

Excursiekalender - 2004

- **Zaterdag 27 maart:** Aanspoelsel in de vloedlijn? Leven bij de eblijn?
Afspraak: 10 uur 30 te De Haan, tramstation, centrum; i.s.m. Natuurpunt De Haan.
- **Zondag 04 april tot en met zaterdag 10 april:** Meerdaagse excursie naar Normandië met verblijf te Sallenelles, gelegen aan de monding van de Orne (meer informatie zie middenpagina).
- **Zondag 09 mei:** Zoeken naar schaalhorens, oesters, pokken, krabben, enz. op het strandhoofd.
Afspraak: 10 uur 30 te Koksijde, Ster der Zee, parking Zeedijk, einde Prof. Blanchardlaan.
- **Zaterdag 12 juni:** Waarnemen van de sierlijkste zeezezens: kwalen, enz.
Afspraak: 14 uur te Zeebrugge Jachthaven – Einde Rederskaai, overkant oude vismijn.
- **Zondag 05 september:** garnaalkruien met Omer Rappé.
Afspraak: 10 uur 30 te Duinbergen, dijk, einde Anemonenlaan, (ten Oosten van Dir. Gen. Willemspark), iets oostwaarts: 1° strandhoofd.
- **Zaterdag 18 september:** Wemeldinge (Nederland) – zeeorganismen in de havens en op de pontons.
Afspraak: 9 uur 30 Kattendijke, ten oosten van de baai, bij platform en oude oesterputten. In Samenwerking met de Strandwerkgroep Waterweg Noord
- **Zondag 17 oktober:** Herfstwaarnemingen op het strand (al of niet na stormen...)
Afspraak: 10 uur te Oostduinkerke-St-Andre: strand einde Scottlaan (tegenover boothotel "La Peniche").
- **Zondag 19 december:** Eindejaars – strandwaarnemingentocht, Westhoekstrand.
Afspraak: 13 uur 30 te De Panne, Westhoek, einde Dynastielaan op het zeedijkje.

Snelle areaaluitbreiding van het penseelkrabbetje *Hemigrapsus penicillatus* (de Haan, 1835) langs de kusten van de Zuidelijke Bocht van de Noordzee, status van haar opmars in de Westerschelde en beschouwingen over de ecologie en het gedrag van de soort

Emmanuel Dumoulin

Na introductie en snelle uitbreiding van de Oost-Aziatische exoot *Hemigrapsus penicillatus* langs de Franse en Spaanse Atlantische kusten, het opduiken in de Franse kanaalhaven Le Havre en in het Nederlandse Deltagebied was de ontdekking van het krabbetje in België en Noord-Frankrijk te verwachten. Uiteindelijk blijkt haar intrede hier echter onverwacht vroeg te zijn. Het hele Europese verhaal van het penseelkrabbetje en gegevens over het voorkomen in haar oorspronkelijke leefgebied kan je onder andere lezen in de artikels van Noël *et al.* (1997), d'Udekem d'Acoz & Faasse (2002). De nauwverwante soort *Hemigrapsus sanguineus* of blaasjeskrabbetje werd in 1999 ook voor het eerst in Noordwest-Europa als adventief vastgesteld (Breton *et al.* 2002). Het betrof een fertiele populatie te Le Havre en 2 mannetjes dieren in de Oosterschelde (Schelphoek). Zeer recent zijn daar nog vondsten van Hoek van Holland (Campbell & Nijland 2004) en van de Oosterschelde bijgekomen (meded. M. Faasse). Tien jaar eerder al werd deze soort langs de Amerikaanse Atlantische kust ontdekt (McDermott 1998). Voor onderscheidende kenmerken tussen *sanguineus* en *penicillatus* zie d'Udekem d'Acoz & Faasse (2002) en Breton *et al.* (2002).

In deze bijdrage worden de resultaten gegeven van een inventarisatieonderzoek dat aansluit bij de Nederlandse gegevens van d'Udekem d'Acoz & Faasse (2002). Verder worden de eigen en uit de literatuur verzamelde ecologische en ethologische (gedrag) waarnemingen besproken.

Inventarisatie

Tijdens het bemonsteren van fouling-organismen op 19/8/2003 op de pontons van de jachthaven in het Montgomerydok te Oostende werden tussen bovengehaalde mosselkluiten af en toe erg vierkantige kleine krabbetjes (≤ 5 mm) aangetroffen. In de veronderstelling dat het juveniele strandkrabbetjes *Carcinus maenas* betroffen werden drie exemplaren meegenomen om dit te verifiëren. Onder de binoculair kon met enige verbazing vastgesteld worden dat het jonge *Hemigrapsus*-krabbetjes waren. Het was vrij verrassend om de diertjes hier aan te treffen omdat je ze eigenlijk verwacht onder

stenen in de getijdenzone. Deze ontdekking was meteen de aanzet voor het hele inventarisatieonderzoek.

Onafhankelijk hiervan werden op 26/8/03 in het Departement Zeevisserij te Oostende twee exemplaren van *Hemigrapsus penicillatus* afgeleverd die door een kruier rond 20/08/03 te Koksijde opgevisst zouden zijn (H. Hillewaert *in litt.*, meded. F. Kerckhof). Er is evenwel grote twijfel over de juistheid van deze vindplaats. Vermoed wordt dat de krabbetjes in de haven van Nieuwpoort zouden verzameld zijn, maar dit moet nog bevestigd worden (meded. F. Kerckhof). De 'negatieve' waarneming van de soort (zie hieronder en tabel 2) op een strandhoofd bij Ster der Zee te Koksijde op 29/11/03 bevestigd enigszins het precare van deze herkomstgegevens.

Omdat het veldwerk niet volgens een op voorhand bepaald stramien is verricht, worden voor de goede orde per deelgebied alle waarnemingen samen besproken. Hierdoor wordt in de tekst vaak van de hak op de tak gesprongen met de data. Toch wordt in de volgorde van de besproken gebieden min of meer het verloop van de inventarisatie aangehouden. De volledige chronologische volgorde van de waarnemingen wordt weergegeven in tabel 1 en 2. De nummering naast de vindplaatsen verwijst tevens naar de plaatsaanduidingen op de bijgevoegde kaart.

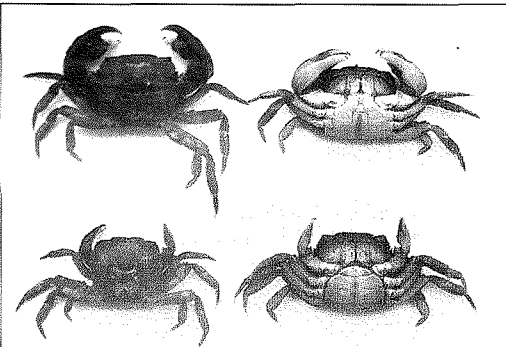


Fig. 1: *Hemigrapsus penicillatus*

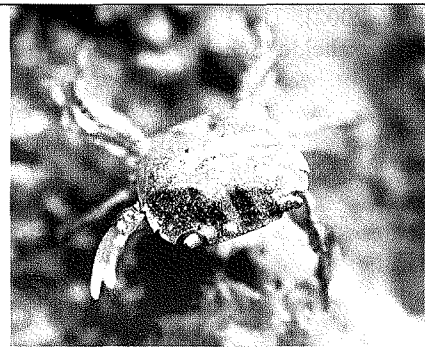


Fig. 2: *Hemigrapsus penicillatus*

Noordzeekust en het Nauw van Kales tussen Breskens en Boulogne

Oostende haven (1). Omdat bekend is dat *Hemigrapsus* vooral onder stenen in het mediolitoraal leeft, werd besloten om de dag na de eerste ontdekking 20/8/03 bij laagtij een kijkje te nemen langs de oever van de vaargeul ten zuiden van het Oosterstaketsel, waar veel stenen liggen. Het vervelende was hier, tenminste vanuit het oogpunt om krabbetjes te verzamelen, dat de meeste stenen onderaan de dijkoever niet losliggen maar gestabiliseerd zijn met beton. Wat zoeken tussen mossels leverde toch enkele

juvenile *Hemigrapsus* (≤ 6 mm) op. Het oplichten van grote mosselkluiten bracht uiteindelijk de grotere exemplaren aan het licht. Ze bleken onder vrijwel elke kluit met een of meerdere exemplaren aanwezig te zijn, waaronder ook veel eierdragende vrouwtjes. Eenmaal hield een penseelkrabbetje zich verscholen in een leeg doublet van de Japanse oester *Crassostrea gigas* die hier massaal op de stenen groeien; kwestie van zich een beetje thuis te voelen. Op 28/8/03 zijn door F. Kerckhof ook de scheepshelling t.h.v. het Schutsluisplein (rechteroever), de zuidoever bij de Royal Yacht Club Ostend en de monding (rechteroever) van het kanaal Brugge-Oostende bekeken, telkens met een positief resultaat. Op 2/1/04 werd laatstvermelde plaats en de rechteroever tegenover het RYCO nogmaals bezocht waar het penseelkrabbetje respectievelijk met 'enkele' exemplaren en 'algemeen' aanwezig was. Ook op 9/3/04 werden 'enkele' *Hemigrapsus* gevonden in de monding van het kanaal Brugge-Oostende. Voor beelden van deze laatste vindplaats zie figuren 3, 4 en 5.



Fig. 3



Fig. 4

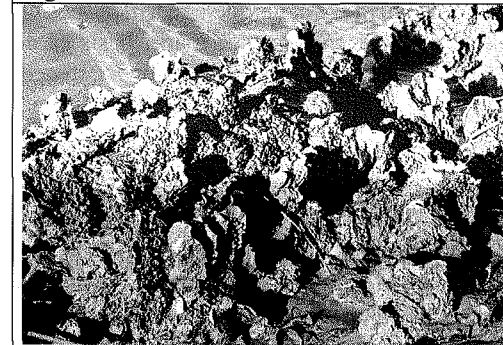


Fig. 5

De spuiikom had men toevallig tijdens de periode van het onderzoek laten leeglopen, een 'buitenkansje' om de oevers grondig te kunnen afzoeken naar krabbetjes. Op 1/9/03 werden enkele schaarse exemplaren langs de noordkant van het bassin gevonden,

verscholen onder stenen en in de oesterriffen van *C. gigas*. De bodem van dit gedeelte van de spuikom bestaat uit week slib. De spuikom bleek drie dagen droog te hebben gestaan, wat voor veel organismen (vnl. vissen) fataal zal geweest zijn; het 'buitenkansje' wordt hierdoor wel erg wrang.

Zeebrugge haven (2). Toen op 21/8/03 in het Verbindingsdok (linkeroever, circa 100 m ten zuiden van de zeesluis) van de Zeebrugse Achterhaven (geen getijden) enkele grote, met mossels bezette, steenbrokken van de afgekalfde oever uit het water gehaald werden, werden ook hier juveniele penseelkrabbetjes aangetroffen. Het verder bovenhalen en controleren van losliggende stenen leverde grotere exemplaren op. Het vinden van de krabbetjes op deze plaats was moeilijk omdat de schaarse losliggende stenen (eigenlijk met bitumen aaneengekitte steenslag) uit het water moesten getild worden, waarbij al wat onder de steen zit niet te verschalken is en er tijdens het lichten uitspoeling plaatsgrijpt. Desondanks konden tussen de vele spleten van de stenen en onder de erop aanwezige mosselbegroeiing toch penseelkrabbetjes gevangen worden. De eerste drie meter buiten de oever bestaat hier uit een aaneengesloten 'tapijt' van mosselbanken. Her en der werden hieruit grote kluiten mossels getrokken in de hoop er *Hemigrapsus* in te vinden, wat evenwel niet lukte. Een te grote verstoring tijdens het loswrikken en het spoelingseffect kunnen de reden hiervoor zijn. Juveniele strandkrabbetjes werden op die manier wel bovengehaald.

Om te weten of *Hemigrapsus* ook in de Zeebrugse Voorhaven (getijdenhaven) voorkwam, werden hier op 26/8/03 twee locaties bezocht. Verst naar de zee toe, in het Containerdok, werden onder stenen op een zandig-slibsubstraat meteen diverse grote exemplaren aangetroffen. Hoger het wad op, dicht bij de oever, werd slechts één exemplaar (zonder schaarpoten) gevonden, terwijl de strandkrab hier nog talrijk aanwezig was. De tweede locatie is een eind dieper in de haven gelegen. Het betreft een rotspartij op de rechteroever van de havengeul gelegen tussen de marinebasis en de ingang van de jachthaven. Hier werd het krabbetje algemeen aangetroffen onder stenen, vaak meerdere specimens onder één steen. De stenen rustten op een betonnen ondergrond waarop slib en zeepokken-/schelpgruis zich heeft afgezet. Net als te Oostende betreft het hier een artificiele rotskust.

Op 15/9/03 werd tussen fouling op de pontons van de jachthaven (Oomokaai) ten minste één juveniel penseelkrabbetje (≤ 6 mm) waargenomen. Op 14/10/03 trof Hans De Blauwe 2 adulte exemplaren aan langs de zeezijde van de westelijke havendam. Een exemplaar bevond zich in een rotspoeltje, het andere lag gewoon los in een strandkeltje. In de poeltjes en keltjes was telkens een bezinksel van fijn slib aanwezig. Naast een sterk geexposeerde rotspartij bestaat het omringende milieu hier uit een uitgesproken zandstrandhabitat. Op 26/12/03 werd door laatstvermelde op de noordelijke dam van het Britanniadok het penseelkrabbetje ook algemeen aangetroffen.

Nieuwpoort haven (3). Hier werd *Hemigrapsus* op 23/8/03 vrij algemeen aangetroffen onder losse stenen op de linkeroever van de havengeul (stroomafwaarts juist voorbij de bocht). De omgeving is er zeer slibrijk.

Blankenberge haven (4). Op 24/8/03 werd deze laatste nog te controleren kusthaven bezocht. In de havengeul, net voor de ingang van de vissers- en jachthaven (vroegere spuikom), op een klein stukje slik werden penseelkrabbetjes gevonden. De diertjes zaten talrijk onder de verspreid aanwezige stenen. Eenmaal werden onder een steen van ongeveer 30 x 20 cm 8 exemplaren waargenomen, een aanzienlijke dichtheid. De strandkrab was op deze lokaliteit massaal vertegenwoordigd.

Duinbergen strandhoofden (5). Belangrijk in het verspreidingsonderzoek van *Hemigrapsus* was de vraag of de soort ook op de strandhoofden langs de Belgische kust zou kunnen voorkomen (zie ook bij ecologische opmerkingen). Om dit na te gaan, werd op 27/8/03 op een strandhoofd te Knokke-Heist (Duinbergen, 3^{de} hoofd geteld vanaf de Baai van Heist) gezocht naar de soort. Omdat er weinig losliggende stenen lagen was het er moeizaam zoeken. Toch werd, na controle onder de bino, 1 juveniel exemplaar van < 6 mm gevonden. In hoeverre echter zouden adulte penseelkrabbetjes hier ook aanwezig zijn?

Bij een tweede zoektocht op 2/10/03 op het 5^{de} strandhoofd aldaar waren juveniele exemplaren algemeen alsook enkele subadulte en één adult dier werden toen gevonden. Alle krabbetjes zaten verscholen tussen of onder mosselkluiten. Op een koude winterdag 21/2/04 werd hetzelfde strandhoofd nogmaals bezocht. Intens zoeken tussen de mossels leverde toen merkwaardig genoeg slechts één juveniel penseelkrabbetje op. Waar waren de vele jongen van het vorige bezoek gebleven?

Baai van Heist (6). Een weer ander biotoop, de Baai van Heist, werd op 28/8/03 bezocht. Hier was *Hemigrapsus* zeer algemeen aanwezig onder stenen en op oesterbanken van *C. gigas*. Onder een steen werden op een gegeven ogenblik 14 specimens van het penseelkrabbetje aangetroffen, een nog hogere dichtheid dan te Blankenberge. De Baai van Heist is een vrij beschutte plaats langs de oostelijke dam van de Zeebrugse haven. Het sediment bestaat uit een mengeling van fijn zand (suppletie) en slib. Zeewaarts neemt het slibgehalte toe en bestaat het substraat vrijwel geheel uit een slijklaag. Hierop liggen verspreide stenen en ontwikkelden zich ware riffen van de Japanse oester, goede schuilplaatsen voor het penseelkrabbetje. Op 11/3/04 kon Hans De Blauwe de soort hier opnieuw vrij algemeen vinden. Het betrof exemplaren van 1 a 1,5 cm breedte, waaronder een _ met een volledig wit bovenste gedeelte van het rugschild. De meeste krabbetjes werden gevonden laag in het mediolitoraal, hoger op (*in casu* de vindplaats van augustus) zaten ze minder talrijk.

Monding van Het Zwin (7). Het Zwin werd op 6/9/03 op de aanwezigheid van *Hemigrapsus* gecontroleerd. Onder stenen op de rechteroever van de monding was de soort vrij algemeen, subadulte tot adulte exemplaren werden gevonden. Een interessante locatie omdat hier geen scheepvaart plaatsgrijpt en bijgevolg de aanvoer er op natuurlijke wijze moet zijn gebeurd, via pelagische larven.

Koksijde (Ster der Zee) strandhoofd (8). Tijdens de SWG-excursie van 29/11/03 werd intensief naar *Hemigrapsus* gezocht op het strandhoofd ongeveer ter hoogte van de kerk. Hierbij werd vooral uitgekeken naar juveniele diertjes van ≤ 6 mm. Het oplichten en verwijderen van mosselkluiten op verschillende plaatsen op het strandhoofd leverde evenwel geen enkel exemplaar op.

Boulogne haven en Digue Nord (9, 10). Intussen werd ook in Noord-Frankrijk naar het penseelkrabbetje gezocht. Tijdens bezoeken op 30/8/03 en 17/9/03 (zie tabel 3) aan de haven van Boulogne werden geen *Hemigrapsus* gevonden. Ook grondige inspectie van de Digue Nord (30/8) leverde geen exemplaren op. Deze 'negatieve' waarnemingen kunnen een aanwijzing zijn dat er (momenteel) geen natuurlijke en secundaire (zie bij ecologische opmerkingen) influx plaatsgrijpt vanuit de populatie te Le Havre.

Calais haven (11). Op 30/8/03 werd een eerste prospectie van het gebied gedaan. De meeste plaatsen hier zijn met hekkens afgezet en geheel ontoegankelijk. Het getij was op die dag ook nog te hoog om enkele potentiële vindplaatsen in de haven te kunnen bekijken. Een oppervlakkig onderzoek tussen fouling op de pontons van de jachthaven in het Bassin Ouest leverde niets op. Een grondiger inspectie van de zuidoever van het Bassin de Chasse bracht ook geen *Hemigrapsus* aan het licht. Deze locatie betreft waarschijnlijk een licht-brakwatermilieu (oligohalien ?), te zien aan de aanwezige vegetatie, onder andere biez en kranswieren en enkele ongewervelden zoals waterwantsen en zoetwaterslakken uit het genus *Limnaea*. Een tweede bezoek op 18/10/03, bij goed laagwater, leverde na intensief zoekwerk op de linkeroever van de havengeul (ter hoogte van Fort Risban) slechts één exemplaar op (met carapaxbreedte van circa 9 mm). Het diertje werd gevonden onder mosselkluiten tussen grote rotsblokken. Het op een boogscheut van deze vindplaats gelegen Bassin du Paradis leverde daarentegen geen penseelkrabbetjes op. Enigszins verwonderlijk omdat het biotoop er op het eerste zicht zeer geschikt lijkt voor de soort, met name veel losse stenen rustend op een slibrijk substraat. Strandkrabben zaten er wel. Het is mogelijk dat dit het prille begin is van de kolonisatie van de haven van Calais. De ontdekking van het krabbetje was te wijten aan de zeer intense zoekactie, zoniet was het bij een negatieve waarneming gebleven. Dit wijst erop dat vaststellingen in dergelijk kolonisatie-stadium gepaard kunnen gaan met een zeker 'toeval'.

Gravelines Chenal extérieur (12). Op de rechteroever van dit kanaal, bij de deelgemeente Petit Fort-Philippe, werd op 30/8/03 uitvoerig naar de soort gezocht, evenwel zonder resultaat. Niettegenstaande haar aanwezigheid in de nabije oostelijke haven van Dunkerque (zie hieronder) en het ogenschijnlijk erg geschikte biotoop (slikken met verspreide losse stenen) ontbrak ze er. Het massaal uit het hinterland afdrijven van eendekroos *Lemna* spec. met hier en daar huisjes van de stompe moerasslak *Viviparus viviparus* toont dat er overvloedige aanvoer van zoetwater uit de riviertjes de Aa en de Oye moet plaatsgrijpen. Aangezien wel strandkrabben gevonden werden, zal *Hemigrapsus* hier wellicht ook kunnen gedijen. Waarom deze laatste hier (nog) niet is 'aangeland' heeft vermoedelijk alles te maken met het ontbreken van efficiënte aanvoermogelijkheden, *in casu* weinig tot geen scheepvaart.

Dunkerque Port Est (13). Pas drie weken na het bezoek aan Gravelines (22/9/03) werd voor het eerst in de nabijgelegen oostelijke haven van Dunkerque gezocht naar *Hemigrapsus*, en met resultaat. In de Port d'Echouage (getijdenhaven) werd het krabbetje op twee plaatsen waargenomen. Enkele exemplaren konden worden vastgesteld op een kleine slikgebiedje langs de linkeroever van de havengeul ter hoogte van de vuurtoren (phare). De diertjes bevonden zich onder de in overvloed aanwezige losse stenen, rustend op een zandig-slibsubstraat. Ongeveer recht tegenover deze vindplaats, juist voorbij het Ecluse Tixier op de rechteroever, was het penseelkrabbetje evenwel niet te vinden. Het stort van losse stenen rustte hier op een ondergrond van grof zand. De oriëntatie van deze lokaliteit, haaks ten opzichte van de overheersende westenwind, maakte ook dat hier veel meer golfslag aanwezig was. Op een scheepshelling naast de Port de Plaisance du Grande Large (rechteroever havengeul) werden eveneens enkele exemplaren, onder stenen, aangetroffen. De omgeving hier was behoorlijk verontreinigd, maar blijkbaar is dit geen belemmering voor het penseelkrabbetje.

Een tweede verkenning van het gebied greep plaats op 18/10/03. Toen in het Bassin du Commerce (binnendijks) een ketting van een daar aangemeerde zeeboei werd opgetrokken kwamen daar enkele (min. 4) volwassen penseelkrabbetjes van tussen de aangroei tevoorschijn. Helemaal langs de zeezijde van de haven werd op een plaats in het Canal des Dunes, een stukje met stenen bezaaide oever palend aan het Ecluse des Dunes, vluchtig uitgekeken naar *Hemigrapsus*, zonder resultaat echter. Het betreft hier eveneens een binnendijks gebied.

In hoeverre de westelijke haven (Port Ouest) al door het penseelkrabbetje gekoloniseerd is moet nog onderzocht worden.

Breskens veerhaven (14). Langs de zee kust van Zeeuws-Vlaanderen is *Hemigrapsus* ook aanwezig. Op 14/9/03 werd ze in de veerhaven te Breskens massaal gevonden onder stenen.

Nieuwesluis uitwatering (15). Op dezelfde datum als hierboven werd de soort algemeen waargenomen onder stenen op een slik bij de monding van het gemaal te Nieuwesluis (Groede).

Groede strandhoofd (22). Op een strandhoofd gelegen tussen de oude vuurtoren en Nieuwesluis werd door Guido Rappé op 20/9/03 het penseelkrabbetje ook algemeen aangetroffen.

Cadzand strandhoofd (23). Laatstgenoemde bezocht op 22/9/03 tevens het strand te Cadzand en vond er *Hemigrapsus* algemeen op het 4de strandhoofd ten oosten van het uitwateringskanaal.

Westerschelde en Beneden-Zeeschelde tussen Breskens en Lillo Fort

Voor het Nederlandse gedeelte van de Schelde (Westerschelde) werden enkel waarnemingen in Zeeuws-Vlaanderen (linkeroever) verzameld. Gegevens van de Nederlandse rechteroever zijn bekend (Faasse *et al.* 2002, d'Udekem d'Acoz & Faasse 2002) maar worden hier niet opgenomen. In de Belgische gedeelte (Zeeschelde) werden zowel plaatsen op de linker- als rechteroever bekeken.

Nummer Een (16). Een week vooraleer het penseelkrabbetje aan de Belgische kust is gevonden werden al positieve waarnemingen verricht op de linkeroever van de Westerschelde. Deze waren eigenlijk de 'prelude' tot het gehele onderzoek. Op 13/8/03 werd het krabbetje algemeen aangetroffen onder stenen aan de voet van het 'voordijkje' stroomopwaarts van het gemaal nabij Nummer Een. Dit waren de eerste waarnemingen voor Zeeuws-Vlaanderen.

Walsoorden (17). Een maand later, op 13/9/03, werd een heel eind verder stroomopwaarts in de Westerschelde ter hoogte van het haventje Walsoorden een met stenen bezaaid slik op *Hemigrapsus* gecontroleerd. De soort kon ook hier al vrij algemeen aangetroffen worden.

Schor van Baalhoek (18). Op 21/9/03 werd het slikengebied 'Schor van Baalhoek' nader bekeken. Halfweg tussen Walsoorden en Baalhoek, in de bocht van de Kruisdorpse dijk, werd onder stenen tegenaan de dijk naar het krabbetje gezocht. Enkel strandkrabben werden er gevonden, penseelkrabbetjes ontbraken. Verderop, bij Baalhoek, tussen stenen van het 'voordijkje' op de grens slik-vaargeul (Zuidergat) werden wel enkele exemplaren gevonden. Blijkbaar gedijt *Hemigrapsus* hier niet hoog op het slik en houdt ze zich liever dicht tegen de waterkant op, plaats overigens waar ook de Japanse oester te vinden is. Baalhoek is tot nog toe de meest stroomopwaartse

vindplaats van het penseelkrabbetje. Hierbij is het krabbetje tevens het brakwatergedeelte van de Westerschelde binnengedrongen (zie verder). Om vervolgens de Beneden-Zeeschelde te bereiken moet het uitgestrekte gebied van het Verdronken land van Saeftinge overbrugd worden. Door het ontbreken van goede schuilplaatsen (stenen) is het daar misschien moeilijker om 'voet aan wal' te krijgen. Maar in principe kan *Hemigrapsus* zich via haar pelagische larven nog verder stroomopwaarts verspreiden.

Beneden-Zeeschelde (19, 20, 21). In het Belgische gedeelte van de Schelde aansluitend op het Verdronken land van Saeftinge kon *Hemigrapsus* niet gevonden worden. Op 13/9/03 werd op de linkeroever Prosperhaven (Oude Doel) en op de rechteroever de scheldedijk te Lillo Fort onderzocht. Op beide locaties zijn potentiële habitats aanwezig. Met name veel schuilplaatsen in de vorm van verspreide losse stenen te Lillo, te Prosperhaven een gebitmeerd 'voordijkje' (grens schor-slik) voorzien van kleine holtes en schorrenpoeltjes met schuilplaats-mogelijkheden tussen de wortelstokken van dichte rietvegetatie *Phragmites australis* en onder enkele schaarse losse stenen. Op 21/9/03 werd het haventje te Doel bezocht. Massaal verspreide losse stenen op een slijkerige ondergrond zouden hier een bijzonder geschikt biotoop voor *Hemigrapsus* kunnen zijn, maar zoals op de vorige plaatsen werd de soort er niet aangetroffen. Wel was het Zuiderzeekrabbetje *Rhithropanopeus harrisii* hier zeer algemeen aanwezig. Uitkijken dus of de penseelkrabbetje zich hier zal kunnen vestigen.

Intermezzo

Een dode krab,
waar iemand op getrapt heeft,
deze herfstmorgen.

(Shiki)

<u>Datum</u>	<u>Vindplaats</u>	<u>Voorkomen</u>	<u>Verzamelde exn</u>	<u>Waarnemers</u>
13/08/03	Westerschelde : Nummer Eén	algemeen	0	IJ, MF, ED
19/08/03	Oostende VH : pontons Montgomerydok	min. 3 ex.	3 juv. ≤ 6 mm	ED, RvO
20/08/03	Oostende VH : rechteroever havengeul ten zuiden van Oosterstaketsel	algemeen	13♂ 4♀ 10♀(ei) 1 juv. ≤ 6 mm	ED
21/08/03	Zeebrugge AH : Verbindingsdok	vrij algemeen	1♂ 4♀(ei) 11 juv. ≤ 6 mm	ED
23/08/03	Nieuwpoort : rechteroever havengeul	vrij algemeen	6♂ 2♀ 5♀(ei) 2 juv. ≤ 6 mm	ED
24/08/03	Blankenberge : linkeroever havengeul	zeer algemeen	12♂ 3♀ 15♀(ei) 1 juv. ≤ 6 mm	ED
26/08/03	Zeebrugge VH : Containerdok	diverse ex.	2♂ 3♀ 3♀(ei)	ED
26/08/03	Zeebrugge VH : rechteroever havengeul tussen marine en jachthaven	zeer algemeen	16♂ 5♀ 10♀(ei)	ED
27/08/03	Duinbergen : 3 ^{de} strandhoofd (*)	min. 1 ex.	1 juv. < 6 mm	ED
28/08/03	Baai van Heist	zeer algemeen	18♂ 7♀(ei)	ED, HDB
28/08/03	Oostende VH : slipway t.h.v. Schutsluisplein (rechteroever havengeul)	1 ex.	0	FK
28/08/03	Oostende VH : zuidoever havengeul t.h.v. Royal Yacht Club Ostend	algemeen	5♂ 1♀(ei) 1 juv. ♀ ≤ 6 mm	FK
28/08/03	Oostende VH : monding Kanaal Brugge-Oostende (rechteroever)	diverse ex.	0	FK

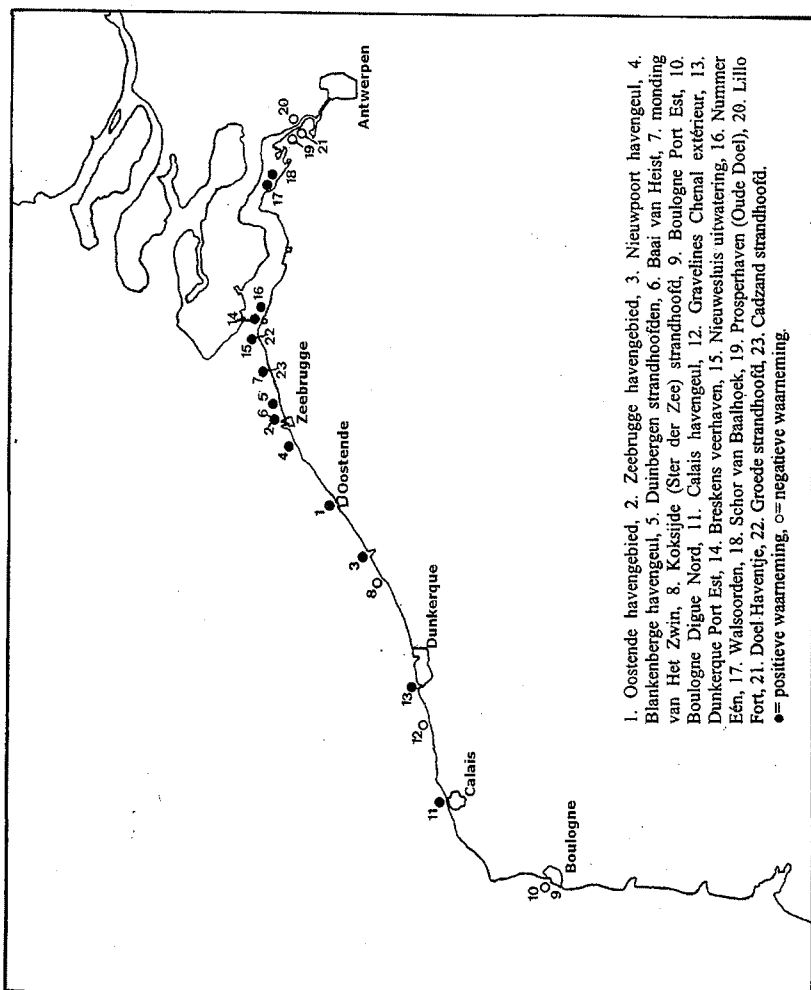
01/09/03	Oostende : spuiikom	enkele ex.	4♂ 1♀ 3♀(ei)	ED
06/09/03	Zwinmonding, rechteroever	vrij algemeen	12♂ 2♀	ED
13/09/03	Westerschelde : Walsoorden	vrij algemeen	0	HDB, ED, MF, IJ
14/09/03	Groede : uitwatering Nieuwesluis (Zeeuws-Vlaanderen)	algemeen	0	ED
14/09/03	Westerscheldemonding : Breskens Veerhaven	massaal	0	ED
15/09/03	Zeebrugge VH : pontons jachthaven	min. 1 juv. ≤ 6 mm	0	ED, RvO
20/09/03	Groede : strandhoofd tussen oude vuurtoren en uitwatering Nieuwesluis	algemeen	0	GR
21/09/03	Westerschelde : Baalhoek	enkele ex.	2♂ 2♀ 1♀(ei)	ED
22/09/03	Dunkerque PE : linkeroever havengeul vóór vuurtoren (Port d'Échouage)	enkele ex.	3♂ 4♀ 1 juv. ♀	ED
22/09/03	Dunkerque PE : slipway nabij Port de Plaisance du Grande Large (Port d'Éch.)	enkele ex.	3♂ 1♀	ED
22/09/03	Cadzand : 4 ^{de} strandhoofd oostelijk van uitwatering	algemeen	0	GR
02/10/03	Duinbergen : 5 ^{de} strandhoofd (*)	algemeen	7♂ 1♀ 12 juv. ≤ 6 mm	ED
14/10/03	Zeebrugge VH : zeezijde westelijke havendam	min. 2 ex.	1♂ 1♀	HDB
18/10/03	Calais AH : linkeroever havengeul (t.h.v. Fort Risban)	1 ex.	1♂	ED, MF, IJ, HDB
18/10/03	Dunkerque PE : Bassin du Commerce	min. 4 ex.	0	HDB, MF, ED, IJ
26/12/03	Zeebrugge VH : zeezijde noordelijke dam in Britanniadok	algemeen	0	HDB

		enkele ex.	x	ED, RvO
02/01/04	Oostende VH : monding Kanaal Brugge-Oostende (rechteroever)		x	ED, RvO
02/01/04	Oostende VH : rechteroever havengeul t.h.v. Royal Yacht Club Ostend	algemeen	x	ED, RvO
21/02/04	Duinbergen : 5 ^{de} strandhoofd (*)	1 juv. ex.	1	ED, MF, HDB
09/03/04	Oostende VH : monding kanaal Brugge-Oostende (rechteroever)	enkele	0	ED, RvO
11/03/04	Baai van Heist	vrij algemeen	0	HDB

Tabel 1: 'Positieve' waarnemingen van *H. penicillatus* tijdens het onderzoekje verricht. (*) De nummering van de strandhoofden aan de oostkust (Duinbergen) begint vanaf de oostelijke havendam van Zeebrugge. AH = achterhaven, PE = Port Est, VH = voorhaven, ♀(ei) = vrouwtje met eitjes. Waarnemers : H. De Blauwe (HDB), E. Dumoulin (ED), M. Faasse (MF), I. Jonckheere (IJ), F. Kerckhof (FK), G. Rappé, R. van Outryve (RvO).

<u>Datum</u>	<u>Vindplaats</u>	<u>Waarnemers</u>
30/08/03	Boulogne: - Port de Marée ten zuiden van gare maritime (monding La Liane) - Digue Nord	ED, MF, IJ
30/08/03	Calais AH : - Bassin de Chasse - Bassin Ouest (jachthaven)*	idem
30/08/03	Petit Fort Philippe (Gravelines): Chenal extérieur	idem
13/09/03	Zeeschelde: Prosperhaven (Oude Doel)	ED, HDB, MF, IJ
13/09/03	Zeeschelde: Lillo Fort	idem
17/09/03	Boulogne VH; - Port de Maree (idem als 30/8) - zeewaartse hellingen nabij scheepswerven t.h.v. Bassin Napoleon	FK
21/09/03	Westerschelde: Schor van Baalhoek langs Kruisdorpse dijk	ED
21/09/03	Zeeschelde : Doel haventje	ED
22/09/03	Dunkerque PE : rechteroever havengeul voorbij Ecluse Tixier (Port d'Echouage)	ED
18/10/03	Calais AH : - Bassin du Paradis - Bassin Ouest (jachthaven)* Calais VH: - jeteo ouest (zeezijde)*	ED, HDB, MF, IJ
18/10/03	Dunkerque haven: Canal des Dunes (nabij Ecluse des dunes)*	idem
29/11/03	Koksijde (Ster der Zee): Strandhoofd	ED, SWG

Tabel 2 : 'Negatieve' waarnemingen van *H. penicillatus*. AH = achterhaven, PE = Port Est, VH = voorhaven, * = oppervlakkig onderzocht. Waarnemers : H. De Blauwe (HDB), E. Dumoulin (ED), M. Faasse (MF), I. Jonckheere (IJ), F. Kerckhof (FK), Strandwerkgroep (SWG).



Kaart: Geografisch overzicht van de tijdens het onderzoek bezochte vindplaatsen.

Ecologische opmerkingen

De introductie. De aanvoer van *H. penicillatus* in België en Noord-Frankrijk (Flandre Maritime) zou 'in principe' op twee manieren kunnen gebeurd zijn. Enerzijds langs natuurlijke weg; influx van pelagische larven uit de populaties van het Nederlandse Deltagebied of het Franse Le Havre, anderzijds op kunstmatige wijze door middel van scheepvaart. Het vaststellen van juveniele individuen hoog op de pontons in het Montgomerydok te Oostende en in de jachthaven te Zeebrugge toont aan dat jonge krabbetjes ook de onderkant van schepen kunnen bereiken en er zich tussen de 'aangroei' kunnen verschansen. Gollasch (1999) bevestigt dat jonge exemplaren inderdaad op scheepsrompen voorkomen. De plezier- en kustvaart kan zo voor een vlugge korte en middellange (intracoastal) verspreiding van de soort zorgen (vgl. Lavoie *et al.* 1999). Koopvaardijsschepen van de 'lange omvaart' komen in aanmerking voor transport over verre afstanden, ook intercontinentaal. Invoer van larven met ballastwater is in beide gevallen ook mogelijk (uitgezonderd voor jachten), vooral bij intercontinentaal transport is de kans dat introductie op die manier gebeurt het meest waarschijnlijk (Ruiz *et al.* 2000). Niets nieuws echter, vergelijk de verschillende verspreidingsscenario's van zovele andere exoten die tegenwoordig beschreven zijn (Eno *et al.* 1997). De stelling van Nijland (2001) dat *H. penicillatus* in Europa werd ingevoerd tussen 'fouling' van de car-carrier SPICA is waarschijnlijk wat voorbarig. Er hebben ongetwijfeld veel meer zeetransporten op het Verre-Oosten plaatsgegrepen die mogelijk als 'aandragers' (vector) voor het penseelkrabbeje gediend kunnen hebben. Naar mijn gevoel echter heeft de pleziervaart en ook de kustvaart een primordiale rol gespeeld in de locale verspreiding van *Hemigrapsus* (vgl. Dumoulin & De Blauwe 1999 voor het bruinwier *Undaria pinnatifida*).

De aanvoer naar België zal waarschijnlijk gebeurd zijn vanuit Nederland. Of de eerste exemplaren uit de dichtstbijzijnde Franse populatie (Dunkerque) ook van die kant afkomstig waren is moeilijk te zeggen. Hier kan een tweede introductie hebben plaatsgegrepen, hetzij vanaf de Franse Atlantische kust, hetzij vanuit de kanaalhaven Le Havre. Hoe alles heel precies is verlopen zal echter steeds een hypothese blijven.

Het bepalen van het jaar waarin de soort geïntroduceerd werd, is een al even hachelijke zaak. Het ontbreken van accurate 'negatieve' waarnemingen uit de periode voor de ontdekking van *Hemigrapsus* is een van de redenen. Voor de Belgische oostkust (Baai van Heist) beschikken we evenwel over een zeer waardevolle 'negatieve' waarneming. Op 1/3/02 werd door Hans De Blauwe, ondanks aandachtig zoeken, op dezelfde plaats waar nu (vanaf 28/8/03) *Hemigrapsus* talrijk gevonden wordt geen enkel (groot) exemplaar aangetroffen. Indien toen al juveniele diertjes van <5 mm aanwezig waren zouden deze waarschijnlijk ook niet opgemerkt zijn, het vinden hiervan vergt uitermate gericht zoeken. Wel weten we dat volgroeide tot halfwas penseelkrabbetjes er nog niet

zaten. Een voorzichtige schatting zou zijn dat *Hemigrapsus* ongeveer rond het jaar 2000 het havengebied van Zeebrugge is beginnen koloniseren. Anderzijds werd in een onderzoek naar de biodiversiteit van harde substraten langs de Belgische kust, verricht in de periode augustus-september 2000, geen melding gemaakt van het penseelkrabbetje (Engledow *et al.* 2001). Mogelijk was de introductie toen in een vroeg stadium en kwam *Hemigrapsus* nog maar zeer plaatselijk voor waardoor ze niet opgemerkt werd.

Het welbekende 'boom-effect' tijdens de beginperiode van een kolonisatie is onder andere te wijten aan de aanwezigheid van onvolledig bezette niches en de afwezigheid van parasieten of andere pathogenen. Eenmaal deze laatste, uit het gebied van herkomst of plaatselijke soorten die de nieuwkomer weten te infecteren (vgl. Torchin *et al.* 2002, 2003), de weg naar *Hemigrapsus* gevonden hebben, zal dit de 'fitness' van het krabbetje enigszins kunnen temperen en helpen een evenwichtssituatie te realiseren in partnerschap met de 'nieuwe omgeving' en de 'inheemse medebewoners'. Op een 'boom-and-bust' (snelle uitbreiding gevolgd door een even snel terug verdwijnen) hoeven we in het geval van *Hemigrapsus* wel niet erg te rekenen (vgl. Williamson & Fitter 1996).

Habitat. Uit de aard van de verschillende vindplaatsen is af te leiden dat het penseelkrabbetje wat habitatkeuze betreft weinig kieskeurig is, een veel voorkomende eigenschap bij ingevoerde soorten die zich weten te handhaven. Het veronderstelde 'typische' habitat van het krabbetje is het hoog- tot midden-mediolitoraal van de getijdenzone, waar ze leeft onder stenen of tussen oesters in een slibrijke, beschutte omgeving, voornamelijk in estuaria of havengebieden (zie fig. 6).



Fig. 6

Tijdens dit onderzoekje werd tevens vastgesteld dat *Hemigrapsus* talrijk aanwezig is op kunstmatige rotsoevers van havenconstructies. Verder is het krabbetje ook binnendijks aangetroffen. Met name in de spuikom van Oostende, het Verbindingsdok van de Zeebrugge achterhaven en het Bassin de Commerce te Dunkerque, plaatsen waar getijdenwerking ontbreekt. Daartegenover staat de waarneming van de soort op strandhoofden (Duinbergen, Groede en Cadzand) en aan de zeezijde van de westelijke havendam te Zeebrugge, bij uitstek geëxposeerde milieus.

Achteraf gezien blijkt de soort hier toch niet optimaal te gedijen (zie waarnemingen Duinbergen) en is de vraag of de omgevingsfactoren hier toch niet te extreem zijn. Het tot ver stroomopwaarts in de Westerschelde doordringen van *Hemigrapsus* wijst op tolerantie voor een verminderd zoutgehalte (vgl. Matsumasa & Kikuchi 1993). De vindplaatsen Walsoorden en Baalhoek liggen in de mesohaliene brakwaterzone (saliniteitsgradient tussen 10 en 5,5 ‰) van de Schelde (Peelen *in* Huiskes 1988). Vincent & Breton (1999) troffen in de haven van Le Havre het penseelkrabbetje ook infralitoraal aan. Een kleine populatie op -7 m diepte en 1 specimen op -10 m.

Heel opmerkelijk is dat op alle plaatsen waar *Hemigrapsus* gevonden werd telkens ook massaal de Japanse oester aanwezig was. Komt dat omdat beide soorten dezelfde habitats verkiezen of heeft het ook te maken met de voedingswijze van het krabbetje (zie verder), waarbij deze laatste zich mogelijk in belangrijke mate met juveniele oesters of oesterspat voedt? Gezien de enorme toename van de Japanse oester sinds de jaren '90 kan de snelle expansie van *Hemigrapsus* hier dan eventueel aan gerelateerd worden(?).

Gedrag. Wat (tijdens de zomermaanden) onmiddellijk opvalt bij grote penseelkrabbetjes is de snelheid waarmee ze zich kunnen voortbewegen. Wanneer de diertjes verrast worden, door bijvoorbeeld het plotse optillen van de steen waaronder ze verscholen zaten, rennen ze veel vlugger dan jonge strandkrabben naar veiliger oorden om zich in spleetjes of holtes van het substraat te verbergen. Hun zeer platte (en gladde) lichaamsbouw leent zich hier bijzonder goed toe. Veel minder dan bij strandkrabben blijven ze bij verrassing stokstijf, als geparalyseerd staan. In dit geval rekent de krab erop dat de cryptische schutkleuren van zijn rugschild hem tegen de achtergrond onopgemerkt houden. Strandkrabben hebben ook veel meer de neiging om zich, in plaats van te vluchten, gewoon ter plaatse in het sediment te graven.

Ongeveer gelijkaardige observaties werden door Vincent & Breton (1999) verricht. Tijdens hun duikexcursies namen zij waar dat wanneer *Hemigrapsus* benaderd werd de diertjes niet telkens wegvluchtten, maar het gedrag van 'zich onbeweeglijk houden' manifesteerden. Werd de dreiging te groot dan vluchtten ze toch of groeven zich in de bodem in.

Door de snelheid waarmee penseelkrabbetjes kunnen ontkomen zullen zij allicht ook moeilijker door meeuwen en steltlopers (scholekster, steenloper, ...) te grijpen zijn en wordt het voor predatorische epibenthische of demersale vissen lastiger om ze te vangen. Indien relevant levert dit mede een bijdrage aan de 'successtory' van *Hemigrapsus*.

Laat zijn snelheid, samen met een aangepaste bouw van de scharen (zie verder) *Hemigrapsus* misschien een actiever roversbestaan toe? Als het krabbetje daarbij over

een aantal aangepaste visuele eigenschappen beschikt, zouden bewegende prooien (amfipoden, isopoden, kleine visjes, ...) gemakkelijker te vangen zijn (vgl. Matsumasa & Shiraishi 1993) en zou de soort minder gebonden zijn aan traag bewegende (slakjes, wormen, ...), vastzittende (wiertjes, zeepokken, juveniele bivalvia, ...) of op de bodem liggende (diatomeeën, detritus, ...) voedselbronnen. Mocht hier enige grond van waarheid in zitten, kan dit een belangrijke rol spelen in de voedselverdeling tussen strand- en penseelkrab aan onze kusten en zou de factor 'gedrag' van grote betekenis kunnen zijn in het samenleven van beide soorten. Of misschien heeft *Hemigrapsus*' snelheid voornamelijk een vluchtfunctie en wordt het weinig gebruikt om te jagen?

Het vaststellen van kannibalisme bij *Hemigrapsus* toont aan dat de soort in zekere mate actieve roversneigingen heeft. Voornamelijk soortgenoten van <5 mm en pas vervelde (zachte) krabben zouden gepredateerd worden (Kurihara & Okamoto 1987, Fukui 1988, Okamoto & Kurihara 1989, d'Udekem d'Acoz 1999). Ook bij jonge strandkrabben tussen de 5 à 20 mm zou kannibalisme in belangrijke mate optreden, deze zouden predateren op de vroege ontwikkelingsstadia (megalopae) van soortgenoten (vgl. Klein Breteler 1975, Moksnes *et al.* 1998). Het waarnemen van kannibalisme gebeurde echter telkens bij dieren in gevangenschap (onnatuurlijk en gestresseerd). In de vrije natuur komt dergelijk gedrag misschien veel minder voor (meer ontwijkmogelijkheden), en vooral niet tussen dieren van dezelfde grootte. Kannibalisme hoeft niet per se negatief te zijn, in het voorbeeld van de strandkrab kan ze een populatie-regulerende functie hebben.

Tijdens koude winterdagen op 2/1/04 en 9/3/04 werden in de Oostendse haven (zie tabel 1) penseelkrabbetjes verzameld. In tegenstelling tot de waarnemingen uit de zomer- en nazomerperiode waren de krabbetjes dit keer vrij passief. In plaats van een snelle vluchtreactie kropen ze nu slechts traag weg. Wellicht heeft dit aangepaste gedrag alles te maken met het koude weer van dat ogenblik en stond het metabolisme van de diertjes op een laag pitje, een soort semi-rusttoestand. Omdat strandkrabben tijdens de winter meerendeels naar dieper water migreren (vgl. onder andere Atkinson & Parsons 1973) werd vrijwel geen enkel exemplaar nog in de getijdenzone aangetroffen. *Hemigrapsus* daarentegen lijkt zich hier dus ook bij lagere temperaturen talrijk te blijven ophouden. Vanwege het vertraagd 'levensritme' voeden penseelkrabbetjes zich tijdens de winter misschien meer met gemakkelijk te verschalken vastzittende prooien zoals diatomeeën, zeepokken, kleine mosseltjes of oestertjes. Het echte jagen is mogelijk meer een 'zomersport'.

In een aquarium gehouden zouden de diertjes volgens d'Udekem d'Acoz (1999) behoorlijk agressief (kannibalisme) zijn tegenover elkaar. Op basis van eigen waarnemingen zou ik het gedrag van de krabbetjes eerder omschrijven als erg rusteloos, hyperactief en 'twistziek'. Hierbij wil ik het 'agressieve karakter' wat relativeren. Daarbij zijn dergelijke beschouwingen vaak ook niet vrij van subjectieve oordelen of

connotaties herinnerend aan het menselijk gedrag. Maar nogmaals, aquarium-situaties zijn kunstmatig en kunnen een vertekend beeld geven van hoe het er in het wild aan toe gaat. Anderzijds is het zo dat bij in het veld verzamelde exemplaren dikwijls schaar- en/of looppoten ontbraken. Is dit te wijten aan 'handgemeen' met grotere soortgenoten of strandkrabben? Of, misschien doet *Hemigrapsus* vlugger dan andere krabbensoorten aan zelfamputatie (autotomie) van zodra ze ergens vastgeraken (bijvoorbeeld tussen dichtklappende oesters)? Inderdaad de drempel die moet overschreden worden om tot autotomie aanleiding te geven verschilt naargelang de soort en varieert ook tussen populaties van eenzelfde species. Genetische bepaaldheid en/of plaatselijke (biotische) omstandigheden zijn hier de oorzaak van (vgl. McVean & Findlay 1979).

In zijn aquarium kon Hans De Blauwe observeren hoe bij een gevoederde en ingetrokken zeedahlia *Urticina felina* een penseelkrabbetje stukjes voedsel (mossel vlees) van tussen de tentakels uit de farynx peuterde. De reuk/smaak van het aas fungeert hier als 'losmaker' (releaser) van dit specifieke gedrag, een illustratie van hoe een eenvoudige 'stimulus' een vrij complexe handeling kan genereren. Of *Hemigrapsus* onder natuurlijke omstandigheden een gelijkaardig soort 'kleptoparasitisme' (maar dan niet op vers mossel vlees) bedrijft is mij niet bekend.

Tijdens het opmeten, en dus stevig vastnemen, van enkele levende penseelkrabbetjes kwam het herhaaldelijk voor dat de diertjes een bruinachtige vloeistof afscheidden, dat na de manipulatie duidelijk zichtbaar op mijn vingers achterbleef. Onder de bino kon ik zien dat de stof vanuit de mondopening vandaan kwam. Aangezien alles in de natuur een 'betekenis' heeft vraag ik mij af wat deze in dit geval kan zijn en om welke soort stof het gaat? Betreft het een chemische signaalstof (feromoon) om seksuele aantrekking uit te lokken of om alarm te slaan? Of gaat het om een puur fysiologische stressreactie, het overgeven van de maaginhoud, zonder 'nuttige' betekenis?

Wat geheel onbekend is bij het penseelkrabbetje, en ook bij andere Varunidae (waaronder *Eriocheir* en meerdere *Hemigrapsus* species) is de functie van de beharing op de schaarpoten bij de mannetjes (zie fig. 7). Speelt dit een rol tijdens de voortplanting, is het een soort 'gereedschap' om op een specifieke manier voedsel te vergaren, enzovoort?



Fig. 7

Interactie met inheemse krabbensoorten. *H. penicillatus* wordt steeds samen met voornamelijk juveniele tot subadulte exemplaren van onze inheemse strandkrab aangetroffen. Zowel de jonge strandkrab als het penseelkrabbetje zijn opportunisten wat habitat- en voedselkeuze betreft. Omdat beiden dezelfde niches bewonen is de 'klassieke' (traditionele) vraag in hoeverre voedsel- en plaatsconcurrentie op lange termijn zal leiden tot uitsluiting van een van hen. Zij kunnen de ruimte en het beschikbare voedsel gemeenschappelijk delen of, als de populaties van *Hemigrapsus* te groot worden, zal een van hen zich moeten aanpassen en overschakelen op een andere voedselbron of zal er een subtielere nicheverdeling moeten plaatsgrijpen zodat er een evenwichtssituatie kan ontstaan. Blijkt de strijd toch hard en meedogenloos te moeten gevoerd worden dan zal de soort met de beste overlevingsstrategieën de bovenhand halen en de 'zwakkere' wegconcurreren. Gezien vanuit het Darwinistisch 'competitief paradigma' zou dit het mechanisme zijn dat de verhouding tussen soorten reguleert. Maar misschien is er veel meer 'samenwerking' (vormen van mutualisme) tussen soorten dan we vermoeden en wordt in de natuur alles in het werk gesteld om concurrentie te vermijden en een vreedzaam naast elkaar bestaan na te streven. Of zoals Maturana & Varela (1989) het zo treffend stellen: "... dat het bestaan van levende organismen in een natuurdrijf (driften-leven) niet gericht is op competitie maar op behoud en aanpassing, in een individuele ontmoeting met de omgeving die resulteert in het overleven van de best aangepaste." Helaas wordt hier wellicht nog te weinig serieus onderzoek naar gedaan en zijn bijgevolg de gegevens erover schaars (zie onder andere Schoener 1982, Wiens 1983, Walter *et al.* 1984, Augros & Stanciu 1989).

Hoewel de strandkrab omnivoor is, blijkt ze toch voornamelijk dierlijk voedsel te eten (Crothers 1968, Ropes 1968) waarbij jonge krabben van rotskusten vooral predateren op zeepokken (Rangeley & Thomas 1987). De bouw van de scharen bij *Carcinus* zijn ontworpen om tamelijk harde substanties (schelpen, zeepokken, ...) te kunnen kraken (Seed & Hughes 1995). Onder andere Warner *et al.* (1982) stellen daarentegen dat er functionele verschillen zijn tussen de respectievelijke schaarpoten van de strandkrab. Er zou een krachtige iets grotere (meestal rechter) schaar zijn (Adema 1991) die voornamelijk gebruikt wordt voor het kraken van prooien (crusher) en een minder sterke maar preciezer en sneller werkende snijschaar (cutter) om peuterwerk mee te verrichten en eventueel (niet al te snel) bewegende prooien te vangen. Bij de Grapsidae (tegenwoordig de Varunidae, waaronder *Hemigrapsus* ressorteert) sluiten de schaarpunten nauw aaneen en is het snijvlak voorzien van fijne tandjes. Hiermee kunnen op substraat groeiende organismen afgeschraapt worden of ze kunnen dienst doen als grijporgaan (Brown *et al.* 1979, Behrens Yamada & Boulding 1998). Dit laatste is naar mijn gevoel een kenmerk, samen met het hierboven besproken gedrag (snelheid) en een goed perceptief vermogen, waar de penseelkrab gebruik van zou kunnen maken om zich toe te leggen op predatie van (snel) bewegende prooien. Voedselverdeling met de strandkrab, die voor dergelijke vorm van jagen misschien niet

zo goed is toegerust, zou mede hierdoor (indien de hypothese steekhoudt) kunnen gebeuren.

Op de strandhoofden te Duinbergen is het penseelkrabbetje ook samen met het harig porseleinkrabbetje *Porcellana platycheles*, het gewoon porseleinkrabbetje *Pisidia longicornis*, het ruig krabbetje *Pilumnus hirtellus* en jonge exemplaren van de Noordzeekrab *Cancer pagurus* aangetroffen. De eerste twee soorten zijn voornamelijk filtreerders van plankton en detritus (Nicol 1932) en hebben dus andere voedingsgewoontes dan het penseelkrabbetje. Het ruig krabbetje, dat vermoedelijk omnivoor is, zou dan wel beroep doen op hetzelfde voedsel. Noordzeekrabben eten vooral schelpdieren in dit geval mossels en Japanse oesters (Adema 1991, Mascaro & Seed 2001). De grootte-orde van hun prooien zal vermoedelijk meestal 'buiten categorie' voor *Hemigrapsus* vallen zodat er wellicht weinig overlapping in voedselkeuze zal zijn. Ook te Nieuwpoort en te Nieuwesluis werd het harig porseleinkrabbetje samen met *Hemigrapsus* aangetroffen.

Na een reeks warme zomers en milde winters kan de fluwelen zwemkrab *Necora puber* in sommige jaren bij ons op de strandhoofden talrijker voorkomen. Deze zwemkrab is een gedegen jager op schaaldieren, wormen en visjes (Adema 1991). Mogelijk vangen zij dezelfde prooien als *Hemigrapsus*, maar meer volgroeide dieren zullen waarschijnlijk toch op grotere prooien predateren. Het penseelkrabbetje zelf kan ook als voedsel dienen voor de fluwelen zwemkrab.

Indien *Hemigrapsus* ver genoeg de Schelde zal kunnen binnendringen komt ze in het leefgebied van het Zuiderzeekrabbetje *Rhithropanopeus harrisi* en de Chinese wolhandkrab *Eriocheir sinensis* terecht. Ook in de monding van het kanaal Brugge-Oostende wordt de Chinese wolhandkrab samen met het penseelkrabbetje aangetroffen. Tussen deze soorten zal er een nieuw evenwicht moeten gevonden worden in de voedsel- en plaatsverdeling omdat er vermoedelijk toch een belangrijke overlapping zal zijn (vgl. Adema 1991).

In maart 2004 werden door Marco Faasse in de Oosterschelde *H. sanguineus* en *H. penicillatus* samen in hetzelfde biotoop aangetroffen. Ook in de haven van Le Havre komen de twee soorten gelijktijdig voor (Breton *et al.* 2002). In beide gevallen was *penicillatus* het talrijkst. Tijdens dit onderzoekje werd *sanguineus* echter niet vastgesteld maar de kans is reeel dat ze hier weldra ook zal opduiken. Samenleven doen de krabbetjes al van in hun gezamenlijke herkomstgebieden (vgl. Fukui 1988, d'Udekem d'Acoz & Faasse 2002). Vermoedelijk hebben zij hiervoor in de loop van hun geologische (of historische) geschiedenis al aanpassingsstrategieën ontwikkeld die nu ook bij ons van toepassing zullen zijn? Uitkijken dus of het blaasjeskrabbetje zich

zuidwaarts van het Deltagebied zal uitbreiden en hoe de 'verhouding' met het penseelkrabbetje zal verlopen.

Voortplantingscycli. Omdat de interactie tussen penseelkrabbetjes en strandkrabben wellicht prangender gaat worden, kan het interessant zijn om de eigenschappen van hun voortplantingscycli met elkaar te vergelijken (zie tabel 3). Zo krijgen we een beeld hoe ze in tijd en ruimte kunnen coëxisteren en op welke wijze ze zorgen voor de rekrutering van jongen, het hánthaven, of in het geval van *Hemigrapsus* ook het opbouwen van nieuwe populaties. Over de voortplantingscyclus van de strandkrab in ons faunagebied zijn in de literatuur voldoende gegevens beschikbaar. Voor het penseelkrabbetje in onze contreien ontbreken deze momenteel nog. Daarom werd voor laatstgenoemde beroep gedaan op waarnemingen uit het gebied van herkomst (kusten van de noordoostelijke Pacific). Een aantal omgevingsfactoren (zowel biotische als abiotische) zullen daar ongetwijfeld verschillen van deze in Noordwest-Europa en maken vergelijking met de levenscyclus van *Carcinus* hier enigszins problematisch.

Over een belangrijke abiotische component, de temperatuur, het volgende. In het oorspronkelijke leefgebied van *Hemigrapsus* (vgl. d'Udekem d'Acoz & Faasse 2002) is het klimaat in het noordelijkste deel ervan (het zuiden van de Zee van Ochotsk) koelgematigd, zuidwaarts (tot de Oost-Chinese Zee) overgaand in een warmgematigd klimaat, gelijkaardig aan het onze. De aanwezigheid van het penseelkrabbetje op Taiwan toont bovendien aan dat ze ook onder subtropische omstandigheden kan gedijen. Met andere woorden het verspreidingsgebied van de soort omvat een ruime temperatuursgradient die overeenkomt met deze van de strandkrab (vgl. Adema 1991, Berrill 1982). Vermoedelijk zijn krabbetjes afkomstig uit een specifieke klimaatsgordel hieraan aangepast en wordt dit genetisch vastgelegd (adaptieve radiatie). Takano *et al.* (1997) stelden vast dat er twee nauw verwante vormen van *H. penicillatus* zijn, maar of er bij deze 'rassen' ook een verschil bestaat in tolerantie voor temperatuur is onbekend. De krabbetjes uit Europa blijken tot vorm II te behoren (Nijland 2001).

	<i>Carcinus maenas</i> (strandkrab)	<i>Hemigrapsus penicillatus</i> (penseelkrabbetje)
Broedseizoen	winter, lente, (begin zomer)	lente, herfst
Maturiteit (carapaxbreedte)	15-30 mm (*)	6-7 mm (*)
Legsels per jaar	1 a'3 (*)	tot 6 (*)
Eitjes per legsel	± 184.900 (CB 4,6 cm)	± 45.600 (CB 2 cm)
Incubatietijd eitjes	± tussen 1 a'4 maanden (*)	± 12 a'40 dagen (*)
Duur larvaal stadium (protozoa, zoea, megalopa)	± 62 dagen bij 12° C ± 32 dagen bij 18° C	± 32 dagen bij 25° C

Tabel 3 : Biologische karakteristieken van de voortplantingscyclus bij *Carcinus maenas* en *Hemigrapsus penicillatus*. Synthese van literatuurgegevens uit Meek (1903), Broekhuysen (1936), Crothers (1967), Pillay & Ono (1978), Dawirs (1985), Okamoto & Kurihara (1987), Fukui (1988), Adema (1991), d'Udekem d'Acoz (1993, *in litt.* 2003), Hwang & Kim (1995) en Behrens Yamada (2001, *in litt.* 2003). (*) = temperatuurafhankelijk, CB = carapaxbreedte.

De groeisnelheid van de vrouwtjes bepaalt de tijd die nodig is om de geslachtsrijpe leeftijd (overeenstemmend met een bepaalde carapaxbreedte) te bereiken. De vrouwtjes van *Hemigrapsus* hebben al na minder dan tien maanden (0+ jaarklasse) een grootte van 7 mm bereikt (Fukui 1988). Bij *Carcinus* na een jaar 20 a'30 mm (Broekhuysen 1936), Orton (1936) geeft voor ruim twaalf maanden een grotere afmeting van ongeveer 45 mm (1+ jaarklasse). Het bereiken van de 'maturiteit' hangt vooral af van de heersende watertemperatuur (vgl. Berrill 1982, Fukui 1988), met daaraan gekoppeld het voedselaanbod en tot op zekere hoogte de saliniteit van het zeewater (vgl. Klein Breteler 1975).

Penseelkrabbetjes in de lente en strandkrabben tijdens de voorafgaande winter uitgekomen bereiken tegen het einde van het jaar ongeveer hun vruchtbaarheidsleeftijd. Deze laatsten kunnen in het winterbroedseizoen eventueel al voor nakomelingen zorgen. Omdat veel jonge strandkrabben (voornamelijk de kleine) in de herfst evenwel nog geen eitjes aanmaken zal hun eerste legsel zich waarschijnlijk pas in de daaropvolgende

vroege lente ontwikkelen. Voor de 0+ jaarklasse geslachtsrijpe penseelkrabbetjes zal het eerste broedseizoen ook pas in de volgende lente zijn, mogelijks samen met de 1+ jaarklasse strandkrabben. Met andere woorden het lentebroed van beide soorten is dus waarschijnlijk pas in de lente van het volgende jaar aan voortplanting toe. Hete zomers zoals deze van 2003 en een gunstig voedselaanbod kunnen de voortplantingstijd vervroegen, voor *Hemigrapsus* in de nazomer/herfst en voor *Carcinus* in de herfst/vroege winter. Hieruit geboren penseelkrabbetjes zullen dan vermoedelijk ook al in de volgende lente geslachtsrijp zijn, terwijl de jonge strandkrabben waarschijnlijk pas in het volgende najaar/winter hun maturiteit zullen bereiken.

Uit al het voorgaande kunnen we enkele 'ruwe' prognoses maken (waarmee wijselijk toch met de nodige omzichtigheid moet omgesprongen worden) :

- de tijd die nodig is om tot een eerste broed te komen is voor beide soorten vermoedelijk ongeveer gelijk, niettegenstaande *Hemigrapsus* vlugger de maturiteit bereikt. Belemmerende factor zou kunnen zijn dat er geen winterbroedseizoen is bij het penseelkrabbetje (?).

- de relatief korte tijd die nodig is om de maturiteit te bereiken, het grotere aantal eilegels en het vlugger rijpen van de eitjes kunnen bij *Hemigrapsus* voor een snelle populatieopbouw zorgen. Hierdoor kan ook flexibeler dan bij *Carcinus* ingespeeld worden op omgevingsfactoren (temperatuur, predatie, ...). Anderzijds kan onder gunstige (temperatuurs)omstandigheden *Carcinus* door haar veel groter aantal eitjes per broed zorgen voor veel nakomelingen, maar is het nakomelingschap ook kwetsbaarder onder ongunstige omstandigheden.

- in verband met de duur van het larvaal stadium van het penseelkrabbetje zijn de Koreaanse uitkomsten van Hwang & Kim (1995) niet zonder meer te extrapoleren op bij ons voorkomende temperaturen. Op het eerste zicht zou men afleiden dat *Hemigrapsus*' pelagische fase in hete zomers (maximum strandwatertemperatuur 23° C) veel langer zal duren dan deze van *Carcinus*. Of dit in werkelijkheid zo is is iets anders. Het zou trouwens betekenen dat de hogervermelde eigenschappen van het krabbetje om snel te kunnen koloniseren hierdoor behoorlijk aan impact verliezen.

Maar misschien lopen 'de dingen' in werkelijkheid een geheel andere vaart? En, zolang de mysteries in de natuur nog wat mysterie mogen blijven is er soelaas voor onze verbeelding en zijn we even af van ons hyperrationaliseren.

Een nieuwe aanwinst of bedreiging ?

De laatste jaren wordt er veel geschreven en gepalaverd over biodiversiteit en wordt er werk van gemaakt om de 'nationale' fauna en flora in kaart te brengen (vgl. Peeters *et al.* 2003). Lange (en voor mariene organismen zeer onvolledige) lijsten van 'inheemse' soorten en, recent in versneld tempo steeds groter wordende lijsten van door de mens ingevoerde species (vgl. Peeters & Van Goethem 2002), het resultaat van een op hol geslagen mobiliteit, worden opgesteld en moeten dienen als referentiekader voor de toekomst. 'Nationale' faunalijsten representeren vaak een verengd beeld van natuurlijke gebieden die uiteindelijk niet gebonden zijn aan politieke landsgrenzen (gelukkig maar). Taalgebruik als : 'de' Belgische fauna, 'inlandse' soorten, 'onze' fauna en dergelijke meer, illustreert dat we in dit opzicht nog 19^{de} eeuws denken. Steeds meer echter wordt ingezien dat faunae van grote regio's (bijvoorbeeld de Zuidelijke Noordzee) in zijn geheel moeten bestudeerd worden, niet in het minst om een geheel aan beschermings- en/of beheersmaatregelen te kunnen uitvaardigen (vgl. Anonymus 2003).

Of de gevreesde evolutie naar mondiale fauna- en floravervlakking en homogenisering, 'global erosion of biodiversity' zoals C. Heip (2003) het noemt, zo'n vaart gaat nemen is een topic in de discussie over biodiversiteit. In de loop van de geologische geschiedenis hebben er zeer zeker ook invasies tussen verschillende biota plaatsgegrepen, maar nooit aan zo'n tempo en op zo'n schaal als vandaag (Vermeij 1991, Ruiz *et al.* 2000). De hele geschiedenis van *Hemigrapsus* staat natuurlijk niet los van de problematiek rond het behoud van een gevarieerde 'locale' fauna. Met andere woorden wordt het penseelkrabbetje een aanwinst of vormt ze een bedreiging ?

Het veralgemenen van het 'doemscenario' : exoten concurreren autochtone soorten weg, is te simpel. Abrupte introducties veroorzaken inderdaad vaak buitensporige reacties (zoals het 'boom-and-bust' effect). Het is niet zoals in geologische tijden dat assimilatie in nieuwe biota zeer geleidelijk aan heeft plaatsgegrepen en organismen door 'trial-and-error' hun nieuwe plaatsje hebben kunnen innemen. Hoe dan ook, invoer van exoten zal altijd veranderingen binnen een ecosysteem teweegbrengen, maar deze hoeven niet altijd dramatisch te zijn (vgl. de invoer van de strandgaper *Mya arenaria* in historische tijden). Vaak vraagt het wat tijd om tot een 'gezond' evenwicht met de nieuwe omgeving en de inheemse soorten te komen. Hiermee wil ik echter geenszins de problematiek rond adventieven minimaliseren. Vooral belangrijk lijkt mij dat de hele zaak ecologisch opgevolgd wordt om tot gefundeerde uitspraken te kunnen komen. Hiervoor is vanuit de wetenschappelijke wereld echter de nodige interesse vereist (vgl. d'Udekem d'Acoz & Faasse 2002).

In landen waar de maricultuur economische hinder ondervindt van adventieven denkt men er steeds meer aan om uit de herkomstgebieden van deze soorten organismen die voor 'biologische controle' zorgen (parasieten, predatoren, infecties) in te voeren. Hiermee wil men proberen via 'semi-natuurlijke' weg de verdere expansie van de exoot te beheersen. Een problematiek waar ik hier niet verder zal op ingaan maar die in elk geval heel wat stof tot nadenken levert, niet alleen op biologisch maar ook op ethisch vlak. Secord (2003) schrijft hierover zeer terecht 'cautionary tales'.

Bedankingen

Veel dank aan Hans De Blauwe, Marco Faasse, Ingrid Jonckheere, René van Oustryve, Francis Kerckhof en Guido Rappé voor het ter beschikking stellen van hun waarnemingen en/of voor hun enthousiasme tijdens de vele excursies. René ook bedankt voor het maken van de foto's. Bijzondere dank aan Jan Haspesslagh (bibliothecaris VLIZ) voor zijn onvermoeibare hulp bij het opzoeken van literatuur. Cédric d'Udekem d'Acoz (Tromsø Museum) en Dr. Sylvia Behrens Yamada (Oregon State University) dank ik van harte voor het verstrekken van gegevens over de voortplanting van *Carcinus maenas* en het opgeven van literatuurreferenties. Reindert Nijland, Steven Campbell en Marco Faasse bedank ik om de recentste waarnemingen van *H. sanguineus* in Nederland hier te mogen vermelden.

Summary

New data on range extension of the exotic pencil-crab *Hemigrapsus penicillatus* are given. The species is found on various sheltered locations (mostly in harbours) along the coast of Zeeuws-Vlaanderen (The Netherlands), Belgium and Northern France (dep. Nord and Pas-de-Calais). The southernmost find-spot of our investigation is Calais in France. More to the south in Boulogne *Hemigrapsus* could not be discovered. The left bank of the river Western Scheldt was also surveyed. Here the crab was found upstream till the nature reserve 'Verdrongen land van Saeftinge'. The pencil-crab was not yet present in the Belgian part of the Scheldt (Prosperhaven, Lillo Fort and Doel). Along the eastern part of the Belgian coast (Duinbergen) and in Zeeuws-Vlaanderen (Groede, Cadzand) the species was discovered on groynes, an exposed habitat. It is doubtful if the crab will be able to develop stable populations on such locations. At Ostend, Zeebrugge and Dunkerque *Hemigrapsus* was also found in non-tidal inner biotopes.

It is presumed that the introduction of *Hemigrapsus* in our study area happened mainly via shipstraffic (coasting trade and yachts) originating from the Dutch Delta-area. Locally the crab could have dispersed on a natural way via larvae in the water-column. On the other hand it is not impossible that the introduction in Dunkerque originates

from the French Atlantic coast or the channel harbour of Le Havre where large populations occur. There are indications that the first arrival of the crab in the Zeebrugge port area must approximately have taken place around the year 2000.

Observations regarding the behaviour of *Hemigrapsus* are discussed. Its swiftness may be advantageous in escaping predators and trapping stirring prey. It is hypothesized that *Hemigrapsus*' claw morphology is beneficial for the latter purpose but also for scraping encrusting organisms off rocky substrates. On the other hand pencil-crabs captured at cold winterdays perform a sluggish behaviour.

Because *Hemigrapsus* occupies the same niche as the indigenous (young) green crab *Carcinus maenas* the possible interactions between these species are discussed, e.g. food partitioning and reproduction strategies. Perhaps *Carcinus* is less good equipped to feed on mobile prey and is better in crushing sessile organisms. Rather quick maturation, a short incubation period of the eggs and possibly up to six broods per year make *Hemigrapsus* an efficient coloniser of new habitats.

Literatuur

- Adema, J.P.H.M., 1991. *Krabben van Nederland en België* (Crustacea, Decapoda, Brachyura). Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, 244 p.
- Anonymus, 2003. Interview met Carlo Heip. *Nieuwsbrief van het Vlaams Instituut voor de Zee* 9(november 2003): 23-25.
- Atkinson, R.J.A. & A.J. Parsons, 1973. Seasonal patterns of migration and locomotor rhythmicity in populations of *Carcinus*. *Netherlands Journal of Sea Research* 7: 81-93.
- Augros, R. & G. Stanciu, 1989. *De nieuwe biologie: doorbraak in de wetenschap van het leven*. Lemniscaat, Rotterdam, 216 p.
- Behrens Yamada, S. & E.G. Boulding, 1998. Claw morphology, prey size selection and foraging efficiency in generalist and specialist shell-breaking crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 220(2): 191-211.
- Behrens Yamada, S., 2001. *Global invader: the European green crab*. Oregon Sea Grant, Corvallis, 123 p.
- Breton, G., M. Faasse, P. Noël & Th. Vincent, 2002. A new alien crab in Europe: *Hemigrapsus sanguineus* (Decapoda: Brachyura: Grapsidae). *Journal of Crustacean Biology* 22(1): 184-189.
- Berrill, M., 1982. The life cycle of the green crab *Carcinus maenas* at the northern end of its range. *Journal of Crustacean Biology* 2(1): 31-39.
- Broekhuysen, G.J., 1936. On development, growth and distribution of *Carcinides maenas* (L.). *Archives Néerlandaises de Zoologie* 2(2-3): 257-399, pl. 3-6, 1 chart.

- Brown, S.C., S.R. Cassuto & R.W. Loos, 1979. Biomechanics of chelipeds in some decapod crustaceans. *Journal of Zoology*, London 188: 143-159.
- Campbell, S. & R. Nijland, 2004. De Blaasjeskrab, *Hemigrapsus sanguineus*, voor het eerst op het Nederlandse strand. *Het Zeepaard* 64(2), in press
- Crothers, J.H., 1967. The biology of the shore crab *Carcinus maenas* (L.) : 1. The background anatomy, growth and life history. *Field Studies* 2(4): 407-434.
- Crothers, J.H., 1968. The biology of the shore crab *Carcinus maenas* (L.) : 2. The life of the adult crab. *Field Studies* 2(5): 579-614.
- Dawirs, R.R., 1985. Temperature and larval development of *Carcinus maenas* (Decapoda) in the laboratory, predictions of larval dynamics in the sea. *Marine Ecology Progress Series* 24: 297-302. (niet gezien)
- d'Udekem d'Acoz, C., 1993. Activités reproductrices saisonnières des différentes classes de tailles d'une population de crabes verts *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) dans le sud de la mer du Nord. *Cahiers de Biologie Marine* 35: 1-13.
- d'Udekem d'Acoz, C., 1999. Inventaire et distribution des crustacés décapodes de l'Atlantique nord-oriental, de la Méditerranée et des eaux continentales adjacentes au nord de 25°N. *Patrimoines naturels* (Muséum National d'Histoire Naturelle/Service du Patrimoine Naturel, Paris) 40 : 1-383.
- d'Udekem d'Acoz, C. & M. Faasse, 2002. De huidige status van *Hemigrapsus sanguineus* (de Haan, 1835) en *H. penicillatus* (de Haan, 1835) in de noordelijke Atlantische Oceaan, in het bijzonder in Nederland, met opmerkingen over hun biologie (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Het Zeepaard* 62(4): 101-115.
- Dumoulin, E. & H. De Blauwe, 1999. Het bruinwier *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar (Phaeophyta : Laminariales) aangetroffen in de jachthaven van Zeebrugge; met gegevens over het voorkomen in Europa en de wijze van verspreiding. *De Strandvlo* 19(4): 182-188.
- Engledow, H., G. Spanoghe, A. Volckaert, E. Coppejans, S. Degraer, M. Vincx & M. Hoffmann, 2001. Onderzoek naar (1) de fysische karakterisatie en (2) de biodiversiteit van strandhoofden en andere harde constructies langs de Belgische kust. Afdeling Waterwegen en Kust, Eindrapport IN.D.2001.20, 110 p., 4 bijlagen.
- Eno, C.N., R.A. Clark & W.G. Sanderson (eds), 1997. *Non-native marine species in British waters : a review and directory*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, 152 p.
- Faasse, M.A., R. Nijland, C. d'Udekem d'Acoz & J.M. Duivenvoorde, 2002. Opmars van de penseelkrab *Hemigrapsus penicillatus* (de Haan, 1835). *Het Zeepaard* 62(2): 41-44.
- Fukui, Y., 1988. Comparative studies on the life history of the grapsid crabs (Crustacea, Brachyura) inhabiting intertidal cobble and boulder shores. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 33(4/6): 121-162.

- Gollasch, S., 1999. The Asian decapod *Hemigrapsus penicillatus* (de Haan, 1835) (Grapsidae, Decapoda) introduced in European waters : status quo and future perspective. *Helgolander Meeresuntersuchungen* 52(3-4): 359-366.
- Heip, C., 2003. What structures marine biodiversity and why does it vary ? In: Wefer, G., F. Lamy & F. Mantoura (eds). *Marine science frontiers for Europe*. Springer-Verlag, Berlin, 251-264.
- Huiskes, A.H.L., 1988. The salt marshes of the Westerschelde and their role in the estuarine ecosystem. *Hydrobiological Bulletin* 22(1): 57-63.
- Hwang, S.-G. & C.-H. Kim, 1995. Zoeal stages and megalopa of *Hemigrapsus penicillatus* (De Haan, 1835) (Decapoda, Brachyura, Grapsidae) reared in the laboratory. *Korean Journal of Systematic Zoology* 11(3): 389-408.
- Klein Breteler, W.C.M., 1975. Laboratory experiments on the influence of environmental factors on the frequency of moulting and the increase in size at moulting of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*. *Netherlands Journal of Sea Research* 9(1): 100-120.
- Kurihara, Y. & Okamoto, K., 1987. Cannibalism in a grapsid crab, *Hemigrapsus penicillatus*. *Marine Ecology Progress Series* 41(1): 123-127.
- Lavoie, D.M., L.D. Smith & G.M. Ruiz, 1999. The potential for intracoastal transfer of non indigenous species in the ballast water of ships. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 48(5): 551-564.
- Mascaro, M. & R. Seed, 2001. Foraging behavior of juvenile *Carcinus maenas* (L.) and *Cancer pagurus* L. *Marine Biology* 139(6): 1135-1145.
- Matsumasa, M. & K. Shiraishi, 1993. Susceptibilities of brackish small crustaceans to potential predations. *Annual Report of Iwate Medical University School of Liberal Arts and Sciences* 28: 29-36.
- Matsumasa, M. & S. Kikuchi, 1993. Blood osmoregulatory type and gill ultrastructure of an estuarine crab *Hemigrapsus penicillatus* (de Haan) (Crustacea; Brachyura). *Annual Report of Iwate Medical University School of Liberal Arts and Sciences* 28: 37-45.
- Maturana, H.R. & F.J. Varela, 1989. *De boom der kennis : hoe wij de wereld door onze eigen waarneming creëren*. Contact, Amsterdam, 211 p.
- McDermott, J.J., 1998. The western Pacific brachyuran (*Hemigrapsus sanguineus* : Grapsidae), in its new habitat along the Atlantic coast of the United States : geographic distribution and ecology. *ICES Journal of Marine Science* 55: 289-298.
- McVean, A. & I. Findlay, 1979. The incidence of autotomy in an estuarine population of the crab *Carcinus maenas*. *Journal of the Biological Association of the United Kingdom* 59(2): 341-354.
- Meek, A., 1903. On the growth of the crab. *Northumberland Sea Fisheries Committee. Report on the Scientific Investigations for the year 1902*, 58-64. (niet gezien)

- Moksnes, P.-O., L. Pihl & J. van Montfrans, 1998. Predation on postlarvae and juveniles of the shore crab *Carcinus maenas*: importance of shelter, size and cannibalism. *Marine Ecology Progress Series* 166: 211-225.
- Nicol, E.A.T., 1932. The feeding habits of the Galatheidæ. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 18: 87-106.
- Nijland, R. & J. Beekman, 2000. *Hemigrapsus penicillatus* (de Haan, 1835) waargenomen in Nederland. *Het Zeepaard* 60(3): 169-171.
- Nijland, R., 2001. 'Fouling' op scheepsromp introduceerde *Hemigrapsus penicillatus* (de Haan, 1835) in Europese wateren. *Het Zeepaard* 61(2): 46-48.
- Noel, P.Y., E. Tardy & C. d'Udekem d'Acoz, 1997. Will the crab *Hemigrapsus penicillatus* invade the coast of Europe? *Comptes-rendus de l'Academie des Sciences Paris, Sciences de la vie* 320: 741-745.
- Okamoto, K. & Y. Kurihara, 1987. Seasonal variation of population structure of *Hemigrapsus penicillatus* (de Haan) (Crustacea: Brachyura). *Japanese Journal of Ecology* 37(2): 81-89. (in Japanese with English summary)
- Okamoto, K. & Y. Kurihara, 1989. Feeding habit and food selection of the grapsid crab *Hemigrapsus penicillatus*. *Japanese Journal of Ecology* 39(3): 195-202. (in Japanese with English summary)
- Orton, J.H., 1936. Experiments in the sea on rate of growth of some Crustacea Decapoda. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 20(3): 673-689.
- Peeters, M. & J.L. Van Goethem, 2002. Belgian fauna and alien species. Verhandelingen van het symposium 'Status en trends van de Belgische fauna met bijzondere aandacht voor uitheemse soorten'. *Bulletin van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Biologie* 72(supplement): 1-297.
- Peeters, M., A. Franklin & J.L. Van Goethem, 2003. *Biodiversity in Belgium*. Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels, 416 p.
- Pillay, K.K. & Y. Ono, 1978. The breeding cycles of two species of grapsid crabs (Crustacea: Decapoda) from the north coast of Kyushu, Japan. *Marine Biology* 45(3): 237-248.
- Rangeley, R.W. & M.L.H. Thomas, 1987. Predatory behaviour of juvenile shore crab *Carcinus maenas* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 108(2): 191-197.
- Ropes, J.W., 1968. The feeding habits of the green crab, *Carcinus maenas* (L.). *Fishery Bulletin* 67(2): 183-203.
- Ruiz, G.M., T.K. Rawlings, F.C. Dobbs, L.A. Drake, T. Mullady, A. Huq & R.R. Colwell, 2000. Global spread of microorganisms by ships: Ballast water discharged from vessels harbours a cocktail of potential pathogens. *Nature* 408(6808): 49-50.
- Schoener, T.W., 1982. The controversy over interspecific competition. *American Scientist* 70: 586-595.

- Secord, D., 2003. Biological control of marine invasive species: cautionary tales and land-based lessons. *Biological Invasions* 5(1-2): 117-131.
- Seed, R. & R.N. Hughes, 1995. Criteria for prey size-selection in molluscivorous crabs with contrasting claw morphologies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 193: 177-195.
- Takano, M., M. Ikeda & A. Kijima, 1997. Biochemical and morphological evidence of two sympatric forms, interpreted as sibling species, in the estuarine grapsid crab *Hemigrapsus penicillatus* (De Haan). *Benthos Research* 52(2): 111-117.
- Torchin, M.E., K.D. Lafferty & A.M. Kuris, 2002. Parasites and marine invasions. *Parasitology* 124: S137-S151.
- Torchin, M.E., K.D. Lafferty, A.P. Dobson, V.J. McKenzie & A.M. Kuris, 2003. Introduced species and their missing parasites. *Nature* 421(6923): 628-630.
- Vermeij, G.J., 1991. When biotas meet: understanding biotic interchange. *Science* 253: 1099-1104.
- Vincent, Th. & G. Breton, 1999. Présence du crabe *Hemigrapsus penicillatus* (de Haan, 1835) dans les bassins du port du Havre (Normandie, France). *Bulletin Trimestriel de la Société Géologique de Normandie et des Amis du Muséum du Havre* 86(1): 19-23.
- Walter, G.H., P.E. Hulley & A.J.F.K. Craig, 1984. Speciation, adaptation and interspecific competition. *Oikos* 43(2): 246-248. (Forum)
- Warner, G.F., D. Chapman, N. Hawkey & D.G. Waring, 1982. Structure and function of the chelae and chela closer muscles of the shore crab *Carcinus maenas* (Crustacea: Brachyura). *Journal of Zoology*, London 196: 431-438. (niet gezien)
- Wiens, J.A., 1983. Competition or peaceful coexistence? *Natural History* 92(3): 30-34.
- Williamson, M.H. & A. Fitter, 1996. The characters of successful invaders. *Biological Conservation* 78(1-2): 163-170.

**H. Consciencestraat 67
8301 Knokke-Heist**