

het mannelijk worden van vrouwelijke exemplaren (KAAG & JOL 2007, MENSINK ET AL. 1996, DE VOOYS ET AL. 1993). Ook de kleine alikruik *Melarhaphe neritoides* is veel algemener dan enkele decennia geleden. Na het afsluiten van een aantal Zuid-Hollandse zeeverbindingen was het voorkomen van de getijdeslak *Mercuria confusa* in Nederland onzeker, maar recent is de soort weer op een aantal plekken in de Biesbosch vastgesteld (BOESVELD 2003). Door toedoen van de mens hebben diverse soorten van buiten ons faunagebied zich met succes weten te vestigen, met name in het mariene milieu. Het muiltje *Crepidula fornicata*, waarschijnlijk geïmporteerd met oesters *Ostrea edulis*, is al sinds 1924 bekend (WOLFF 2005). Inmiddels leven in de Zeeuwse wateren ook kauries (*Trivia monacha* en *T. arctica*) en purperslakken (Muricidae) zoals *Ocenebrellus inornata* (GOUD ET AL. 2008) en *Urosalpinx cinerea* (FAASSE & LIGTHART 2009). Deze soorten zijn daar terechtgekomen met de import van oesters en mossels.

Het Jenkins' waterhorentje *Potamopyrgus antipodarum* leeft in zoet en brak water. Deze soort is in de vorige eeuw vanuit Nieuw-Zeeland in Engeland ingevoerd en vandaar begonnen aan zijn opmars in Europa, geholpen door zijn snelle ongeslachtelijke manier van voortplanting. Twee recent in het Nederlandse zoet water aangetroffen soorten, slank knobbelhorentje *Melanoides tuberculata* en de recent ontdekte moerasslak *Viviparus acerosus*, zijn waarschijnlijk afkomstig uit aquaria en tuincentra (GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004, SOES ET AL. 2009).

Determinatie

Algemeen: VAN BENTHEM JUTTING 1933. Mariene soorten: ENTROP 1972, GRAHAM 1988, DE BRUYNE & DE BOER 2008. Zoetwatersoorten: JANSEN & DE VOGEL 1965, GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004. Terrestrische soorten: GITTENBERGER ET AL. 1984, GITTENBERGER & DE WINTER in voorbereiding.

Animalia ► Mollusca (fyllum) ► Gastropoda (klasse) ► Heterobranchia (subklasse)

HETEROBRANCHIA

JEROEN GOUD & A.J. (TON) DE WINTER

NEDERLAND ca. 210 gevestigd (waarvan ten minste 50 exoten)
WERELD ca. 37.000 beschreven

De Heterobranchia omvatten twee hoofdgroepen, de achterkieuwige slakken (Opisthobranchia) en de longslakken (Pulmonata); daarnaast wordt een aantal kleinere groepen als 'lagere Heterobranchia' aangeduid (BOUCHET & ROCROI 2005, PONDER & LINDBERG 2008). Deze drie hoofdgroepen worden hieronder afzonderlijk besproken.

'LAGERE HETEROBRANCHIA'

De 'lagere Heterobranchia' zijn kleine dieren die zich volledig in de schelp kunnen terugtrekken en de mondopening met een operculum afsluiten. De schelp van de mariene vertegenwoordigers bezitten een linksgewonden top (de larvale schelp) op een rechtsgewonden post-larvale schelp. Ook de pluimdragers uit het zoete water (Valvatidae) met drie Nederlandse soorten worden tot de 'lagere Heterobranchia' gerekend; in schelpenmerken wijken deze sterk af van de mariene vertegenwoordigers.

Cyclus

'Lagere Heterobranchia' zijn hermafrodit. De biologie van de meeste soorten is onvoldoende bekend. Valvatidae zetten eikapsels af met tientallen eieren en worden een tot twee jaar oud (GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004).

Ecologie

Sommige soorten (zoals uit de Pyramidellidae) hebben een parasitaire levenswijze. Een voorbeeld daarvan is de mosselslurper *Odostomia scalaris* die op tweekleppige weekdieren parasiteert. De spoelhoren *Acteon tornatilis* eet polychaete wormen. Valvatidae eten (plant aardige) detritus, algen en kiezelwieren.

Diversiteit

Wereldwijd zijn er duizenden beschreven soorten (BOUCHET & ROCROI 2005); vijf hiervan worden als in Nederland gevestigde soorten beschouwd.

Voorkomen

De verspreiding van de twee mariene vertegenwoordigers, mosselslurper *Odostomia scalaris* en spoelhoren *Acteon tornatilis*, is slecht bekend, maar ze zijn niet algemeen. Van de drie soorten pluimdragers (Valvatidae) in het zoete water zijn er twee algemeen. De grootmondpluimdrager *Valvata macrostoma* staat als ernstig bedreigd op de Rode Lijst (DE BRUYNE ET AL. 2003).

OPISTHOBANCHIA - ACHTERKIEUWIGE SLAKKEN

De achterkieuwige slakken zijn enorm divers en worden in een tiental groepen opgedeeld. Er zijn zowel schelpdragende als niet-schelpdragende soorten. Binnen de zee-



▶ Slanke rolsprietslak
Hermaea bifida



▶ Blauwtipje
Janolus cristatus

naaktslakken maken we onderscheid tussen kieuwloze zeenaaktslakken (Sacoglossa), naaktkieuwige zeenaaktslakken (Nudibranchia) en schepjes en oubliehorens (Cephalaspidea). Achterkieuwige slakken zijn vrijwel uitsluitend marien, een enkele soort leeft in brak water.

Cyclus

Opisthobranchia zijn hermafrodit. Achter de kop liggen aan de rechterzijde de penis en direct daarachter de vrouwelijke geslachtsopening. De paring is wederkerig. Opisthobranchia zijn doorgaans eileggend. Sommige Cephalaspidea blijken echter levendbarend te zijn (RUDMAN & WILLAN 1998). De eieren worden vaak in karakteristieke kapsels (spiraalsgewijs gewonden linten of geleachtige capsules) afgezet. Na een kort vrijzwemmend stadium ontwikkelt de larve zich, binnen enkele dagen tot hooguit een maand, tot een kleine kruipende slak.

Ecologie

Opisthobranchia vertonen een grote variatie in voedingswijze. Cephalaspidea zoals *Philina* en *Retusa*, die in zand of modderbodems leven, zijn carnivoor en prederen op tweekleppigen, borstelwormen en foraminiferen. Sacoglossa zoals de groene wierslak *Elysia*, rolspietslakken en schorrenslakken zijn algen- en wiereneters. Zij bezitten daarvoor een speciaal type rasptong (radula). Nudibranchia zijn uitsluitend carnivoor. Zij voeden zich met manteldieren (Tunicata), mosdiertjes (Ectoprocta), zeepokken, sponzen en Hydrozoa. Soms prederen ze specifiek op één soort zoals de grote tritonia *Tritonia hombergi* en de kleine tritonia *T. plebeia* die dodemansduim *Alcyonium digitatum* eten.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 6000 soorten beschreven, waarvan 3000 zeenaaktslakken (BOUCHET & ROCROI 2005, PONDER & LINDBERG 2008). In Nederland zijn er iets meer dan 50 gevestigde soorten, waaronder enkele exoten. Het gaat hierbij om drie Cephalaspidea (oubliehoren *Retusa obtusa*, het schepje *Philina aperta* en valse oubliehoren *Cylichna cylindracea*); de rest betreft zeenaaktslakken.

Voorkomen

Het overgrote deel van de Nederlandse soorten leeft in de Zeeuwse delta en de Waddenzee. Met name in de Oosterschelde en het Grevelingenmeer is een grote diversiteit. Veel waarnemingen van zeenaaktslakken danken we aan sportduikers. De afgelopen 15 jaar hebben zich acht soorten in Nederlandse wateren gevestigd (of opnieuw gevestigd): *Facelina auriculata* (1992), *Limacia clavigera* (1995), *Doto fragilis* (1998), *Flabellina pedata* (1999), *Geitodoris planata* (1999), *Cuthona rubescens* (2002), *Eubranchius farrani* (2003) en *Doto hydrallmaniae* (2007) (VAN BRAGT 2004, gegevens STICHTING ANEMOON). Deze toename kent een aantal mogelijke oorzaken. Naast zachte winters en opwarming van het water valt te denken aan veranderd beheer van de Oosterschelde en het Grevelingenmeer, afname van kustvervuiling en aanvoer van soorten met ballastwater of met oester- en mosselimport.

PULMONATA - LONGSLAKKEN

Bij longslakken heeft de mantelholte een dunne wand die als 'long' functioneert. Kieuwen ontbreken, dus waterbewonende soorten moeten boven water komen om te ademen. Afmetingen van Pulmonata variëren sterk: de kleinste Nederlandse soort is het dwergpuntje *Punctum pygmaeum* dat nauwelijks groter is dan 1,5 mm en de grootste is de wijngaardslak *Helix pomatia* met een huisje tot 5 cm. Er zijn ook naaktslakken die kruipend meer dan 15 cm lang kunnen zijn. Er worden drie hoofdgroepen onderscheiden: de waterlongslakken (Basommatophora), de landlongslakken (Stylommatophora) en de Systellommatophora. Waterlongslakken zijn schelpdragend en hun ogen bevinden zich aan de basis van de niet-intrekbare tentakels. De ogen van landlongslakken staan aan de uiteinden van de bovenste tentakels die in- en uitgestulpt kunnen worden. Bij veel groepen landlongslakken heeft zich de evolutie van huisjesslak naar naaktslak voltrokken, met halfnaaktslakken als tussenstadium. De Nederlandse naaktslakken behoren tot verschillende families: wegslakken (Arionidae), aardslakken (Limacidae), akkerslakken (Agriolimacidae), kielnaaktslakken (Milacidae) en wormnaaktslakken (Boettgerillidae). Ze lijken uitwendig vaak sterk op elkaar, maar zijn meestal nauwer verwant aan een bepaalde groep huisjesslakken dan aan elkaar. Glasslakken (Vitrinidae) zijn halfnaaktslakken, de dieren kunnen zich (bijna) niet meer volledig in de schelp terugtrekken. Basommatophora (waterlongslakken) leven in brak en zoet water én op het land. Landlongslakken zijn terrestrisch, hoewel sommige barnsteenslakken (Succineidae) een bijna amfibische levenswijze hebben.

Cyclus

Longslakken zijn tweeslachtig (hermafrodit). Veel soorten kunnen zich zonder partner door zelfbevruchting voortplanten, bij anderen is een partner nodig. De paring is vaak, maar niet altijd, wederzijds. Veel soorten van de landslakkenfamilies Helicidae en Hygromiidae bezitten aan het vrouwelijke deel van het geslachtsapparaat een of meer pijlzakken met scherpe pijlen van kalk die tijdens de paring in het lichaam van de partner worden geschoten. De meeste soorten zetten eieren af, maar een aantal landslakken zoals *Balea perversa* en *Lauria cylindracea* zijn eierlevendbarend: de eieren ontwikkelen zich in de eileider ('uterus') en de jongen komen 'levend' ter wereld. De ontwikkelingsduur tot volwassen dier varieert van enkele maanden tot drie jaar. De levensduur van longslakken varieert van minder dan een jaar tot meer dan tien jaar in uitzonderlijke gevallen (wijngaardslak *Helix pomatia*) (zie verder GITTENBERGER ET AL. 1984, GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004, GITTENBERGER & DE WINTER in voorbereiding).

Ecologie

Basommatophora eten uitsluitend (dode) planten en algen. Een deel van de Nederlandse landslakken leeft van levende groene planten; andere soorten eten dode plantenresten, algen en schimmels. Veel naaktslakken zijn min of meer 'alleseters'. Sommige Nederlandse glansslakken (Zonitidae in wijde zin) eten andere slakken, naast plantaardige kost. In het Verenigd Koninkrijk, Duitsland en Frankrijk leven diverse (half)naaktslakken die gespecialiseerd zijn in het



◀◀
Gekielde loofslak
Hygromia cinctella

◀
Gewone poelslak
Lymnaea stagnalis



◀◀
Zeggekorfslak
Vertigo moulinsiana

◀
Egelwegslak
Arion intermedius

vangen van regenwormen (Testacellidae, Trigonochlamidae, Daudebardiidae). Verteegenwoordigers van deze families zijn ook in Nederland te verwachten. Sommige landslakken zijn belangrijke plagen in landbouw en tuinen, zoals de gevlekte akkerslak *Deroceras reticulatum*, sommige wegslakken *Arion* en de segrijnslak *Cornu aspersum*. Soorten van de familie Helicidae worden door de mens gegeten, maar de wijngaardslak *Helix pomatia* is in Nederland beschermd. Longslakken spelen een rol in het natuurbeheer; twee in Nederland 'kwetsbare' soorten – zeggekorfslak *Vertigo moulinsiana* en nauwe korfslak *V. angustior* – staan op de lijst van de Europese Habitatrictlijn en voor deze soorten dienen speciale beschermingszones ingericht te worden. Onlangs is de platte schijfhoorn *Anisus vorticulus* ook op deze lijst geplaatst.

Diversiteit

Wereldwijd zijn circa 25.000 soorten beschreven (BOUCHET & ROCROI 2005). Er leven in Nederland ongeveer 154 soorten Pulmonata (116 landlongslakken en 38 waterlongslakken), hiervan zijn er ten minste 41 exoot. Over afgrenzing van sommige soorten binnen bepaalde genera (*Anisus*, *Gyraulus* (Planorbidae); *Radix*, *Stagnicola* (Lymnaeidae); *Physella* (Physidae); *Vallonia* (Valloniidae); *Cochlicopa* (Cochlicopidae); *Arion* (Arionidae); *Euconulus* (Euconulidae); *Trochulus*, *Ceriuella* (Hygromiidae)) bestaat nog discussie (zie GITTENBERGER ET AL. 1984, GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004, GITTENBERGER & DE WINTER in voorbereiding).

Voorkomen

De meeste Nederlandse waterlongslakken leven in het zoete water, zoals de bekende posthoornslakken (Planorbidae) en poelslakken (Lymnaeidae). Eén soort is echter marien (witte muizenootje *Leucophytia bidentata*), en vier

soorten zijn terrestrisch: twee *Ovatella*-soorten (muizenootjes, vaak als mariene of zoetwaterslakken beschouwd) en twee soorten dwergslakken *Carychium* die niet afhankelijk zijn van de zee. Een verteegenwoordiger van de Systellomatophora is meer dan 100 jaar geleden eenmaal gevonden: *Onchidella celtica*. Deze soort leeft in Frankrijk en Engeland op rotsen in de getijdzone en zou zich in principe in Nederland kunnen vestigen. Veel waterlongslakken hebben een wijde verspreiding, maar andere zijn zeer lokaal of zijn sterk afgenomen en meer of minder bedreigd, zoals getande muizenoor *Ovatella denticulata*, twee schijfhoorns (*Gyraulus laevis*, *G. riparius*), kleverige poelslak *Myxas glutinosa* en slanke poelslak *Omphiscola glabra* (DE BRUYNE ET AL. 2003). De rijkste gebieden voor landslakken zijn Zuid-Limburg en de duinen, hetgeen samenhangt met het kalkgehalte in de bodem, en een aantal soorten komt alleen maar voor in Zuid-Limburg. Nogal wat landslakken hebben een beperkte verspreiding en staan als actueel of potentieel bedreigd op de Rode Lijst (DE BRUYNE ET AL. 2003). Twee soorten zijn verdwenen: rode barnsteenslak *Quickella arenaria* en bijenkorfje *Spermodea lamellata*. Sommige die als 'ernstig bedreigd' of 'bedreigd' te boek staan, blijken toch algemener dan gedacht. Van de zeggekorfslak *Vertigo moulinsiana* en de nauwe korfslak *V. angustior* is door gerichte zoekacties het aantal vindplaatsen recent sterk toegenomen (gegevens STICHTING ANEMOON). Het aantal Nederlandse landslakken neemt gestaag toe. Voor 1900 waren er 63 soorten bekend, in 2009 ongeveer 120. Hiervan zijn 116 landlongslakken en vier waterlongslakken. Sinds het verschijnen van de tweede druk van het boek *De Nederlandse landslakken* (GITTENBERGER ET AL. 1984) zijn 18 nieuwe soorten ontdekt. Een deel van de toename is het gevolg van opsplitsen van soorten (*Arion*, *Balea*). Zeker 20% van de huidige Nederlandse land- en zoetwaterlongslakken