

VERGELIJKEND OECOLOGISCH VELDONDERZOEK AAN WATERSLAKKEN IN HET DELTAGEBIED ¹⁾

In 1957 werd door de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen een nieuw instituut gesticht, het Hydrobiologisch Instituut afd. Deltaonderzoek, dat sinds 1959 is gevestigd te Ierseke. De opdracht van dit instituut is het maken van een floristische en faunistische inventarisatie van het Deltagebied van de Rijn, de Maas en de Schelde, en het bestuderen van de veranderingen, die in dat gebied zullen optreden als gevolg van de uitvoering van het Deltaplan. Het studiegebied strekt zich dus uit van Hoek van Holland zuidwaarts tot de Belgische grens, en van de Noordzee landinwaarts tot zover de getijdenwerking reikt. In 1958 werd ik belast met de uitvoering van de zoölogische inventarisatie van het gebied.

Nu moet men zich deze inventarisatie vooral niet voorstellen als het opstellen van een lange soortenlijst, waarin men later kan gaan schrappen, en waaraan men nieuwe namen kan toevoegen, alles netjes voorzien van jaartallen. Integendeel, de inventarisatie heeft ten doel een overzicht te verkrijgen van de huidige verspreiding der soorten binnen het Deltagebied, en de factoren, die deze verspreiding be-

- palen -

1) Voordracht gehouden voor de N.M.V. op 2 maart 1963 te Rotterdam.

palen. Dat laatste is noodzakelijk, omdat deze kennis ons moet helpen bij de verklaring van de biologische veranderingen, die in de toekomst gaan optreden. De voornaamste hydrologische veranderingen zullen zijn:

1. het uitvallen van de getijbewegingen en
2. een geleidelijke verzoeting van het water.

De staf van het Hydrobiologisch Instituut afd. Deltaonderzoek heeft zich dus bezig te houden met het oplossen van vragen in de trant van: "Waarom verdwijnt soort A direct, terwijl soort B het nog jarenlang uithoudt, en waarom breidt soort C zich uit, terwijl het areaal van soort D geen noemenswaardige verandering vertoont".

Om dergelijke vragen te beantwoorden is het beslist noodzakelijk, dat de oecologie der soorten in de ruimste zin wordt bestudeerd, om voor elke soort een "oecologisch paspoort" te kunnen opstellen. Een handicap bij dit werk is, dat de enorm uitgebreide oecologische literatuur slechts relatief weinig gedetailleerde en betrouwbare gegevens bevat, zodat de meeste oecologische gegevens door mijzelf moesten worden bijeengegaaard.

De methode welke gevolgd werd is in feite uiterst simpel. Zij bestaat uit het verzamelen van zeer veel materiaal op zeer veel vindplaatsen, waarvan in het veld allerlei wetenswaardigheden worden genoteerd. Elke soort wordt afzonderlijk beschouwd, en alle overeenkomsten en verschillen tussen haar standplaatsen worden zorgvuldig uitgezocht. Daarbij bleek het bijzonder nuttig de arealen der soorten te karteren, en te vergelijken met bodemkaarten, zoutkaarten en eventueel met landbouwkundige kaarten. Door het gebruik van de kaarten springen discontinuïteiten in de verspreiding en barrières tegen verdere uitbreiding der soorten duidelijk in het oog. Zij maken het ook mogelijk hier en daar afzonderlijke haarden op te sporen, die niet aansluiten aan het hoofdareaal. De kaarten drukken de onderzoeker dikwijls met de neus op de details. Met behulp van deze werkwijze was het meestal niet moeilijk een inzicht te krijgen in de oecologische tolerantie der verschillende soorten. De "paspoorten" welke konden worden opgesteld zijn natuurlijk slechts geldig voor een beperkt gebied, waar de klimatologische omstandigheden ongeveer gelijk zijn.

Er was reeds vrij veel bekend over de mollusken van Zuidwest Nederland, niet in het minst door de publicatie van KUIPER (1944) over de niet-mariene mollusken van Zeeland, door de studies van BUTOT op Walcheren en Goeree, en door het werk van HENRARD over de mollusken van Voorne. Toch heb ik bij de kaarten uitsluitend gebruik gemaakt van eigen waarnemingen, daar door de inundaties tijdens de oorlog en door de stormramp in 1953 de arealen van sommige soorten aanzienlijk zijn ingekrompen.

In de oecologische literatuur worden de mollusken meestal ingedeeld in mariene en niet-mariene mollusken. De laatste categorie omvat de landmollusken, de zoetwater mollusken en een derde groep van soorten, welke men niet als marien noch als limnisch wenst te beschouwen. Men noemt het de brakwater-mollusken. Het is deze laatste groep, die ons speciaal interesseert, want in een overgangsgebied tussen zoet water en zout water, zoals onze Delta, zal men de kenmerkende soorten in deze groep van aan het brakke water aangepaste soorten, mogen verwachten. Van de in het Deltagebied aangetroffen slakken, behoren er 10 volgens de gangbare opinie tot de brakwater-soorten n.l.: Ovatella myosotis (Drap.), Leucophytia bidentata (Mont.), Hydrobia ulvae (Penn.), Hydrobia stagnorum (Gmel.), Potamopyrgus jenkinsi (Smith), Pseudamnicola confusa Frfld., Assimineia grayana Flem., Alderia modesta (Lovén), Cimapontia depressa Alder en Hancock en Embletonia pallida Alder & Hancock.

Het blijkt evenwel, dat praktijk en gangbare opinie niet met elkaar in overeenstemming zijn. Ik heb altijd het idee, dat men bij de opstelling van de groep der brakwater-soorten oecologische indeling en systematische indeling niet van elkaar los heeft kunnen zien.

Verschillende van de zo juist genoemde soorten zijn mijns inziens geen echte brakwater-slakken, b.v. Hydrobia ulvae. Dat is een soort van het kustgebied, levend in de getijdenzone van het euhalinium en het polyhalinium, welke slechts zo nu en dan in het mesohaliniën gebied voorkomt, doch waarschijnlijk niet permanent. Vandaar het vrijwel ontbreken van de soort in het Haringvliet en de Belgische Schelde. Sommige onverdachte mariene soorten hebben een even ruime verspreiding, b.v. Littorina littorea (L.). Er zijn slechts enkele plaatsen, waar H. ulvae in brakke binnenwateren voorkomt, b.v. bij Ellewoutsdijk en sommige Schouwen-inlagen. Het betreft altijd zeer zoute inlagen, waar ook in de winter geen noemenswaardige verzoeting optreedt. De Susanna-inlaag is een speciaal geval, want hier heeft H. ulvae zich zeer kortgeleden gevestigd. In de droge zomer van 1959 liep hier het Cl⁻-gehalte tot de onwaarschijnlijk hoge waarde van 64 ‰ op, waardoor de fauna van deze plas vrijwel werd uitgeroeid. Hydrobia stagnorum verdween, maar toen in 1960 de saliniteit tot dragelijker waarden was teruggevallen, verscheen H. ulvae in de inlaag. H. stagnorum is ook inmiddels weer teruggekeerd.

H. stagnorum is, in tegenstelling tot H. ulvae, een echte brakwatersoort, die merkwaardigerwijze niet in het buitenwater voorkomt. In brakke binnenwateren is de soort daarentegen zeer algemeen en wel in het bijzonder als er een groot verschil is tussen zoutgehalte in zomer en winter. In het buitenwater, waar dergelijke schommelingen twee maal daags plaats vinden, kan het osmoregulatorisch systeem van de dieren het niet meer bijsloffen.

Het is zeer zeker niet de stroming van het water, die het ontbreken buitendijks kan verklaren. Ofschoon H. stagnorum in stromend water weinig kans heeft, zijn er op de schorren, speciaal in de kommen en kwelderpoelen, wel degelijk plaatsen, waar ze voor deze factor zijn beschermd.

Een geheel ander geval vormt Potamopyrgus jenkinsi, welke in de 19e eeuw in Groot Brittannië werd ontdekt en zich sindsdien over grote delen van Europa heeft uitgebreid. Deze soort wordt ook opgevat als een brakwaterslak, doch mijns inziens ten onrechte. Het is eerder een zoetwaterslak, die min of meer zouttolerant is.

In het Deltagebied is ze buitendijks algemeen in het zoete water, in de rivieren, alsmede in het zoetwatergetijdengebied. In het oligohaliene brakwater is ze vrij algemeen en slechts op één plaats, te Den Bommel op Goeree-Overflakkee, komt ze in het mesohalinicum voor, doch hoogstwaarschijnlijk niet permanent. Haar zoutgrens ligt in feite bij de 2 ‰ Cl⁻ lijn. Ze gedraagt zich dus zeker niet als een brakwatersoort, maar volkomen gelijk aan typische zoetwatervormen als Lymnaea ovata (Drap.) en L. palustris (Müll.).

In het binnenwater is P. jenkinsi algemeen langs de oevers van zoete wateren, op en onder stenen en op zandbodems waarover helder water vloeit, b.v. bij duikers en kleine beekjes. Ook in brakke plassen en sloten komt zij voor, bijvoorbeeld in vele Zeeuwse watertjes en nu mijdt ze het mesohalinicum niet. Het maximale zoutgehalte mag in de zomer 7-8 ‰ Cl⁻ bedragen, terwijl het in de winter tot bijna zoet moet teruglopen. Plaatselijk komt ze zelfs samen met H. stagnorum voor. Het verschil in zoutgehalte dat de slakjes maximaal in binnenwater en maximaal in buitenwater kunnen verdragen is dus aanzienlijk. Het hangt nauw samen met de tijd, waarin de zoutgehaltefluctuaties zich voltrekken. In het buitenwater verlopen de schommelingen volgens een periode van 13 uur, terwijl de fluctuatie in het binnenwater een periode heeft van een jaar. Het osmoregulatorisch systeem van P. jenkinsi is dus in staat zich zeer geleidelijk op een tamelijk hoog Cl⁻-niveau in te stellen, doch de voortdurende abrupte veranderingen in het getijdengebied zijn onoverkomelijk, zodra ze boven het gemiddelde van 2 ‰ Cl⁻ komen.

Uit de gegeven voorbeelden blijkt, dat kennis van maximale, minimale en gemiddelde zoutgehalte-cijfers een onvoldoend oecologisch criterium vormt, als men niet op de hoogte is van de periode van de zoutgehalteschommelingen. Vandaar ook dat het noodzakelijk is, de gegevens over binnendijkse en buitendijkse vondsten afzonderlijk te interpreteren.

De gebruikelijke indeling van het brakke water in oligomeso- en polyhalinicum op grond van zoutgehaltegemiddelden is dan ook onvolledig en dient te worden uitgebreid met opgaven over de aard der zoutgehalteschommelingen. Er zijn vier klassen te onderscheiden, als we de schommelingen in zoutgehalte rangschikken.

1. een homogeen zoutgehalte, dus min of meer constant in de loop van de dag en in de loop van het jaar (Oostzee, Zwarte Zee).
2. het saline-type, waarbij de dagelijkse schommelingen in het zoutgehalte onbetekend zijn, doch waarbij de jaarlijkse schommeling groot is (de inlagen).
3. het estuarium-type, waarbij onder invloed van de getijbewegingen dagelijks grote schommelingen optreden, doch eveneens een jaarlijkse cyclus in het zoutgehalte verloop merkbaar is (riviermonden).
4. het shock-type, waarbij het zoutgehalte gedurende de dag diverse malen van maximum naar minimum overgaat en omgekeerd en waarbij de verandering zich in enkele minuten voltrekt (zoetwaterstroompjes op het strand).

Al deze typen hebben ongetwijfeld hun karakteristieke soorten. In de Delta hebben we slechts met het saline-type en het estuarium-type te maken. Voor het eerste type is Hydrobia stagnorum kenmerkend, voor het tweede Assiminea grayana.

Deze laatste soort welke de getijdenzone bewoont, heeft van alle soorten, welke ik tot nu toe heb genoemd de wijdeste verspreiding in het Deltagebied, want haar areaal strekt zich uit van het onverdunde zeewater tot in het zoete water. Hoe klassificeren we een dergelijke soort? Echt "zoet" is ze niet, want het areaal in het zoete water is uiterst klein. Evenmin kunnen we deze soort als marien beschouwen, daar ze in het euhalinicum kwantitatief niets te betekenen heeft. In het mesohalinicum ligt zonder twijfel haar optimum. De soort komt uitsluitend buitendijks voor.

A. grayana is dus een echte getijdensoort en komt voor daar waar grote dagelijkse zoutgehalteverschillen zijn. Het is daarom merkwaardig, dat het areaal van deze in het geheel niet kieskeurige soort zo klein is, want ze komt slechts voor in de brakke kustwateren langs de Zuidelijke Noordzee en langs de Franse Kanaalkust.

Het verticale traject van de soort is ook zeer verschillend. In het euhalinium bewoont de soort een smalle strook rond de hoogwaterlijn, in het zoete water eveneens, maar in het mesohalinium bewoont A. grayana de gehele getijdenzone, voorzover er voldoende beschutting en geschikt substraat voor de dieren voorhanden is.

In grote lijnen geldt voor de beide naakt-slakjes Alderia modesta en Limapontia depressa var. pellucida, wat al reeds voor de verspreiding van Assiminea grayana werd gezegd. Van Limapontia depressa komen in het Deltagebied twee variëteiten voor. De geelgekleurde L. depressa var. pellucida leeft op Vaucheria en Rhizoclonium in de ondergroei van de schorren en valt gedurende elke eb gedurende een zekere tijd droog. Wat het zoutgehalte betreft is ze euryhalien-estuarien. De andere variëteit L. depressa var. depressa is zwart gekleurd, leeft in kleine al of niet met water gevulde depressies op het schor en is typisch marien. Ze dringt ternauwernood het polyhalinium binnen.

Een derde brakwaterslakje Embletonia pallida is zowel in wateren van het estuarine, als van het salinetype aanwezig. Ze leeft van de poliepen Laomedea loveni en Cordylophora caspia. Het feit dat deze soort binnenplassen kan bewonen en de andere naaktslakjes niet, houdt ongetwijfeld verband met de wijze van voortplanting. E. pallida heeft namelijk geen planktische larven, de beide andere soorten wel.

Er resten ons nu nog 3 zogenaamde brakwaterslakjes, Pseudamnicola confusa en de beide pulmonaten. Hiervan is eigenlijk alleen P. confusa een merkwaardig geval, omdat ze een geheel eigen verspreidingstype presenteert. Ze komt namelijk uitsluitend buitendijks voor, in het oligohalinium en in zoetwatergetijdengebied, doch door haar beperkt areaal is het me aan de hand van gegevens uit het Deltagebied niet mogelijk, uit te maken of de soort nu een zoet- of een brakwatersoort is. Daar de soort hier haar noordelijke areaalgrens bereikt, zullen wellicht gegevens over haar gedrag in zuidelijker streken hier de oplossing kunnen geven.

Oorspronkelijk werd verondersteld, dat P. confusa een soort was van het gebied juist beneden de hoogwaterlijn; ik vond haar in griendkreekjes tussen Callitriche stagnalis en ook in het gras bij de hoogwaterlijn van kleine tijhaventjes en in uiterwaarden. Doch zij is zeer goed in staat laag in de getijdenzone te leven, mits er maar voldoende beschutting is tegen de stroming van het water. Ik vond haar te Numansdorp onder en tussen grote stenen, samen met Potamopyrgus jenkinsi bij de laagwaterlijn.

Tenslotte kan over de beide Pulmonaten worden gezegd, dat ze ten onrechte als brakwaterslakken zijn beschouwd en in feite min of meer euryhaliene zeedieren zijn. Ovatella myosotis leeft in het hoogwaterlijngebied in de Halimione portulacoides-gemeenschap en het Puccinellietum maritimae, en gaat landinwaarts tot de 7‰ Cl'-lijn. Ook Leucophytia bidentata leeft in het hoogwaterlijn-gebied, doch dringt niet verder dan de 14‰ Cl'-lijn in de estuariën door.

Ik heb deze groep brakwaterdieren opzettelijk zo uitvoerig behandeld, om te demonstreren, hoeveel variatie zij in feite vertoont en welk een verscheidenheid aan milieu-omstandigheden door het simpele woord "brakwater" worden gedekt. De zogenaamde mariene soorten bieden veel minder variatie. In feite kunnen drie groepen onderscheiden worden:

1. De mariene soorten, welke niet de zeegaten binnendringen. Tot deze groep behoort alleen het glanzende tepelhorentje, Natica poliana alderi (Forbes), dat op de zandgronden voor de Zeeuwse kust, tussen 9 en 35 m diepte niet zeldzaam is, doch dat tot dusver nog nooit in de zeegaten kon worden bemachtigd.
2. De mariene soorten, welke wel de zeegaten binnendringen, doch zich daar tot het euhalinium beperken. Zodra het zoutgehalte begint te dalen verdwijnen ze abrupt. Tot deze groep behoren Patella vulgata L., Thais lapillus (L.), Odostomia scalaris Macgil., Lepidochiton cinereus (L.) en Crepidula fornicata (L.), en een hele reeks nudibranchiatae. Van deze soorten gaat Patella vulgata het minst ver de Oosterschelde op. Het is een typische brandingssoort, waarvoor in de kom van de Oosterschelde het water veel te rustig is. Slechts op één plaats, te Westkapelle, is ze kwantitatief van enige betekenis.
3. De mariene soorten, welke een aanzienlijke verlaging van het zoutgehalte kunnen verdragen en die ook in het polyhalinium of zelfs tot in het mesohalinium voorkomen. Tot deze groep behoren Littorina littorea (L.), L. saxatilis (Olivé), L. obtusata (L.), Buccinum undatum L. en de zojuist uit de brakwatergroep gelichte Hydrobia ulvae, Leucophytia bidentata en Ovatella myosotis.

Het zoetwater-element in het Deltagebied moeten we op een geheel andere manier beschouwen, want er zijn slechts enkele zoetwatersoorten, die tot in het oligohalinium of in brakker water doordringen, althans niet in het buitenwater. Bovendien mijden een aantal soorten het stromende water en komen slechts in binnenwateren voor, waar ze soms een aanmerkelijk zoutgehalte kunnen verdragen.

Het merkwaardigst is wel de verspreiding van Ancylus fluviatilis (Müller), daar deze soort het Deltagebied als geheel schijnt te mijden. In de rivieren is ze vrij

vrij algemeen en dringt vandaar tot in het oostelijk gedeelte van het zoetwater-getijdengebied door, dus in het gebied waar wel de vertikale eb- en vloed-beweging merkbaar is, doch de stroom altijd zeewaarts gericht is. Als ook getijströmen gaan optreden, verdwijnt ze en wordt vervangen door de eurytope Acroloxus lacustris (L.). Vermoedelijk vormen Ancylus en Acroloxus een soortenpaar, waarbij Ancylus de stenobionte soort is, die Acroloxus binnen haar habitats geen kans geeft en Acroloxus is dan de eurybionte soort, die concurrentiezwak is, maar onder een groot aantal verschillende omstandigheden kan leven.

De overige zoetwatersoorten kunnen we indelen in drie groepen, op grond van hun verspreiding in Zuidwest Nederland.

1. De eerste groep bestaat uit de soorten, die algemeen zijn in het Noord-oostelijk deel van het Deltagebied. Ze komen voor op Voorne en Beyerland, maar het Haringvliet vormt blijkbaar voor deze soorten een onoverkomelijke barrière. Vanuit het Zuiden bereikt een enkele van deze soorten Zeeuws Vlaanderen, doch geen enkele ziet kans de Westerschelde over te steken. Tot deze categorie behoren: Valvata piscinalis (Müller), V. cristata (Müller), Planorbis carinatus (Müller), Pl. albus (Müller), Pl. vorticulus (Froschel), Physa acuta Drap. en Theodoxus fluviatilis (L.).
2. De tweede groep omvat de soorten, die bovendien langs de binnenduinstrand voorkomen; in de duinstreek zijn zij vaak beperkt tot één enkele vindplaats, soms komt een soort ook op andere eilanden voor. Deze groep omvat Planorbis complanatus (L.), Pl. contortus (L.), Pl. corneus (L.), Bithynia tentaculata (L.), B. leachii (Shepp.) en Lymnaea stagnalis (L.).
3. De derde groep omvat alle soorten, welke over het gehele Deltagebied verspreid voorkomen dus zowel in het zoete Noord-Oosten en de duinstreek, als in het polderland van Zeeland en Goeree-Overflakkee. Afgezien van enkele zeer algemene soorten, als Lymnaea ovata, L. palustris, Potamopyrgus jenkinsi, Planorbis planorbis (L.) en Pl. crista (L.), zijn de andere vertegenwoordigers van deze groep zeer lokaal verbreid en soms maar op één of twee plaatsen in het polderland gevonden. Het gaat hier om Planorbis vortex (L.), Pl. leucostoma Millet, Physa fontinalis L., Acroloxus lacustris, Segmentina nitida (Müll.) en Aplexa hypnorum (L.). De heterogene verspreiding in het polderland zal in de meeste gevallen toegeschreven kunnen worden aan de gevolgen van de inundaties tijdens de oorlog en de overstromingen in 1953.

Nu we de fauna van de in het water levende slakken van het Deltagebied hebben geanalyseerd, wilde ik als sluitstuk van mijn betoog iets vertellen over een indeling van de buitendijkse wateren van het Deltagebied, aan de hand van floristische en faunistische gegevens. Daar plaatselijk concentraties van areaalgrenzen voorkomen, bleek het mogelijk het gebied in een achttal districten onder te verdelen. Elk district wordt bovendien gekenmerkt door bepaalde hydrologische factoren, in het bijzonder zoutgehalte en waterbeweging. Van zee landinwaarts volgen resp.

1. het Noordzee-district, met sterke branding en zeer krachtige stromingen, euhalien, kensoort: Natica poliana alderi.
2. het Scaldiaans district, relatief luw en beschermd, met lagere wintertemperaturen en hogere zomertemperaturen, euhalien. Kenmerkende soorten onder de mollusken: Limapontia depressa var. depressa, Crepidula fornicata.
3. het polyhalinicum, gekenmerkt door een gemiddeld zoutgehalte van 16,5‰ tot 10‰ Cl', en een sterke teruggang in aantallen en soorten der mariene fauna.
4. het mesohalinicum, met zoutgehalte van 10‰ tot 1,8‰ Cl'. De mariene fauna is gereduceerd en het zoetwaterelement is nog niet aanwezig. Als kensoort treedt Embletonia pallida op.
5. het oligohalinicum heeft een zoutgehalte van 1,8‰ tot 0,3‰ Cl'. Hier treedt voor het eerst het zoete element op, terwijl de mariene fauna vrijwel verdwenen is.
6. het infrahalinicum, is dat gedeelte van het zoetwatergetijdengebied, waar zowel een horizontale als een verticale getijbeweging optreedt. Als kensoort mag Acroloxus lacustris beschouwd worden.
7. het stuwtraject is het gedeelte van het getijdengebied, waar slechts de verticale getijdencomponent werkzaam is, de vloedstroom is evenwel door het afvloeiende rivierwater onderdrukt.
8. de getijloze rivier.

Het is duidelijk, dat behalve door kensoorten, elk district door een karakteristieke soortencombinatie is gekenmerkt. Als brak- en zoetwatersoorten gezamenlijk voorkomen, is het zeer waarschijnlijk, dat een analyse van het zoutgehalte plaatsing in het oligohalinicum zal wettigen.

Voor de binnenwateren in het Deltagebied ben ik er tot heden nog niet in geslaagd, een bevredigende, op biologische grondslag berustende indeling te ontwerpen. Hierbij speelt ongetwijfeld een rol, dat de binnenwateren van plaats tot plaats verschillen; zij vormen geen continuum zoals het buitenwater, maar een bonte verscheidenheid. Bovendien hebben de overstromingen het beeld ten dele uitgewist, want ofschoon het zoutgehalte inmiddels is teruggekeerd tot normaal, is de oorspronkelijke fauna nog niet of slechts zeer ten dele in deze gebieden teruggekeerd.

Samenvattend

Samenvattend kan worden gezegd, dat door het onderscheiden van een marien element, een zoetwaterelement en een brakwaterelement in de fauna, een sluitend systeem kon worden opgebouwd voor het estuariene gedeelte van het Deltagebied. Voor de binnendijks gelegen wateren in het Deltagebied is het oecologische model nog niet voldoende uitgewerkt.

C. den Hartog.