston, 1835) slanke knotsslak
Tenellia adspersa (Nordmann, 1844) brakwaterknotsslak

Klasse Bivalvia

Subklasse Pteromorphia

Orde Mytiloida

Familie Mytilidae mossels
Mytilus edulis Linnaeus, 1758 mossel

Orde Ostreoida

Familie Ostreidae oesters
Ostrea (O.) edulis Linnaeus, 1758 oester

Subklasse Heterodonta

Orde Veneroida

Familie Montacutidae

Mysella (Mysella) bidentata (Montagu, 1803) tweetandschelp

Familie Cardiidae hartschelpen

Cerastoderma edule (Linnaeus, 1758) kokkel

Familie Tellinidae plaatschelpen

Macoma (Macoma) balthica (Linnaeus, 1758) nonnetje

Familie Scrobiculariidae slijkgapers

Scrobicularia plana (Da Costa, 1778) platte slijkgaper

Familie Semelidae dunschalen

Abra (Abra) tenuis (Montagu, 1803) tere dunschaal

Familie Veneridae venusschelpen

Venerupis senegalensis (Gmelin, 1791) tapijtschelp

Familie Petricolidae pseudo-boormossels

Petricola (Petricolaria) pholadiformis Lamarck, 1818 Amerikaanse boormossel

Orde Myoida

Familie Myidae gapers

Mya (Arenomya) arenaria Linnaeus, 1758 strandgaper

Familie Teredinidae paalwormen

Teredo (Teredo) navalis Linnaeus, 1758 gewone paalworm

Klasse Cephalopoda

Subklasse Coleoidea

Orde Sepioidea tienarmige inktvissen

Familie Sepiidae zeekatten

Sepia officinalis Linnaeus, 1758 gewone zeekat