
OPMERKINGEN NAAR AANLEIDING VAN DE INTRODUCTIE VAN *ENSIS DIRECTUS* (CONRAD, 1843) IN DE BELGISCHE FAUNA.

F. KERCKHOF & E. DUMOULIN

Het lijkt ons nuttig om, naar aanleiding van de vondsten van *Ensis directus*, die blijkbaar in een korte tijd heel onze kust koloniseerde, nader in te gaan op een aantal interessante aspecten samenhangend met de opkomst van deze nieuwe soort voor onze fauna. We denken aan vragen als : hoe, waar en wanneer bereikten de eerste exemplaren Europa, hoe gebeurde de verdere verspreiding -meer bepaald : waar komen onze exemplaren vandaan-, hoe zal de soort verder langs onze kust evolueren, zal ze zich mogelijks definitief in onze fauna weten te integreren, enz.

Allereerst willen we in verband met de naam *Ensis directus* nog vermelden dat volgens VAN URK (1972) de soort *Ensis americanus* (BINNEY) zou moeten genoemd worden. De criteria waarop hij zich baseert lijken ons echter nog voor discussie en onderzoek vatbaar. Voorlopig hanteren wij hier verder de naam *Ensis directus*, die trouwens het meest in gebruik is. Sommige auteurs daarentegen verkiezen de naam *Ensis americanus* aan te houden.

1. DETERMINATIEKENMERKEN.

Ensis directus lijkt, wat de uiterlijke vorm betreft, het best op onze inheemse Grote zwaardschede *Ensis arcuatus* (JEF-FREYS). In het veld is ze met deze laatste dan ook het gemakkelijkst te verwarren. Bij wat grondiger kijken zal de determinatie van *Ensis directus* echter weinig problemen opleveren. In tabel I vergelijken we de belangrijkste kenmerken van beide soorten met elkaar. In de figuren 3 en 4 vergelijken we *Ensis arcuatus* met *Ensis directus* en in de figuren 5 en 6 geven we nog details van de discriminerende binnenste schelpkenmerken van beide soorten.

In het kort samengevat : je hebt vrijwel zeker te doen met *Ensis directus* als volgende punten in de determinatie kloppen :

- de schelp is lichtjes gebogen
- bij verse exemplaren valt de paarse tint nogal op; ook opvallend glanzend
- de schelp is behoorlijk breed t.o.v. de lengte

	<u>Ensis arcuatus</u> (Jeffreys, 1865)	<u>Ensis directus</u> (Conrad, 1843)
<u>KLEUR</u>	<ul style="list-style-type: none"> - licht tot donker geel-bruin. Verse exemplaren hebben vaak een olijfgroene tint. - bovenste diagonaal veld van de top naar de achterzijde : bleek geelachtig tot chocolade-bruin met meestal een roze-kleurig vlekken/streepjes-patroon. - het periostracum is glanzend, maar minder dan bij <u>E. directus</u>. Oude exemplaren worden zeer dikwijls mat. 	<ul style="list-style-type: none"> - licht tot donker groenachtig-bruin. De groene tint is meestal veel meer uitgesproken dan bij <u>E. arcuatus</u>. - het veld boven de diagonaal is paarsig-lichtbruin. De paarse tint valt bij sommige exemplaren erg op. - het periostracum is sterk glanzend. Ook bij oudere exemplaren blijft de glans nog duidelijk aanwezig.
<u>SCHERP</u>	<ul style="list-style-type: none"> - weinig tot matig gebogen, soms vrijwel recht. - steviger en ook iets zwaarder dan <u>E. directus</u>. 	<ul style="list-style-type: none"> - vooral het topgedeelte vertoont een duidelijke kromming, verder weinig gebogen. - brozer en lichter dan <u>E. arcuatus</u>.
VOORRAND	<ul style="list-style-type: none"> - matig afgerond. 	<ul style="list-style-type: none"> - matig tot sterk afgerond; soms schuin.
<u>AFMETINGEN</u>		
LENGTE	<ul style="list-style-type: none"> - tot \pm 15-16 cm. 	<ul style="list-style-type: none"> - de exemplaren van de Nederlandse, Duitse en Deense kusten blijven voorlopig nog grotendeels onder de 15-16 cm. De soort kan echter meer dan 20 cm lengte bereiken.
LENGTE/BREEDTE VERHOUDING	<ul style="list-style-type: none"> - 7,5 : 1 tot 8 : 1. 	<ul style="list-style-type: none"> - 5 : 1 tot 7 : 1.

<u>VOORSTE SPIERINDRUKSEL</u>	<ul style="list-style-type: none"> - vrij lang. Meer dan 1,5 x de lengte van het ligament. - schuin afgeknot. 	<ul style="list-style-type: none"> - veel korter in vergelijking met <u>E. arcuatus</u>. Minder dan 1,5 x de lengte van het ligament. - recht afgeknot.
<u>ACHTERSTE SPIERINDRUKSEL</u>	<ul style="list-style-type: none"> - op minstens eigen lengte van de mantelbocht. 	<ul style="list-style-type: none"> - dicht bij de mantelbocht; gewoonlijk op minder dan de helft van de eigen lengte.
<u>MANTELBOCHT</u>	<ul style="list-style-type: none"> - inbochting (vrij) regelmatig afgerond. 	<ul style="list-style-type: none"> - lichtjes schuin aflopend naar onder toe, met bovenaan een min of meer scherpe hoek vormend. - ongeveer centraal in de mantelbocht meestal een kleine bolle uitstulping*.

Tabel I.

* Opmerking : Deze uitstulping is naar onze waarnemingen soms minder duidelijk, maar dan vooral bij exemplaren die irritaties vertonen (zie fig. 11).

LEGENDE BIJ DE FIGUREN 1 TOT 4.

- Fig. 1 : eerste Belgische exemplaren van *Ensis directus*.
Boven : Oostduinkerke, 2-IV-1987 - 105 mm.
Midden: Zeebrugge, 10-IV-1987 - 77 mm.
Onder : Oostduinkerke, 2-IV-1987 - 56 mm.
- Fig. 2 : Nederlandse exemplaren van *Ensis directus*.
Boven : Ameland, 10-IX-1983 - 122 mm.
Onder : Ameland, 10-IX-1983 - 132 mm.
- Fig. 3 : vergelijking tussen jonge exemplaren van *Ensis directus* en *Ensis arcuatus*.
Boven : *Ensis directus*, Zeebrugge 10-IV-1987 - 77 mm.
Midden: *Ensis arcuatus*, Oostduinkerke 4-V-1985 - 77 mm.
Onder : *Ensis arcuatus*, Oostduinkerke 4-V-1985 - 85 mm.
- Fig. 4 : vergelijking tussen volwassen exemplaren van *Ensis directus* en *Ensis arcuatus*.
Boven : *Ensis directus*, Schiermonnikoog 18-VII-1985 - 124 mm.
Onder : *Ensis arcuatus*, Oostduinkerke 4-V-1985 - 118 mm.



Fig. 7 : mantelbocht en achterste spierindruxsel bij *Ensis directus* (naar exemplaren op 7-V-1988 te Oostduinkerke verzameld).

<u>VOORSTE SPIERINDRUKSEL</u>	<ul style="list-style-type: none"> - vrij lang. Meer dan 1,5 x de lengte van het ligament. - schuin afgeknot. 	<ul style="list-style-type: none"> - veel korter in vergelijking met <u>E. arcuatus</u>. Minder dan 1,5 x de lengte van het ligament. - recht afgeknot.
<u>ACHTERSTE SPIERINDRUKSEL</u>	<ul style="list-style-type: none"> - op minstens eigen lengte van de mantelbocht. 	<ul style="list-style-type: none"> - dicht bij de mantelbocht; gewoonlijk op minder dan de helft van de eigen lengte.
<u>MANTELBOCHT</u>	<ul style="list-style-type: none"> - inbocht (vrij) regelmatig afgerond. 	<ul style="list-style-type: none"> - lichtjes schuin aflopend naar onder toe, met bovenaan een min of meer scherpe hoek vormend. - ongeveer centraal in de mantelbocht meestal een kleine bolle uitstulping*.

Tabel I.

* Opmerking : Deze uitstulping is naar onze waarnemingen soms minder duidelijk, maar dan vooral bij exemplaren die irritaties vertonen (zie fig. 11).

LEGENDE BIJ DE FIGUREN 1 TOT 4.

Fig. 1 : eerste Belgische exemplaren van *Ensis directus*.

Boven : Oostduinkerke, 2-IV-1987 - 105 mm.

Midden: Zeebrugge, 10-IV-1987 - 77 mm.

Onder : Oostduinkerke, 2-IV-1987 - 56 mm.

Fig. 2 : Nederlandse exemplaren van *Ensis directus*.

Boven : Ameland, 10-IX-1983 - 122 mm.

Onder : Ameland, 10-IX-1983 - 132 mm.

Fig. 3 : vergelijking tussen jonge exemplaren van *Ensis directus* en *Ensis arcuatus*.

Boven : *Ensis directus*, Zeebrugge 10-IV-1987 - 77 mm.

Midden: *Ensis arcuatus*, Oostduinkerke 4-V-1985 - 77 mm.

Onder : *Ensis arcuatus*, Oostduinkerke 4-V-1985 - 85 mm.

Fig. 4 : vergelijking tussen volwassen exemplaren van *Ensis directus* en *Ensis arcuatus*.

Boven : *Ensis directus*, Schiermonnikoog 18-VII-1985 - 124 mm.

Onder : *Ensis arcuatus*, Oostduinkerke 4-V-1985 - 118 mm.

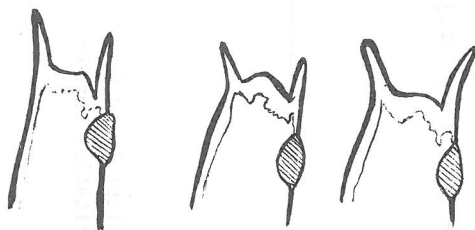


Fig. 7 : mantelbocht en achterste spierindruksel bij *Ensis directus* (naar exemplaren op 7-V-1988 te Oostduinkerke verzameld).

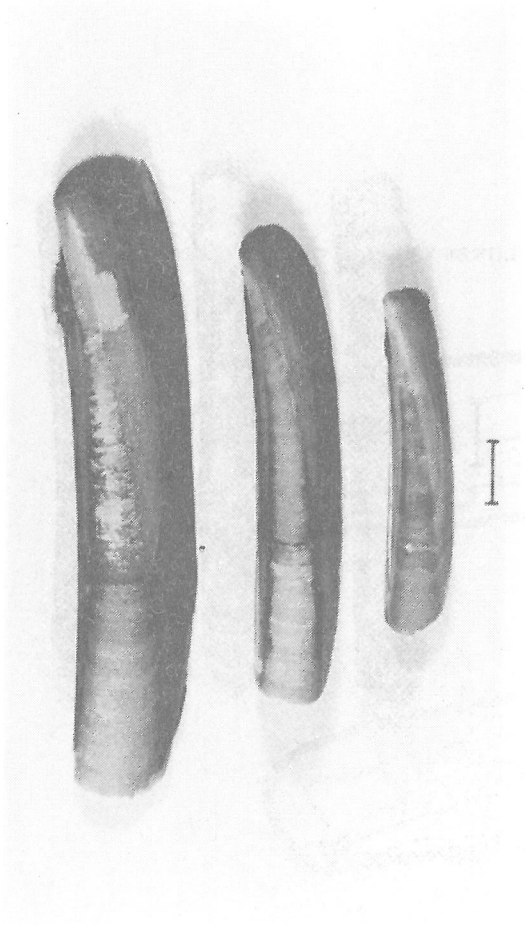


Fig. 1.

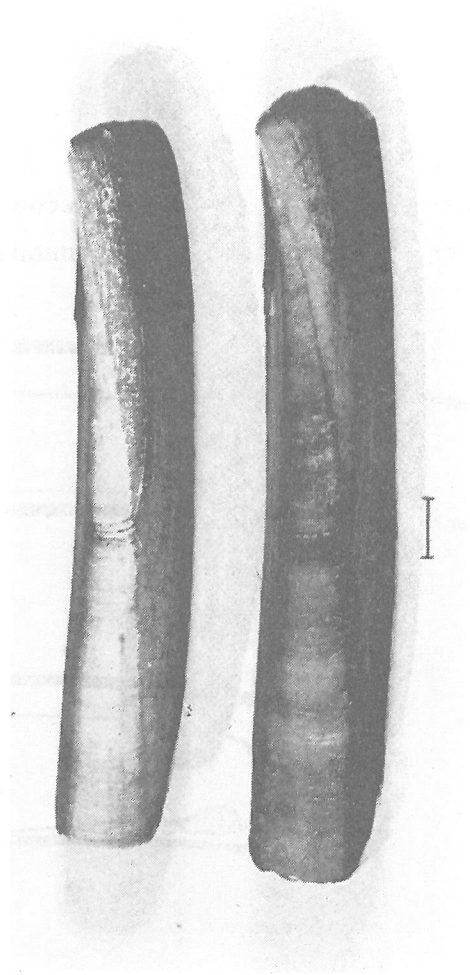


Fig. 2.

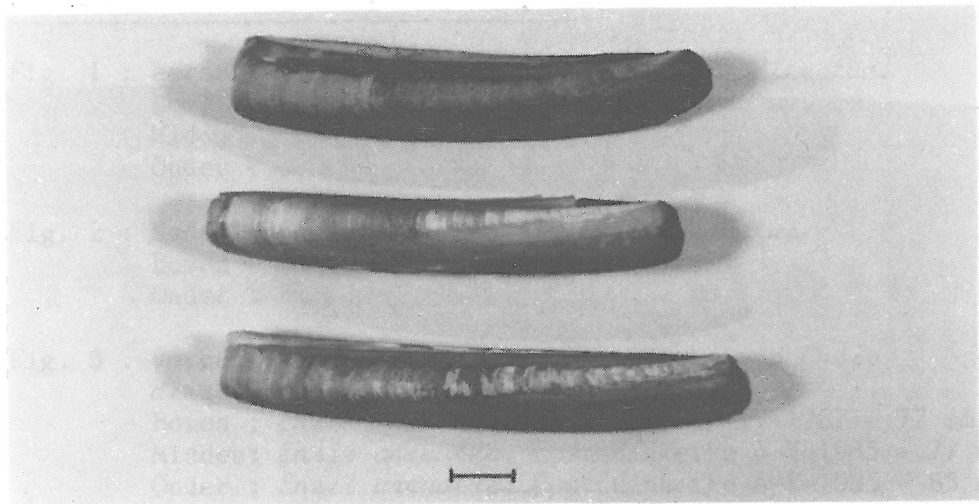


Fig. 3.

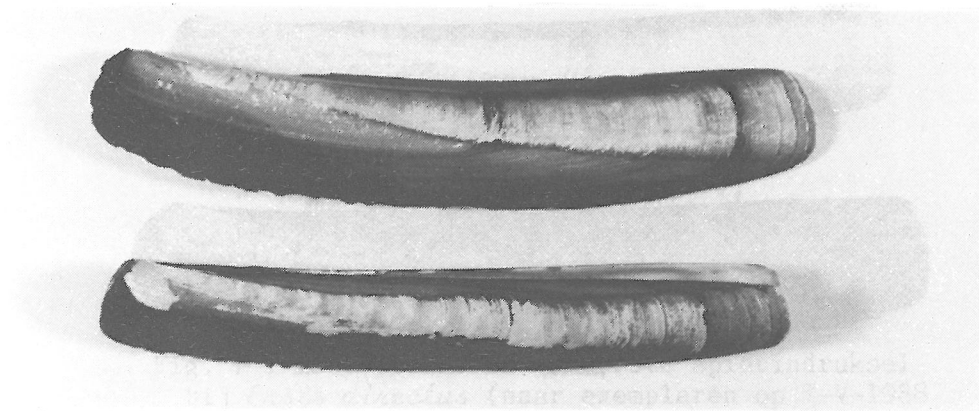


Fig. 4.

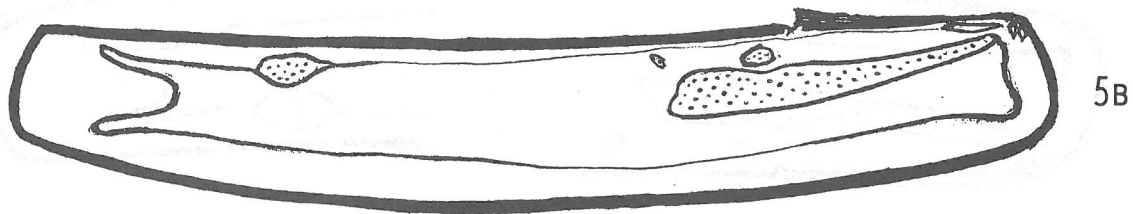
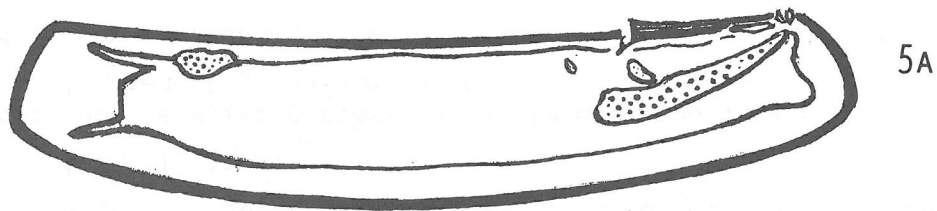
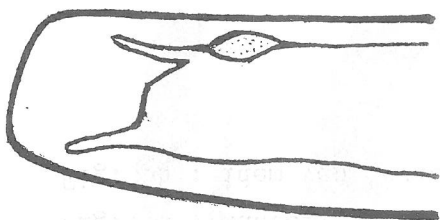


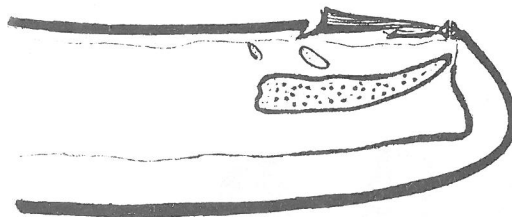
Fig. 5a : mantellijn en binnenste spierindrucksels van *Ensis directus*.

Fig. 5b : idem van *Ensis arcuatus*.

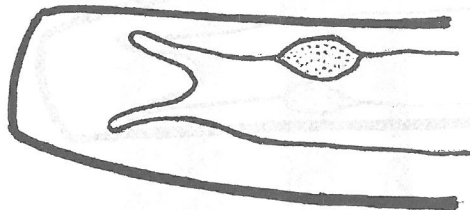
6A



6C



6B



6D

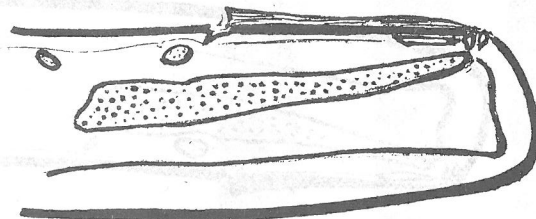


Fig. 6a : achterste spierindruksel t.o.v. de mantelbocht bij *Ensis directus*.

Fig. 6b : idem bij *Ensis arcuatus*.

Fig. 6c : voorste spierindruksel en de lengteverhouding ervan met het ligament bij *Ensis directus*.

Fig. 6d : idem voor *Ensis arcuatus*.

- de schelp is zeer breekbaar en duidelijk dunschaliger dan *Ensis arcuatus*
- voorste spierindruksel niet veel langer dan het ligament (duidelijk korter dan bij *Ensis arcuatus* van gelijke lengte) (vgl. fig. 6c en 6d)
- achterste spierindruksel ligt zeer dicht bij de mantelbocht (vgl. fig. 6a en 6b)
- mantelbocht niet rond maar lichtjes schuin aflopend naar achter toe; vertoont dikwijls een bolle uitstulping in het midden.

2. VERSPREIDING.

Ensis directus komt oorspronkelijk voor langs de Amerikaanse oostkust, van Labrador tot South Carolina en Florida (MORRIS, 1973; ABBOTT, 1974). In dit hoofdstuk gaan we verder wat dieper in op de vragen qua herkomst en uitbreiding van *Ensis directus* in Europa.

De laatste eeuw zijn er meer voorbeelden van soorten die nieuw in onze fauna geïntroduceerd werden en zich blijvend konden handhaven. Mogelijke oorzaken van invoer zijn o.a. de toenemende scheepvaart en uitzetting van nieuwe soorten voor commerciële doeleinden (b.v. oesters voor consumptie). Samen met de bewust ingevoerde soorten komen ook dikwijls ongewilde en zelfs ongewenste organismen mee. Naast soorten uit het verre Oosten zoals b.v. de Chinese wolhandkrab *Eriocheir sinensis* MILNE-EDWARDS, de Japanse zakpijp *Styela clava* HERDMAN, of het Japans bessenwier *Sargassum muticum* (YENDO) zijn in het recente verleden nogal wat uit Noord-Amerika afkomstige organismen West-Europa gaan koloniseren. Overigens was ook het omgekeerde het geval! De Noord-amerikaanse fauna (vnl. die van de oostkust) vertoont in haar geheel trouwens veel overeenkomsten met de Westeuropese, waarschijnlijk omdat er, naast andere factoren, een vrij grote gelijkenis bestaat tussen de klimaatsomstandigheden van beide continenten. Om bij de mollusken te blijven, Noordamerikaanse introducés bij ons zijn het Muiltje *Crepidula fornicata* (LINNAEUS) en de Amerikaanse boormossel *Petricola pholadiformis* LAMARCK. Tegenwoordig mag je daar de Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus* aan toe voegen.

Ensis directus werd in 1979 voor het eerst waargenomen in de Duitse Bocht ter hoogte van Cuxhaven. Ze zou in de eerste helft van 1978 geïntroduceerd zijn (VON COSEL et al., 1982). Misschien, aldus deze auteurs, waren er larven meegekomen met ballastwater in een schip. Daarna begon de soort een snelle opmars langs de Duitse, Deense en Nederlandse kusten (ESSINK, 1985; 1986a; 1986b). De eerste waarneming uit Nederland dateert van 1-VII-1982 van Schiermonnikoog (DE BOER & DE BRUYNE, 1983). Sindsdien nam de soort spectaculair toe, o.a. in de Waddenzee, waar zich dichte populaties vestigden. Massale strandingen zijn zelfs helemaal niet meer ongewoon. Inmiddels heeft de soort zich ook al vóór de kust van Holland kunnen vestigen, getuige de verschillende vondsten van exemplaren met dier te Scheveningen in de maanden januari en februari van 1987 (VAN URK, 1987). Exemplaren van 15 cm wijzen er op dat de soort daar waarschijnlijk al langer dan 1987 aanwezig moet geweest zijn. Nog steeds volgens VAN URK (1987) is de tot nu toe meest zuidelijke vindplaats van lege doubletten Hoek van Holland. Daar werden op 4-II-1987 twee juveniele doubletjes gevonden.

Onze eerste vondsten (KERCKHOF & DUMOULIN, 1987) waren nu weer een heel stuk zuidelijker. In feite hadden we de soort zelfs nog niet zo snel bij ons verwacht. Het is bovendien merkwaardig dat nog geen vondsten van de Delta gekend zijn. Kunnen die misschien nog komen of worden de stranden daar minder bezocht? VAN URK (1987) zocht wel op het strand van Goeree maar vond er alleen *Ensis arcuatus*. Merkwaardig is tevens het feit dat bij ons de eerste drie vondsten van *Ensis directus* vrijwel gelijktijdig en onafhankelijk gebeurden zowel langs de Belgische oost- en westkust. Of dit toeval is blijft echter de vraag! Inmiddels blijkt *Ensis directus* langs heel onze kust niet zeldzaam meer te zijn en zich hier goed gevestigd te hebben (KERCKHOF & DUMOULIN, 1988).

De allereerste exemplaren van 1987, gevonden te Oostduinkerke waren zeker tweede jaars. Een exemplaar van 2-IV-1987 mat 105 mm, een ander, van 15-V-1987 was 113 mm lang. Beide vertoonden een groeilijn op 70 mm. Aangezien de groei van 1987 nog niet was ingezet zouden deze exemplaren kunnen geboren zijn in de lente van 1985. De mogelijkheid dat de soort zich al eerder vóór onze kust zou gevestigd hebben is dus zeer reëel. Nochtans

zijn ons van 1986 geen vondsten bekend, niettegenstaande toch mensen met oog voor "verdachte" Ensissen regelmatig het strand bezochten.

Eén en ander brengt ons nu bij de verspreidingsproblematiek van *Ensis directus*, meer bepaald : waar komen onze exemplaren vandaan ? Net als alle andere *Ensis*-soorten heeft *Ensis directus* pelagische larven; verspreiding kan dus gebeuren met de stromingen in het zeewater. Nu zijn er in principe twee mogelijkheden : of de larven kwamen uit het zuiden (b.v. Het Kanaal) of ze zijn afkomstig van een noordelijke (Nederlandse) populatie. In feite zijn beide hypothesen mogelijk, al pleiten de meeste gegevens voor de tweede. Laten we ze allebei eens nader bekijken.

Wanneer we de residuele stromingen (d.i. de stroming die overblijft als de resultante van de getijdenwerking, de reststroom) in de Noordzee voor onze kust bekijken, zien we dat deze noordwaarts verlopen (LELOUP, 1966; RONDAY, 1976). Om deze reden zou men kunnen geneigd zijn een Nederlandse herkomst uit te sluiten; dan zou *Ensis directus* moeten afkomstig zijn uit Het Kanaal, Noord-Frankrijk of eventueel van plaatsen langs de Engelse zuidoostkust. Precedenten hiervoor zijn b.v. de Amerikaanse boormossel en het Muiltje. Beiden werden ze eerst in zuidoost-Engeland gesignaleerd, daarna langs onze kust om dan verder naar het noorden, via Nederland Denemarken te bereiken (PELSENEER, 1914; POLK, 1962). Als we deze hypothese aanvaarden zou dit een tweede introductie in Europa kunnen impliceren, in Engeland of Frankrijk. Zowel Engelse als Franse gegevens die dit zouden kunnen bevestigen ontbreken echter.

Blijft dus de andere mogelijkheid open : de verdere, zuidelijke verspreiding vanuit Nederland. Ook deze hypothese is niet onmogelijk en zelfs de meest waarschijnlijke op dit moment. Inderdaad, als we de uitbreiding van *Ensis directus* na zijn introductie in de Duitse Bocht bekijken (ESSINK, 1985; 1986a; 1986b) zien we dat een verspreiding in zuidelijke richting, dus tegen de residuele stroming in, ook perfect mogelijk is. Deze stroming kan zich nl. gedurende kortere of langere periodes omkeren, b.v. na een lange tijd van noordelijke en noordoostelijke winden. Deze komen vrij frequent voor (LELOUP, 1966; ESSINK, 1985). Ook schijnt er naast de normale, in noordelijke richting verlopende, reststroming een residuele tegenstroming te kunnen voorkomen

(GUEHREN, 1970 in ESSINK, 1985). Dit alles maakt dat larven van *Ensis directus*, indien aanwezig, zich toch in zuidelijke richting verder kunnen verspreiden. Zo zouden dan inderdaad larven van de Nederlandse populaties onze kust bereikt kunnen hebben.

Alhoewel men, rekening houdend met de normale residuele stromingen, een tragere verspreiding van *Ensis directus* in zuidelijke dan in noordelijke richting zou verwachten -een opmerking die ook ESSINK (1986b) maakt-, blijkt dit in de praktijk eigenlijk niet het geval te zijn. Vullen we nl. de kaart die ESSINK (1986a; 1986b) publiceerde aan met Oostduinkerke 1985 als meest zuidelijke vindplaats na IJmuiden 1984 (misschien zelfs 1983), dan blijkt *Ensis directus* zelfs een zeer snelle zuidelijke verspreiding te kennen. Merkwaardig genoeg, als we de vergelijking maken met de verspreidingssnelheid van de Amerikaanse boormossel in de tegengestelde richting, dus noordelijk met de residuele stroming mee, dan blijkt die voor beide soorten vrijwel even snel te zijn, nl. zowat zeven jaar! Inderdaad de Amerikaanse boormossel werd voor het eerst te Nieuwpoort (Belgische westkust) waargenomen in 1899 en bereikte de Duitse Bocht (verschillende waarnemingen) in 1906 (GRAHLE, 1932). *Ensis directus* verscheen in 1978 in de Duitse Bocht en bereikte in 1985 Oostduinkerke (een buurgemeente van Nieuwpoort).

Veel zal natuurlijk wel afhangen van het moment van vrijkomen van de larven en de duur van het pelagisch stadium. Volgens MUEHLENHARDT-SIEGEL et al. (1983) ligt dat vrij komen der larven vermoedelijk in maart en april en duurt het pelagisch stadium 2 tot 4 weken. Koppelen we de drie factoren : een vrij lang pelagisch larvaal stadium, het uitkomen van de larven in maart-april en de frequent voorkomende noordoost-winden in het voorjaar april-mei (LELOUP, 1966; ESSINK, 1985), dan wordt duidelijk dat *Ensis directus* de tijd en ook de mogelijkheid heeft om zich in zuidelijke richting te verspreiden.

Het blijkt dus dat de verspreiding tegen de residuele stroming in even snel kan gaan als met de residuele stroming mee. Het lange pelagisch stadium van *Ensis directus* is waarschijnlijk een zeer belangrijke factor in de snelle uitbreiding van haar verspreidingsareaal. Bij de parasitaire Copepode *Mytilicola intestinalis* STEUER b.v., een organisme dat zich net als *Ensis directus* ook in zuidelijke richting uitbreidde, kon dit niet eerder worden waargenomen daar het pelagisch stadium slechts 40 uur

duurt (GRANGE, 1951 in ESSINK, 1985). Haar verspreiding was dan ook veel trager. Overigens hebben ook de Amerikaanse boormossel en het Muiltje een vrij lang pelagisch stadium. Bij de Amerikaanse boormossel duurt dit van 1,5 tot 2 weken (DUVAL, 1963) en bij het Muiltje van \pm 14 dagen tot 3 weken (POLK, 1962). Van daar dan ook hun snelle verspreiding, dit keer in noordelijke richting. Ter illustratie : de Amerikaanse boormossel werd b.v. al in 1910 gesignaleerd in de Vigsø Bay te Denemarken (PELSE-NEER, 1914); dit is sedert de vondst te Nieuwpoort in 1899 een overbrugging van zowat 855 km in elf jaar tijd!

3. ECOLOGISCHE AANTEKENINGEN.

Het valt te voorzien dat de inwijking van een nieuwe soort in een bepaalde biotoop verstrekkende gevolgen kan hebben voor de autochtone organismen. Hoe zal de nieuwe soort zich in zijn nieuwe omgeving integreren; hoe zal de populatie op langere termijn evolueren ? Op deze interessante problematiek zullen we in het volgende wat nader ingaan.

Een eerste voorwaarde opdat *Ensis directus* zich zal kunnen handhaven moet zijn het voorkomen van de geschikte biotoop. Uit de Amerikaanse literatuur (o.a. DREW, 1907; STANLEY, 1970; JACOBSON & EMERSON, 1971; ABBOTT, 1974) blijkt de soort een typische bewoner te zijn van de onderste getijdenzone en het ondiepe sublitoraal. Het is een kustgebonden ondiepwatersoort, al zou ze volgens DREW (1907) toch ook dieper kunnen voorkomen, maar dan in kleinere aantallen. Volgens STANLEY (1970) prefereert *Ensis directus* fijn zand, vermengd met slib, als substraat, eerder dan medium en grof zand. In Amerika wordt ze ook frequent gevonden op droogvallende zandbanken. Ook uit de voorhanden zijnde West-Europese literatuur (VON COSEL et al., 1981; ESSINK, 1984; 1985; DE BRUYNE & DE BOER, 1984) blijkt dat *Ensis directus* hier een gelijkaardige biotoop inneemt. In de Waddenzee is ze niet zeldzaam op droogvallende zandplaten (SWENNEN et al., 1985), ze vormt er tevens dichte populaties in het sublitoraal.

We mogen stellen dat geschikte biotopen voor *Ensis directus* ook langs onze kust zeker aanwezig zijn. De op sommige plaatsen, dikwijls in korte tijdsspanne, massale ontwikkeling van *Ensis directus* demonstreert dit zeer goed; een verschijnsel dat zich ook heeft gemanifesteerd langs de Nederlandse kust en in de Duitse

Bocht (VON COSEL et al., 1982; ESSINK, 1985; e.a.). In feite zien we bij *Ensis directus* een kolonisatiestrategie die ook bij veel andere inwijkelingen voorkomt, en blijkbaar typisch is voor zgn. opportunistische soorten als ze een nieuw levensruim innemen. Na een vrij korte beginperiode met kleine aantallen kent de nieuwe indringer een opvallend explosieve ontwikkeling die dan dikwijls gepaard gaat met of gevolgd wordt door al even massale sterftes. Dit fenomeen konden we bij ons ook al waarnemen (Oostende, 28-XI-1987) en is ook van de Nederlandse en Duitse kusten bekend (MUEHLENHARDT-SIEGEL et al., 1983; DE BOER & DE BOER, 1984). Na een poosje nemen de grote aantallen weer af en geleidelijk blijkt zich dan een soort evenwicht in te stellen waardoor de soort ook niet meer zo opvalt in zijn nieuwe biotoop. Het is ook zo dat b.v. de parasieten en eventuele nieuwe predatoren van inwijkelingen over het algemeen pas in een later stadium op de nieuwe soort gaan inwerken en zo mede helpen de populatie binnen de perken te houden. Dezelfde ontwikkelingen als hierboven beschreven zagen we bij andere recente introducties van bij ons zoals het Japans bessenwier, de Chinese wolhandkrab, het Muiltje, de Amerikaanse boormossel, enz. Vooral de explosieve aantallen die kenmerkend zijn voor de beginfase van hun kolonisatie, waren soms zodanig spectaculair dat het wetenschappers en beleidsmensen in sommige gevallen zorgen baarde. Gelukkig bleken de aantallen na enkele jaren dan toch weer te verminderen (b.v. bij het Japans bessenwier).

Een volgend punt is de vraag hoe de inheemse fauna op haar beurt op de inwijking zal reageren. Ongetwijfeld krijgen we een wisselwerking tussen de nieuwe soort en de reeds voorkomende. Fenomen als concurrentie en/of coëxistentie zullen dan ook niet uit de lucht zijn. Uiteindelijk zou dit kunnen verstrekkende gevolgen hebben : belangrijke verschuivingen tussen de soorten en eventueel zelfs de verdwijning van bepaalde oorspronkelijke faunaelementen zijn niet uitgesloten.

We beperken ons hier tot de mogelijke invloeden op onze inheemse *Ensis*-soorten. Per slot van rekening zijn zij waarschijnlijk het nauwst betrokken bij de opmars van *Ensis directus*. Kommen dan eventueel in aanmerking : *Ensis "minor"* (CHENU), *Ensis arcuatus* (JEFFREYS), *Ensis ensis/"phaxoides"*. Ook zullen we de verwante *Solen marginatus* MONTAGU mee in beschouwing nemen. Al

deze soorten hebben namelijk een gelijkaardige levenswijze.

Opdat een nieuw geïntroduceerde soort zich zou kunnen handhaven in zijn nieuwe omgeving moet naast de geschikte biotoop ook aan een andere voorwaarde voldaan worden : de concurrentie die ze ondervindt van de indigene soorten moet laag zijn. Logischerwijze zal *Ensis directus* het minst concurrentie ondervinden op die plaatsen waar voordien geen andere *Ensis*-soorten aanwezig waren. Inderdaad zien we dat *Ensis directus* bij ons voorkomt op plaatsen waar eerder nog geen, of toch in mindere mate, andere *Ensis*en levend gevonden werden; b.v. te Oostende Halve Maan en te Zeebrugge. Ook in Nederland was dit voor bepaalde gebieden, zoals m.n. de zandbanken in de Waddenzee (SWENNEN et al., 1985), het geval evenals in de Duitse Bocht. Waar er andere *Ensis*-soorten met een gelijkaardige niche voorkomen is er grote kans op concurrentie met de autochtone soort(en). Twee soorten van de eerder genoemde vier blijken dan het meest daarvoor in aanmerking te komen : *Solen marginatus* en *Ensis "minor"*. Deze beide soorten komen echter helemaal niet in de Duitse Bocht voor; het gebied waar *Ensis directus* voor het eerst gerapporteerd werd! Daar zien we dat *Ensis directus* een ecologische niche inneemt die nog door geen enkele andere *Ensis* was ingenomen (VON COSEL et al., 1982). Dit zou misschien mee aan de basis kunnen liggen van het grote succes van de soort. Eerst kon hij zich wegens het ontbreken van concurrenten in de Duitse Bocht handhaven en daarna, eens goed gevestigd, van daaruit aan zijn opmars beginnen. Bij ons komen *Solen marginatus* en *Ensis "minor"* wel voor. Het meest van al zou *Ensis directus* dan overeenkomen in levenswijze met *Solen marginatus*. VON COSEL et al. (1982) vinden dan ook dat in de Duitse Bocht *Ensis directus* eigenlijk de ecologische niche inneemt van deze soort. Inderdaad, beide soorten leven dicht onder de kust tot zelfs op het strand en kunnen tegen droogvallen gekoppeld aan eventueel andere extreme factoren. In Bretagne wordt *Solen marginatus* frequent op het strand aangetroffen. JACOBSEN & EMERSON (1971) vermelden een gelijkaardige manier voor het vangen van *Ensis directus* voor consumptie zoals die toegepast wordt in Bretagne. *Solen marginatus* is een zuidelijke soort die bij ons slechts zelden levend wordt waargenomen en in Nederland in 't geheel al niet levend meer voorkomt. Het lijkt er dan ook niet op dat *Ensis directus*, tenminste niet bij ons, een grote concurrent zal zijn voor *Solen marginatus*. Al

was er recent geleden (1985) wel een tamelijk massaal aanspoelen met o.a. ook veel levende exemplaren van *Solen marginatus* langs de westkust; individuen van een populatie die daar blijkbaar toch voor de kust leefde (of nog leeft ?).

Ensis directus zou echter ook de zelfde niche als *Ensis "minor"* kunnen innemen, zoals DE BRUYNE & DE BOER (1984) al opmerkten. Deze soort komt wel in Nederland en bij ons voor en is helemaal niet zeldzaam. Ook *Ensis "minor"* leeft in ondiep kustwater en is in staat op het strand te leven, dicht tegen de gemiddelde laagwaterlijn van springtij. VAN URK (1964) vermoedt o.a. het volgende : "in tegenstelling tot *Ensis siliqua* (LINNAEUS) leeft *Ensis minor* vlak onder de kust". En hij geeft een voorbeeld van twee kolonies levende *Ensis "minor"* die op Walcheren bij zeer laag water op het strand werden waargenomen. Ook LUCAS (1967) schrijft dat *Ensis "minor"* voorkomt aan de limiet van zeer laag tij, en dat de soort bij ons, hoewel zeldzaam, daar levend kan gevonden worden. Voor wat betreft de status van *Ensis "minor"* als soort is er evenwel een probleem. Vroeger werd deze "soort" (ondersoort ?, vorm ?) niet goed onderscheiden van *Ensis siliqua*. Ook LUCAS (1967) spreekt over *Ensis siliqua* waar het waarschijnlijk *Ensis "minor"* betreft. *Ensis siliqua* is inderdaad een soort die dieper in zee voorkomt. Persoonlijk beschikken wij ook niet over waarnemingen van typische *Ensis siliqua* van onze kust. Voor de verschillen tussen beide verwijzen we naar VAN URK (1964). Er is, en dit is ook wel merkwaardig, met *Ensis "minor"* nog wat anders aan de hand. Deze soort werd namelijk pas rond 1920 voor het eerst in Nederland opgemerkt. Toen werd m.n. voor de eerste maal een rechte *Ensis*-soort gevonden op de kustgedeelten van Noord- en Zuid-Holland, waar vroeger geen *Ensis* voorkwam (VAN URK, 1964). Sindsdien verspreide *Ensis "minor"* zich vrij snel, ook tot bij ons (of kwam hij bij ons eerder voor ?) waar ze nu in geen geval zeldzaam is. In oude strandboekjes en faunalijsten (DE MALZINE, 1867; EBEN, 1884; LAMEERE, 1895; VERHAS, 1909; VERBRUGGHE, 1913; VONCK, 1933) kunnen we lezen dat *Ensis siliqua* steeds zeldzaam was. Kwam *Ensis "minor"* toen niet voor of betreft het inderdaad waarnemingen van deze soort ?

Over de eventuele gevolgen voor *Ensis arcuatus* kunnen we het volgende kwijt. Het is de enige soort die ook in de Duitse Bocht voorkomt, ze leeft daar in zandbodem op een diepte wisselend van ca. 15 tot 40 m (VON COSEL et al., 1982). HOLME (1954) vermeldt

dat *Ensis arcuatus* voorkomt in ondiep water tot net onder de laagwaterlijn van springtij, op beschutte kusten. Zoals wij zelf op verschillende locaties in Bretagne konden waarnemen is *Ensis arcuatus* op beschutte plaatsen (baaien) ook op het strand zelf te vinden, dikwijls samen met *Solen marginatus* maar altijd in veel kleinere aantallen. Toch mogen we vermoedelijk aannemen dat *Ensis arcuatus* over 't algemeen wel iets verder uit de kust leeft. Bij ons spoelen vooral langs de westkust vaak massaal exemplaren aan, na storm zelfs nog met dier en al. Dit wijst er dan weer op dat er blijkbaar niet ver uit de kust toch dichte populaties moeten voorkomen. Welke implicaties *Ensis directus* eventueel op deze populaties zal hebben is nog af te wachten. Misschien wordt *Ensis arcuatus* verder in zee verdrongen en blijft *Ensis directus* dichter onder de kust ? I.v.m. het voorkomen van *Ensis arcuatus* is er naar onze mening nog wat anders aan de hand. Wij hebben namelijk de indruk dat tegenwoordig *Ensis "minor"* talrijker gevonden wordt, soms zelfs meer dan *Ensis arcuatus*. Vroeger was dit doorgaans net andersom, of zou het slechts een tijdelijk verschijnsel zijn ?

Tenslotte nog iets meer over het soortcomplex *Ensis ensis*/*Ensis "phaxoides"*. Hier speelt, nog meer uitgesproken dan bij *Ensis "minor"*, een systematisch probleem parten. Gaat het in wezen om één en dezelfde soort of is *Ensis "phaxoides"* VAN URK slechts een ecovorm ? Persoonlijke observaties op strandmateriaal van onze kust hebben ons geleerd dat, op basis van de schelpkenmerken, het verschil tussen beide zgn. soorten soms moeilijk te trekken is. Ook JANSSEN et al. (1984) maakt daar reeds gewag van. Eén zaak is zeker; namelijk dat exemplaren afkomstig van het strand en behorende tot dit complex zeker afwijken van de typische *Ensis ensis* (LINNAEUS) en ook meestal goed te onderscheiden zijn van jonge *Ensis arcuatus*. Wij twijfelen er dan ook aan of het hier om een, zoals soms gesuggereerd wordt, overgang tussen *Ensis arcuatus* en *Ensis ensis* zou gaan. Aangezien *Ensis ensis* een meer offshore-species is (VAN URK, 1964; EISMA, 1966) pleiten wij meer voor het feit als zou *Ensis "phaxoides"* een kustvorm van de typische *Ensis ensis* kunnen zijn. Bij ons spoelt *Ensis "phaxoides"* wel aan, maar nooit echt massaal zoals *Ensis arcuatus* en *Ensis "minor"*, over 't algemeen slechts in de orde van enkele verspreide exemplaren. *Ensis "phaxoides"* lijkt ons dan ook niet concurrent nummer één van de nieuwe inwijkeling

Ensis directus.

Uit het voorgaande is kunnen blijken dat er met onze *Ensis*-sen in 't algemeen van alles aan de hand is. Naast het bestaan van een systematische problematiek manifesteren zich nog een reeks interessante ecologische verschijnselen die de moeite van het volgen waard zijn. Er is de verhouding *Ensis arcuatus/Ensis "minor"* en het recente massale optreden van *Solen marginatus*. De intrede van *Ensis directus* zal in dit verband nu ook een rol gaan spelen. De toekomst zal echter uitwijzen welke soort eventueel een dominerende rol zal gaan spelen; of natuurlijke selectie op zijn best! Er zou zich daarentegen ook een soort evenwicht tussen de verschillende species kunnen instellen. Het is m.n. zo dat geen enkele soort eigenlijk precies identieke milieu-eisen stelt als een andere, er zijn steeds kleine verschillen. Waarschijnlijk kan *Ensis directus* iets meer slib in zijn substraat verdragen dan *Ensis "minor"* en *Ensis arcuatus* die eerder zuiverder zand prefereren. Dit zou dan het voorkomen kunnen verklaren van *Ensis directus* op plaatsen waar eerder weinig of geen *Ensis*-sen leefden. Zo eenvoudig kan dit nu echter ook weer niet gesteld worden; zeer waarschijnlijk beïnvloeden nog andere factoren zoals stroming, korrelgrootte van het zand, temperatuur van het water, ... het vestigingsmechanisme van *Ensis directus*.

Dankwoord.

Bij deze willen de auteurs mevrouw M.-Th. VANHAELEN van harte danken voor het verwezenlijken van de tekeningen uit dit artikel.

Literatuur.

- ABBOTT, R.T., 1974. American Seashells.- Van Nostrand Reinhold, New-York, 663 p., 24 pl.
- BOER, Th. W. DE & R.H. DE BRUYNE, 1983. De Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus* (CONRAD, 1843) in Nederland.- *Basteria*, 47(5-6) : 154.
- BOER, J.H. DE & Th. W. DE BOER, 1984. *Ensis directus* (CONRAD, 1843) levend in Nederland.- *Corr. bl. Ned. Malacol. Ver.*, 218 : 1524-1526.
- BRUYNE, R.H. DE & Th. W. DE BOER, 1984. De Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus* (CONRAD, 1843) in Nederland; de opmerkelijke opmars van een immigrant.- *Het Zeepaard*, 43(6) : 188-193.

- COSEL, R.J. VON, J. DOERJES & U. MUEHLENHARDT-SIEGEL, 1982. Die amerikanische Schwertmuschel Ensis directus (CONRAD) in der Deutschen Bucht. I. Zoogeographie und Taxonomie im Vergleich mit den einheimischen Schwertmuschel-Arten.- Senckenbergiana marit., 14(3-4) : 147-173.
- DUVAL, D.M., 1963. The ecology of Petricola pholadiformis LAMARCK (Lamelliibranchiata Petricolidae).- Proc. malacol. Soc. Lond., 35 : 89-100.
- DREW, G.A., 1907. The habits and movements of the Razor-shell clam, Ensis directus, CON.- Biological Bulletin, 12(3) : 127-137.
- EBEN, W., 1884. De Weekdieren van België.- J. Vuylsteke, Gent. 116 p., 7 pl.
- EISMA, D., 1966. The distribution of benthic marine molluscs off the main Dutch coast.- Neth. J. Sea Res., 3(1) : 107-163.
- ESSINK, K., 1984. De Amerikaanse zwaardschede Ensis directus (CONRAD, 1843) : een nieuwe soort voor de Waddenzee.- Het Zeepaard, 44(3) : 68-71.
- ESSINK, K., H.L. KLEEF & P. TIJDEMAN, 1985a. Nieuwe vondsten van de Amerikaanse zwaardschede Ensis directus (CONRAD, 1843) in de westelijke Waddenzee.- Het Zeepaard, 45(3) : 106-108.
- ESSINK, K., 1985b. On the occurrence of the American jack-knife clam Ensis directus (CONRAD, 1843) (Bivalvia, Cultellidae) in the Dutch Wadden Sea.- Basteria, 49(4-6) : 73-80.
- ESSINK, K., 1986a. De Amerikaanse zwaardschede, Ensis directus, in N.W.-Europa : van Zandvoort tot Kattegat.- Het Zeepaard, 46(3) : 106-110.
- ESSINK, K., 1986b. Note on the distribution of the American jack-knife clam Ensis directus (CONRAD, 1843) in N.W. Europe (Bivalvia, Cultellidae).- Basteria, 50(1-3) : 33-34.
- GRAHLE, H.-O., 1932. Zur Wanderung von Petricola pholadiformis LAM.- Natur u. Museum, 62(2) : 61-64.
- HOLME, N.A., 1954. The ecology of British species of Ensis.- J. Mar. biol. Ass. U.K., 33 : 145-172.
- JACOBSON, M.K. & W.K. EMERSON, 1971. Shells from Cape Cod to Cape May, with special reference to the New York City Area.- New York, Dover Publications, 152 p.
- JANSSEN, A.W., G.A. PEETERS & L. VAN DER SLIK, 1984. De fossiele schelpen van de Nederlandse stranden en zeegetaten, tweede serie, 8 (slot).- Basteria, 48(4-5) : 91-219.
- KERCKHOF, F. & E. DUMOULIN, 1987. Eerste vondsten van de Amerikaanse zwaardschede Ensis directus (CONRAD, 1843) langs de Belgische kust.- De Strandvlo, 7(2) : 51-52.
- KERCKHOF, F. & E. DUMOULIN, 1988. Het voorkomen van Ensis directus (CONRAD, 1843) langs de Belgische en noordfranse kust.- De Strandvlo, 8(2) : 102-105.
- LAMEERE, A., 1895. Manuel de la faune de Belgique. I. Animaux non Insectes.- H. Lammartin, Bruxelles. 639 p., 1 carte.

- LELOUP, E., 1966. Observations sur la dérive des courants au large de la côte belge au moyen de flotteurs de fond.- Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., 42(20) : 1-20.
- LUCAS, M., 1967. Etude concernant Ensis siliqua LINNE.- Les Naturalistes belges, 48(3) : 137-146.
- MALZINE, F. DE, 1867. Essai sur la faune malacologique de Belgique, ou catalogue des mollusques qui se trouvent dans ce pays.- Librairie ancienne de G.-A. Van Trigt, Bruxelles. 99 p., 3 pl.
- MORRIS, P.A., 1973. A field guide to Shells of the Atlantic and Gulf Coast and the West Indies.- Houghton Mifflin Company, Boston. 330 p., 76 pl.
- MUEHLENHARDT-SIEGEL, U., J. DOERJES & R. VON COSEL, 1983. Die amerikanische Schwertmuschel Ensis directus (CONRAD) in der Deutschen Bucht. II. Populationsdynamik.- Senckenbergiana marit., 15(4-6) : 93-110.
- PELSENEER, P., 1914. L'influence des courants dans la dispersion des organismes marins.- Anns Soc. r. zool. malacol. Belg., 48 : 11-22.
- POLK, Ph., 1962. Bijdrage tot de kennis der mariene fauna van de Belgische kust. III. Waarnemingen aangaande het voorkomen, de voortplanting, de settling en de groei van Crepidula fornicata (L.).- Anns Soc. r. zool. Belg., 92(1) : 47-80.
- RONDAY, F., 1976. Modèles hydrodynamiques.- Project Zee, Eindverslag 3, 1-270.
- STANLEY, S.M., 1970. Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca).- Mem. geol. Soc. America, 125 : 1-296.
- SWENNEN, C., M.F. LEOPOLD & M. STOCK, 1985. Notes on growth and behaviour of the American razor clam Ensis directus in the Wadden Sea and the predation on it by birds.- Helgolaender Meeresunters., 39 : 255-261.
- URK, R.M. VAN, 1964. The genus Ensis in Europe.- Basteria, 28(1-2) : 13-44, 4 pl.
- URK, R.M. VAN, 1964. De Nederlandse Ensis-soorten.- Basteria, 28(3-4) : 60-66, 8 fig.
- URK, R.M. VAN, 1972. Notes on American fossil Ensis species.- Basteria, 36(2-5) : 131-142.
- URK, R.M. VAN, 1987. Ensis americanus (BINNEY) te Scheveningen.- Het Zeepaard, 47(2) : 50-51.
- VERBRUGGHE, L., 1913. Schelpen van de Noordzee.- L. Burghgraeve, Brugge. 64 p.
- VERHAS, G., 1909. Les coquillages du littoral belge.- H. Lamartin, Bruxelles. 32 p., 5 pl.
- VONCK, E., 1933. Les mollusques de Belgique. Marins - fluviatiles - terrestres.- Les Naturalistes belg., Bruxelles. 184 p.

St. Catharinaplein, 4
8400 Oostende

De Wulk, 8
8390 Knokke-Heist